

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

**SOBRE UM COPRÓLITO DE CARNÍVORO DA FORMAÇÃO  
TOURO PASSO, PLEISTOCENO SUPERIOR, RIO GRANDE  
DO SUL, BRASIL**

**THÂNDARA JACOB**

**ORIENTADOR – Prof. Dr. Heitor Roberto Dias Francischini**

**Porto Alegre, 2023**

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

**SOBRE UM COPRÓLITO DE CARNÍVORO DA FORMAÇÃO  
TOURO PASSO, PLEISTOCENO SUPERIOR, RIO GRANDE  
DO SUL, BRASIL**

**THÂNDARA JACOB**

ORIENTADOR – Prof. Dr. Heitor Roberto Dias Francischini

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Richard Fariña – Facultad de Ciencias, Universidad de la República

Prof. Dr. Mário André Trindade Dantas – Instituto Multidisciplinar em Saúde,  
Universidade Federal da Bahia

Profa. Dra. Ana Maria Ribeiro – Museu de Ciências Naturais/SEMA-RS

Dissertação de Mestrado  
apresentada como requisito  
parcial para a obtenção do  
Título de Mestre em Ciências.

Porto Alegre, 2023

### CIP - Catalogação na Publicação

Jacob, Thândara  
Sobre um coprólito de carnívoro da Formação Touro  
Passo, Pleistoceno Superior, Rio Grande do Sul, Brasil  
/ Thândara Jacob. -- 2023.  
99 f.  
Orientador: Heitor Roberto Dias Francischini.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal do  
Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências, Programa  
de Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre, BR-RS,  
2023.

1. Megafauna. 2. América do Sul. 3. Quaternário. 4.  
Paleoecologia. 5. Paleocnologia. I. Roberto Dias  
Francischini, Heitor, orient. II. Título.

## AGRADECIMENTOS

Se eu consegui chegar até este ponto da minha carreira, é porque muitos me apoiaram e não me deixaram desistir dos meus sonhos. A história começa lá quando eu era uma criança que gostava de entender como a natureza funciona. Me formei bióloga e, nesse trajeto, pude conhecer um pouco das várias áreas dessa ciência. Dentre elas, a paleontologia sempre foi a que mais enchia meus olhos. E, assim, durante a minha graduação, começou a minha pequena jornada no mundo dos fósseis.

Agradeço ao Professor Marcelo Adorna Fernandes que, desde 2016, me acolheu com muito carinho em seu laboratório e me orientou em projetos de iniciação científica, de extensão e no meu trabalho de conclusão de curso na UFSCar. Sua paixão pela Paleontologia sempre me inspirou e me motivou!

Agradeço a minha querida amiga Carolina Santa Isabel, que me apresentou o mundo maravilhoso dos cocôs fósseis. Em 2016, ela me convidou para conhecer e fazer parte dos seus estudos com coprólitos. Desde então, me guiou e cuidou de mim até mesmo em entrevistas e seleções de mestrado que fiz. Você é a minha maior referência.

Agradeço meu orientador, Heitor Francischini, que também se tornou um amigo querido. Sou extremamente grata pela oportunidade de ter trabalhado com você. Sua paciência e compreensão gigantescas foram muito importantes para mim. Gratidão por todo aprendizado que tive durante esses dois anos. Espero ter mais oportunidades.

Agradeço a professora Paula Dentzien-Dias, a qual também sinto um carinho e amizade imensos. Quando soube que te conheceria e teria a oportunidade de trabalhar com você, quase não acreditei! Obrigada por todos os ensinamentos, conselhos e correções.

Agradeço ao professor Leonardo Kerber pela oportunidade de dar continuidade ao trabalho com um material tão interessante. Conhecer um pouca da história pleistocênica do Rio Grande do Sul, daqui de casa, não seria possível sem você. Agradeço a professora Débora Diniz, que me guiou pelos estudos paleopalínológicos, com contribuições essenciais para este estudo.

Agradeço a minha coprocenose, que me apoiou, me ajudou e me alegrou muito durante o mestrado, mesmo de longe. Essa coprocenose é composta por tipos especiais de coprólitos de preguiças gigantes: Denner Cardoso, Lucca Cunha, Murilo

Silva e Silvio Marques. Obrigada pelo companheirismo, pelas risadas e pelos conhecimentos compartilhados.

Agradeço aos meus companheiros do Laboratório de Paleovertebrados da UFRGS que, mesmo distantes, ou no breve período que pude encontrá-los pessoalmente, sempre foram muito companheiros e gentis comigo. Deixo aqui um agradecimento em especial ao Pedro Henrique Moraes, que, com muita disponibilidade, paciência e carinho, me ensinou tudo sobre editar e analisar os dados das tomografias.

Agradeço a minha amiga-irmã-gêmea, Paulinha, que desde 2020, é parte essencial da minha vida. Você é uma fonte inesgotável de amor, compreensão e parceria. Em você, encontrei a melhor amiga que eu poderia ter. Minha vida tem duas fases: antes e pós Paulinha.

Agradeço ao meu companheiro, Luiz, que, durante estes 10 anos, sempre me apoiou incondicionalmente. Sempre acreditou em mim e me ajudou, de todas as formas imagináveis, a alcançar tudo o que eu tenho e sou hoje. Eu sou muito feliz ao seu lado. Obrigada por não me deixar desistir e por cuidar tão bem de mim.

Agradeço, por fim, a minha família. Vocês estão por último não porque são menos importantes, mas porque são minha base. Agradeço aos meus pais, Lucia e Jorge, que nunca deixaram de me incentivar e apoiar, mesmo com todas as dificuldades que já passamos. Sempre lutaram muito pela minha educação e saúde. É imensurável o amor que sinto por vocês. Agradeço aos meus irmãos e melhores amigos, Thandayê e Thayanan. A vida com vocês é muito mais divertida e interessante. Obrigada por serem tão carinhosos e zueiros companheiros.

## RESUMO

Coprólitos são fontes importantes de informações sobre comportamentos alimentares, dietas, processos digestivos e saúde de um animal. Com esses dados pode-se, ainda, fazer inferências acerca do habitat que o animal ocupava, quais animais e vegetais estavam presentes, além das condições ambientais vigentes. Nesta dissertação de mestrado, organizada na forma de artigo científico, é apresentada uma abordagem *multi-proxy* no estudo de um coprólito de carnívoro pleistocênico proveniente da Formação Touro Passo (Uruguaiana, Rio Grande do Sul, Brasil). As metodologias analíticas incluem parâmetros morfométricos, geoquímicos, paleopalinológicos e reconstruções tridimensionais digitais. O coprólito, de morfologia cilíndrica, com 180 mm de comprimento e 40 mm de diâmetro, apresenta grande quantidade de fósforo e cálcio, sugerindo uma composição fosfática, típica de fezes produzidas por carnívoros. Com o uso de tomografias e microtomografias, foram encontrados 105 macroinclusões ósseas, identificadas como osteodermos de uma preguiça gigante, possivelmente juvenil, pertencente à Família Mylodontidae. Microinclusões consistem em palinómorfos (pólen e esporos) e fitólitos ingeridos acidentalmente com água ou alimentos. Essas características sugerem que o produtor do coprólito seja um mamífero carnívoro de grande porte, possivelmente um ursídeo, canídeo ou felídeo, como, por exemplo, *Smilodon*. Este estudo busca contribuir com as investigações sobre relações tróficas e o contexto paleoambiental em que habitavam os pouco conhecidos carnívoros da megafauna pleistocênica do Rio Grande do Sul.

**Palavras-chave:** Megafauna; América do Sul; Quaternário; Paleoecologia; Paleocnologia.

## ABSTRACT

Coprolites are important sources of information about feeding behavior, diet, digestive processes, and health of their producers. With these data, it is also possible to make inferences about the habitat that the animal occupied, which animals and plants were present in such environment, in addition to the current environmental conditions. In this master's dissertation, organized as a scientific paper, a multi-proxy analysis is conducted for the study of a coprolite from the Pleistocene Touro Passo Formation (Uruguaiana, Rio Grande do Sul, Brazil). Analytical methods include morphometric, geochemical, paleopalynological parameters, and three-dimensional digital reconstructions. The coprolite, with cylindrical morphology, 180 mm long and 40 mm wide, presents a large amount of phosphorus and calcium, suggesting a phosphatic composition, typical of feces produced by carnivores. Using CT and  $\mu$ CT scans, 105 bone macroinclusions were found, which were identified as osteoderms of a (possibly juvenile) giant sloth, belonging to the Mylodontidae Family. Microinclusions comprise palynomorphs (pollens and spores) and phytoliths accidentally ingested with water or food. These characteristics suggest that the coprolite producer is a large-sized carnivorous mammal, possibly an ursid, canid, or felid, such as *Smilodon*. This study aimed to contribute to investigations on trophic relationships and the paleoenvironmental context in which the little-known carnivorans of the Pleistocene megafauna of Rio Grande do Sul inhabited.

**Palavras-chave:** Megafauna; South America; Quaternary; Paleoecology; Paleoichnology.

## LISTA DE FIGURAS

|   |    |
|---|----|
| <b>Figura 1.</b> Classificação dos bromálitos (restos alimentares fossilizados) .....   | 14 |
| <b>Figura 2.</b> Morfologia dos coprólitos espirais e enrolados.....  | 16 |
| <b>Figura 3.</b> Fezes de mamíferos atuais do nordeste do Brasil .....  | 17 |
| <b>Figura 4.</b> Exemplo atual de fezes de capivara ( <i>Hydrochoerus hydrochaeris</i> ) com morfologia anisopolar. ....                              | 17 |
| <b>Figura 5.</b> Exemplos de marcas superficiais e adesões em coprólitos. ....  | 19 |
| <b>Figura 6.</b> Coprólitos pleistocênicos encontrados nas cavernas Rampart (Arizona) e Dry (Nevada), Estados Unidos. ....                            | 22 |
| <b>Figura 7.</b> Coprólitos de hiena-malhada ( <i>Crocuta crocuta</i> ) do Pleistoceno provenientes da Caverna Kirkdale (Yorkshire, Reino Unido)..... | 24 |
| <b>Figura 8.</b> Exemplos de coprólitos do Mesozoico. ....  | 30 |
| <b>Figura 9.</b> Localização geográfica da Formação Touro Passo de seus afloramentos.....   | 38 |
| <b>Figura 10.</b> Litofácies da Formação Touro Passo, mostrando os níveis conglomeráticos e lamíticos .....   | 39 |



## SUMÁRIO

|  |           |
|--|-----------|
| <b>ESTRUTURA DA DISSERTAÇÃO .....</b>                        | <b>10</b> |
| <b>PARTE I .....</b>   | <b>11</b> |
| 1. INTRODUÇÃO .....  | 11        |
| 2. OBJETIVOS .....   | 12        |
| 2.1 OBJETIVO GERAL .....                                     | 12        |
| 2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS .....                              | 12        |
| 3. ESTADO DA ARTE DO TEMA DA PESQUISA .....                  | 13        |
| 3.1 MORFOLOGIA, TAMANHO, MARCAS SUPERFICIAIS E ADESÕES ..... | 15        |
| 3.2 INCLUSÕES .....  | 19        |
| 3.2.1 INCLUSÕES EM COPRÓLITOS DO CENOZOICO .....             | 20        |
| 3.2.2 ALGUNS EXEMPLOS DO PALEOZOICO E MESOZOICO .....        | 29        |
| 3.3 METODOLOGIAS ANALÍTICAS .....                            | 32        |
| 3.3.1 ANÁLISES DESTRUTIVAS .....                             | 32        |
| 3.3.2 ANÁLISES NÃO DESTRUTIVAS .....                         | 34        |
| 3.4 PRESERVAÇÃO .....  | 35        |
| 4. CONTEXTUALIZAÇÃO DO CAMPO DE ESTUDO .....                 | 37        |
| 4.1 ÁREA DE ESTUDO .....                                     | 37        |
| 4.2 CONTEXTO GEOLÓGICO .....                                 | 37        |
| 4.3 ASSEMBLEIA FOSSILÍFERA E IDADE .....                     | 39        |
| 4.3 O PALEOAMBIENTE TOURO PASSO .....                        | 40        |
| 5. ANÁLISE INTEGRADORA .....                                 | 41        |
| 6. REFERÊNCIAS .....   | 44        |
| <b>PARTE II .....</b>  | <b>62</b> |
| 1. ARTIGO .....  | 62        |
| 1.1 COMPROVANTE DE SUBMISSÃO .....                           | 62        |
| 2. MANUSCRITO .....  | 64        |
| <b>ANEXOS .....</b>  | <b>97</b> |

## ESTRUTURA DA DISSERTAÇÃO

Esta dissertação de mestrado está estruturada conforme a Norma 118 (Submissões de Teses e Dissertações) do Programa de Pós-Graduação em Geociências (PPGGEO) do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul. A sua organização compreende as partes descritas a seguir:

**Parte I.** Onde são abordados os tópicos Introdução, Objetivos, Estado da Arte do Tema da Pesquisa, Contextualização do Campo de Estudo, Análise Integradora e Referências. Esta organização tem como propósito contextualizar os estudos realizados com coprólitos de tetrápodes terrestres, com o foco em materiais da Era Cenozoica, e como eles auxiliam em interpretações paleoecológicas e paleobiológicas de grupos extintos.

**Parte II.** Composta pelo artigo “*Multi-proxy analysis on a carnivore coprolite found in southern Brazil reveals insights into the South American Late Pleistocene trophic chains*”, submetido ao periódico, de Qualis A1, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, conforme o item 1.1 da Norma 118 do PPGGEO.

## PARTE I

### 1. INTRODUÇÃO

Nossas fezes dão pistas importantes sobre a nossa alimentação e saúde. Esta frase também é verdadeira para fezes de animais atuais e extintos. No entanto, a maioria dos paleontólogos não coleta excrementos fossilizados – denominados coprólitos (junção das palavras gregas *kopros*, excremento, e *lithos*, rocha) –, quando encontram em campo, ou nem sequer sabem reconhecer um (Amstutz, 1958; Hunt et al., 1994; Hunt e Lucas, 2012).

Esta falta de interesse já se tornou injustificável e, mesmo sem a devida atenção, coprólitos são fósseis de extrema importância para conhecer alguns aspectos importantes da vida no passado geológico.

O estudo dos coprólitos, e a criação deste termo, se iniciou com William Buckland que, em 1829, reconheceu a origem fecal de seixos alongados, que podiam ser encontrados em Lyme Regis, uma cidade costeira na Inglaterra, que eram identificados na época como “*bezoar stones*” (Pemberton, 2012). Bezoares são agregados de matéria orgânica que endurecem e formam uma concreção, se assemelhando a uma rocha, encontrados dentro estômago de diversos animais, principalmente em cabras selvagens da espécie *Capra aegagrus*, conhecidas como “*bezoar ibex*”, e eram utilizados em tratamentos medicinais e como amuletos (Duffin, 2013).

Junto com Mary Anning, famosa caçadora e colecionadora de fósseis, Buckland estudou tais concreções e chegou à conclusão de que, na verdade, elas eram fezes fossilizadas, visto que muitos “bezoares” também eram encontrados dentro da cavidade abdominal de fósseis de ictiossauros e, inclusive, continham fragmentos de ossos, dentes e escamas de peixes (Pemberton, 2012). A partir daí as fezes fossilizadas passaram de objetos estranhos e não identificados a importantes ferramentas para estudos paleobiológicos e paleoecológicos.

Isso porque um único excremento, fóssil ou não, traz uma grande quantidade de informações sobre quem o produziu, além do quê e quando esse organismo se alimentou. Por consequência, os coprólitos nos dizem onde um determinado animal habitava, quais plantas e animais haviam lá, como era o clima e como estava sua saúde (Chame, 2003). Coprólitos são, literalmente, uma cápsula do tempo, preservando até mesmo bactérias, fungos, parasitas e tecidos musculares, que não

são comumente preservados no registro geológico, podendo ser considerados, por si só, um *fossil-lagerstätten* (Chin et al., 2003; Dentzien-Dias et al., 2013; Hollocher et al., 2001; Qvarnström et al., 2016; Sharma et al., 2005).

Para a Paleontologia, estudar os coprólitos é ter acesso a todas essas informações. Diferente de outros fósseis, dos quais sobraram, principalmente, partes duras, como ossos, dentes e conchas, por exemplo, os coprólitos têm o poder de nos contar como era a dieta, item por item, de animais que viveram nas eras geológicas passadas.

Como os coprólitos são estruturas que refletem todo o comportamento alimentar de seu produtor, ao examinar sua morfologia, tamanho, marcas superficiais e o conteúdo alimentar não digerido ali preservado, além da sua composição química e mineralógica, temos indicações sobre uma atividade biológica complexa que não seria acessada com outras abordagens técnicas e metodológicas (Dentzien-Dias e Francischini, 2020). Para isso, são utilizadas diferentes metodologias, que vão desde técnicas destrutivas (dissociação com ácidos, lâminas petrográficas e análises geoquímicas), até técnicas não destrutivas, como as tomografias, que acessam informações sobre o coprólito preservando sua integridade (Qvarnström et al., 2016).

Nesse sentido, esta dissertação busca contribuir com o conhecimento sobre coprólitos de mamíferos da megafauna do Pleistoceno da América do Sul, e quais informações eles podem dar sobre relações ecológicas entre animais extintos e seus habitats.

## **2. OBJETIVOS**

### **2.1 OBJETIVO GERAL**

Esta pesquisa tem como objetivo realizar uma análise *multi-proxy* do único coprólito de carnívoro (MCP-5176-PV) documentado para a Formação Touro Passo, município de Uruguaiana, Rio Grande do Sul, Brasil.

### **2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

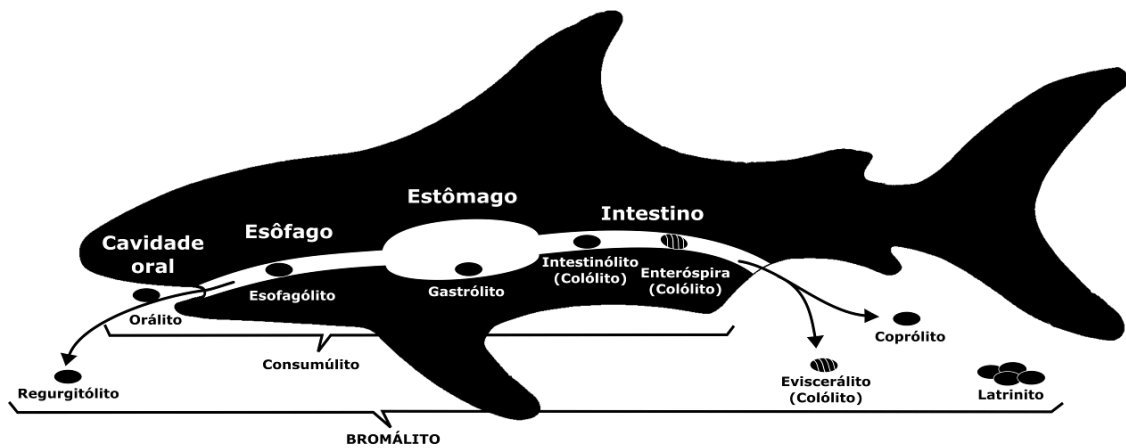
- a)** Caracterizar a morfologia externa e morfometria do coprólito (MCP-5176-PV);
- b)** Identificar a composição elementar do coprólito com o uso da espectroscopia por dispersão de raios-X (EDS);

- c) Investigar a matriz interna do coprólito com o uso da microscopia eletrônica de varredura, tomografia e microtomografia computadorizada, para identificar itens alimentares macro e microscópicos;
- d) Examinar o conteúdo palinológico do coprólito (MCP-5176-PV) com o uso da análise paleopalínológica padrão;
- e) Discutir sobre a provável origem taxonômica do produtor do coprólito;
- f) Discutir sobre qual ou quais organismos foram ingeridos pelo produtor do coprólito;
- g) Discutir sobre o paleoambiente da Formação Touro Passo durante o final do Pleistoceno, com base no resultado das análises acima mencionadas;
- h) Contextualizar o espécime MCP-5176-PV nos cenários paleofaunístico e paleoambiental do Quaternário da América do Sul, com base no estado da arte apresentado nesta dissertação.

### 3. ESTADO DA ARTE DO TEMA DA PESQUISA

Coprólitos fazem parte do grupo de icnofósseis chamados de bromálitos (Figura 1), o qual inclui todo resíduo alimentar que tenha passado pelo trato digestivo de um animal, seja ele regurgitado, preservado dentro de seu corpo ou defecado (Hunt, 1992; Hunt et al., 1994). A matéria defecada disponibiliza uma série de informações sobre comportamentos alimentares, processos digestivos e anatomia gastrointestinal de um organismo (Hunt e Lucas, 2021b). Ainda, podem preservar elementos de difícil preservação no registro geológico, como partes não mineralizadas e biomoléculas, abrigando desde fragmentos a organismos inteiros (Qvarnström et al., 2016). Por esse motivo, os coprólitos passaram a ser reconhecidos como *konservat-lagerstätten* (Hunt e Lucas, 2021b; Qvarnström et al., 2016; Seilacher et al., 2001).

Fezes fossilizadas são encontradas em vários tipos de depósitos, sejam marinhos ou terrestres, desde o Ordoviciano (Aldridge et al., 2006; Hunt et al., 1994). Embora a maioria dos estudos sejam com a excreção de vertebrados, coprólitos de invertebrados apresentam grande diversidade morfométrica e são classificados em diferentes icnotáxons (Dentzien-Dias e Francischini, 2020; Häntzschel et al., 1968; ver Knaust, 2020).



**Figura 1. Classificação dos bromálitos (restos alimentares fossilizados).** Retirado de Francischini, 2018.

Ainda que a origem fecal dos coprólitos só tenha sido reconhecida com os estudos de William Buckland em 1829, esses icnofósseis são encontrados e notificados desde o final do século XVII (Duffin, 2012). A partir do final do século XIX e início do século XX, os paleontólogos começaram a dar mais atenção para a identificação e classificação destes icnofósseis, até que, a partir de 1990, estudos mais detalhados e com técnicas mais sofisticadas começaram a investigar mais a fundo as informações que poderiam estar preservadas dentro dos coprólitos (Chin e Gill, 1996; Duffin, 2012; Häntzschel et al., 1968; Hunt et al., 2007, 2012; Jouy-Avantin et al., 2003; Thulborn, 1991).

Para reconhecer e investigar os coprólitos, precisamos entender suas feições morfológicas, seus diferentes tamanhos, marcas superficiais, além das inclusões (alimentares ou não) e composições químicas e mineralógicas que eles apresentam. Muito do conhecimento sobre esses aspectos vem das pesquisas com fezes de animais atuais, que buscam conhecer a dieta, a ocupação do território, a saúde e os comportamentos de espécies estudadas em programas de conservação da fauna (ver Chame (2003) e referências citadas; Milàn, 2012). Baseando-se nessas ideias, conseguimos usar as noções de identificação e interpretação ecológica nas análises de fezes defecadas em um passado muito distante.

As principais características utilizadas para identificar um coprólito e/ou seu produtor e realizar discussões paleoecológicas e paleobiológicas são discutidas a seguir.

### 3.1 MORFOLOGIA, TAMANHO, MARCAS SUPERFICIAIS E ADESÕES

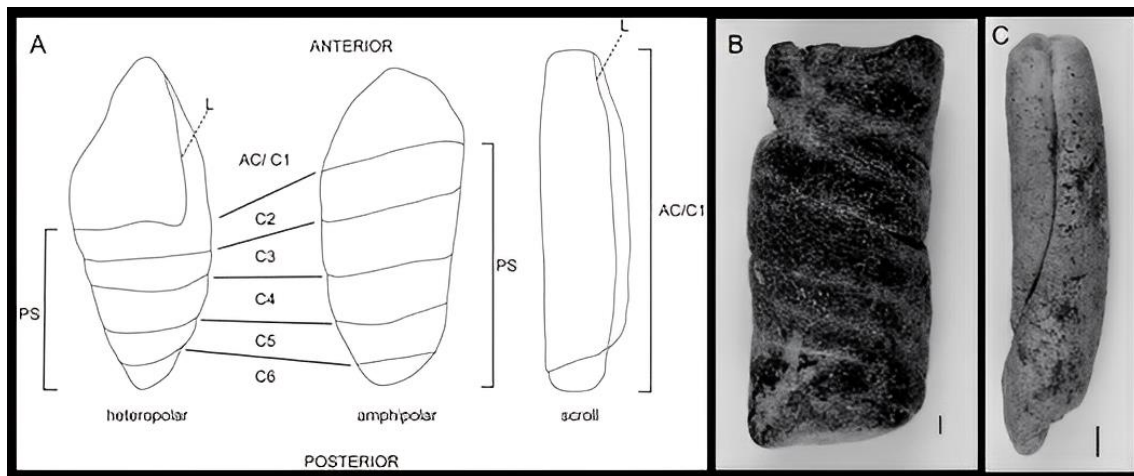
A morfologia e o tamanho são as primeiras características que percebemos e com elas já podemos tirar algumas conclusões, mas com cautela, levando em conta as seguintes considerações. A forma e o tamanho das fezes de animais atuais podem variar ao longo do ano de acordo com as estações, com disponibilidade de água e comida, com o estado de saúde do animal, com a sua idade, entre outros fatores (Chame, 2003). Mesmo que, em sua maioria, o tamanho das fezes seja proporcional ao tamanho do produtor, há casos em que animais de tamanhos diferentes, como por exemplo, coelhos e ovelhas, podem produzir fezes de tamanho e aparência similares (Dentzien-Dias e Francischini, 2020). Fatores ambientais, como, por exemplo, calor, dessecação ou alta umidade, e a fragmentação das fezes pela ação de animais coprófagos, também podem modificar a morfologia e o tamanho, levando a inferências errôneas (Chame, 2003). Por fim, a compactação e a deformação durante o processo de fossilização podem alterar as características morfométricas das fezes (Thulborn, 1991).

Como a maioria dos coprólitos é encontrada incompleta, medir o volume total, com o fim de classificar o animal produtor pelo tamanho das fezes, se mostra inviável (Hunt et al., 1994). Para isso, a medida mais confiável é o diâmetro das fezes, porque ele reflete a morfologia e tamanho do ânus ou da cloaca do animal, porém é importante levar em conta as variações citadas acima (Halfpenny e Biesiot, 1986).

Desde as publicações de William Buckland em 1829, diversos estudos se ocuparam em classificar as diferentes morfologias de fezes fósseis e atuais. Porém, é importante ressaltar que estes critérios, por si só, pouco contribuem para uma identificação taxonômica precisa (Hunt et al., 1994). Hunt e Lucas (2012) apresentam uma classificação para coprólitos e fezes recentes, onde os coprólitos podem ser divididos, inicialmente, entre dois grupos: a) espirais e enrolados; b) coprólitos não espirais.

No primeiro grupo estão os primeiros coprólitos a serem reconhecidos por Buckland em 1829 (Hunt e Lucas, 2012). Coprólitos espirais e enrolados (Figura 2) são comuns em ambientes aquáticos, pois refletem a morfologia da válvula intestinal de alguns vertebrados aquáticos, que ainda é presente em linhagens atuais de ciclostomados, peixes cartilagosos, peixes pulmonados, entre outros (Dentzien-Dias e Francischini, 2020). Há dois tipos de válvula, a *valvula spiralis* e a *valvula voluta* (Parker, 1880). A primeira dá origem aos coprólitos espirais *stricto sensu*, que são

mais abundantes no registro fóssil, e a segunda caracteriza os coprólitos enrolados, que tem registro mais escasso (Hunt e Lucas, 2012; Parker, 1880).

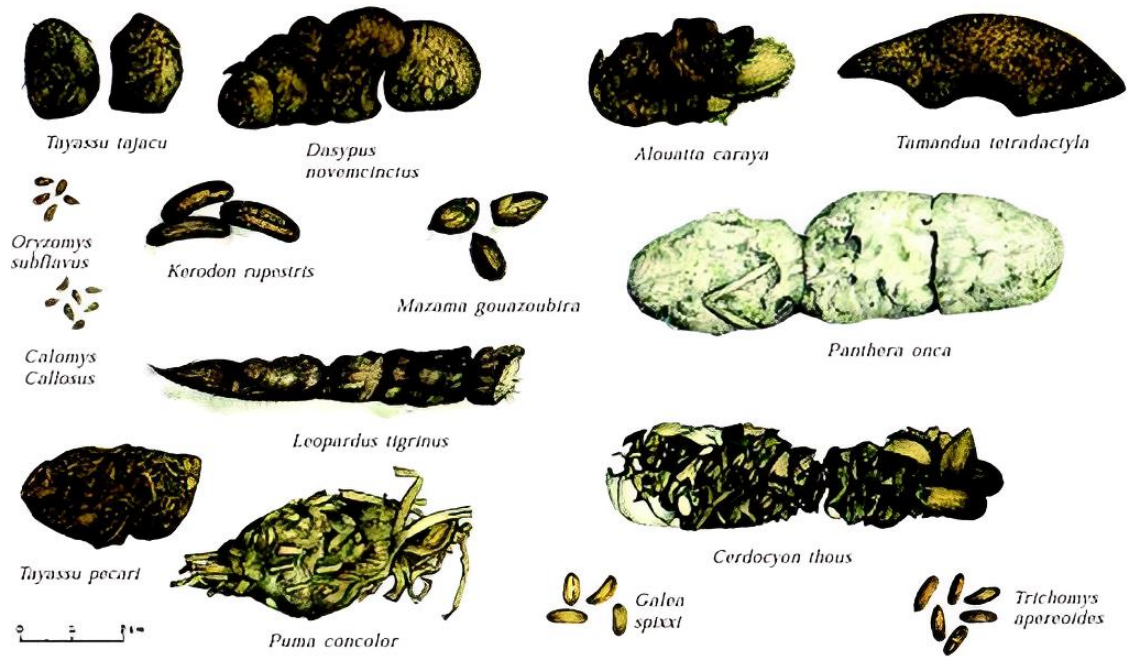


**Figura 2. Morfologia dos coprólitos espirais e enrolados.** **A.** Desenho esquemático de um coprólito espiral (esquerda) e de um coprólito enrolado (direita). Modificado de Hunt e Lucas, 2012. **B.** Coprólito espiral do Eoceno de Yazoo Clay, Luisiana, Estados Unidos (Escala = 1 mm). **C.** Coprólito enrolado do Eoceno de Yazoo Clay, Luisiana, Estados Unidos (Escala = 5mm). Modificado de Stringer e King, 2012.

O segundo grupo (coprólitos não espirais) abriga todas as outras morfologias, que vão de cilíndricos, arredondados e achatados a irregulares (Hunt e Lucas, 2012) e são atribuídos a uma infinidade de tetrápodes terrestres (Figura 3). Eles ainda podem se apresentar divididos em segmentos, em formas de pelotas individuais ou agregadas, ou como massas enroladas e até amassados dentro do sedimento (Hunt et al., 1994; Thulborn, 1991).

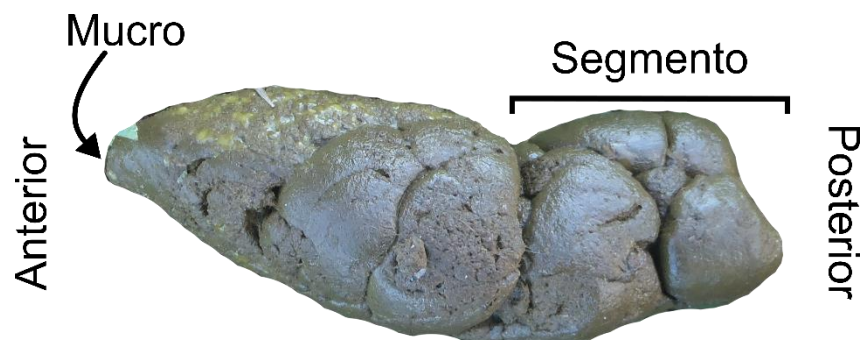
Ainda, os coprólitos podem ser classificados, quanto à forma de suas extremidades, em isopolares ou anisopolares (Thulborn, 1991). Coprólitos isopolares apresentam as duas extremidades (polos) com um mesmo formato, enquanto os anisopolares, os mais comuns, apresentam extremidades diferentes (Figura 4). Estes últimos têm a indicação de qual extremidade das fezes foi expelida primeiro (a ponta mais arredondada) e qual foi a última a sair (a ponta mais afunilada) (Thulborn, 1991).





**Figura 3. Fezes de mamíferos atuais do nordeste do Brasil, ilustrando diferentes morfologias produzidas, que também são encontradas nos coprólitos.** Retirado de Chame, 2003.

Características da anatomia intestinal do produtor também podem estar impressas na superfície das fezes (Thulborn, 1991). Além do caso dos coprólitos espirais e enrolados, que refletem a morfologia dos tipos de válvula espiral, outros tipos de marcas foram documentados em fezes de tetrápodes terrestres (Figura 5). Um exemplo são sulcos encontrados em alguns fósseis e em fezes atuais, documentados em mamíferos, aves e répteis, e que, portanto, não são fontes seguras para determinar o produtor (Hunt et al., 1994; Thulborn, 1991).



**Figura 4. Exemplo atual de fezes de capivara (*Hydrochoerus hydrochaeris*) com morfologia anisopolar.** Modificado de Dentzien-Dias e Francischini, 2020.

Outros tipos de marcas superficiais podem ser adquiridos após a defecação (Figura 5). São elas: ninhos, túneis e arranhões feitos por animais coprófagos, principalmente besouros, e moscas; rachaduras de dessecação e de sinérese; e marcas de destruição superficial decorrentes de impactos durante transporte ou retrabalhamento após a fossilização (Thulborn, 1991).

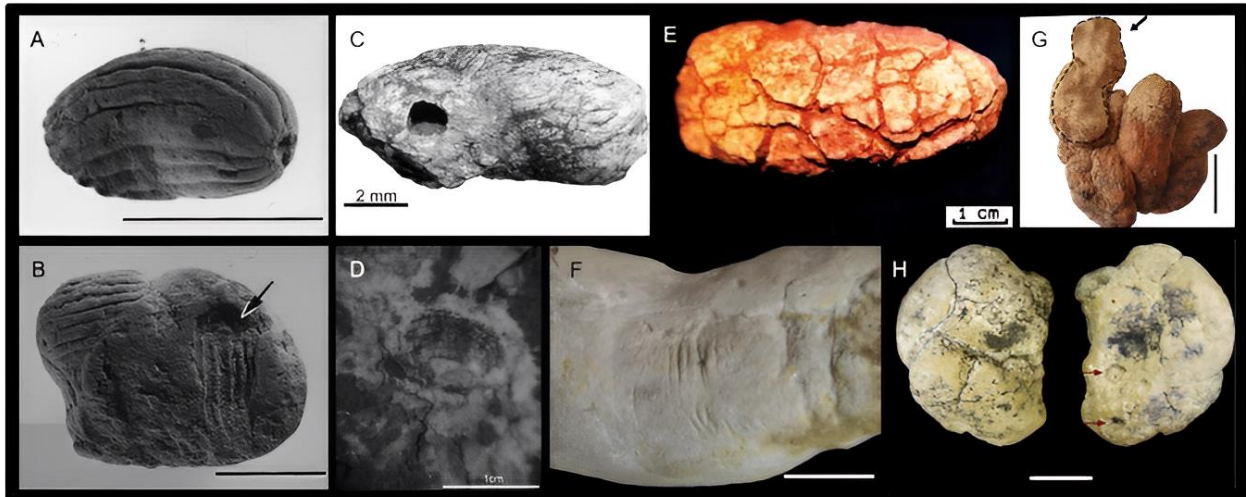
Ainda, elementos presentes no substrato em que as fezes foram depositadas, como fragmentos vegetais e grãos, por exemplo, podem ficar aderidos às fezes, sendo preservados desse modo na superfície do coprólito ou como marcas de sua presença (Thulborn, 1991). Essas feições podem, inclusive, dar indicações do tipo de contexto deposicional das fezes (Northwood, 2005).

Por fim, morfologia e tamanho são atributos que, mesmo disponibilizando informações limitadas acerca da origem zoológica, auxiliam no reconhecimento e identificação geral, além de permitir a comparação com outros fósseis e fezes recentes (Hunt, 1992; Hunt et al., 1994).

A junção das características morfométricas e extramorfológicas<sup>1</sup> citadas contribuem, ainda, para diferenciar coprólitos de outros elementos presentes no sedimento, como concreções e clastos, que constituem os chamados pseudocoprólitos (Dentzien-Dias e Francischini, 2020; ver Francischini et al., 2016).

---

<sup>1</sup>Características extramorfológicas são características que resultam de fatores externos à atividade biológica de um animal após a produção das fezes ou posterior a litificação destas (ou seja, que não refletem a anatomia do produtor). Elas tendem a “obscurecer” as características mais importantes e informativas, induzindo a erros de interpretação (Peabody, 1948).



**Figura 5. Exemplos de marcas superficiais e adesões em coprólitos.** **A-B.** Marcas longitudinais em coprólitos de vertebrados do Cretáceo do México (Escala = 1 cm). Modificado de Rodríguez-De La Rosa et al., 1998. **C-D.** Traços produzidas por invertebrados (C, escala = 1 cm) e impressão de concha (D, escala = 2 mm) em coprólitos do Permiano (Formação Rio do Rasto, Rio Grande do Sul). Modificado de Dentzien-Dias et al., 2012. **E.** Rachaduras de sinérese em um coprólito do Triássico da Formação Santa Maria (Candelária, Rio Grande do Sul). Escala = 1 cm. Modificado de Souto, 2012. **F.** Traços de mordida em um coprólito do Mioceno da Formação Urumaco (Venezuela). Escala = 1 cm. Modificado de Dentzien-Dias et al., 2018. **G.** Coprólito da Formação Santa Maria (Triássico, Rio Grande do Sul) com marca de pisoteio, indicado pela seta. Escala = 50 mm. Modificado de Francischini et al., 2018. **H.** Coprólito da Formação Serra da Galga (Cretáceo, Minas Gerais, Brasil), com marcas de dessecação (esquerda) e marcas de adesões (direita). Posteriormente classificados como pseudo-coprólitos por Francischini e colaboradores, 2016. Escala = 1 cm. Modificado de de Oliveira & Santucci, 2017.

### 3.2 INCLUSÕES

Itens alimentares que não foram completamente digeridos podem estar presentes dentro de coprólitos e, até mesmo, visíveis em sua superfície. Comumente, partes duras e resistentes de animais e vegetais (peças inteiras ou apenas fragmentos de ossos, dentes, conchas, escamas, sementes, cutículas, madeira e folhas, por exemplo) são preservadas e nos dão pistas importantes sobre o produtor e a sua refeição (Dentzien-Dias e Francischini, 2020; Thulborn, 1991).

Além dos restos alimentares macroscópicos (ou macroinclusões) citados acima, coprólitos também podem apresentar itens microscópicos (microinclusões). São eles hifas de fungos, moldes de microorganismos, algas, pólenes, esporos, fitólitos

e até mesmo parasitas, tecidos musculares e pelos, para citar alguns exemplos (Chin et al., 2003; Dentzien-Dias et al., 2017; Dentzien-Dias et al., 2013; Northwood, 2005; Prasad et al., 2005; Qvarnström et al., 2016; Sharma et al., 2005). No entanto, é importante ressaltar que nem sempre as microinclusões fazem parte da dieta do animal, pois podem ser ingeridas acidentalmente com o alimento ou a água, ou ser resultado de contaminação posterior (Dentzien-Dias e Francischini, 2020; Thulborn, 1991).

Ainda, inclusões ósseas, por exemplo, podem estar presentes nos coprólitos em vários estados de preservação. Desde altamente fragmentadas e dissolvidas, seja por atividade mastigatória, por ação dos processos digestivos ou alterações diagenéticas, até fragmentos inteiros, bem preservados e mesmo articulados (Qvarnström et al., 2016). Isso também é válido para outros tipos de inclusões.

Justamente pela capacidade de preservar elementos de difícil fossilização em outros contextos, coprólitos formam microambientes que podem ser classificados como um *lagerstätte* de conservação (Qvarnström et al., 2016; Seilacher et al., 2001). Do mesmo jeito que microinclusões excepcionais podem ser encontradas, macroinclusões inéditas também já foram reportadas. Qvarnström e colaboradores em 2021 reportaram a presença de uma “nova” e extinta família de besouros, representada por uma única espécie, *Triamyxa coprolithica*, que foi encontrada na forma de indivíduos quase completos, dentro de um coprólito atribuído a um silessaurídeo (Triássico da Polônia). Os autores afirmam, ainda, que coprólitos podem preservar insetos tão bem quanto os âmbares, contribuindo nos estudos sobre a evolução do grupo (Qvarnström et al., 2021).

### 3.2.1 INCLUSÕES EM COPRÓLITOS DO CENOZOICO

Coprólitos do Cenozoico, principalmente do Período Quaternário, são comumente encontrados em cavernas e abrigos próximos a fontes de água e já foram registrados em alguns países das Américas, da África, Europa e Oceania (e.g. Backwell et al., 2009; Jouy-Avantin et al., 1999; Kirillova et al., 2016; Mychajliw et al., 2020; Tietze et al., 2019; Wood et al., 2008). Nestes contextos, principalmente coprólitos de carnívoros, como hienas e felídeos, podem ser encontrados, inclusive, próximos ou associados a coprólitos e materiais arqueológicos de seres humanos, já que esses grupos habitavam espaços em comum e interagem ecologicamente entre si (Brugal e Fosse, 2004; Sanz et al., 2016; ver também Callen, 1967; Espigares et al.,

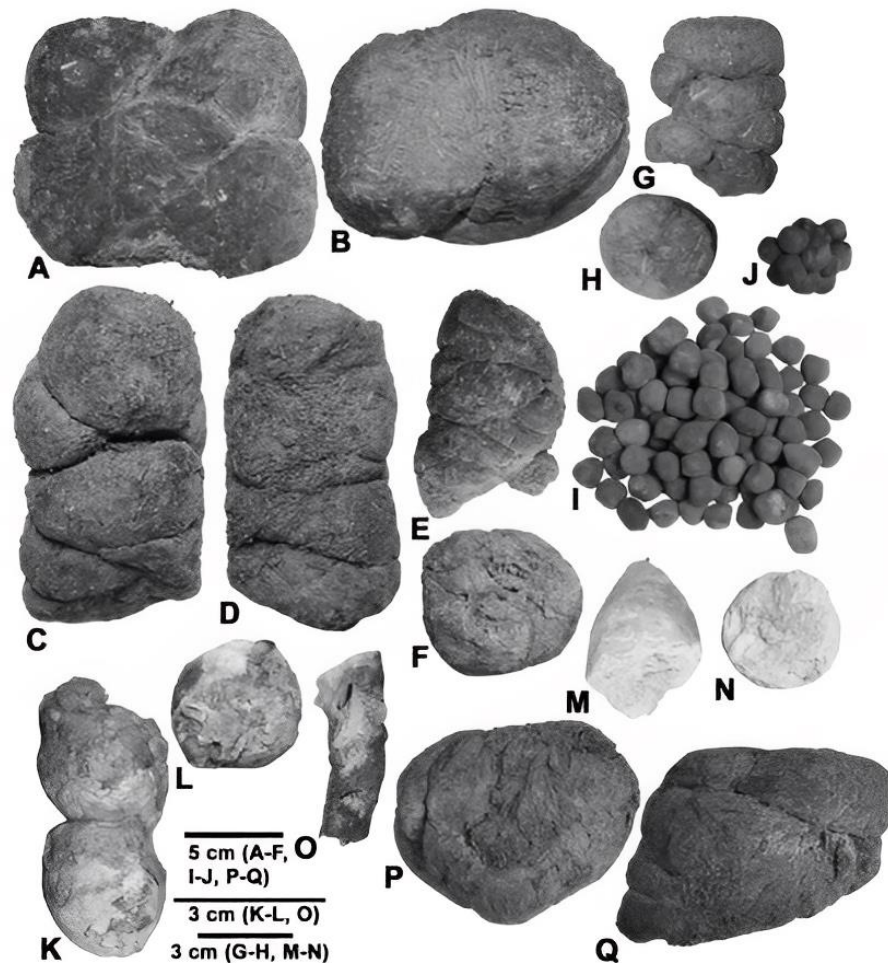
2013; Ferreira et al., 1989; Sianto et al., 2014; Taru e Backwell, 2013). No entanto, alguns coprólitos também foram registrados para ambientes abertos (e.g. Kerber e Oliveira, 2008; Moreno Rodríguez et al., 2022; Stuart e Larkin, 2010; Verde e Ubilla, 2003).

Ainda, uma grande quantidade de fezes fossilizadas de herbívoros do Quaternário é encontrada em abrigos rochosos (Figura 6), diferente da relação observada em períodos geológicos anteriores, onde há maior quantidade de coprólitos de carnívoros em detrimento dos herbívoros (Hunt e Lucas, 2018; ver tópico 3.4 sobre preservação). Porém, há poucos registros de coprólitos de anfíbios e reptéis (e.g. Mead e Swift, 2012; Morgan et al., 2018), mas coprólitos de aves extintas do Holoceno da Nova Zelândia são amplamente estudados (Hunt e Lucas, 2020; ver Wood et al., 2008; Wood et al., 2012, 2013)

Devido à sua idade mais jovem, ao contexto ambiental em que foram depositados e conservados, além do menor grau de mineralização ou preservação por dessecação, coprólitos recentes permitem não só acessar de maneira mais fácil o conteúdo micro e macroscópico presente neles, como também obter dados moleculares e até datações radiométricas (Hunt e Lucas, 2022).

Em 1978, Hansen analisou mais de 500 coprólitos atribuídos à preguiça gigante *Nothrotheriops shastensis* (Pleistoceno) provenientes da Caverna Rampart, Arizona, Estados Unidos (Fig. 6; Hansen, 1978). Esse estudo conseguiu identificar mais de setenta gêneros de espécies vegetais, por meio da fragmentação e amolecimento das fezes e dos tecidos vegetais presentes nela, para montagem de lâminas. Desse modo, foi possível identificar os componentes da dieta (vegetais das famílias Malvaceae, Ephedraceae, Amaranthaceae, Fabaceae, Asparagaceae, Poaceae, dentre outras) preferências e comportamentos alimentares dessas preguiças gigantes.

Estudo similar foi desenvolvido por Mead e colaboradores (1986), que investigaram a dieta presente em coprólitos atribuídos a indivíduos do gênero *Mammuthus* (Pleistoceno, Benchan Cave em Utah, Estados Unidos). Ao desagregar as fezes, os autores puderam, além de identificar a dieta (gramíneas, juncos e plantas lenhosas) e o paleoambiente, realizar datações radiométricas que indicaram a ocupação intermitente da caverna pelos mamutes entre ~14,700 e 11,000 anos AP.



**Figura 6. Coprólitos pleistocênicos encontrados nas cavernas Rampart (Arizona, A-O) e Dry (Nevada, P-Q), Estados Unidos. A-H. Coprólitos da preguiça gigante *Nothrotheriops shastensis*. I-J. Coprólitos das extintas cabras-das-montanhas *Oreamnos harringtoni*. K-N. Coprólitos de felídeos. O. Coprólito de um Mustelidae. P-Q. Coprólitos de *Nothrotheriops shastensis*. Retirado de Hunt et al., 2012b.**

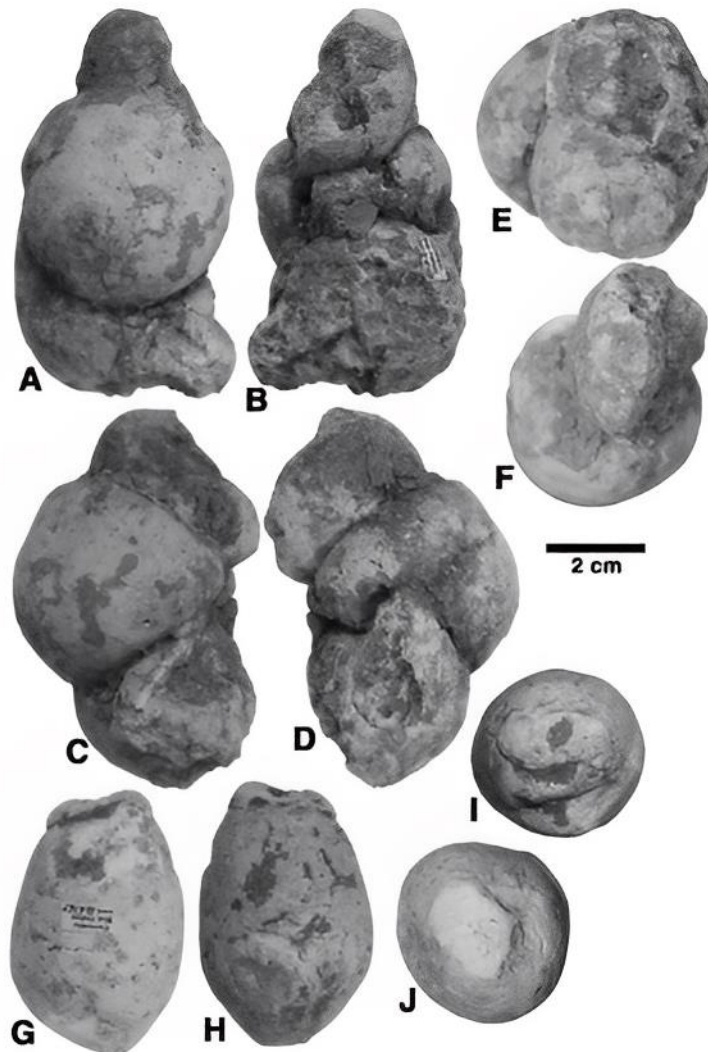
Ainda estudando mamutes, agora do Pleistoceno da Rússia, Kirillova e colaboradores (2016) investigaram a dieta e o contexto ambiental em que foram produzidos coprólitos de duas localidades diferentes (Yakutia e Chukotka, com 15.000 km de distância entre elas), utilizando análises paleobotânicas, paleoentomológicas, datação por radiocarbono e sequenciamento de RNAr, além da extração manual de outros microfósseis presentes nas fezes fossilizadas e observação com uso da microscopia eletrônica de varredura. Os coprólitos de 45.000 anos AP e 42.000 anos AP apresentaram pólenes, esporos, fitólitos, sementes e outros tecidos de gramíneas, ervas, arbustos e juncos, que compõem a dieta do grupo e a paisagem da época em que foram produzidas as fezes. Outros itens identificados, resultantes da ingestão acidental durante a alimentação e obtenção de água foram pelos de mamutes,

veados, bisões e cavalos; penas de aves aquáticas; fragmentos de insetos e moscas; fungos, diatomáceas, pequenos crustáceos, entre outros. Ainda, foram encontrados, em um dos coprólitos, fragmentos de tecido intestinal, que podem ser resultados de danos no trato gastrointestinal devido a alguma doença. Com esses dados, os autores fizeram inferências sobre a preservação das fezes no *permafrost*, sobre a dieta, saúde e diversidade microbial presentes nos excrementos, além do contexto ambiental da megafauna russa, contribuindo com o conhecimento sobre a biota da região nordeste da Rússia.

Indo para o continente africano, Taru e Backwell (2013) trabalharam com coprólitos de hiena-castanha (*Parahyaena brunnea*) provenientes de depósitos pleistocênicos da África do Sul. Os doze coprólitos analisados, encontrados em uma latrina de hienas no complexo de cavernas Gladysvale, apresentaram quarenta e oito pelos fósseis. Por observação da morfologia, com auxílio da microscopia eletrônica de varredura, e comparação com guias e amostras de diferentes pelos de mamíferos atuais, os autores chegaram à identificação de fios pertencentes a javalis, impalas, zebras, cudos e seres humanos. Com isso, Taru e Backwell (2013) não só deram mais informações para estudos com pelos humanos em coprólitos de hienas anteriormente reportados (Backwell et al., 2009), como contribuíram para o entendimento do cenário paleoambiental sul africano e sobre as interações ecológicas entre homínídeos e mamíferos do período.

Coprólitos de hienas (Figura 7) representam a maioria das fezes fósseis do Quaternário encontradas na África, Europa e Ásia (Hunt e Lucas, 2020). Por conta disso, muitos estudos dessas localidades buscam entender as atividades biológicas e ecológicas desse grupo. Bon e colaboradores (2012) analisaram coprólitos atribuídos à extinta hiena-das-cavernas *Crocota crocuta spelaea*, provenientes da Caverna Coumère (França), para discutir sobre relações filogenéticas entre o grupo extinto e as hienas viventes. Para isso, os autores realizaram a técnica de sequenciamento de DNA utilizando fragmentos recuperados de dois coprólitos, o que permitiu a reconstrução do genoma mitocondrial das hienas-das-cavernas, e posterior comparação com o genoma de dois grupos de hienas atuais, *Crocota crocuta* e *Hyaena hyaena*. Também foi possível obter dados mitocondriais de animais consumidos por esses indivíduos, recuperando várias sequências de cervo-vermelho (*Cervus elaphus*). Com esse conjunto de informações, os pesquisadores puderam montar uma filogenia da Subordem Feliformia, a qual mostra uma estreita relação evolutiva entre a subespécie *Crocota crocuta spelaea* e as hienas atuais. Desse modo,

os dados genéticos indicaram que os dois grupos, um eurasiático e o outro da savana africana, pertencem à mesma espécie. Por fim, essa investigação mostra o potencial que coprólitos de carnívoros têm para contribuir com estudos paleogenômicos (Bon et al., 2012).



**Figura 7. Coprólitos de hiena-malhada (*Crocuta crocuta*) do Pleistoceno provenientes da Caverna Kirkdale (Yorkshire, Reino Unido). Retirado de Hunt et al., 2012a.**

Microfósseis de difícil preservação, como bactérias, também pode ser encontradas em coprólitos recentes. Pesquero e colaboradores (2013) descreveram moldes de bactérias preservadas em coprólitos de hienas extintas (*Lycyaena chaeretis*) do Mioceno da Espanha. A identificação da composição química (principalmente fosfato de cálcio) e de estruturas micrométricas baciliformes (sob microscopia eletrônica de varredura), permitiu discussões sobre a provável origem



bacteriana das estruturas e a contribuição destes organismos para a rápida mineralização de fezes de carnívoros, além do seu papel na preservação de estruturas delicadas na matriz interna de coprólitos.

Diversos outros estudos com o grupo das hienas envolvem análises paleopalínológicas (e.g. Carrión et al., 2007; Gatta et al., 2016; González-Sampériz et al., 2003; Scott, 1987), paleoparasitológicas (e.g. Ferreira et al., 1993; Perri et al., 2017; Sivkova et al., 2022), aspectos morfométricos, composição alimentar e geoquímica, relações comportamentais e contextos ambientais, entre outras discussões que a pesquisa com coprólitos permite (e.g. Diedrich, 2012; Pineda et al., 2017; Reumer et al., 2010; Sanz et al., 2016).

Retornando às Américas, coprólitos de herbívoros compõem a maior parte dos registros do Pleistoceno (Hunt e Lucas, 2022). Enquanto pequenos carnívoros (Mead e Swift, 2012) e grandes felídeos (e.g. Bravo-Cuevas et al., 2017; Chimento e Rey, 2008; Kerber e Oliveira, 2008; Moreno Rodríguez et al., 2022; Sianto et al., 2014; Verde e Ubilla, 2003) tem registros raros e são pouco estudados (Hunt e Lucas, 2020).

Começando pelos herbívoros, os coprólitos mais abundantes são aqueles pertencentes a preguiças gigantes (Hunt e Lucas, 2018), roedores do gênero *Neotoma* (Mychajliw et al., 2020; Tweet et al., 2012) e *Lagidium* (Hofreiter et al., 2003), e em menor proporção coprólitos de cetartiodáctilos (Marcolino et al., 2012), perissodáctilos (Martínez et al., 2004) e proboscídeos (Agenbroad e Mead, 1989; Karpinski et al., 2017) (Hunt e Lucas, 2020).

Na América do Norte, coprólitos de *Nothrotheriops shastensis* são abundantes e encontrados em latrinas dentro de cavernas (Hunt e Lucas, 2022). Além dos estudos de Hansen (1978) e Thompson e colaboradores (1980) sobre datação, composição da dieta, paleoambiente e extinção das preguiças gigantes, outras importantes investigações foram realizadas sobre estes tópicos (e.g. Long et al., 1974; Martin et al., 1961; Mead et al., 2021; Mead e Agenbroad, 1992). Abordagens paleoparasitológicas e moleculares, a partir dos anos 1990, trouxeram mais informações sobre relações filogenéticas, saúde e identificações mais precisas sobre a origem taxonômica das preguiças gigantes produtoras dos coprólitos e de suas inclusões alimentares (e.g. Hagey et al., 2010; Hofreiter et al., 2000; Poinar et al., 2003; Poinar et al., 1998).

Durante a dissecação de sete coprólitos de *Nothrotheriops shastensis* do Arizona (Caverna Rampart, ~10.500 anos AP), Schmidt e colaboradores (1992) identificaram, em quatro deles, larvas de nematódeos, ovos de helmintos e oocistos

de protozoários, além de materiais vegetais. A investigação das morfologias e tamanhos dos parasitos encontrados permitiu que os autores determinassem um novo gênero, *Archeococcidia*, para as duas novas espécies de oocistos. *Agamofilaria oxyura* e *Strongyloides shatensis* foram determinadas como novas espécies para os nemátodos juvenis. Desse modo, o estudo contribui para o reconhecimento da paleofauna parasitária, a presença e evolução de doenças nas preguiças gigantes norte-americanas.

Gill e colaboradores (2009) realizaram uma análise com biomarcadores de lipídios extraídos de um coprólito de *Nothrotheriops shastensis* proveniente da Caverna Gypsum (Nevada, Estados Unidos), para identificação de componentes químicos derivados dos itens alimentares ingeridos pela preguiça gigante. Com o uso da técnica de cromatografia gasosa acoplada à espectrometria de massas, entre outras metodologias aplicadas, os autores identificaram um alto teor de epismilagenina, uma sapogenina presente em vinte e dois táxons vegetais, como *Yucca* spp. e *Agave* spp., que fizeram parte da dieta de preguiças gigantes. Esse resultado também trouxe informações sobre a fisiologia digestiva desse grupo, que é tida como semelhante à de ruminantes modernos, os quais fazem a hidrólise de saponinas em epismilagenina e episarsasapogenina, que são encontradas em suas fezes. Com isso, os dados obtidos mostram não só a capacidade que análises com biomarcadores de lipídeos tem para determinar, com maior especificidade, a dieta de organismos extintos, como a possibilidade de compreender melhor os processos digestivos destes.

Na América do Sul, coprólitos de diferentes táxons de preguiças gigantes são encontrados em cavernas principalmente da Argentina e do Chile, com algumas ocorrências no Brasil (e.g. Prous e Fogaça, 1999) e no Peru (Borrero, 2009; Hunt e Lucas, 2018). A *Cueva del Milodón* (Última Esperanza, Chile), famosa pelos fragmentos de peles mumificadas com osteodermos e restos ósseos de preguiças gigantes, felídeos, cetartiodáctilos, perissodáctilos, entre outros, abriga também coprólitos atribuídos a *Myloodon darwinii* (Pérez et al., 2018; van Geel et al., 2022).

Para investigar a dieta e o ambiente em que essas preguiças viviam, van Geel e colaboradores (2022) realizaram estudos paleopalínológicos, datações radiométricas e sequenciamento de DNA em um coprólito coletado, no início do século XX, na *Cueva del Milodón* e preservado no museu *Naturalis Biodiversity Center* (Leiden, Países Baixos). Os resultados apontam para uma dieta composta principalmente de gramíneas, ervas e arbustos (por exemplo, *Cyperaceae*, *Empetrum*,

Poaceae, *Azorella* e *Fragaria*), em acordo com estudos prévios realizados com materiais provenientes da mesma caverna e de materiais da Argentina (Markgraf, 1985; Moore, 1978; Velázquez et al., 2015). No entanto, a presença de uma grande quantidade de pólenes de *Azorella* e *Fragaria*, não encontradas em outras investigações, sugere que *Myiodon darwini*, considerado um pastador generalista, poderia selecionar e consumir vegetais específicos durante algumas épocas do ano (van Geel et al., 2022). É importante ressaltar que, portanto, também ocorrem variações regionais na dieta do grupo, como reflexo da disponibilidade de recursos (Beltrame et al., 2020; ver estudos neste parágrafo).

Além da identificação de itens vegetais, estudos paleoparasitológicos também contribuem no entendimento sobre relações tróficas da megafauna extinta, com informações sobre a presença, distribuição e história evolutiva de doenças parasitárias durante o Pleistoceno. Beltrame e colaboradores (2020) investigaram o conteúdo microscópico presente em 21 coprólitos atribuídos a preguiças gigantes, provenientes da Cueva Huenul 1 em Neuquén, na Argentina. Além dos grupos vegetais que refletem a dieta do grupo, composta principalmente de herbáceas, arbustos e gramíneas, em oito coprólitos foram identificados ovos de nemátodos (entre eles, *Trichostrongylus* sp., *Nematodirus* sp. e *Trichuris* sp., além de um possível Ascaridida) que infectavam preguiças gigantes na Patagônia. Ainda que a presença de parasitos não indique, necessariamente, que esse grupo desenvolvia as doenças parasitárias relacionadas, o estudo mostrou que as preguiças gigantes também eram parasitadas por táxons que estão presentes em outras espécies de herbívoros extintos e atuais da região. Ainda na Patagônia, Oyarzún-Ruiz e colaboradores (2021) estudaram coprólitos da já mencionada *Cueva del Milodón* (Chile), e adicionaram à lista de espécies que parasitavam preguiças gigantes da América do Sul, seis novos táxons, sendo eles Ascaridida, Anoplocephalidae, *Calodium* sp., Digenea, Hymenolepididae e Taeniidae.

Além dos registros de Folívora, fezes fossilizadas de outros herbívoros, como as do extinto camelídeo *Palaeolama major* foram estudadas. Marcolino e colaboradores (2012) expandiram o conhecimento sobre a dieta do grupo, a qual é estabelecida principalmente por investigações morfológicas e análises de isótopos de carbono e nitrogênio presentes no esmalte dentário. O material, encontrado na caverna Gruta dos Brejões (Bahia, Brasil), trata-se de coprólitos e de massas fecais, denominadas pelos autores como “material intrainestinal” (intestinólitos, na classificação de Hunt et al., 2012c). A pesquisa identificou fragmentos de folhas e de

caules, pertencentes a ervas e pequenos arbustos (eudicotiledôneas), que fizeram parte da dieta de *Palaeolama*. No entanto, não foram encontradas gramíneas (monocotiledôneas), as quais compõem a alimentação dos camelídeos vivos. Desse modo, os autores inferiram que a população de *Palaeolama major* da região tinha uma dieta baseada em plantas C<sub>3</sub> e que o grupo possivelmente vivia em áreas próximas a borda de florestas onde se alimentavam, não sendo, portanto, indicadores de áreas abertas, como eram considerados.

Como indicado anteriormente, os carnívoros pleistocênicos das Américas se resumem a poucos registros de materiais atribuídos às ordens Canidae e Felidae. Bravo-Cuevas e colaboradores (2017) apresentaram o primeiro registro de coprólitos de Canidae do Pleistoceno do México. Os cinco icnofósseis, retirados de sedimentos de origem fluvial da localidade San Gabriel Azteca (Hidalgo, México), foram investigados por meio de análises morfométricas, mineralógicas e microtomográficas. Reconstruções tridimensionais dos fragmentos de ossos e dentes encontrados dentro dos coprólitos permitiram a identificação taxonômica dos animais ingeridos - roedores da Família Geomyidae, possivelmente *Pappogeomys* ou *Cratogeomys*. O conjunto de dados obtidos pelos autores, aliados a comparação com amostras de fezes atuais, permitiram inferir o produtor como um pequeno cão (*Canis*) ou raposa carnívora (*Vulpes*). Deste modo, o estudo contribuiu para a expansão do conhecimento sobre a presença de canídeos pleistocênicos no México, os quais são conhecidos apenas por poucos somatofósseis fragmentados.

Coprólitos de outros canídeos, como os da extinta Subfamília Borophaginae, também foram documentados em algumas localidades da América do Norte (Hunt e Lucas, 2021a; Wang et al., 2018). Na Argentina, há registro de um coprólito atribuído a canídeos do gênero *Lycalopex* (Chimento e Rey, 2008).

O estudo do DNA mitocondrial recuperado de coprólitos contribuiu para a identificação da origem taxonômica do produtor, dos itens ingeridos e dos microrganismos preservados neles (Shillito et al., 2020). Utilizando essa abordagem analítica, combinada a estudos morfométricos, Petrigh e colaboradores (2019) identificaram um coprólito de onça-parda (*Puma concolor*), que viveu há, aproximadamente, 17.000 anos AP em um abrigo rochoso localizado na Puna Argentina, e que foi parasitada por um nemátodo (*Toxascaris leonina*). Trata-se de um dos registros moleculares mais antigos de um parasito e seu hospedeiro. Mais ocorrências atribuídas a felídeos foram notificadas por Moreno Rodríguez e colaboradores (2022) na Argentina, por Verde e Ubilla (2003) no Uruguai e por Sianto

e colaboradores (2014), Kerber e Oliveira (2008) e Cardia e colaboradores (2021) no Brasil.

Em um contexto mais recente do Cenozoico, em depósitos do Holoceno, coprólitos do grupo das gigantes aves ratitas Moa, que viveram na Nova Zelândia até cerca de 600 anos AP, foram investigados em diversos estudos acerca da dieta, habitat, relações filogenéticas e extinção (e.g. Bunce et al., 2009; Wood et al., 2008; Wood et al., 2012, 2021). Sobre os parasitos gastrointestinais do grupo, Wood e colaboradores (2013), examinaram amostras microscópicas e moleculares de 84 coprólitos de quatro espécies diferentes que viveram na Ilha Sul (*Te Waipounamu*) da Nova Zelândia. Foram identificados nemátodos (Heterakoidea, Trichostrongylidae e Trichinellidae), tremátodos (Echinostomida) e coccídeos (*Cryptosporidium*). Uma série de inferências sobre as diversidades regionais de parasitos e a sua relação com as densidades populacionais de hospedeiros na Ilha Sul, além de discussões sobre origem e coextinção de parasitos gastrointestinais e as espécies de Moa, demonstraram, mais uma vez, o potencial que pesquisas com coprólitos tem de complementar informações sobre a vida de táxons extintos.

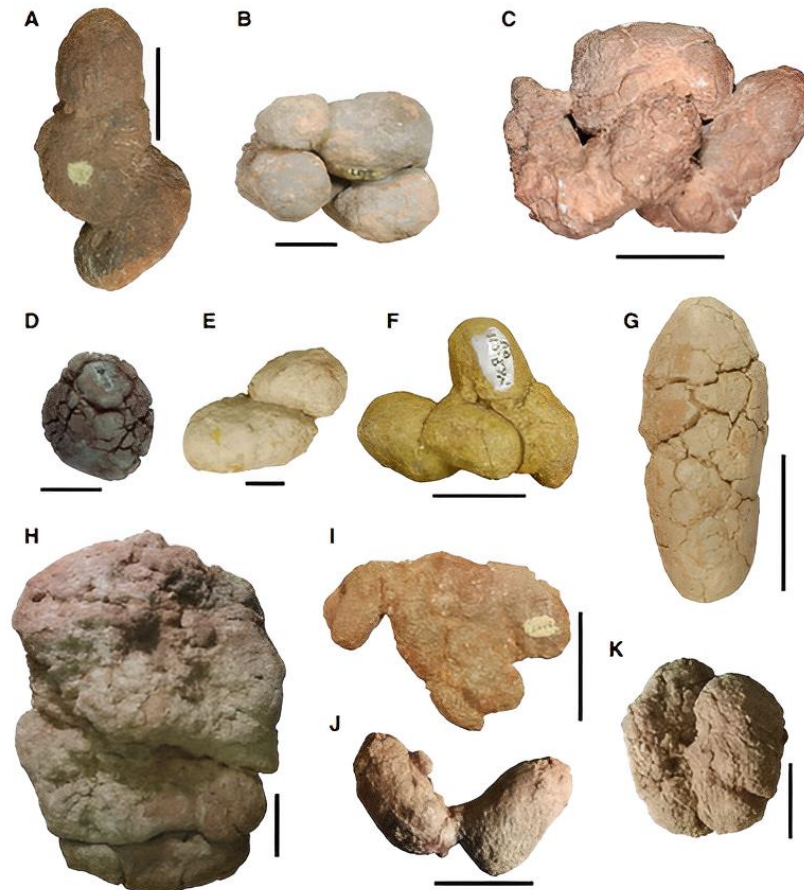
### 3.2.2 ALGUNS EXEMPLOS DO PALEOZOICO E MESOZOICO

Como discutido anteriormente, coprólitos são registrados desde o Ordoviciano (Aldridge et al., 2006). As eras Paleozoica e Mesozoica possuem inúmeros exemplos desses materiais (Figura 8).

Chin e colaboradores (2003) apresentaram um dos trabalhos mais relevantes sobre a preservação de tecidos moles em fezes fossilizadas. Em um coprólito atribuído a um grande tiranossaurídeo do Cretáceo (Formação Dinosaur Park, Alberta, Canadá), foram encontrados restos de tecido muscular não digerido, além de fragmentos ósseos. Os autores puderam examinar, com o uso da microscopia eletrônica de varredura, estruturas que foram interpretadas como feixes de células musculares estriadas, pela identificação das morfologias celulares, tecido conjuntivo e capilares, aliada a comparação com materiais de animais viventes. Foi possível, desse modo, realizar inferências acerca da eficiência digestiva do animal produtor e das condições tafonômicas específicas que permitiram tal preservação.

O trabalho de Northwood (2005) foi responsável por analisar vários coprólitos, atribuídos a carnívoros aquáticos, do Triássico da Austrália (Formação Arcadia). Entre os principais achados estão cianobactérias, fragmentos de artrópodes e impressões

da asa e da cabeça de insetos, além de fragmentos ósseos de peixes. A autora discutiu sobre os possíveis produtores, com base nos atributos morfométricos dos coprólitos, e nas micro e macroinclusões identificadas. Aliado a investigação da composição geoquímica e das características tafonômicas, foram inferidas relações paleoecológicas (dieta, abundância da fauna e condições climáticas) que ocorriam nos depósitos triássicos da região.



**Figura 8. Exemplos de coprólitos do Mesozoico. Diferentes morfologias de coprólitos da Formação Santa Maria (Triássico do Rio Grande do Sul, Brasil).** Escalas = 50 mm e 20 mm em B, D, F, J e K. Retirado de Francischini et al., 2018.

Qvarnström e colaboradores, em 2019 e 2021, também encontraram fragmentos de insetos em alguns coprólitos. Com microtomografias, foi possível identificar élitros de besouros em coprólitos triássicos da Polônia (Qvarnström et al., 2019b) e novas espécies de besouros quase completos (Qvarnström et al., 2021; ver tópico 3.2). Estes estudos contribuíram para o conhecimento sobre a dieta e comportamento alimentar dos possíveis produtores dos coprólitos, os sillessaurídeos.

Uma série de outras estruturas pequenas e não biomineralizadas aparecem no registro fóssil graças à preservação no interior dos coprólitos (Qvarnström et al., 2016). Fungos patógenos de plantas, por exemplo, foram encontrados em coprólitos de, possivelmente, dinossauros saurópodes do Cretáceo da Índia (Formação Lameta; Sharma et al., 2005). Desse modo, os autores puderam fazer interpretações sobre a dieta desses dinossauros herbívoros e o contexto climático em que viviam.

Já Dentzien-Dias e colaboradores (2013) apresentaram o registro mais antigo de parasitismo em vertebrados. Um total de 93 ovos de cestódeos, um deles ainda abrigando um provável embrião, foi encontrado em lâmina de um coprólito espiral atribuído a um peixe da Formação Rio do Rasto (Permiano do Rio Grande do Sul, Brasil). Esse achado excepcional trouxe mais informações sobre o contexto paleoambiental onde as fezes foram produzidas (“Coprolândia”, ver Dentzien-Dias et al., 2012), e sobre a evolução e relações parasitárias entre cestódeos e vertebrados.

Bactérias também foram documentadas na matriz interna de coprólitos do Mesozoico e Paleozoico (e.g. Dentzien-Dias et al., 2017; Hollocher et al., 2001). Zatoń e colaboradores (2015), estudando coprólitos do Triássico da Polônia, concluíram que as estruturas cocóides micrométricas, visualizadas por microscopia eletrônica, são bactérias fossilizadas que podem ter contribuído no processo de fosfatização das fezes. Entre outras informações geoquímicas, a presença de fluorapatita na massa do coprólito e de biomarcadores para ácidos graxos também suportam a ideia, segundo os autores. Esses são estudos importantes que ajudam a compreender melhor o papel das bactérias na mineralização inicial das fezes, que contribui para a preservação de coprólitos e tecidos moles (Hollocher et al., 2001; Qvarnström et al., 2016).

Bajdek e colaboradores (2016) descreveram sete coprólitos do Permiano da Rússia, os quais continham uma grande quantidade e variedade de micro e macroinclusões. Eles identificaram possíveis bactérias, cianobactérias, fungos, ovos de invertebrados, peças de artrópodes, além de diferentes fragmentos ósseos. Porém, um dos pontos principais da pesquisa é a presença de estruturas que se assemelham a pelos em um dos coprólitos. Outros estudos já reportaram pelos em fezes de carnívoros (Backwell et al., 2009; Farlow et al., 2010; Meng e Wyss, 1997; Smith e Botha-Brink, 2011; Taru e Backwell, 2013), mas, se correta a identificação de Bajdek e colaboradores (2016), essa seria a evidência mais antiga da presença de pelos, que já estariam presentes em terápsidos pré-mamalianos.

Por fim, nem todo coprólito apresenta inclusões reconhecíveis (Hunt et al., 1994). A presença ou não desses elementos é reflexo da eficiência e tempo de

processamento dos alimentos no trato gastrointestinal (Chin, 2002) ou da intensa ação da diagênese. Fezes de crocodilianos, por exemplo, comumente não apresentam fragmentos ósseos, devido à sua lenta e eficiente digestão, que conta com grandes concentrações de ácido clorídrico (Coulson et al., 1989; Fisher, 1981b; Milàn, 2012; Qvarnström et al., 2019b). Por outro lado, a maioria das fezes de mamíferos carnívoros contêm fragmentos ósseos e dentes, sem grandes alterações (Fisher, 1981a).

Desse modo, coprólitos indicam a ecologia e biologia do produtor e quais elementos faunísticos e florísticos, além dos microrganismos, que estavam presentes em uma região, num dado momento do tempo geológico. Por conta disso, podem ser utilizados, inclusive, em estudos que buscam reconstruir ecossistemas e até mesmo entender a evolução de doenças em animais humanos e não humanos (Bryant e Reinhard, 2012; Hunt e Lucas, 2021b; Niedźwiedzki et al., 2016).

### **3.3 METODOLOGIAS ANALÍTICAS**

De acordo com o objetivo do estudo, a investigação das macro- e microinclusões, além da composição química e mineralógica dos coprólitos, pode ser realizada por diferentes metodologias analíticas. Há dois tipos principais de análises: destrutiva e não destrutiva. Elas se referem ao uso de fósseis inteiros ou de seus fragmentos, ou a preservação total de sua estrutura (Chin, 2002). Estes estudos devem ser realizados após as observações morfométricas e cuidadosa documentação do fóssil (Chin, 2002).

#### **3.3.1 ANÁLISES DESTRUTIVAS**

Micro e macroinclusões presentes na matriz interna dos coprólitos podem ser acessadas com a dissociação destes, por meios mecânicos ou químicos.

Coprólitos recentes, como os encontrados em depósitos do Quaternário, por conta de seu menor grau de mineralização, podem ser facilmente desagregados em água ou mecanicamente, para que fragmentos de alimentos possam ser livremente manipulados e identificados (Chin, 2002; Hunt et al., 1994; ver Hansen, 1978; Mead et al., 1986; Mead e Swift, 2012).

Já coprólitos mais antigos, como os do Mesozoico e de eras anteriores, têm maior grau de litificação, e não são facilmente dissociados, sendo necessário o uso



de componentes químicos (Hunt et al., 1994). Nesse caso, é utilizada a dissociação ácida que, no entanto, deve levar em consideração a composição química da matriz e dos componentes orgânicos presentes no coprólito (Chin, 2002; Hunt et al., 1994; ver Bajdek et al., 2017; Hollocher et al., 2001; Poinar e Boucot, 2006; Vijaya et al., 2009). Apesar de tornar disponíveis as inclusões, o emprego de ácidos danifica a estrutura do coprólito e informações sobre distribuição original das inclusões dentro do coprólito são perdidas (Hollocher et al., 2001).

Outro modo de investigar itens alimentares é por meio da confecção de lâminas petrográficas (Chin, 2002, 2007). Essa análise permite a visualização de estruturas microscópicas com alto grau de informações e detalhes histológicos, além de informações sobre os processos diagenéticos sofridos pelas fezes (Chin, 2002; Hunt et al., 1994; ver Bajdek et al., 2016; Dentzien-Dias et al., 2013).

A microscopia eletrônica de varredura (MEV) também permite investigar características microscópicas da matriz do coprólito e microinclusões, mas com maiores resoluções, que vai de nanômetros até micrômetros (Mohammed e Abdullah, 2018; ver Bajdek et al., 2016; Chin et al., 2003; Niedźwiedzki et al., 2016).

Análises geoquímicas também entram no grupo de análises destrutivas, isso porque são metodologias que necessitam de fragmentos dos fósseis, ainda que poucos gramas, para serem realizadas. Fluorescência de raios-x, espectroscopia de energia dispersiva e difração de raios-X, por exemplo, são metodologias que buscam, respectivamente, determinar a composição mineralógica e elementar dos coprólitos (Dentzien-Dias et al., 2017; Northwood, 2005; Qvarnström et al., 2019a; Rodrigues et al., 2018). Essas abordagens permitem uma série de inferências, como: diferenciar o coprólito de sua matriz rochosa; diferenciar coprólitos de pseudocoprólitos e entender sua história diagenética (Dentzien-Dias e Francischini, 2020; Hunt et al., 1994).

A composição geoquímica das fezes fossilizadas pode, ainda, variar de acordo com as condições em que foi preservado (Hunt et al., 1994). A composição original pode sofrer alterações por meio da perda de elementos ou por absorção de componentes presentes nos sedimentos circundantes, que pode resultar em coprólitos parcialmente ou completamente substituídos por outros minerais, como a sílica, dolomita, pirita, carbonato de cálcio, entre outros (Thulborn, 1991). Em alguns casos, esses processos destroem os componentes orgânicos das fezes e alteram até mesmo suas características diagnósticas, deixando-os semelhantes a concreções inorgânicas (Thulborn, 1991; ver Bajdek et al., 2014; Francischini et al., 2018; Amstutz, 1958; Häntzschel et al., 1968).

Outro tipo de informação química, que pode ser encontrada em alguns coprólitos, é a presença de biomarcadores (DNA, proteínas, lipídeos, entre outros). Fezes de depósitos quaternários são mais recentes e muitas vezes bem preservadas, apresentando maior quantidade de matéria orgânica e biomoléculas, ao contrário de coprólitos mais antigos e já muito litificados (Gill et al., 2009; Hunt et al., 1994). Por conta disso, muitos estudos arqueológicos com coprólitos utilizam técnicas biomoleculares para identificar a dieta, o habitat e a saúde de populações humanas (Gilbert et al., 2008; Jenkins et al., 2012; Marlar et al., 2000; Poinar et al., 2001; Tito et al., 2012).

Ainda, poucas análises com biomoléculas<sup>2</sup> são realizadas em estudos paleontológicos e a maioria foca em coprólitos do final do Pleistoceno e início do Holoceno (e. g. Gill et al., 2009; Gill e Bull, 2012; Poinar et al., 2003; Wood et al., 2008; Wood et al., 2016). Porém, já foram documentados biomarcadores em coprólitos do Mesozoico (Hollocher et al., 2001; Umamaheswaran et al., 2019; Zatoń et al., 2015).

### 3.3.2 ANÁLISES NÃO DESTRUTIVAS

Visto a relevância e raridade dos coprólitos, é importante usar técnicas destrutivas com cautela, ainda que sejam muito efetivas em disponibilizar informações paleobiológicas (Chin, 2002).

Análises digitais são amplamente utilizadas em estudos que reconstróem virtualmente somatofósseis de vertebrados, invertebrados e vegetais (e.g. DeVore et al., 2006; Donoghue et al., 2006; Witmer e Ridgely, 2009). Do mesmo modo, recursos como a tomografia e a microtomografia permitem manter a integridade do material e acessar a matriz interna dos coprólitos sem a necessidade de fragmentar estes icnofósseis. Diversos estudos conseguiram visualizar macroinclusões fragmentárias e mesmo organismos inteiros, sem danificar os coprólitos (e.g. Bravo-Cuevas et al., 2017; Huisman et al., 2014; Milán et al., 2012; Moreno Rodríguez et al., 2022; Qvarnström et al., 2019b; Shillito et al., 2020; Zatoń et al., 2015).

Assim, é possível, com alta resolução, identificar e quantificar diferentes estruturas, além de realizar reconstruções anatômicas tridimensionais de elementos preservados bidimensionalmente, como tecidos moles e outras estruturas delicadas (Milán et al., 2012; Qvarnström et al., 2017; Sutton, 2008). Mesmo a estrutura interna

---

<sup>2</sup>Análises de recuperação e identificação de DNA mitocondrial foram realizadas em amostras do coprólito Touro Passo (MCP-5176-PV). No entanto, os resultados não foram informativos, por conta da má preservação do material genético presente no fóssil.

de inclusões pode ser distinguida (ver Qvarnström et al., 2017). Por conta das vantagens dessas metodologias, as análises digitais devem, inclusive, anteceder análises destrutivas, visando investigar a totalidade do coprólito em alta qualidade e construção de modelos tridimensionais (Qvarnström et al., 2017).

Estudos que utilizam a combinação de metodologias destrutivas e não destrutivas apresentam uma abordagem *multi-proxy*, capaz de prospectar todos os tipos de informações (paleobiológicas, paleoecológicas e paleoambientais) que só os coprólitos pode disponibilizar (e.g. Bajdek et al., 2016; Petrigh et al., 2021; Qvarnström et al., 2019a; Zatoń et al., 2015).

### 3.4 PRESERVAÇÃO

Dentre os coprólitos de vertebrados, os mais abundantes são os de carnívoros, por alguns fatores que afetam sua preservação (Hunt e Lucas, 2021b).

Primeiro, herbívoros defecam uma grande quantidade de material orgânico não digerido, o que atrai muitos animais coprófagos para suas fezes, principalmente besouros, além de outros microrganismos decompositores, que agem na fragmentação e destruição do excremento (Hunt e Lucas, 2021b). As fezes de carnívoros, por outro lado, apresentam pouca matéria orgânica e apenas resíduos que não são usualmente utilizados por coprófagos, o que contribui para que elas sejam menos desagregadas, tendo sua decomposição realizada principalmente por microrganismos e fatores abióticos (Hunt et al., 1994).

Segundo, a composição química das fezes, resultante da dieta, contribui para a melhor preservação das fezes de carnívoros. Isso porque elas apresentam grande quantidade de fosfato de cálcio, derivado dos ossos das presas, que contribui na litificação dos excrementos (Bradley, 1946). O fosfato de cálcio participa da permineralização com a mediação dos microrganismos presente nas fezes, processo que dá vantagem preservacional às fezes de carnívoros (Hollocher e Hollocher, 2012; Hunt et al., 1994).

Ainda, o tamanho e o formato das fezes podem contribuir com a preservação. Herbívoros comumente defecam fezes menores, em forma de pelotas, que são menos coesas e mais fáceis de serem destruídas; carnívoros defecam fezes mais firmes, cilíndricas e de maior tamanho, sendo mais resistentes a fragmentações (Halfpenny e Biesiot, 1986; Hunt et al., 1994).

O ambiente de deposição das fezes também influencia em sua preservação (Chin, 2002). O soterramento rápido é essencial na qualidade de preservação e chance de fossilização das fezes (Chin, 2002). Desse modo, aquelas excretadas em corpos d'água podem se desintegrar por ação mecânica de correntezas ou com a atividade de coprófagos e outros animais no ambiente, além da própria decomposição acelerada que a umidade proporciona; porém, se soterradas rapidamente em um contexto de baixa oxigenação e movimentação (onde a decomposição é lenta), podem ter uma preservação completa, (Thulborn, 1991). Isso explica a grande quantidade de fezes fósseis de vertebrados marinhos em detrimento dos tetrápodes terrestres (Chin, 2002; Hunt et al., 1994).

Nos ambientes terrestres, fezes depositadas em locais abertos e secos tendem a sofrer dessecação e ficar mais friáveis e propensas à destruição por animais e condições climáticas (Thulborn, 1991). No entanto, há estudos que documentam a preservação de fezes em ambientes secos, como em cavernas e abrigos rochosos, que apresentam coprólitos dessecados de herbívoros e carnívoros do final do Pleistoceno, preservados por um processo semelhante à mumificação dos restos corporais (Mead e Swift, 2012). Nesses contextos, o clima mais seco, as pequenas variações de temperatura e a proteção contra fatores climáticos externos, proporcionados por esses abrigos, contribuem para a preservação de uma grande quantidade de fezes, como visto em várias localidades com coprólitos atribuídos a preguiças gigantes na América do Norte e do Sul (Hunt e Lucas, 2022; Mead e Swift, 2012). Um exemplo disso é encontrado na Caverna Rampart (Arizona, Estados Unidos), onde há o acúmulo de coprólitos dessecados de preguiças gigantes, principalmente de *Nothrotheriops*, entre outros mamíferos (Hunt e Lucas, 2022). Materiais como esses também são encontrados em outras cavernas norte-americanas no Arizona, Utah, Novo México, Nevada e Texas, e sul-americanas, na Argentina e Chile (Hunt e Lucas, 2022).

Em ambientes úmidos, a decomposição é acelerada e desfavorece a preservação de fezes. Porém, se estiverem em locais que alagam com frequência, como em planícies de inundação e riachos efêmeros, ou em lodaçais, por exemplo, mesmo após um período seco, elas podem ser soterradas rapidamente e preservadas (Thulborn, 1991).

Mychajliw e colaboradores (2020) apresentaram um novo contexto preservacional para coprólitos do Pleistoceno da América do Norte. O material é composto por fezes fossilizadas atribuídas ao gênero de roedores *Neotoma*,

encontradas nos depósitos asfálticos de Rancho La Brea em Los Angeles, na Califórnia (Estados Unidos). Assim como outros milhares de somatofósseis encontrados nesse *lagerstätte*, estes coprólitos foram capturados pelo asfalto líquido que impregnava os sedimentos da região, e foram armazenados e conservados de maneira excepcional. De acordo com os autores, por se tratar de um contexto costeiro (com um clima úmido que não favoreceria a preservação de fezes), a impregnação dos coprólitos pelo asfalto deve ocorrer rapidamente. Com isso, o estudo demonstrou que a preservação de coprólitos não é restrita apenas a climas áridos e frios, ou a cavernas e abrigos rochosos, ou mesmo a planícies de inundação e corpos d'água anóxicos (Mychajliw et al., 2020).

## **4. CONTEXTUALIZAÇÃO DO CAMPO DE ESTUDO**

### **4.1 ÁREA DE ESTUDO**

O material analisado neste trabalho foi coletado na seção tipo Milton Almeida (29°40'20.57" S; 56°51'59.20" W). Este afloramento apresenta sedimentos siltico-arenosos, níveis com cinzas vulcânicas e concreções carbonáticas (Kerber e Oliveira, 2008). Nele também foram encontrados osteodermos do dasipodídeo *Propraopus grandis* (Pitana e Ribeiro, 2007) e vértebras de um grande mamífero sem identificação (Kerber e Oliveira, 2008).

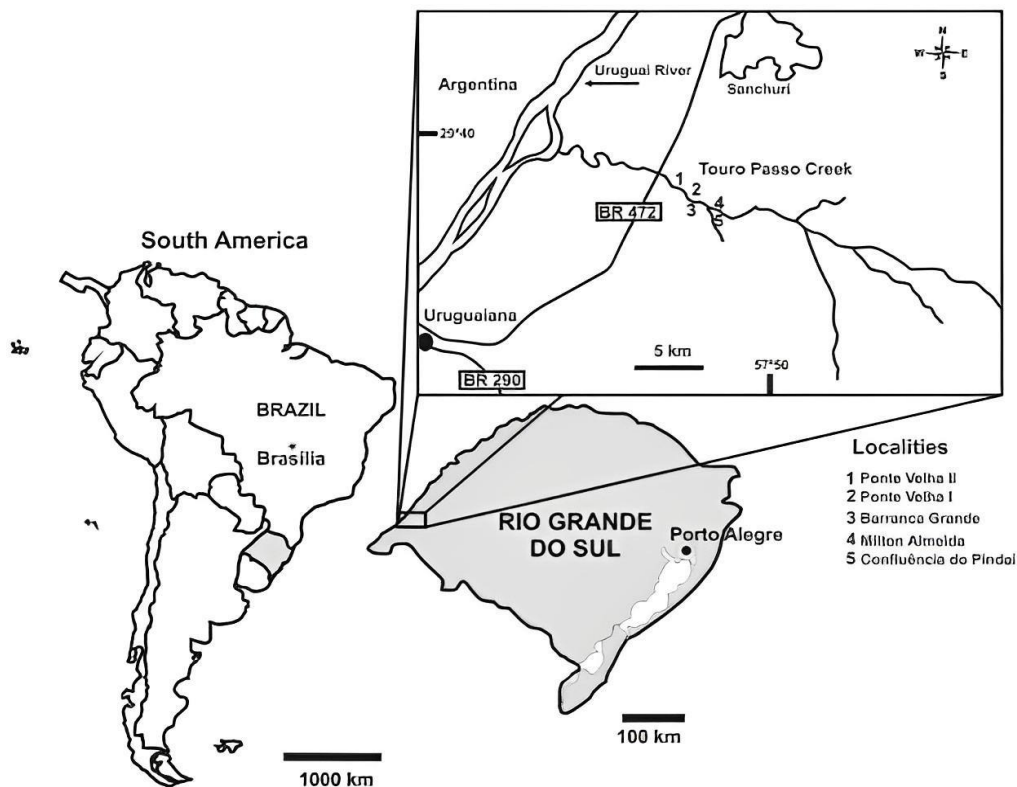
### **4.2 CONTEXTO GEOLÓGICO**

O Arroio Touro Passo, localizado no município de Uruguai, extremo oeste do Rio Grande do Sul, Brasil, é um dos afluentes do Rio Uruguai, com 55 km de extensão (Lopes, 2009). Em suas margens, afloram siltitos e argilitos que compõem a Formação Touro Passo (Figura 9), descrita em 1976 por Miguel Bombin (Bombin, 1976).

Esses sedimentos fluviais quaternários, que estão em contato discordante com as rochas ígneas do Grupo Serra Geral, foram classificados como uma unidade litoestratigráfica com base na seção tipo Milton Almeida e subdivididos em dois membros separados por um diastema: o membro basal rudáceo e o membro superior lamítico (Figura 10; Bombin, 1976; Kerber e Oliveira, 2008).

O primeiro membro é composto por conglomerados e arenitos silicificados, formados pela deposição em ambiente fluvial de alta energia, e apresenta fósseis de

vertebrados da megafauna, retrabalhados e fragmentados (Bombin, 1976; Kotzian e Simões, 2006; Lopes, 2009). O membro superior é constituído por silte e areia, com concreções carbonáticas em sua porção superior, depositados em ambientes de planície de inundação, onde são encontrados fósseis *in situ* de vertebrados e invertebrados (moluscos bivalves e gastrópodes), além de materiais arqueológicos (pontas de flechas, boleadeiras, batedores, entre outros) e carvão arqueológico (Bombin, 1976; Erthal et al., 2011; Kotzian e Simões, 2006; Lopes, 2009; Vidal e Wagner, 2020).

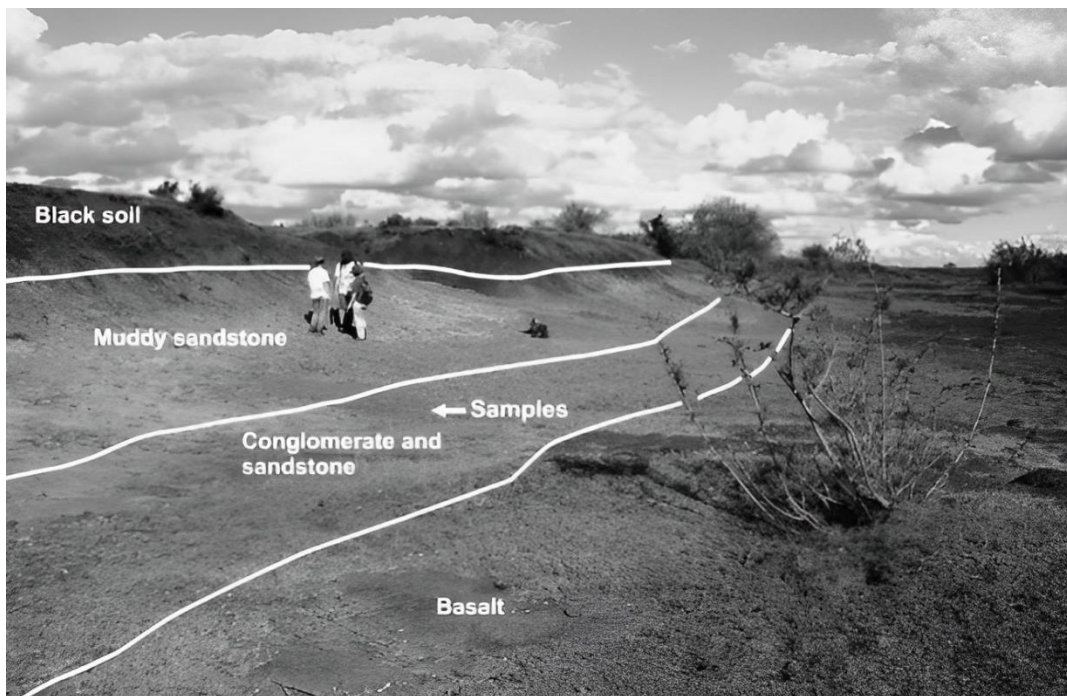


**Figura 9. Localização geográfica da Formação Touro Passo e de seus afloramentos.** Modificado de Kerber et al., 2011b.

Estudos posteriores consideram os membros da formação como episódios locais de sedimentação, que não representam unidades estratigráficas formais (Oliveira e Kerber, 2009; Oliveira e Lavina, 2000). No entanto, a Formação Touro Passo ainda necessita de mais estudos detalhados sobre sua composição estratigráfica e sobre sua assembleia fóssil (Kerber et al., 2011a; Oliveira e Kerber, 2009).

Os depósitos da formação caracterizam, portanto, depósitos de barras de pontal e planícies de inundação, associados a curso de um sistema fluvial meandriforme (Oliveira e Kerber, 2009).

Ao total, são identificados cinco afloramentos principais: Milton Almeida, Barranca Grande, Confluência do Pindaí, Ponte Velha I e Ponte Velha II (Bombin, 1976; Kerber e Oliveira, 2008). No entanto, os depósitos fluviais da formação também podem ser identificados em outros afluentes do rio Uruguai: arroio Imbaá, Quaraí, Ibicuí e Sanga da Cruz (Da-Rosa, 2003, 2007; Kerber e Oliveira, 2008).



**Figura 10. Litofácies da Formação Touro Passo, mostrando os níveis conglomeráticos e lamíticos.** Modificado de Kerber et al., 2011b.

### 4.3 ASSEMBLEIA FOSSILÍFERA E IDADE

O conteúdo fóssilífero é representado principalmente fósseis de vertebrados da megafauna pleistocênica, como, por exemplo, *Hemiauchenia paradoxa*, *Tapirus* sp., *Catagonus stenocephalus*, *Toxodon* sp., *Macrauchenia patachonica*, cf. *Neolicaphrium recens*, *Pampatherium typum*, *Holmesina paulacoutoi*, *Antifer* sp., *Equus (Amerhippus) neogaeus*, *Mylodontidae* indet., além de pequenos roedores, quelônios, teiídeos e aves, entre outros vertebrados (Gasparini et al., 2009; Hsiou, 2007; Kerber et al., 2011b; Kerber e Oliveira, 2008; Pitana e Ribeiro, 2007; Ribeiro et al., 1995; Scherer et al., 2009; Scherer et al., 2007). A presença do fóssil-guia *Equus*

(*Amerhippus*) *neogaeus* posiciona a Formação Touro Passo na Biozona *Equus neogaeus*, de idade-mamífero Lujanense (Pleistoceno final–Holoceno inicial), permitindo correlações bioestratigráficas com a Formação Sopas, no norte do Uruguai, e a Formação Yupoí/Toropí, da Argentina (Kerber et al., 2014; Oliveira e Kerber, 2009).

Na formação também são registrados fósseis de moluscos de água doce (Oliveira e Milder, 1990), troncos silicificados e carbonizados (Benicio et al., 2016; Tumeleiro, 2008), icnofósseis (Cardia et al., 2021; Kerber e Oliveira, 2008), além de ferramentas líticas (ver Vidal e Wagner, 2020).

Diferentes datações foram realizadas na formação, mas é importante ressaltar que os primeiros dados obtidos vieram de análises focadas nos níveis que continham materiais arqueológicos (Oliveira e Kerber, 2009). As primeiras datações foram realizadas com análises de  $^{14}\text{C}$  em amostras de troncos carbonizados e carvão, resultando em idades de ~11.010 a ~10.810 anos AP (Bombin, 1976; Miller, 1987). Posteriormente, foram realizados estudos de termoluminescência em amostras dos sedimentos lamíticos e basálticos (Da-Rosa, 2003; Milder, 2000), com datações que vão de 42.600 a 15.400 anos AP. Datações de espectroscopia de massa, utilizando moluscos, indicam a idade de ~15.970 anos AP (Kotzian et al., 2005). Mais recentemente, Kerber e colaboradores (2011) realizaram datações radiométricas em vertebrados (*Artiodactyla* indet., *Gomphoteriidae* indet. e *Toxodon* sp.), obtendo uma variação de ~28.000 a ~19.000 anos AP.

O intervalo de 42.600 anos e ~11.000 anos AP insere esses depósitos no Pleistoceno final, em acordo com a assembleia fossilífera encontrada na Formação Touro Passo e unidades correlacionadas (Oliveira e Kerber, 2009). No entanto, a grande variação de idades obtidas indica a complexidade deposicional e cronologia incerta da formação, decorrente de um regime sedimentar alternado, resultando em níveis com diferentes sedimentologias, características tafonômicas e idades (Kerber et al., 2011a; Kerber e Oliveira, 2008).

### 4.3 O PALEOAMBIENTE TOURO PASSO

Durante o final do Pleistoceno, a região Sul do Brasil apresentava uma mistura de táxons tropicais e intertropicais associados a táxons da região pampeana (Kerber e Oliveira, 2008). A presença de xenartros como, por exemplo, *Propraopus grandis*, *Pampatherium typum*, *Glyptodon clavipes*, *Myodontidae*. indet. e *Glossotherium* sp.,



indica ambientes abertos secos com vegetações esparsas para o paleoambiente Touro Passo (Kerber et al., 2011a). Já táxons como *Tayassu* sp., *Tapirus* sp. e *Hydrochoerus hydrochaeris* vivem, atualmente, em florestas úmidas e quentes, com a presença de corpos d'água perenes (Kerber et al., 2011a). A presença de *Catagonus stenocephalus*, *Hemiachenia paradoxa*, *Lama guanicoe* e *Hippidion* sp., por exemplo, caracteriza um clima frio e seco, com ambientes abertos que eram dominados por gramíneas (Kerber e Oliveira, 2008; Ribeiro et al., 2007).

Essa junção de faunas caracteriza, portanto, um paleoambiente tropical úmido a temperado, composto por um mosaico de áreas abertas e áreas florestadas próximas a cursos d'água (Bauermann e Macedo, 2007; Bombin, 1976; Kerber et al., 2011a; Kerber e Oliveira, 2008; Scherer et al., 2007). Essa combinação pode ter sido resultado tanto do *time-averaging* presente na formação, quanto das oscilações climáticas que aconteceram do final do Pleistoceno, questões estas que ainda necessitam de mais investigações (Kerber et al., 2014; Kerber et al., 2011a).

## 5. ANÁLISE INTEGRADORA

O material analisado no artigo desta dissertação "*Multi-proxy analysis on a carnivore coprolite found in southern Brazil reveals insights into the South American Late Pleistocene trophic chains*", consiste no único coprólito (MCP-5176-PV) proveniente da Formação Touro Passo, Pleistoceno Superior, do estado do Rio Grande do Sul.

A metodologia *multi-proxy* utilizada é descrita e seus resultados e inferências paleoecológicas são discutidos ao longo do artigo. O foco principal deste estudo é contribuir com o conhecimento sobre as relações ecológicas da megafauna que habitou a América do Sul, investigando o icnofóssil que consiste na segunda evidência descrita da presença de um carnívoro de grande porte para a Formação Touro Passo e um dos poucos coprólitos produzidos por um carnívoro já registrados no continente para o final do Pleistoceno.

Os principais resultados obtidos são apresentados a seguir:

- Os atributos morfométricos do coprólito, como o grande diâmetro e formato cilíndrico, apontam a origem taxonômica do produtor como grande carnívoro;

- Macroinclusões, identificadas por tomografia e microtomografia, representam, em sua totalidade, uma grande quantidade de osteodermos atribuídos a, possivelmente, um único indivíduo juvenil da Família Mylodontidae;
- Microinclusões vegetais (pólen, esporos e fitólitos) são resultantes de ingestão secundária, por meio da água ou alimentação, e indicam que o organismo habitava uma região com vegetação pampeana típica, próxima a cursos d'água, tendo depositado suas fezes em uma planície de inundação;
- A correlação entre os resultados obtidos permite inferir que o coprólito foi produzido por um Carnívora de grande porte, como os pertencentes às famílias Felidae, Ursidae ou Canidae.

Na América do Sul, o escasso registro de coprólitos atribuídos a carnívoros, em comparação, por exemplo, aos diversos estudos realizados com hienas na Europa, resulta em uma perda de informações importantes sobre dieta, saúde e habitat de grandes carnívoros da megafauna que habitaram o continente durante o Pleistoceno. Esta afirmação é enfatizada quando são analisados alguns dos estudos já realizados em diferentes localidades sul-americanas e a quantidade de informações que eles disponibilizam. Porém, também mostram que ainda há aspectos que precisam de mais investigação.

Em ambiente cavernícola, Tietze e colaboradores (2019) documentaram a fauna parasítica presente em 50 coprólitos, atribuídos a pequenos felídeos (comparáveis a indivíduos dos gêneros *Leopardus* ou *Herpailurus*), da Cueva Huenul 1 (Neuquén, Argentina), produzidos durante a transição Pleistoceno-Holoceno (~13.000 a 9.000 anos AP). Um total de 11 parasitas foram identificados, sendo eles ovos de nemátodos (*Toxocara cati*, Diotophymatidae, Oxyurida e Trichostrongylidae), de platelmintos (Trematoda) e oocistos de protozoários (*Cystoisospora felis*). Esses dados obtidos indicam a presença de vários parasitos com potencial zoonótico nesses felídeos, que podem, inclusive, ter papel como agentes transmissores dessas infecções nas primeiras ocupações humanas que também habitaram periodicamente a região.

Há registros também de coprólitos provenientes de afloramentos em ambiente aberto, onde são escavados ou coletados diretamente dos sedimentos. Verde e Ubilla (2003) analisaram dois coprólitos encontrados na localidade Piedra Pintada (Formação Sopas), no Uruguai. Com base na morfologia, coloração, tamanho e presença de fragmentos ósseos na matriz dos coprólitos, além da comparação com

fezes de carnívoros atuais, os autores concluíram que a origem taxonômica do produtor das fezes pode ser atribuída a canídeos ou felídeos, como *Lycalopex gymnocercus*, *Felis concolor* e *Panthera* cf. *P. onca*, ou até mesmo ao extinto *Smilodon populator*. Anterior a este estudo, o mesmo material foi analisado paleoparasitologicamente por Duarte e colaboradores (1999), que encontraram ovos de helmintos.

Na Argentina, Moreno Rodríguez e colaboradores (2022) recentemente descreveram um grande coprólito cilíndrico, com 39,59 mm de diâmetro, proveniente da localidade El Paraíso (Formação Luján). Além dos aspectos morfométricos, a investigação utilizou microtomografias para acessar as macroinclusões dentro da matriz do coprólito. Com essa técnica, os autores identificaram vários osteodermos de preguiças gigantes e fragmentos ósseos de um camelídeo. Aliando esses dados com a comparação com materiais atuais e outras fósseis já registradas, o coprólito foi atribuído a um grande carnívoro, provavelmente um *Smilodon populator*.

O material apresentado no artigo a seguir foi apresentado pela primeira vez por Kerber e Oliveira (2008). Investigações da morfologia, do tamanho e dos osteodermos de Pilosa visíveis na superfície, levaram os autores a identificá-lo como um coprólito de carnívoro. O produtor das fezes provavelmente era um carnívoro de porte comparável às onças-pardas (*Puma concolor*) e onças-pintadas (*Panthera onca*), mas também poderia ser um indicador da presença de outros táxons extintos, como o tigre-dentes-de-sabre (*Smilodon*), alguns canídeos de grande porte (*Theriodictys* e *Protocyon*) ou o urso-da-cara-curta (*Arctotherium*) na região. Este material foi encontrado no contexto da Formação Touro Passo (Pleistoceno) onde, a não ser por um único fragmento de molariforme de canídeo que foi encontrado em um dos afloramentos da formação, não havia outros registros de carnívoros nesses depósitos antes dessa descoberta (Kerber e Oliveira, 2008).

Cardia e colaboradores (2021) realizaram análises paleoparasitológicas em amostras do coprólitos MCP-5176-PV. Foram identificados oocistos semelhantes aos de protozoários da ordem Eucoccidiorida e ovos semelhantes aos de nemátodos da subordem Strongylida, que podem, inclusive, ser representantes de linhagens extintas desses grupos de parasitos. Além das análises microscópicas, foram utilizadas técnicas biomoleculares para extrair e identificar a presença de DNA do protozoário *Toxoplasma gondii*, que tem felídeos vivos como hospedeiros finais, mas não foi possível recuperar o material genético do parasito alvo. Ainda que a identificação taxonômica específica do produtor não tenha sido possível, pois ambos os grupos

obtidos nas análises são observados em vários grupos mamíferos carnívoros atuais, este estudo representou o primeiro registro de paleoparasitas de vertebrados para Formação Touro Passo, além de confirmar a atribuição do material a um Carnívora.

Com objetivo de complementar as análises realizadas previamente com dados paleopalínológicos, mineralógicos e uma investigação mais detalhada sobre os itens consumidos, a presente investigação demonstra a importância e a necessidade de mais estudos *multi-proxy* com os coprólitos de carnívoros do Pleistoceno da América do Sul.

Esta pesquisa não só contribui com os estudos tróficos sobre os pouco conhecidos megacarnívoros do Rio Grande do Sul, mas também pode auxiliar em estudos que investigam as dinâmicas climáticas e ambientais que ocorreram no final do Pleistoceno e como elas resultaram nos padrões paleobiogeográficos observados nos depósitos sul-americanos. Por fim, demonstra a importância da utilização dos coprólitos como ferramentas que complementam análises paleontológicas quando somatofósseis são escassos ou não estão presentes.

## 6. REFERÊNCIAS

- Agenbroad, L. D., & Mead, J. I. 1989. Quaternary geochronology and distribution of *Mammuthus* on the Colorado Plateau. *Geology*, 17(9), 861–864.
- Aldridge, R. J., Gabbott, S. E., Siveter, L. J., & Theron, J. N. 2006. Bromalites from the Soom Shale Lagerstätte (Upper Ordovician) of South Africa: palaeoecological and palaeobiological implications. *Palaeontology*, 49(4), 857–871. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2006.00570.x>
- Backwell, L., Pickering, R., Brothwell, D., Berger, L., Witcomb, M., Martill, D., Penkman, K., & Wilson, A. 2009. Probable human hair found in a fossil hyaena coprolite from Gladysvale cave, South Africa. *Journal of Archaeological Science*, 36(6), 1269–1276. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2009.01.023>
- Bajdek, P., Owocki, K., & Niedźwiedzki, G. 2014. Putative dicynodont coprolites from the Upper Triassic of Poland. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 411, 1–17. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2014.06.013>
- Bajdek, P., Owocki, K., Sennikov, A. G., Golubev, V. K., & Niedźwiedzki, G. 2017. Residues from the Upper Permian carnivore coprolites from Vyazniki in Russia - key questions in reconstruction of feeding habits. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 482, 70–82. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.05.033>

- Bajdek, P., Qvarnström, M., Owocki, K., Sulej, T., Sennikov, A. G., Golubev, V. K., & Niedźwiedzki, G. 2016. Microbiota and food residues including possible evidence of pre-mammalian hair in Upper Permian coprolites from Russia. *Lethaia*, 49(4), 455–477. <https://doi.org/10.1111/let.12156>
- Bauermann, S. G., & Macedo, R. B. 2007. Palinologia do quaternário no Rio Grande do Sul: Situação atual. *Workshop Do Quaternário Do Rio Grande Do Sul: Integrando Conhecimentos*, 35–37.
- Beltrame, M. O., Cañal, V., Llano, C., & Barberena, R. 2020. Macroparasites of megamammals: The case of a Pleistocene-Holocene extinct ground sloth from northwestern Patagonia, Argentina. *Quaternary International*, 568, 36–42. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2020.09.030>
- Benicio, J. R. W., Pires, E. F., Da Rosa, Á. A. S., Spiekermann, R., Uhl, D., & Jasper, A. 2016. A new fossil fabaceae wood from the pleistocene Touro Passo formation of Rio Grande do Sul, Brazil. *Fossil Imprint*, 72(3–4), 251–264. <https://doi.org/10.14446/FI.2016.251>
- Bombin, M. 1976. Modelo Paleoecológico evolutivo para o Neoquaternário da região da Campanha-Oeste do Rio Grande do Sul (Brasil) a Formação Touro Passo, seu conteúdoossilífero e a pedogênese pós-deposicional. *Comunicações Do Museu de Ciências Da PUCRGS*, 1–90.
- Bon, C., Berthouaud, V., Maksud, F., Labadie, K., Poulain, J., Artiguenave, F., Wincker, P., Aury, J.-M., & Elalouf, J.-M. 2012. Coprolites as a source of information on the genome and diet of the cave hyena. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1739), 2825–2830. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.0358>
- Borrero, L. A. 2009. The Elusive Evidence: The Archeological Record of the South American Extinct Megafauna. In G. Haynes (Ed.), *American megafaunal extinctions at the end of the Pleistocene*. 145–168. Springer. [https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8793-6\\_8](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8793-6_8)
- Bradley, W. H. 1946. Coprolites from the Bridger Formation of Wyoming, their composition and microorganisms. *American Journal of Science*, 244(3), 215–239.
- Bravo-Cuevas, V. M., Morales-García, N. M., Barrón-Ortiz, C. R., Theodor, J. M., & Cabral-Perdomo, M. A. 2017. Canid Coprolites from the Late Pleistocene of Hidalgo, Central Mexico: Importance for the Carnivore Record of North America. *Ichnos: An International Journal of Plant and Animal*, 24(4), 239–249. <https://doi.org/10.1080/10420940.2016.1270209>
- Brugal, J. P., & Fosse, P. 2004. Carnivores et hommes au Quaternaire en Europe de l'Ouest. *Revue de Paléobiologie*, 23(2), 575–595.

- Bryant, V. M., & Reinhard, K. J. 2012. Coprolites and archaeology: The missing links in understanding human health. *Vertebrate Coprolites. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 57, 379–387.
- Bunce, M., Worthy, T. H., Phillips, M. J., Holdaway, R. N., Willerslev, E., Haile, J., Shapiro, B., Scofield, R. P., Drummond, A., Kamp, P. J. J., & Cooper, A. 2009. The evolutionary history of the extinct ratite moa and New Zealand Neogene paleogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(49), 20646–20651. <https://doi.org/10.1073/pnas.0906660106>
- Callen, E. O. 1967. Analysis of the Tehuacan Coprolites. In D. S. Byers (Ed.), *The prehistory of the Tehuacan Valley* (Vol. 1, pp. 261–289). University of Texas Press.
- Cardia, D. F. F., Bertini, R. J., Camossi, L. G., Richini-Pereira, V. B., Losnak, D. O., Francischini, H., & Dentzien-Dias, P. 2021. Paleoparasitological analysis of a coprolite assigned to a carnivoran mammal from the Upper Pleistocene Touro Passo Formation, Rio Grande do Sul, Brazil. *Anais Da Academia Brasileira de Ciências*, vol. 93. <https://doi.org/10.1590/0001-3765202120190876>
- Carrión, J. S., Scott, L., Arribas, A., Fuentes, N., Gil-Romera, G., & Montoya, E. 2007. Pleistocene landscapes in central Iberia inferred from pollen analysis of hyena coprolites. *Journal of Quaternary Science*, 22(2), 191–202. <https://doi.org/10.1002/jqs.1024>
- Chame, M. 2003. Terrestrial mammal feces: a morphometric summary and description. *Memórias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 98 (suppl1), 71–94. <https://doi.org/10.1590/S0074-02762003000900014>
- Chimento, N. R., & Rey, L. 2008. Hallazgo de una feca fósil en el Pleistoceno Superior-Holoceno Inferior del partido de General Guido, provincia de Buenos Aires, Argentina. In *Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat.*, (Vol. 10, Issue 2).
- Chin, K. 2002. Analyses of Coprolites Produced by Carnivorous Vertebrates. *The Paleontological Society Papers*, 8, 43–50. <https://doi.org/10.1017/S1089332600001042>
- Chin, K. 2007. Thin Section Analysis of Lithified Coprolites (Fossil Feces). *Microscopy and Microanalysis*, 13(S02). <https://doi.org/10.1017/S143192760707540X>
- 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*, 18(3), 286–294.
- Chin, K., & Gill, B. D. 1996. Dinosaurs, dung beetles, and conifers: Participants in a Cretaceous food web. *Palaios*, 11(3), 280–285. <https://doi.org/10.2307/3515235>

- Coulson, R. A., Herbert, J. D., & Coulson, T. D. 1989. Biochemistry and Physiology of Alligator Metabolism in vivo. *American Zoologist*, 29(3), 921–934. <https://doi.org/10.1093/icb/29.3.921>
- Da-Rosa, A. A. S. 2003. Preliminary correlation of fluvial deposits at the extreme west of Rio Grande do Sul State, southern Brazil. *Latinamerican Congress of Sedimentology*, 3, 243–245.
- Da-Rosa, A. A. S. 2007. Geologia do Quaternário continental do RS: situação atual e perspectivas de trabalho. *Quaternário Do RS: Integrando Conhecimentos*, 7–13.
- de Oliveira, F. A., & Santucci, R. M. 2017. Criteria for recognition and taphonomy of coprolites from the Serra da Galga Member, Marília Formation (Upper Cretaceous), Minas Gerais, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 78, 1–16. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2017.05.012>
- Dentzien-Dias, P. C., de Figueiredo, A. E. Q., Horn, B., Cisneros, J. C., & Schultz, C. L. 2012. Paleobiology of a unique vertebrate coprolites concentration from Rio do Rasto Formation (Middle/Upper Permian), Paraná Basin, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 40, 53–62. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2012.09.008>
- Dentzien-Dias, P. C., Poinar, G., de Figueiredo, A. E. Q., Pacheco, A. C. L., Horn, B. L. D., & Schultz, C. L. 2013. Tapeworm Eggs in a 270 Million-Year-Old Shark Coprolite. *PLoS ONE*, 8(1), e55007. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0055007>
- Dentzien-Dias, P., Carrillo-Briceño, J. D., Francischini, H., & Sánchez, R. 2018. Paleoeological and taphonomical aspects of the Late Miocene vertebrate coprolites (Urumaco Formation) of Venezuela. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 490, 590–603. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.11.048>
- Dentzien-Dias, P., & Francischini, H. 2020. Coprólitos e Outros Bromálitos de Vertebrados. In D. Sedorko & H. Francischini (Eds.), *Iconologia: interações entre organismos e substratos* (pp. 451–478). CRV.
- Dentzien-Dias, P., Poinar, G., & Francischini, H. 2017. A new actinomycete from a Guadalupian vertebrate coprolite from Brazil. *Historical Biology*, 29(6), 770–776. <https://doi.org/10.1080/08912963.2016.1241247>
- DeVore, M. L., Kenrick, P., Pigg, K. B., & Ketcham, R. A. 2006. Utility of high-resolution x-ray computed tomography (HRXCT) for paleobotanical studies: an example using London Clay fruits and seeds. *American Journal of Botany*, 93(12), 1848–1851. <https://doi.org/10.3732/ajb.93.12.1848>
- Diedrich, C. G. 2012. Typology of Ice Age spotted hyena *Crocuta crocuta spelaea* (Goldfuss, 1823) coprolite aggregate pellets from the European Late Pleistocene

and their significance at dens and scavenging sites. *Vertebrate Coprolites. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 57, 369–377.

- Donoghue, P. C. J., Bengtson, S., Dong, X., Gostling, N. J., Huldtgren, T., Cunningham, J. A., Yin, C., Yue, Z., Peng, F., & Stampanoni, M. 2006. Synchrotron X-ray tomographic microscopy of fossil embryos. *Nature*, 442(7103), 680–683. <https://doi.org/10.1038/nature04890>
- Duarte, A. N., Verde, M., Ubilla, M., Araújo, A., Martins, P. C., Reinhard, K. J., & Ferreira, L. F. 1999. Note on parasite eggs in mineralized carnivora coprolites from the Upper Pleistocene Sopas Formation, Uruguay. *Paleopathology Newsletter*, 6–8.
- Duffin, C. J. 2012. The earliest published records of coprolites. *Vertebrate Coprolites. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 57, 25–29.
- Duffin, C. J. 2013. Bezoar stones and their mounts. *Jewellery History Today*, 3–4.
- Erthal, F., Kotzian, C. B., & Simões, M. G. 2011. Fidelity of molluscan assemblages from the touro passo formation (pleistocene-holocene), Southern Brazil: Taphonomy as a tool for discovering natural baselines for freshwater communities. *Palaios*, 26(7), 433–446. <https://doi.org/10.2110/palo.2010.p10-145r>
- Espigares, M. P., Martínez-Navarro, B., Palmqvist, P., Ros-Montoya, S., Toro, I., Agustí, J., & Sala, R. 2013. Homo vs. Pachycrocuta: Earliest evidence of competition for an elephant carcass between scavengers at Fuente Nueva-3 (Orce, Spain). *Quaternary International*, 295, 113–125. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2012.09.032>
- Farlow, J. O., Chin, K., Argast, A., & Poppy, S. 2010. Coprolites from the Pipe Creek Sinkhole (Late Neogene, Grant County, Indiana, U.S.A.). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(3), 959–969. <https://doi.org/10.1080/02724631003762906>
- Ferreira, L. F., Araújo, A., Confalonieri, U., & Chame, M. 1989. Acanthocefalan eggs in animal coprolites from archaeological sites from Brazil. *Memórias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 84(2), 201–203. <https://doi.org/10.1590/S0074-02761989000200007>
- Ferreira, L. F., Araújo, A., Duarte, A. N., & Araujo, A. 1993. Nematode Larvae in Fossilized Animal Coprolites from Lower and Middle Pleistocene Sites, Central Italy. *The Journal of Parasitology*, 79(3), 440. <https://doi.org/10.2307/3283583>
- Fisher, D. C. 1981a. Taphonomic interpretation of enamel-less teeth in the Shotgun local fauna (Paleocene, Wyoming). *Contributions from the Museum of Paleontology, The University of Michigan*, 25(13), 259–275.



- Fisher, D. C. 1981b. Crocodylian scatology, microvertebrate concentrations, and enamel-less teeth. *Paleobiology*, 7(2), 262–275. <https://doi.org/10.1017/S0094837300004048>
- Francischini, H., Dentzien-Dias, P., & Schultz, C. L. 2018. A fresh look at ancient dung: the Brazilian Triassic coprolites revisited. *Lethaia*, 51(3), 389–405. <https://doi.org/10.1111/let.12251>
- Francischini, H., Paes Neto, V. D., Martinelli, A. G., Pereira, V. P., Marinho, T. S., Teixeira, V. P. A., Ferraz, M. L. F., Soares, M. B., & Schultz, C. L. 2016. Invertebrate traces in pseudo-coprolites from the upper Cretaceous Marília Formation (Bauru Group), Minas Gerais State, Brazil. *Cretaceous Research*, 57, 29–39. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2015.07.016>
- Francischini H. R. D. 2018. *Paleoicnologia de Vertebrados da Bacia do Paraná, com Ênfase nos Registros dos Depósitos Continentais*. Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- G. C. Amstutz. 1958. Coprolites: A Review of the Literature and a Study of Specimens from Southern Washington. *SEPM Journal of Sedimentary Research*, Vol. 28. <https://doi.org/10.1306/74D7084E-2B21-11D7-8648000102C1865D>
- Gasparini, G. M., Kerber, L., & Oliveira, E. V. 2009. *Catagonus stenocephalus* (Lund in Reinhart, 1880) (Mammalia, Tayassuidae) in the Touro Passo Formation (late Pleistocene), Rio Grande do Sul, Brazil. Taxonomic and palaeoenvironmental comments. *Neues Jahrbuch Fur Geologie Und Palaontologie-Abhandlungen*, 254, 261–273.
- Gatta, M., Sinopoli, G., Giardini, M., Giaccio, B., Hajdas, I., Pandolfi, L., Bailey, G., Spikins, P., Rolfo, M. F., & Sadori, L. 2016. Pollen from Late Pleistocene hyena (*Crocuta crocuta spelaea*) coprolites: An interdisciplinary approach from two Italian sites. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 233, 56–66. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2016.07.005>
- Gilbert, M. T. P., Jenkins, D. L., Götherstrom, A., Naveran, N., Sanchez, J. J., Hofreiter, M., Thomsen, P. F., Binladen, J., Higham, T. F. G., Yohe, R. M., Parr, R., Cummings, L. S., & Willerslev, E. 2008. DNA from Pre-Clovis Human Coprolites in Oregon, North America. *Science*, 320(5877), 786–789. <https://doi.org/10.1126/science.1154116>
- Gill, F. L., & Bull, I. D. 2012. Lipid analysis of vertebrate coprolites. *Vertebrate Coprolites. New Mexico Museum of Natural History and Science. Bulletin*, 57, 93–98.
- Gill, F. L., Crump, M. P., Schouten, R., & Bull, I. D. 2009. Lipid analysis of a ground sloth coprolite. *Quaternary Research*, 72(2), 284–288. <https://doi.org/10.1016/j.yqres.2009.06.006>

- González-Sampériz, P., Montes, L., & Utrilla, P. 2003. Pollen in hyena coprolites from Gabasa Cave (northern Spain). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 126(1–2), 7–15. [https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(03\)00033-2](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(03)00033-2)
- Hagey, L. R., Vidal, N., Hofmann, A. F., & Krasowski, M. D. 2010. Evolutionary diversity of bile salts in reptiles and mammals, including analysis of ancient human and extinct giant ground sloth coprolites. *BMC Evolutionary Biology*, 10(1), 133. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-133>
- Halfpenny, J. C., & Biesiot, E. 1986. *A field guide to mammal tracking in North America* (J. Halfpenny & E. Biesiot, Eds.; 2nd ed.). Big Earth Publishing.
- Hansen, R. M. 1978. Shasta ground sloth food habits, Rampart Cave, Arizona. *Paleobiology*, 4(3), 302–319. <https://doi.org/10.1017/S0094837300006011>
- Häntzschel, W., El-Baz, F., & Amstutz, G. C. 1968. *Coprolites: An Annotated Bibliography* (W. Häntzschel, F. El-Baz, & G. C. Amstutz, Eds.; Vol. 108). Geological Society of America.
- Hofreiter, M., Betancourt, J. L., Sbriller, A. P., Markgraf, V., & McDonald, H. G. 2003. Phylogeny, diet, and habitat of an extinct ground sloth from Cuchillo Curá, Neuquén Province, southwest Argentina. *Quaternary Research*, 59(3), 364–378. [https://doi.org/10.1016/S0033-5894\(03\)00030-9](https://doi.org/10.1016/S0033-5894(03)00030-9)
- Hofreiter, M., Poinar, H. N., Spaulding, W. G., Bauer, K., Martin, P. S., Possnert, G., & Paabo, S. 2000. A molecular analysis of ground sloth diet through the last glaciation. *Molecular Ecology*, 9(12), 1975–1984. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2000.01106.x>
- Hollocher, K., & Hollocher, T. 2012. Early processes in the fossilization of terrestrial feces to coprolites, and microstructure preservation. *Vertebrate Coprolites. New Mexico Museum of Natural History and Science. Bulletin*, 57, 79–91.
- 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*, 16, 547–565.
- Hsiou, A. S. 2007. A new Teiidae species (Squamata, Scincomorpha) from the late pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 10(3), 181–194.
- Huisman, D. J., Ngan-Tillard, D., Tensen, M. A., Laarman, F. J., & Raemaekers, D. C. M. 2014. A question of scales: studying Neolithic subsistence using micro-CT scanning of midden deposits. *Journal of Archaeological Science*, 49, 585–594. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2014.05.006>

- 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, 221–229.
- Hunt, A. P., Chin, K., & Lockley, M. G. 1994. The Palaeobiology of Vertebrate Coprolites. In S. K. Donovan (Ed.), *The Palaeobiology of Trace Fossils* (pp. 221–239). Johns Hopkins University Press.
- Hunt, A. P., & Lucas, S. G. 2012. Descriptive terminology of coprolites and recent feces. *Vertebrate Coprolites. New Mexico Museum of Natural History and Science. Bulletin*, 57, 153–160.
- Hunt, A. P., & Lucas, S. G. 2018. The record of sloth coprolites in North and South America: implications for terminal Pleistocene extinctions. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 79, 277–298.
- Hunt, A. P., & Lucas, S. G. 2020. Hyena hegemony: biogeography and taphonomy of Pleistocene vertebrate coprolites with description of a new mammoth coprolite ichnotaxon. *Ichnos*, 27(2), 111–121.  
<https://doi.org/10.1080/10420940.2019.1612393>
- Hunt, A. P., & Lucas, S. G. 2021a. Coprolites of *Borophagus* (Mammalia: Canidae) from Western North America and the Distribution of the Coprolites of Bone-Cracking Carnivores in the Late Cenozoic. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 82, 151–159.
- Hunt, A. P., & Lucas, S. G. 2021b. The ichnology of vertebrate consumption: Dentalites, gastroliths and bromalites. *The Ichnology of Vertebrate Consumption. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 87.
- Hunt, A. P., & Lucas, S. G. 2022. Coprolites in Caves: Late Pleistocene Coprofaunas of the American Southwest and Their Significance. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 88, 343.
- Hunt, A. P., Lucas, S. G., Milàn, J., & Spielmann, J. 2012c. Vertebrate Coprolite Studies: Status and Prospectus. *Vertebrate Coprolites. New Mexico Museum of Natural History and Science. Bulletin*, 57, 5–24.
- Hunt, A. P., Lucas, S. G., & Spielmann, J. 2012a. New Coprolite Ichnotaxa from the Buckland Collection at the Oxford University Museum of Natural History. *Vertebrate Coprolites. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 57, 115–124.
- Hunt, A. P., Lucas, S. G., & Spielmann, J. 2012b. The Bromalite Collection at the National Museum of Natural History (Smithsonian Institution), with Descriptions of New Ichnotaxa and Notes on Other Significant Coprolite Collections. *Vertebrate Coprolites. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 57, 105–114.

- Hunt, A. P., Lucas, S. G., Spielmann, J. A., & Lerner, A. J. 2007. A review of vertebrate coprolites of the Triassic with descriptions of new Mesozoic ichnotaxa. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 41(2005), 88–107.
- Jenkins, D. L., Davis, L. G., Stafford, T. W., Campos, P. F., Hockett, B., Jones, G. T., Cummings, L. S., Yost, C., Connolly, T. J., Yohe, R. M., Gibbons, S. C., Raghavan, M., Rasmussen, M., Paijmans, J. L. A., Hofreiter, M., Kemp, B. M., Barta, J. L., Monroe, C., Gilbert, M. T. P., & Willerslev, E. 2012. Clovis Age Western Stemmed Projectile Points and Human Coprolites at the Paisley Caves. *Science*, 337(6091), 223–228. <https://doi.org/10.1126/science.1218443>
- Jouy-Avantin, F., Combes, C., (de), H. L., Miskovsky, J.-C., & Mone, H. 1999. Helminth Eggs in Animal Coprolites from a Middle Pleistocene Site in Europe. *The Journal of Parasitology*, 85(2), 376. <https://doi.org/10.2307/3285652>
- Jouy-Avantin, F., Debenath, A., Moigne, A. M., & Moné, H. 2003. A standardized method for the description and the study of coprolites. *Journal of Archaeological Science*, 30(3), 367–372. <https://doi.org/10.1006/jasc.2002.0848>
- Karpinski, E., Mead, J. I., & Poinar, H. N. 2017. Molecular identification of paleofeces from Bechan Cave, southeastern Utah, USA. *Quaternary International*, 443, 140–146. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2017.03.068>
- Kerber, L., Kinoshita, A., José, F. A., Graciano Figueiredo, A. M., Oliveira, É. V., & Baffa, O. 2011a. Electron Spin Resonance dating of the southern Brazilian Pleistocene mammals from Touro Passo Formation, and remarks on the geochronology, fauna and palaeoenvironments. *Quaternary International*, 245(2), 201–208. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2010.10.010>
- Kerber, L., & Oliveira, E. V. 2008. Fósseis de vertebrados da Formação Touro Passo (Pleistoceno Superior), Rio Grande do Sul, Brasil: atualização dos dados e novas contribuições. *Gaea - Journal of Geoscience*, 4(2), 49–64. <https://doi.org/10.4013/gaea.20082.02>
- Kerber, L., Pitana, V. G., Ribeiro, A. M., Hsiou, A. S., & Oliveira, E. V. 2014. Late Pleistocene vertebrates from Touro Passo Creek (Touro Passo Formation), southern Brazil: a review. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 31, 248–259.
- Kerber, L., Ribeiro, A. M., & Oliveira, E. V. 2011b. The first record of *Galea* Meyen, 1832 (Rodentia, Hystricognathi, Caviidae) in the late Pleistocene of southern Brazil and its palaeobiogeographic implications. *Alcheringa*, 35(3), 445–457. <https://doi.org/10.1080/03115518.2011.533985>
- Kirillova, I. V., Argant, J., Lapteva, E. G., Korona, O. M., van der Plicht, J., Zinovyev, E. V., Kotov, A. A., Chernova, O. F., Fadeeva, E. O., Baturina, O. A., Kabilov, M. R., Shidlovskiy, F. K., & Zanina, O. G. 2016. The diet and environment of

- mammoths in North-East Russia reconstructed from the contents of their feces. *Quaternary International*, 406, 147–161. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.11.002>
- Knaust, D. 2020. Invertebrate coprolites and cololites revised. *Papers in Palaeontology*, 6(3), 385–423. <https://doi.org/10.1002/spp2.1297>
- Kotzian, C. B., & Simões, M. G. 2006. Taphonomy of recent freshwater molluscan death assemblages, Touro Passo Stream, Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 9(2), 243–260.
- Kotzian, C. B., Simões, M. G., Da-Rosa, A. A. S., & Milder, S. E. S. 2005. AMS Radiocarbon dating of freshwater mollusk shells from the Touro Passo Formation (Pleistocene-Holocene), RS, Brazil. *6th Congresso Latino Americano de Paleontologia*.
- Long, A., Hansen, R. M., & Martin, P. S. 1974. Extinction of the Shasta ground sloth. *Geological Society of America Bulletin*, 85(12), 1843–1848.
- Lopes, R. P. 2009. *Alterações Post Mortem (Pseudopaleopatologias) em Fósseis de Mamíferos Pleistocênicos do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil*. Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Marcolino, C. P., Isaias, R. M. dos S., Cozzuol, M. A., Cartelle, C., & Dantas, M. A. T. 2012. Diet of *Palaeolama major* (Camelidae) of Bahia, Brazil, inferred from coprolites. *Quaternary International*, 278, 81–86. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2012.04.002>
- Markgraf, V. 1985. Late Pleistocene Faunal Extinctions in Southern Patagonia. *Science*, 228(4703), 1110–1112. <https://doi.org/10.1126/science.228.4703.1110>
- Marlar, R. A., Leonard, B. L., Billman, B. R., Lambert, P. M., & Marlar, J. E. 2000. Biochemical evidence of cannibalism at a prehistoric Puebloan site in southwestern Colorado. *Nature*, 407(6800), 74–78. <https://doi.org/10.1038/35024064>
- Martin, P. S., Sabels, B. E., & Shutler, D. 1961. Rampart Cave coprolite and ecology of the shasta ground sloth. *American Journal of Science*, 259(2), 102–107. <https://doi.org/10.2475/ajs.259.2.102>
- Martínez, J. G., Aschero, C. A., Powell, J. E., & Rodríguez, M. F. 2004. First evidence of extinct megafauna in the Southern Argentinian Puna. *Current Research in the Pleistocene*, 21, 104–107.
- Mead, J. I., & Agenbroad, L. D. 1992. Isotope Dating of Pleistocene Dung Deposits from the Colorado Plateau, Arizona and Utah. *Radiocarbon*, 34(1), 1–19. <https://doi.org/10.1017/S0033822200013370>

- Mead, J. I., Agenbroad, L. D., Davis, O. K., & Martin, P. S. 1986. Dung of *Mammuthus* in the Arid Southwest, North America. *Quaternary Research*, 25(1), 121–127. [https://doi.org/10.1016/0033-5894\(86\)90048-7](https://doi.org/10.1016/0033-5894(86)90048-7)
- Mead, J. I., Schroeder, B. A., & Yost, C. L. 2021. Late Pleistocene Shasta Ground Sloth (*Xenarthra*) Dung, Diet, and Environment from the Sierra Vieja, Presidio County, Texas. *The Texas Journal of Science*, 73(1). [https://doi.org/10.32011/txjsci\\_73\\_1\\_Article3](https://doi.org/10.32011/txjsci_73_1_Article3)
- Mead, J. I., & Swift, S. L. 2012. Late Pleistocene (Rancholabrean) dung deposits of the Colorado Plateau, western North America. *Vertebrate Coprolites. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 57, 337–342.
- Meng, J., & Wyss, A. R. 1997. Multituberculate and other mammal hair recovered from Palaeogene excreta. *Nature*, 385(6618), 712–714. <https://doi.org/10.1038/385712a0>
- Milà, J. 2012. Crocodylian Scatology - a look into morphology, internal architecture, inter- and intraspecific variation and prey remains in extant crocodylian feces. *Vertebrate Coprolites. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 57, 65–71.
- Milán, J., Rasmussen B. W., & Lynnerup, L. 2012. A coprolite in the MDCT-scanner – internal architecture and bone contents revealed. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 57(September 2015), 99–103.
- Milder, S. E. S. 2000. *Arqueologia do Sudeste do Rio Grande do Sul: Uma perspectiva Geoarqueológica*. Universidade de São Paulo.
- Miller. 1987. Pesquisas arqueológicas paleoindígenas no Brasil Ocidental. *Estúdios Atacameños*, 3(3), 53–57.
- Mohammed, A., & Abdullah, A. 2018. Scanning Electron Microscopy (SEM): A Review. *International Conference on Hydraulics and Pneumatics*, 77–85.
- Moore, D. M. 1978. Post-glacial vegetation in the South Patagonian territory of the giant ground sloth, *Mylodon*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 77(3), 177–202. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1978.tb01398.x>
- Moreno Rodríguez, A. P., Chimento, N. R., Agnolin, F. L., Jofre, G., & Gentil, A. 2022. A possible *Smilodon* (Mammalia, Felidae) coprolite from the Pleistocene of Argentina. *Palaios*, 37(7), 402–410. <https://doi.org/10.2110/palo.2021.056>
- Morgan, G. S., Albury, N. A., Rímoli, R., Lehman, P., Rosenberger, A. L., & Cooke, S. B. 2018. The Cuban Crocodile (*Crocodylus rhombifer*) from Late Quaternary Underwater Cave Deposits in the Dominican Republic. *American Museum Novitates*, 2018(3916), 1. <https://doi.org/10.1206/3916.1>

- Mychajliw, A. M., Rice, K. A., Tewksbury, L. R., Southon, J. R., & Lindsey, E. L. 2020. Exceptionally preserved asphaltic coprolites expand the spatiotemporal range of a North American paleoecological proxy. *Scientific Reports*, 10(1), 5069. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-61996-y>
- Niedźwiedzki, G., Bajdek, P., Owocki, K., & Kear, B. P. 2016. An Early Triassic polar predator ecosystem revealed by vertebrate coprolites from the Bulgo Sandstone (Sydney Basin) of southeastern Australia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 464, 5–15. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2016.04.003>
- Northwood, C. 2005. Early Triassic coprolites from Australia and their palaeobiological significance. *Palaeontology*, 48(1), 49–68. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2004.00432.x>
- Oliveira, E., & Kerber, L. 2009. Paleontologia e aspectos geológicos das sucessões do final do Neógeno no sudoeste do Rio Grande do Sul, Brasil. *Gaea - Journal of Geoscience*, 5(1), 21–34. <https://doi.org/10.4013/gaea.2009.51.03>
- Oliveira, E. V., & Lavina, E. L. 2000. Mamíferos: protagonistas dos tempos modernos. In M. Holz & L. F. De Ros (Eds.), *Paleontologia do Rio Grande do Sul* (pp. 376–397). Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Oliveira, E. V., & Milder, S. E. S. 1990. Considerações preliminares sobre uma nova fauna de moluscos fósseis da Formação Touro Passo (Pleistoceno Superior-Holoceno Inferior). *Veritas: Revista Da Pontifícia Universidade Católica Do Rio Grande Do Sul*, 35(137), 121–129.
- Oyarzún-Ruiz, P., Pérez-Espinoza, S. A., González-Saldías, F., Martin, F., & Moreno, L. 2021. Paleoparasitological survey of coprolites of Darwin's ground sloth *Myodon darwini* (Xenarthra, Folivora: Mylodontidae) from Cueva del Milodón Natural Monument, Chilean Patagonia. *Archaeological and Anthropological Sciences*, 13(8), 138. <https://doi.org/10.1007/s12520-021-01383-4>
- Parker, T. J. 1880. On the Intestinal Spiral Valve in the genus *Raia*. *The Transactions of the Zoological Society of London*, 11(2), 49–61. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1980.tb00349.x>
- Peabody, F. E. 1948. Reptile and amphibian trackways from the lower Triassic Moenkopi Formation of Arizona and Utah (Vol. 27, Issue 8). University of California Publications.
- Pemberton, S. G. 2012. William Buckland (1784-1856) and Henry De la Beche (1796-1855): The early history of coprolites. *Vertebrate Coprolites. New Mexico Museum of Natural History and Science. Bulletin*, 57, 29–43.
- Pérez, L., Toledo, N., Vizcaíno, S., & Bargo, S. 2018. Los Restos Tegumentarios De Perezosos Terrestres (Xenarthra, Folivora) De Última Esperanza (Chile). Cronología De Los Reportes, Origen Y Ubicación Actual. *Publicación Electrónica*

de La Asociación Paleontológica Argentina.  
<https://doi.org/10.5710/peapa.17.11.2017.246>

- Perri, A. R., Heinrich, S., Gur-Arieh, S., & Saunders, J. J. 2017. Earliest Evidence of *Toxocara* sp. in a 1.2-Million-Yr-Old Extinct Hyena (*Pachycrocuta brevirostris*) Coprolite from Northwest Pakistan. *Journal of Parasitology*, 103(1), 138–141. <https://doi.org/10.1645/16-71>
- Pesquero, M., Souza-Egipsy, V., Alcalá, L., Ascaso, C., & Fernández-Jalvo, Y. 2013. Calcium phosphate preservation of faecal bacterial negative moulds in hyaena coprolites. *Acta Palaeontologica Polonica*, 59. <https://doi.org/10.4202/app.2012.0067>
- Petrigh, R. S., Martínez, J. G., Mondini, M., & Fugassa, M. H. 2019. Ancient parasitic DNA reveals *Toxascaris leonina* presence in Final Pleistocene of South America. *Parasitology*, 146(10), 1284–1288. <https://doi.org/10.1017/S0031182019000787>
- Petrigh, R. S., Velázquez, N. J., Fugassa, M. H., Burry, L. S., Mondini, M., & Korstanje, M. A. 2021. Herbivore coprolites from the South-Central Andes. A multiproxy study at Los Viscos Archaeological Site, Catamarca, Argentina. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 38, 103063. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2021.103063>
- Pineda, A., Saladié, P., Expósito, I., Rodríguez-Hidalgo, A., Cáceres, I., Huguet, R., Rosas, A., López-Polín, L., Estalrich, A., García-Taberner, A., & Vallverdú, J. 2017. Characterizing hyena coprolites from two latrines of the Iberian Peninsula during the Early Pleistocene: Gran Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos) and la Mina (Barranc de la Boella, Tarragona). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 480, 1–17. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.04.021>
- Pitana, V. G., & Ribeiro, A. M. 2007. Novos materiais de *Propraopus* Ameghino, 1881 (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) do Pleistoceno final, Rio Grande do Sul, Brasil. *Gaea - Journal of Geoscience*, 3(2), 60–67. <http://www.revistas.unisinos.br/index.php/gaea/article/view/5866>
- Poinar, G., & Boucot, A. J. 2006. Evidence of intestinal parasites of dinosaurs. *Parasitology*, 133(02), 245. <https://doi.org/10.1017/S0031182006000138>
- Poinar, H., Kuch, M., McDonald, G., Martin, P., & Pääbo, S. 2003. Nuclear Gene Sequences from a Late Pleistocene Sloth Coprolite. *Current Biology*, 13(13), 1150–1152. [https://doi.org/10.1016/S0960-9822\(03\)00450-0](https://doi.org/10.1016/S0960-9822(03)00450-0)
- Poinar, H. N., Hofreiter, M., Spaulding, W. G., Martin, P. S., Stankiewicz, B. A., Bland, H., Evershed, R. P., Possnert, G., & Pääbo, S. 1998. Molecular Coproscopy: Dung and Diet of the Extinct Ground Sloth *Nothrotheriops shastensis*. *Science*, 281(5375), 402–406. <https://doi.org/10.1126/science.281.5375.402>



- Poinar, H. N., Kuch, M., Sobolik, K. D., Barnes, I., Stankiewicz, A. B., Kuder, T., Spaulding, W. G., Bryant, V. M., Cooper, A., & Pääbo, S. 2001. A molecular analysis of dietary diversity for three archaic Native Americans. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(8), 4317–4322. <https://doi.org/10.1073/pnas.061014798>
- Prasad, V., Strömberg, C. A. E., Alimohammadian, H., & Sahni, A. 2005. Paleontology: Dinosaur coprolites and the early evolution of grasses and grazers. *Science*, 310(5751), 1177–1180. <https://doi.org/10.1126/science.1118806>
- Prous, A., & Fogaça, E. 1999. Archaeology of the Pleistocene-Holocene boundary in Brazil. *Quaternary International*, 53–54, 21–41. [https://doi.org/10.1016/S1040-6182\(98\)00005-6](https://doi.org/10.1016/S1040-6182(98)00005-6)
- Qvarnström, M., Anagnostakis, S., Lindskog, A., Scheer, U., Vajda, V., Rasmussen, B. W., Lindgren, J., & Eriksson, M. E. 2019a. Multi-proxy analyses of Late Cretaceous coprolites from Germany. *Lethaia*, 52(4), 550–569. <https://doi.org/10.1111/let.12330>
- Qvarnström, M., Fikáček, M., Vikberg Wernström, J., Huld, S., Beutel, R. G., Arriaga-Varela, E., Ahlberg, P. E., & Niedźwiedzki, G. 2021. Exceptionally preserved beetles in a Triassic coprolite of putative dinosauriform origin. *Current Biology*, 31(15), 3374–3381.e5. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.05.015>
- Qvarnström, M., Niedźwiedzki, G., Tafforeau, P., Žigaitė, Ž., & Ahlberg, P. E. 2017. Synchrotron phase-contrast microtomography of coprolites generates novel palaeobiological data. *Scientific Reports*, 7(1), 2723. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-02893-9>
- Qvarnström, M., Niedźwiedzki, G., & Žigaitė, Ž. 2016. Vertebrate coprolites (fossil faeces): An underexplored Konservat-Lagerstätte. *Earth-Science Reviews*, 162, 44–57. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2016.08.014>
- Qvarnström, M., Wernström, J. V., Piechowski, R., Tałanda, M., Ahlberg, P. E., & Niedźwiedzki, G. 2019b. Beetle-bearing coprolites possibly reveal the diet of a Late Triassic dinosauriform. *Royal Society Open Science*, 6(3). <https://doi.org/10.1098/rsos.181042>
- Reumer, J., Mol, D., & Borst, W. 2010. The first Late Pleistocene coprolite of *Crocota crocuta spelaea* from the North Sea. *Deinsea*, 14(1), 15–18.
- Ribeiro, A. M., Alvarenga, H. M., & Rosenau, M. 1995. Primeiro registro de ave fóssil para a Formação Touro Passo (Pleistoceno superior-Holoceno inferior) do Rio Grande do Sul. *Congresso Brasileiro de Paleontologia*, 14, 107.
- Ribeiro, A. M., Scherer, C. S., & Pitana, V. G. 2007. Mamíferos do Pleistoceno do Rio Grande do Sul, Brasil: estado atual do conhecimento. *Quaternário Do RS: Integrando Conhecimentos*.

- Rodrigues, M. I. C., da Silva, J. H., Santos, F. E. P., Dentzien-Dias, P., Cisneros, J. C., de Menezes, A. S., Freire, P. T. C., & Viana, B. C. 2018. Physicochemical analysis of Permian coprolites from Brazil. *Spectrochimica Acta Part A: Molecular and Biomolecular Spectroscopy*, 189, 93–99. <https://doi.org/10.1016/j.saa.2017.08.011>
- Rodríguez-de la Rosa, R. A., Cevallos-Ferriz, S. R. S., & Silva-Pineda, A. 1998. Paleobiological implications of Campanian coprolites. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 142(3–4), 231–254. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(98\)00052-2](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(98)00052-2)
- Sanz, M., Daura, J., Égüez, N., & Brugal, J. P. 2016. Not only hyenids: A multi-scale analysis of Upper Pleistocene carnivore coprolites in Cova del Coll Verdaguer (NE Iberian Peninsula). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 443, 249–262. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2015.11.047>
- Scherer, C., Pitana, V., & Ribeiro, A. M. 2009. Proterotheriidae and Macraucheniidae (Litopterna, Mammalia) from the Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 12(3), 231–246. <https://doi.org/10.4072/rbp.2009.3.06>
- Scherer, C. S., Ferigolo, J., Ribeiro, A. M., & Cartelle, C. 2007. Contribution to the knowledge of *Hemiauchenia paradoxa* (Artiodactyla, Camelidae) from the Pleistocene of Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 10, 35–52.
- Schmidt, G. D., Duszynski, D. W., & Martin, P. S. 1992. Parasites of the Extinct Shasta Ground Sloth, *Nothrotheriops shastensis*, in Rampart Cave, Arizona. *The Journal of Parasitology*, 78(5), 811. <https://doi.org/10.2307/3283310>
- Scott, L. 1987. Pollen Analysis of Hyena Coprolites and Sediments from Equus Cave, Taung, Southern Kalahari (South Africa). *Quaternary Research*, 28(1), 144–156. [https://doi.org/10.1016/0033-5894\(87\)90039-1](https://doi.org/10.1016/0033-5894(87)90039-1)
- Seilacher, A., Marshall, C., Skinner, H. C. W., & Tsuihiji, T. 2001. A fresh look at sideritic “coprolites.” *Paleobiology*, 27(1), 7–13.
- 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), 73–82. <https://doi.org/10.2113/51.1.73>
- Shillito, L.-M., Blong, J. C., Green, E. J., & van Asperen, E. N. 2020. The what, how and why of archaeological coprolite analysis. *Earth-Science Reviews*, 207, 103196. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2020.103196>
- Sianto, L., de Souza, M. V., Chame, M., da Luz, M. de F., Guidon, N., Pessis, A.-M., & Araújo, A. 2014. Helminths in feline coprolites up to 9000 years in the Brazilian

- Northeast. *Parasitology International*, 63(6), 851–857.  
<https://doi.org/10.1016/j.parint.2014.08.002>
- Sivkova, T. N., Khantemirov, D. R., Gimranov, D. O., Lavrov, A. V., & Kochnev, A. V. 2022. Evidence of *Toxocara* Eggs in *Pachycrocuta brevirostris* (Gervais, 1850) Coprolites from the Pleistocene of Taurida Cave (Crimea). *Doklady Biological Sciences*, 504(1), 82–84. <https://doi.org/10.1134/S0012496622030036>
- Smith, R. M. H., & Botha-Brink, J. 2011. Morphology and composition of bone-bearing coprolites from the Late Permian Beaufort Group, Karoo Basin, South Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 312(1–2), 40–53. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2011.09.006>
- Souto, P. R. F. 2012. The Brazilian Coprolites: An Unexpected Journey to the Past. Publ.
- Stringer, G. L., & King, L. 2012. Late Eocene Shark Coprolites from the Yazoo Clay in Northeastern Louisiana. *New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin*, 57, 275–310.
- Stuart, A. J., & Larkin, N. R. 2010. Taphonomy of the West Runton Mammoth. *Quaternary International*, 228(1–2), 217–232. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2010.06.024>
- Sutton, M. D. 2008. Tomographic techniques for the study of exceptionally preserved fossils. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1643), 1587–1593. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0263>
- Taru, P., & Backwell, L. 2013. Identification of fossil hairs in *Parahyaena brunnea* coprolites from Middle Pleistocene deposits at Gladysvale cave, South Africa. *Journal of Archaeological Science*, 40(10), 3674–3685. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2013.04.031>
- Thompson, R. S., Van Devender, T. R., Martin, P. S., Foppe, T., & Long, A. 1980. Shasta Ground Sloth (*Nothrotheriops shastense* Hoffstetter) at Shelter Cave, New Mexico: Environment, Diet, and Extinction. *Quaternary Research*, 14(3), 360–376. [https://doi.org/10.1016/0033-5894\(80\)90017-4](https://doi.org/10.1016/0033-5894(80)90017-4)
- Thulborn, R. A. 1991. Morphology, preservation and palaeobiological significance of dinosaur coprolites. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 83(4), 341–366. [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(91\)90060-5](https://doi.org/10.1016/0031-0182(91)90060-5)
- Tietze, E., Barberena, R., & Beltrame, M. O. 2019. Parasite Assemblages from Feline Coprolites through the Pleistocene-Holocene Transition in Patagonia: Cueva Huenul 1 Archaeological Site (Argentina). *Environmental Archaeology*, 1–11. <https://doi.org/10.1080/14614103.2019.1689893>

- Tito, R. Y., Knights, D., Metcalf, J., Obregon-Tito, A. J., Cleeland, L., Najar, F., Roe, B., Reinhard, K., Sobolik, K., Belknap, S., Foster, M., Spicer, P., Knight, R., & Lewis, C. M. 2012. Insights from Characterizing Extinct Human Gut Microbiomes. *PLoS ONE*, 7(12), e51146. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0051146>
- Tumeleiro, L. R. K. 2008. Paleovertebrados e considerações tafonômicas da formação Touro Passo (Pleistoceno Superior), oeste do Rio Grande do Sul. *Revista Da Graduação*, 2(1).
- Tweet, J. S., Santucci, V. L., & Hunt, A. P. 2012. An inventory of packrat (*Neotoma* spp.) middens in National Park Service areas. *Vertebrate Coprolites. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 57, 355–368.
- Umamaheswaran, R., Prasad, G. V. R., Rudra, A., & Dutta, S. 2019. Biomarker Signatures in Triassic Coprolites. *Palaio*, 34(10), 458–467. <https://doi.org/10.2110/palo.2019.023>
- van Geel, B., van Leeuwen, J. F. N., Nooren, K., Mol, D., den Ouden, N., van der Knaap, P. W. O., Seersholm, F. V., Rey-Iglesia, A., & Lorenzen, E. D. 2022. Diet and environment of *Mylodon darwinii* based on pollen of a Late-Glacial coprolite from the Mylodon Cave in southern Chile. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 296, 104549. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2021.104549>
- Velázquez, N. J., Burry, L. S., & Fugassa, M. H. 2015. Palynological analysis of extinct herbivore dung from Patagonia, Argentina. *Quaternary International*, 377, 140–147. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.05.012>
- Verde, M., & Ubilla, M. 2003. Mammalian Carnivore Coprolites from the Sopas Formation (Upper Pleistocene, Lujanian Stage), Uruguay. *Ichnos*, 9(1–2), 77–80. <https://doi.org/10.1080/10420940190034102>
- Vidal, V. P., & Wagner, G. P. 2020. Os sítios paleoíndios na localidade arqueológica Touro Passo: uma síntese do Propa (1972-1978) e os estudos geoarqueológicos recentes. *Revista Memore*, 7(3), 100. <https://doi.org/10.19177/memore.v7e32020100-120>
- Vijaya, Prasad, G. V. R., & Singh, K. 2009. Late Triassic palynoflora from the Pranhita-Godavari Valley, India: Evidence from vertebrate coprolites. *Alcheringa*, 33(2), 91–111. <https://doi.org/10.1080/03115510902841315>
- Wang, X., White, S. C., Balisi, M., Biewer, J., Sankey, J., Garber, D., & Tseng, Z. J. 2018. First bone-cracking dog coprolites provide new insight into bone consumption in *Borophagus* and their unique ecological niche. *ELife*, 7. <https://doi.org/10.7554/eLife.34773>
- Witmer, L. M., & Ridgely, R. C. 2009. New Insights into the Brain, Braincase, and Ear Region of *Tyrannosaurs* (Dinosauria, Theropoda), with Implications for Sensory Organization and Behavior. *The Anatomical Record: Advances in Integrative*

*Anatomy and Evolutionary Biology*, 292(9), 1266–1296.  
<https://doi.org/10.1002/ar.20983>

- Wood, J. R., Crown, A., Cole, T. L., & Wilmshurst, J. M. 2016. Microscopic and ancient DNA profiling of Polynesian dog (kurī) coprolites from northern New Zealand. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 6, 496–505. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2016.03.020>
- Wood, J. R., Rawlence, N. J., Rogers, G. M., Austin, J. J., Worthy, T. H., & Cooper, A. 2008. Coprolite deposits reveal the diet and ecology of the extinct New Zealand megaherbivore moa (Aves, Dinornithiformes). *Quaternary Science Reviews*, 27(27–28), 2593–2602. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2008.09.019>
- Wood, J. R., Vermeulen, M. J., Bolstridge, N., Briden, S., Cole, T. L., Rivera-Perez, J., Shepherd, L. D., Rawlence, N. J., & Wilmshurst, J. M. 2021. Mid-Holocene coprolites from southern New Zealand provide new insights into the diet and ecology of the extinct little bush moa (*Anomalopteryx didiformis*). *Quaternary Science Reviews*, 263, 106992. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2021.106992>
- Wood, J. R., Wilmshurst, J. M., Rawlence, N. J., Bonner, K. I., Worthy, T. H., Kinsella, J. M., & Cooper, A. 2013. A Megafauna's Microfauna: Gastrointestinal Parasites of New Zealand's Extinct Moa (Aves: Dinornithiformes). *PLoS ONE*, 8(2), e57315. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0057315>
- Wood, J. R., Wilmshurst, J. M., Wagstaff, S. J., Worthy, T. H., Rawlence, N. J., & Cooper, A. 2012. High-Resolution Coproecology: Using Coprolites to Reconstruct the Habits and Habitats of New Zealand's Extinct Upland Moa (*Megalapteryx didinus*). *PLoS ONE*, 7(6), e40025. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0040025>
- Wood, J., Rawlence, N., Rogers, G., Austin, J., Worthy, T., & Cooper, A. 2008. Coprolite deposits reveal the diet and ecology of the extinct New Zealand megaherbivore moa (Aves, Dinornithiformes). *Quaternary Science Reviews*, 27(27–28), 2593–2602. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2008.09.019>
- Zatoń, M., Niedzwiedzki, G., Marynowski, L., Benzerara, K., Pott, C., Cosmidis, J., Krzykowski, T., & Filipiak, P. 2015. Coprolites of Late Triassic carnivorous vertebrates from Poland: An integrative approach. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 430. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2015.04.009>

## PARTE II

### 1. ARTIGO

#### 1.1 COMPROVANTE DE SUBMISSÃO

17/04/23, 13:17

Gmail - Submission to Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology - manuscript number



Thândara Jacob <than.jacob@gmail.com>

---

#### Submission to Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology - manuscript number

---

Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology <em@editorialmanager.com>

17 de abril de 2023 às  
13:12

Responder a: "Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology" <support@elsevier.com>

Para: Thândara Jacob <than.jacob@gmail.com>

\*This is an automated message.\*

Manuscript Number: PALAEO-D-23-00294

Multi-proxy analysis on a carnivore coprolite found in southern Brazil reveals insights into the South American Late Pleistocene trophic chains

Dear MSc student Jacob,

Your above referenced submission has been assigned a manuscript number: PALAEO-D-23-00294.

To track the status of your manuscript, please log in as an author at <https://www.editorialmanager.com/palaeo/>, and navigate to the "Submissions Being Processed" folder.

Thank you for submitting your work to this journal.

Kind regards,  
Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology

More information and support

You will find information relevant for you as an author on Elsevier's Author Hub: <https://www.elsevier.com/authors>

FAQ: How can I reset a forgotten password?

[https://service.elsevier.com/app/answers/detail/a\\_id/28452/supporthub/publishing/](https://service.elsevier.com/app/answers/detail/a_id/28452/supporthub/publishing/)

For further assistance, please visit our customer service site: <https://service.elsevier.com/app/home/supporthub/publishing/>

Here you can search for solutions on a range of topics, find answers to frequently asked questions, and learn more about Editorial Manager via interactive tutorials. You can also talk 24/7 to our customer support team by phone and 24/7 by live chat and email

#AU\_PALAEO#

To ensure this email reaches the intended recipient, please do not delete the above code

---

*In compliance with data protection regulations, you may request that we remove your personal registration details at any time. ([Remove my information/details](#)). Please contact the publication office if you have any questions.*

17/04/23, 13:18

Gmail - Confirming submission to Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology



Thândara Jacob &lt;than.jacob@gmail.com&gt;

---

**Confirming submission to Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**

---

**Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** <em@editorialmanager.com>

17 de abril de 2023 às

13:12

Responder a: "Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology" &lt;support@elsevier.com&gt;

Para: Thândara Jacob &lt;than.jacob@gmail.com&gt;

\*This is an automated message.\*

Multi-proxy analysis on a carnivore coprolite found in southern Brazil reveals insights into the South American Late Pleistocene trophic chains

Dear MSc student Jacob,

We have received the above referenced manuscript you submitted to Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology.

To track the status of your manuscript, please log in as an author at <https://www.editorialmanager.com/palaeo/>, and navigate to the "Submissions Being Processed" folder.

Thank you for submitting your work to this journal.

Kind regards,  
Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology

More information and support

You will find information relevant for you as an author on Elsevier's Author Hub: <https://www.elsevier.com/authors>

FAQ: How can I reset a forgotten password?

[https://service.elsevier.com/app/answers/detail/a\\_id/28452/supporthub/publishing/](https://service.elsevier.com/app/answers/detail/a_id/28452/supporthub/publishing/)

For further assistance, please visit our customer service site: <https://service.elsevier.com/app/home/supporthub/publishing/>

Here you can search for solutions on a range of topics, find answers to frequently asked questions, and learn more about Editorial Manager via interactive tutorials. You can also talk 24/7 to our customer support team by phone and 24/7 by live chat and email

This journal uses the Elsevier Article Transfer Service. This means that if an editor feels your manuscript is more suitable for an alternative journal, then you might be asked to consider transferring the manuscript to such a journal. The recommendation might be provided by a Journal Editor, a dedicated Scientific Managing Editor, a tool assisted recommendation, or a combination. For more details see the journal guide for authors.

#AU\_PALAEO#

To ensure this email reaches the intended recipient, please do not delete the above code

---

*In compliance with data protection regulations, you may request that we remove your personal registration details at any time. ([Remove my information/details](#)). Please contact the publication office if you have any questions.*

## 2. MANUSCRITO

### **Multi-proxy analysis on a carnivore coprolite found in southern Brazil reveals insights into the South American Late Pleistocene trophic chains**

Thândara Jacob<sup>a,\*</sup>, Débora Diniz<sup>b</sup>, Leonardo Kerber<sup>c</sup>, Paula Dentzien-Dias<sup>d</sup>, Heitor Francischini<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Laboratório de Paleontologia de Vertebrados and Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Avenida Bento Gonçalves, 9500, 91501-970, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil.

<sup>b</sup>Departamento de Oceanografia e Ecologia, Universidade Federal do Espírito Santo, Avenida Fernando Ferrari, 514, 29075-910, Vitória, Espírito Santo, Brazil.

<sup>c</sup>Centro de Apoio à Pesquisa Paleontológica da Quarta Colônia, Universidade Federal de Santa Maria, Rua Maximiliano Vizzoto, 598, 97230-000, São João do Polêsine, Rio Grande do Sul, Brazil.

<sup>d</sup>Laboratório de Geologia e Paleontologia, Universidade Federal do Rio Grande, Av. Itália, km8, 96203-900, Rio Grande, Rio Grande do Sul, Brazil.

#### **\*Corresponding author.**

E-mail addresses: [than.jacob@gmail.com](mailto:than.jacob@gmail.com) (Thândara Jacob).

#### **Abstract**

The study of fossilized feces can contribute to paleobiological and paleoecological investigations. Coprolites give information about the presence, diet and feeding behavior, trophic relationships, parasitic fauna and paleoclimatic context of a region where extinct organisms lived. In this way, we can understand some vital activities of extinct animals. Here, we provided a multi-proxy analysis on a Late Pleistocene carnivore coprolite found in southern Brazil (Touro Passo Formation, Rio Grande do Sul, Brazil). Our analyses include morphological and morphometric approaches employing scanning electron microscopy, energy-dispersive X-ray spectroscopy, and CT-scanning. Palynological analysis was also performed. The analyzed coprolite is cylindrical, with 180 mm length and 40 mm maximum diameter. Interestingly, it presents a high proportion of phosphorus and calcium and 102 osteoderms attributed to a Pleistocene ground sloth (*Mylodontidae* indet.). Our interpretation is that the coprolite was produced by a large carnivorous animal comparable to representatives of *Smilodon* or another large carnivore mammal. The animal possibly fed on a juvenile ground sloth, as the osteoderms resemble the morphological pattern found in *Mylodontidae*, but with smaller size than described for adult individuals. The low pollen content indicates secondary consumption of plants, through the viscera of the prey or with the ingestion of water. The coprolite producer inhabited regions near river courses with periodic flooding throughout the year in the floodplain where the coprolite was deposited. These results help to understand the ecological dynamics during the late Pleistocene of South America.

**Keywords:** South America, Megafauna, Xenarthra, Palinology, Paleoichnology.



## 1. Introduction

Among the different ways to access the Earth's biological and geological past, coprolites – fossilized excrements – work like time capsules. They preserve information about paleoenvironments by showing us who ate what (Thulborn, 1991). Several studies provide examples of how fossilized feces can contribute to paleobiological and paleoecological investigations, bringing us data on diet, health, trophic relationships, territory, and climate, among others (Chame, 2003; see also Dentzien-Dias et al., 2013; Fiorelli et al., 2013; Northwood, 2005; Qvarnström et al., 2019c).

In order to access this information, different methodologies can be performed for the investigation of fossilized feces. Morphological and morphometric studies on the external structure of coprolites provide general data on the possible taxonomic origin of the coprolite producer, in addition to its biostratigraphic and diagenetic history (Chin, 2007b; Hunt et al., 1994). Destructive techniques, such as the production of thin sections, X-Ray Diffraction and Energy-Dispersive X-Ray Spectroscopy, allow the visualization of microscopic biological materials and the coprolite chemical and mineralogical composition (Chin, 2007b). Frequently, much of the biological content of the coprolites (like microorganisms, soft-bodied organisms, and diminutive remains of plants, fungi, and animals) are not found in the fossil record, giving coprolites the title Konservat-Lagerstätte (Qvarnström et al., 2016).

Opportunately, digital analyses, such as CT scans, are widely used as an alternative to destructive methods, offering the opportunity to investigate items within the interior of coprolites without requiring many fragments of the material (Qvarnström et al., 2019a,b,c,d; Qvarnström et al., 2021; Zatoń et al., 2017). Furthermore, coprolites found in more recent strata, such as those of Pleistocene mammals and the first human populations, can still preserve residues of biomolecules, such as DNA, lipids, and proteins (Shillito et al., 2020). In this way, combining the different methodologies available, a multi-proxy study maximizes the information found in a single fossil excrement or an entire coprocoenosis.

Among the coprolites of terrestrial tetrapods, those of carnivores are more abundant for preservation reasons (Hunt et al., 1994). Herbivore feces contain a large amount of plant material that often attract coprophagous animals, which can fragment or destroy the material completely and reduce the potential for preservation (Chin, 2007a). On the other hand, carnivore feces have little organic matter remaining and a high calcium phosphate content contributing to fossilization (Chin, 2002).

Microorganisms also promote the preservation of herbivore and carnivore excrements, contributing to the rapid mineralization of feces and the preservation of internal structures (Hollocher and Hollocher, 2012).

Pleistocene coprolites from South America are still poorly known (Cardia et al., 2021; Chimento and Rey, 2008; Duarte et al., 1999; Kerber and Oliveira, 2008a; Moreno Rodríguez et al., 2022; Sianto et al., 2014; Verde and Ubilla, 2003). Although rare, these trace fossils are significant for indicating the heterotrophic activity of taxonomic groups that may be present in a geological formation but have no somatofossils. Kerber and Oliveira (2008a) preliminary reported a coprolite assigned to a large carnivore from southern Brazil (specimen MCP-5176-PV, Upper Pleistocene Touro Passo Formation). Here, we aim to properly describe this coprolite using a multi-proxy approach and to discuss the paleoecological implications of this finding.

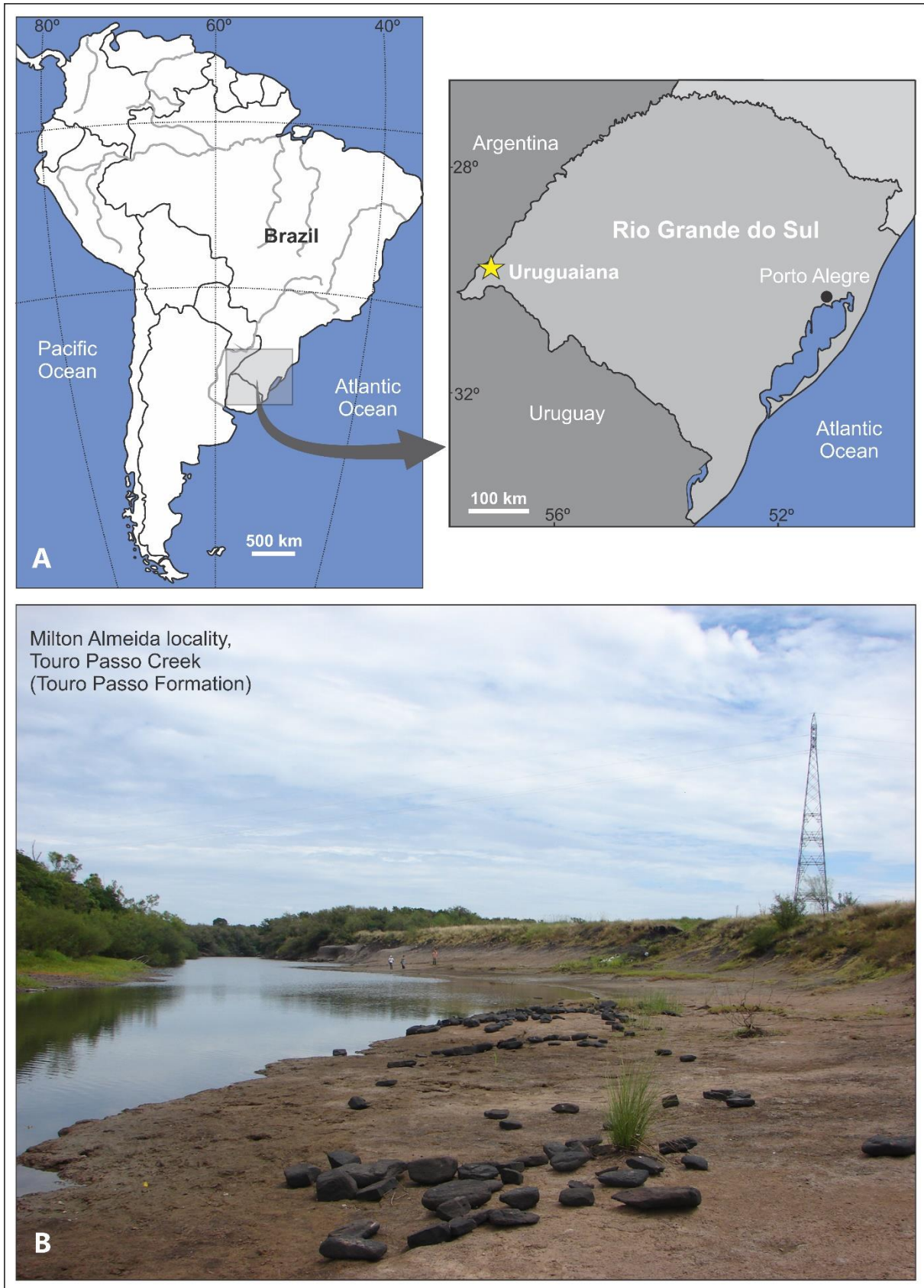
## **2. Geological Background**

The Touro Passo Formation crops out at the banks of the homonym river in Uruguaiana municipality, western Rio Grande do Sul state (Figure 1; Bombin, 1976; Kerber et al., 2011a). This unit was subdivided into two members: the basal Rudáceo Member (composed mainly of conglomerates and silicified sandstones, formed by deposition in a high-energy fluvial system) and the upper Lamítico Member (dominated by muddy sandstones, with carbonate concretions in its upper portion, deposited in floodplain environments (Bombin, 1976; Da-Rosa, 2007; Kerber et al., 2011a; Kerber and Oliveira, 2008a; Lopes, 2009; Scherer, 2005). Subsequently, they were considered local episodes of sedimentation and, therefore, would not represent formal lithostratigraphic subdivisions (Kerber and Oliveira, 2008a; Oliveira and Lavina, 2000; Scherer, 2005). Three different facies are observed in the Touro Passo Formation: channel, point bars, and floodplain deposits, which evidence different sedimentary environments, taphonomic characteristics, and ages for each locality (Oliveira and Kerber, 2009). This variety of facies indicates a complex and multicyclic depositional context and the presence of reworking in some of these deposits (Kerber et al., 2011a; Scherer, 2005). The fossil studied here was found in the “Milton Almeida” locality – the type section of the geological unit (29°40'20.57" S; 56°51'59.20" W). It was found in silty-sandy sediments of floodplain deposits. Volcanic ash and carbonate concretions are also present (see Bombin, 1976; Cardia et al., 2021; Kerber et al., 2011a and Kerber and Oliveira, 2008a for further details).

Besides the outcrops exposed in the Touro Passo Creek, other tributaries of the Uruguay River also present fluvial sediments assigned to the Touro Passo Formation, such as the Imbaá Creek and the Quaraí, Ibicuí, and Sanga da Cruz rivers (Da-Rosa, 2003, 2007; Lopes and Ferigolo, 2015; Scherer, 2005).

The fossil assemblage of this geological unit is composed of vertebrates (e.g. Gasparini et al., 2009; Hsiou, 2007; Kerber et al., 2014; Kerber et al., 2011b; Kerber and Oliveira, 2008a,b; Martins and Oliveira, 2003; Scherer et al., 2009; Scherer et al., 2007), mollusks (Bombin, 1976; Kotzian et al., 2005), and coalified wood (Bombin, 1976; Tumeleiro, 2008). Besides, archaeological materials have also been found in these strata (see Vidal and Wagner, 2020). According to the review by Kerber et al. (2014), the mammalian association is composed of the xenarthrans *Glossotherium robustum*, Megatheriidae indet., *Glyptodon clavipes*, *Panochthus burmeisteri*, *Pampatherium typum*, *Holmesina paulacoutoi*, *Propraopus sulcatus*; the artiodactyls *Catagonus stenocephalus*, *Tayassu pecari*, *Hemiauchenia paradoxa*, *Lama* spp., *Antifer ensenadensis*, *Morenelaphus* sp.; the perissodactyls *Equus neogaeus*, *Hippidion principale*, *Tapirus* sp.; the native ungulates *Toxodon platensis*, *Macrauchenia patachonica*; Gomphotheriidae indet.; the carnivores represented by Canidae indet., and the rodents *Hydrochoerus hydrochaeris*, *Galea* sp., and *Myocastor coypus*.

The geochronological age of the Touro Passo Formation is based on <sup>14</sup>C isotope datings (Bombin, 1976; Miller, 1987), thermoluminescence (Da-Rosa, 2003; Milder, 2000) accelerator mass spectrometry on mollusks (Kotzian et al., 2005), and electron spin resonance dating on mammal fossil teeth (Kerber et al., 2011a). An age between 42,600 years BP and ~11,000 years BP is accepted for the fossiliferous strata, assigning the formation to the Upper Pleistocene. This is corroborated by the presence of the index fossil *Equus (Amerhippus) neogaeus*, which characterizes the Lujanian homonymous biozone, as well as further biostratigraphic correlations with the Sopas Formation of Uruguay and the Yupoí/Toropí Formation of Argentina (Kerber et al., 2014; Oliveira and Kerber, 2009).



**Fig. 1. Touro Passo Formation. A.** Geographic location in Uruguaiiana municipality, Rio Grande do Sul state, Brazil. **B.** Milton Almeida locality.

### 3. Material and Methods

The coprolite here analyzed (MCP-5176-PV, formerly MCPV-141) was first reported by Kerber and Oliveira (2008a). The specimen was macroscopically described prior to the disaggregation of one of the four segments for submission to destructive analysis. This material was used for paleoparasitological analysis, recently published by Cardia et al., 2021. Reminiscent of this disaggregated material was coated with gold and subjected to a JEOL JSN-6610LV Scanning Electron Microscope (SEM) at the Centro de Microscopia Eletrônica da Zona Sul (CEME-Sul) of the Universidade Federal do Rio Grande (FURG, Brazil), where Energy-Dispersive X-Ray Spectroscopy (EDS) analysis was also conducted. The resulting material was embedded in a clear epoxy resin (Aradur® HY 951 catalyzed with Araldite® GY279) and sectioned. After wet grinding and polishing, a thin section was produced. However, the slides did not have good fabrication results due to the high friability of the coprolite, making it difficult to visualize some structures. These processes were taken at the Laboratório de Paleontologia de Vertebrados of the Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS, Brazil).

Paleopalynological analyses were performed at the Laboratório de Paleooceanografia e Palinologia of FURG. Laboratory analysis was based on the Faegri and Iversen (1989) method, with the addition of 1 *Lycopodium clavatum* tablet (12,572 pollens/tablet), an internal standard for absolute quantification of pollen content. The *L. clavatum* tablet and 2.5 g of the macerated coprolite were added to a beaker, with HCl 10% to eliminate CaCO<sub>2</sub>, followed by washing until pH stabilization at 7. Then, KOH 5%, under heating, was used to eliminate possible remains of organic matter, followed by washings until pH stabilization. The material was separated with ZnCl<sub>2</sub>, density 1.8 g/cm<sup>3</sup>, preserving the supernatant (pollen material) and discarding the residue, followed by washing with distilled water to altogether remove the ZnCl<sub>2</sub>. Two slides were mounted with the recovered material, in glycerinated gelatin. The analysis took place in a biological microscope, with an increase of 200x.

The other preserved parts of the coprolite were submitted to a medical tomography in an icat Next Generation (120 kV and 5 µA), totalizing 671 slices, performed at Clínica Redimagem, in Porto Alegre, Brazil, to access the content present within the internal matrix of fossilized feces. To visualize, with better resolution, the external and internal matrix of the segment, only one of the segments of the coprolite was selected to be scanned in a µCT Skyscan™ 1173 (130 kV and 61 µA) at the

Instituto de Petróleo e Recursos Naturais, of the Pontifical Catholic University of Rio Grande do Sul, Brazil. In total, 2047 slices (voxel size 20.915  $\mu\text{m}$ ) were generated. Avizo 3D™ software was employed to visualize slices, segment, and generate three-dimensional models of the specimen. The three-dimensional models are available as supplemental material.

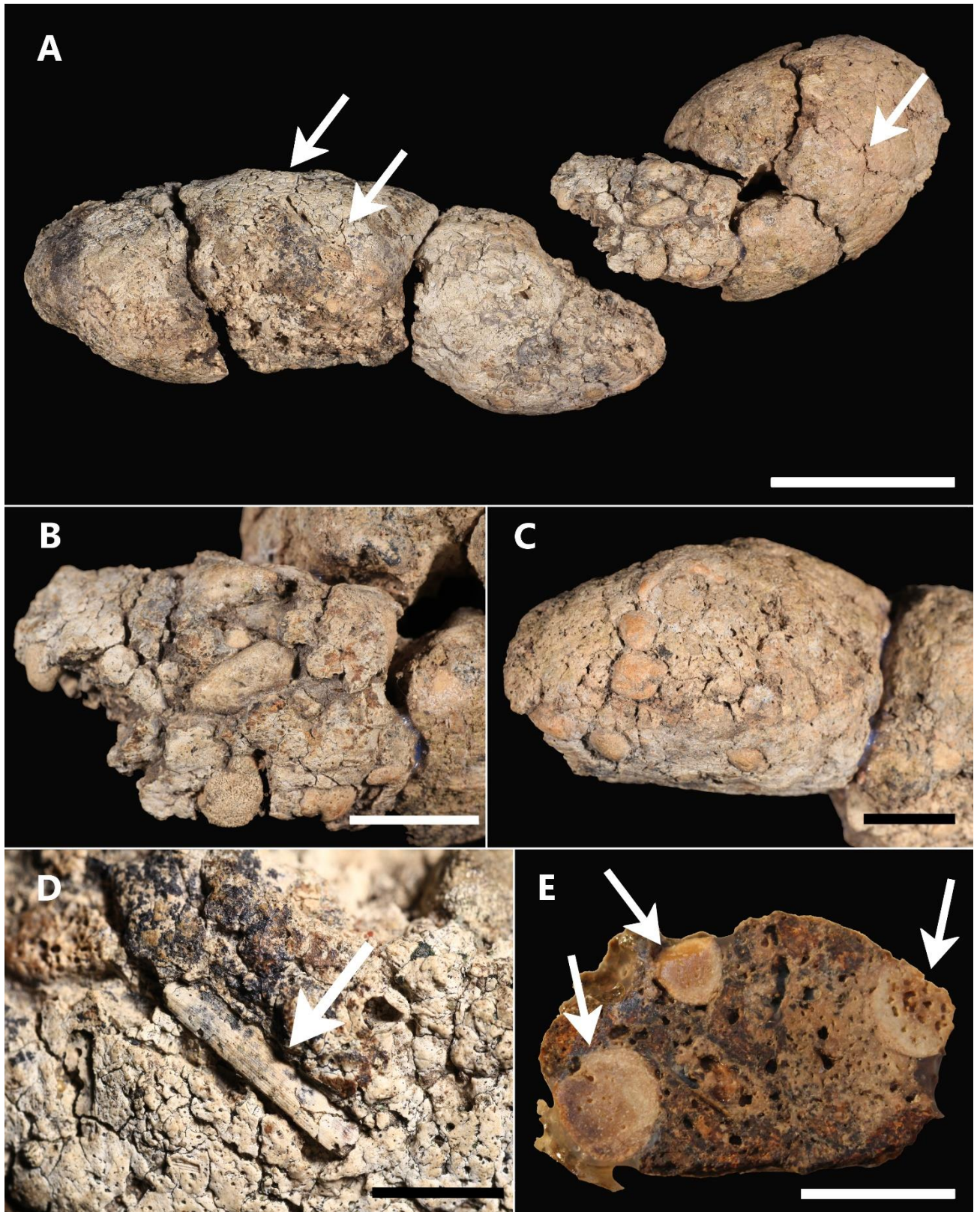
## 4. Results

### 4.1. Coprolite morphology and microinclusions

The coprolite is a 180 mm long and 40 mm wide cylindrical whitish-gray fecal mass with conical ends. It is divided into four segments, in which can be macroscopically observed several bone inclusions, in addition to a plant fragment (Figure 2; Kerber and Oliveira, 2008a). The ventral face of the coprolite, which represents the part of the coprolite that contacted the substrate shows a slight flattening (Kerber and Oliveira, 2008a).

The ossicles observed on its surface were identified as ground sloth (*Xenarthra*, *Folivora*) osteoderms, attributed to an indeterminate *Mylodontidae* by morphological comparison with isolated osteoderms of the same group found elsewhere in the Touro Passo Formation (Kerber and Oliveira, 2008a). In the osteoderms, it is also possible to observe the presence of foramina, similar to those present in osteoderms of ground sloths. These elements appear partially inserted in the fecal mass, except for a single ossicle (8.5 mm long) detached from the coprolite. The only plant fragment identified on the surface is 1.8 cm long and was identified as a possible *Poaceae* by Kerber and Oliveira (2008a). The presence of a plant fragment can be the result of accidental ingestion or even adhesion of plant material after the excrement production.

The good preservation of the coprolite and the articulation of the coprolite segments during collection indicate a lack of transportation and reworking of the material. It is noteworthy that the presence of reworked fossils occurs only in the conglomerate levels of the Touro Passo Formation, which is not the case for MCP-5176-PV. It also has desiccation marks on its surface, which indicate subaerial exposure and dehydration of the feces prior to the final burial (Thulborn, 1991).

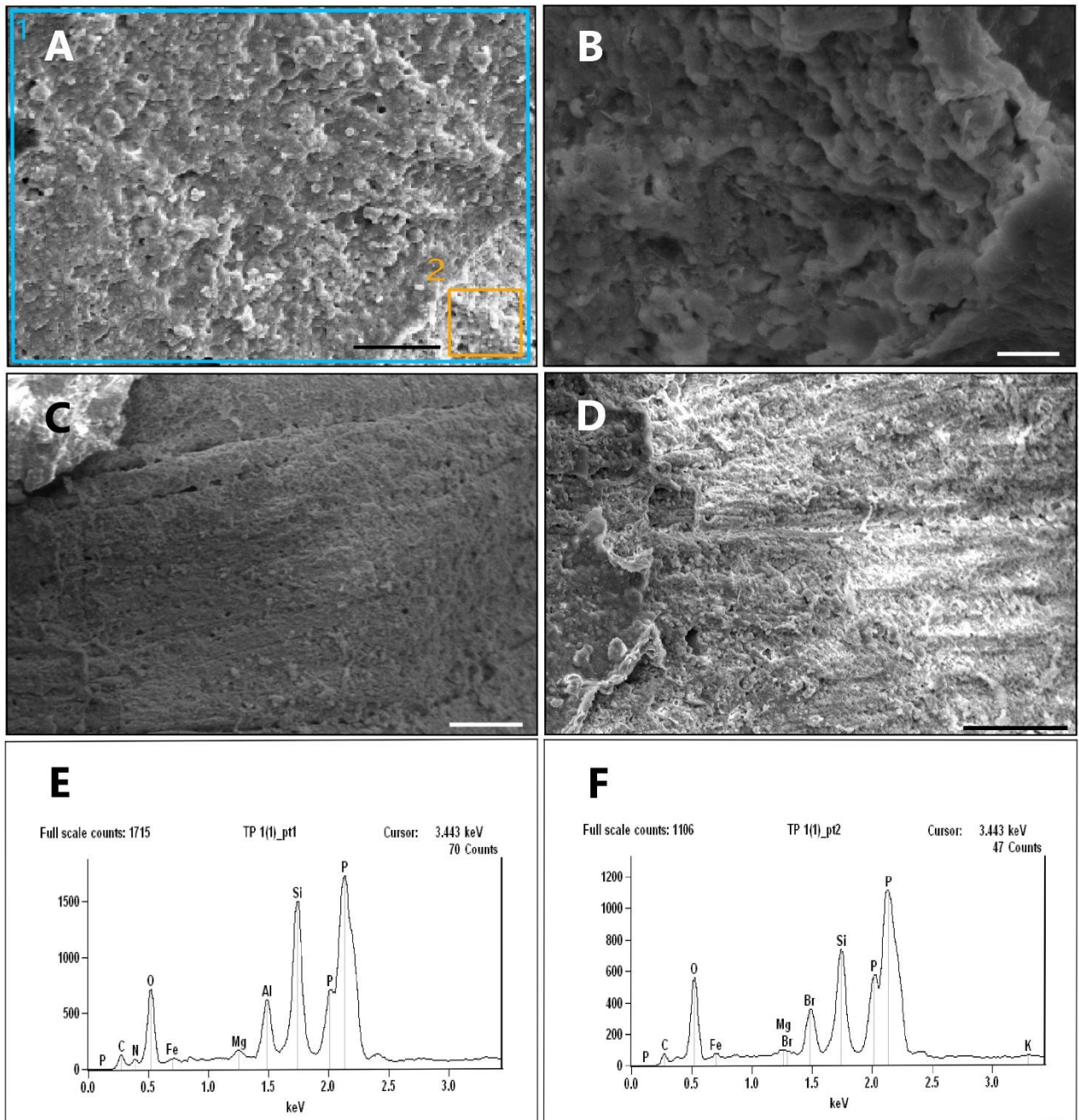


**Fig. 2.** The coprolite MCP-5176-PV, from the Touro Passo Formation (Upper Pleistocene), Brazil. **A.** The four segments of the coprolite showing desiccation marks, indicated by arrows (Scale bar = 3 cm). **B-C.** Detail of the specimen highlighting ground sloth osteoderms (Scale bar = 1cm). **D.** Plant fragment, indicated by arrow (Scale bar = 0,5 cm). **E.** Cross-section of the internal matrix where at least three osteoderms are visible (Scale bar = 1cm).

The SEM analysis produced images of a homogeneous, porous matrix, indicating that the material did not suffer extensive cementation during diagenesis. In this resolution, no inclusions were found (Figure 3). In the EDS analysis, the main elements found were phosphorus, oxygen, and silicon, suggesting a high proportion of calcium phosphate ( $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ ), typically expected for a coprolite produced by a carnivore animal (Figure 3). Phosphorus is an important indicator, as it may have been derived from the initial digestion of bones ingested by the producer animal, favoring the rapid lithification of feces and, consequently, its preservation (Hollocher and Hollocher, 2012; Hunt et al., 1994).

The paleopalynological analysis revealed a total count of 33 pollen grains and 27 phytoliths, all disarticulated. Therefore, the sample has low pollen content, with a concentration of 1635 pollens/g and 332 phytoliths/g, and 409 units of *L. clavatum* (internal standard). The minimum count (300 pollens) was not reached, but all recovered material was analyzed. The variety of plant families identified is presented in Table 1.





**Fig. 3.** MEV and SEM analyses of the specimen MCP-5176-PV. **A.** The two points selected for chemical analysis (Scale bar = 25  $\mu$ m). **B-D.** MEV images of the homogeneous and porous coprolite matrix (Scale bar = 5  $\mu$ m for B; 50  $\mu$ m for C and D). **E-F.** Elemental composition of the selected points.

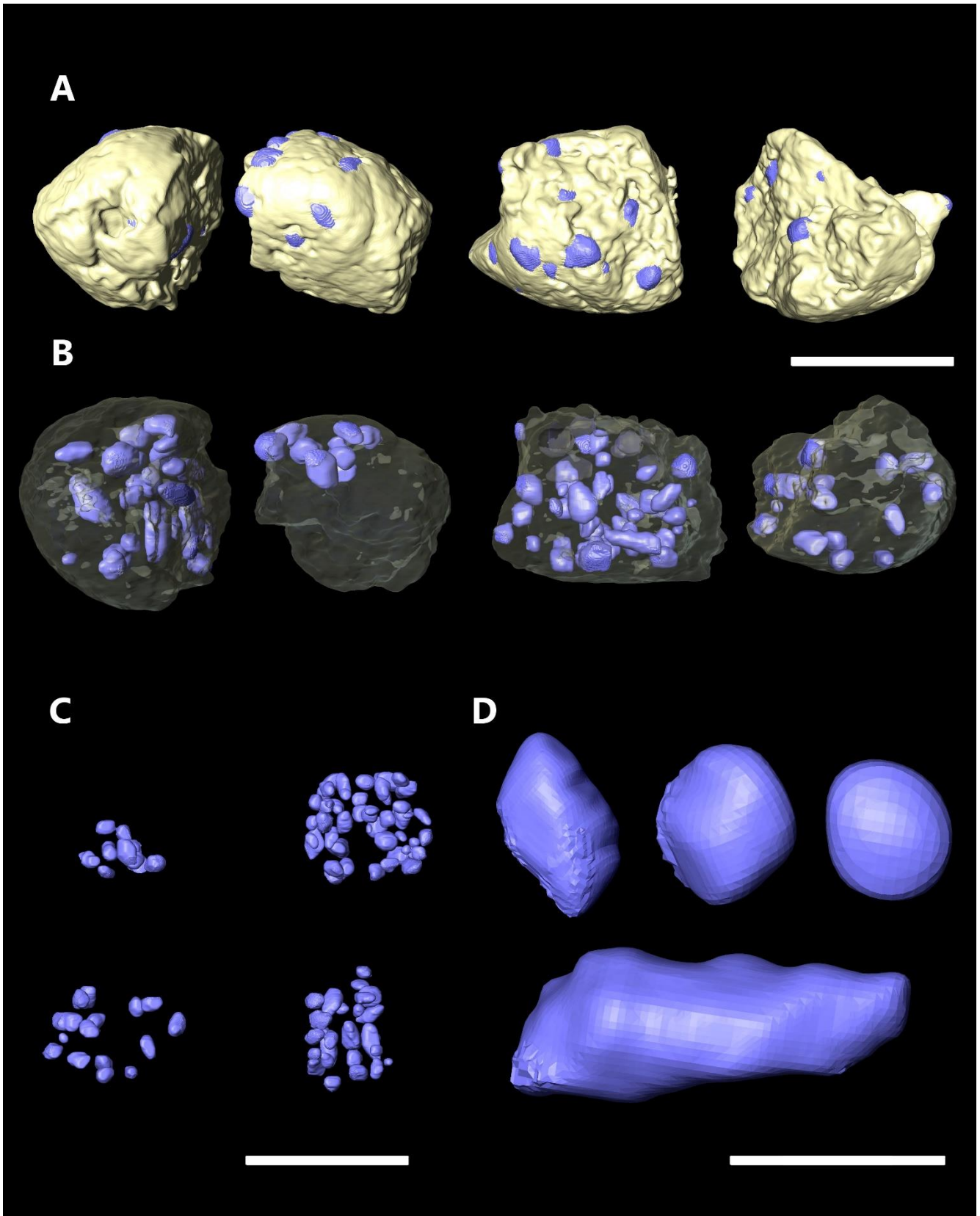
**Table 1.** Plant families represented by pollens and spores recovered from the coprolite MCP-5176-PV from the Touro Passo Formation (Upper Pleistocene), Brazil.

| Family              | Genus                  | <i>n</i> | %     |
|---------------------|------------------------|----------|-------|
| Amaranthaceae       | Indet.                 | 11       | 8.27  |
|                     | <i>aff. Baccharis</i>  | 4        | 3     |
| Asteraceae          | Indet.                 | 11       | 8.27  |
|                     | <i>Syagrus</i> spp.    | 4        | 3     |
| Arecaceae           | Indet.                 | 17       | 12.8  |
| Cyperaceae          | Indet.                 | 9        | 6.77  |
| Fabaceae            | Indet.                 | 7        | 5.26  |
| Moraceae/Urticaceae | Indet.                 | 7        | 5.26  |
| Notothykladaceae    | <i>Phaeoceros</i> spp. | 2        | 1.5   |
| Plantaginaceae      | <i>Plantago</i> spp.   | 3        | 2.25  |
| Poaceae             | Indet.                 | 17       | 12.78 |
| Salvinaceae         | <i>Azolla</i> spp.     | 6        | 3.8   |
| Indetermined        | Indet.                 | 28       | 21.05 |

#### 4.2. Macroinclusions: ground sloth osteoderms

Scanning and editing the specimen MCP-5176-PV allowed us to identify 102 bone elements in the coprolite matrix (Figure 4). These ossicles, formed by trabecular bone enclosed by compact bone, with foramina on the surface, are interpreted as ground sloth osteoderms (Beltrame et al., 2014). No other macro inclusions were found in the tomograms. In the three-dimensional model, it is possible to verify the random distribution of the osteoderms within the coprolite. It is worth mentioning that the remaining parts of the fragment used in the destructive analyzes made before the CT scanning also contained osteoderms, but they were not quantified in our analysis.

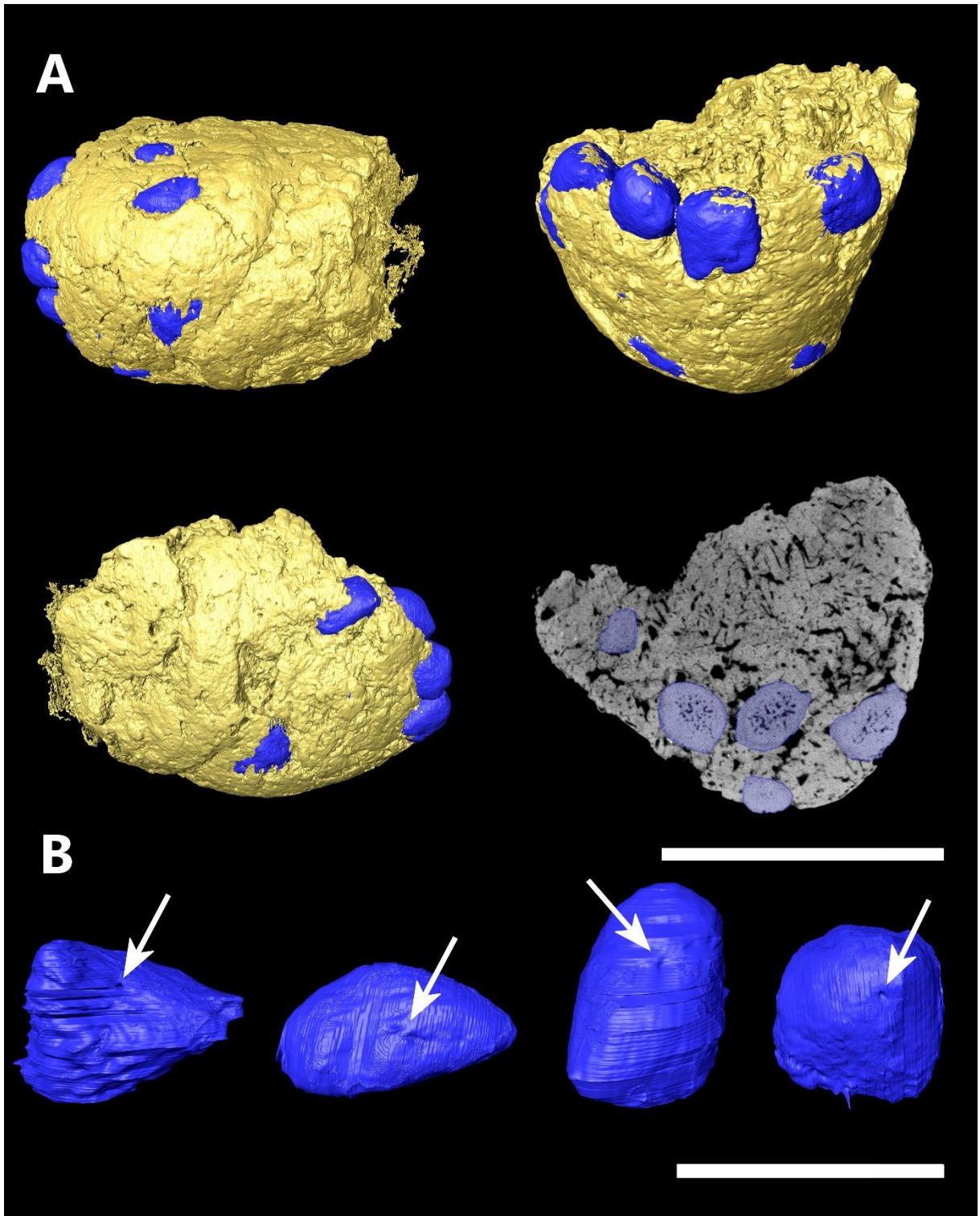
In the thin section produced, it is possible to observe at least two osteoderms, in addition to a portion of the fecal matrix. However, the poor quality of the slide does not allow good visualization of the structures.



**Fig. 4.** Tridimensional models of the specimen MCP-5176-PV and its inclusions. **A-B.** Four complete coprolite fragments (Scale bar = 3 cm). **C.** The organization of the osteoderms within the fragments (Scale bar = 3 cm). **D.** Selected osteoderms, showing rounded to irregular morphologies (Scale bar = 1 cm).

In addition,  $\mu$ CT scanning of one segment of the coprolite MCP-5176-PV was conducted (Figure 5), revealing 14 osteoderm inclusions (four additional elements). Besides, some regions of the matrix are slightly dense and with a less clear outline, possibly indicating the presence of fragmented bones.

The osteoderms present in MCP-5176-PV have irregular and varied morphology, ranging from rounded and fusiform to irregular polyhedral ossicles. Their surface is smooth, but it is possible to visualize one to two foramina on the surface of some osteoderms (Figure 5). Growth lines cannot be visualized, possibly because of the scan resolution. The dimensions of the osteoderms are shown in Table 2. They vary from 1.61 mm long to 12.61 mm long, with an average of 6.85 mm (Table 2). No other plant or animal macroremains were observed.



**Fig. 5.**  $\mu$ CT of one MCP-5176-PV fragment. **A.** The complete fragment shows osteoderms on the surface and the slice shows different osteoderms (highlighted in blue) and their internal bone structure (Scale bar = 3 cm). **B.** Some examples of osteoderms. The white arrows indicate foramina (Scale bar = 1 cm).

**Table 2.** Measurements of the osteoderms from the coprolite MCP-5176-PV. O01 is for osteoderm number 01 and so on.

| Osteoderm | Maximum length<br>(mm) | Osteoderm | Maximum length<br>(mm) | Osteoderm | Maximum length<br>(mm) |
|-----------|------------------------|-----------|------------------------|-----------|------------------------|
| O01       | 8.1                    | O35       | 4.09                   | O69       | 4.52                   |
| O02       | 6.29                   | O36       | 5.05                   | O70       | 2.76                   |
| O03       | 6.48                   | O37       | 7.49                   | O71       | 6.1                    |
| O04       | 10.89                  | O38       | 6.04                   | O72       | 4.33                   |
| O05       | 6.07                   | O39       | 5.44                   | O73       | 9.61                   |
| O06       | 3.88                   | O40       | 6.1                    | O74       | 8.07                   |
| O07       | 7.62                   | O41       | 1.61                   | O75       | 3.15                   |
| O08       | 8.17                   | O42       | 5.66                   | O76       | 7.93                   |
| O09       | 3.27                   | O43       | 6.01                   | O77       | 9.44                   |
| O10       | 5.46                   | O44       | 8.5                    | O78       | 7.6                    |
| O11       | 7.09                   | O45       | 7.46                   | O79       | 7.79                   |
| O12       | 3.83                   | O46       | 6.92                   | O80       | 7.07                   |
| O13       | 10.21                  | O47       | 7.55                   | O81       | 5.87                   |
| O14       | 6.37                   | O48       | 6.57                   | O82       | 6.92                   |
| O15       | 5.93                   | O49       | 12.89                  | O83       | 7.85                   |
| O16       | 5.17                   | O50       | 6.42                   | O84       | 7.17                   |
| O17       | 6.85                   | O51       | 8.15                   | O85       | 6.39                   |
| O18       | 8.43                   | O52       | 9.49                   | O86       | 5.46                   |
| O19       | 12.03                  | O53       | 6.1                    | O87       | 7.92                   |
| O20       | 5.5                    | O54       | 9.17                   | O88       | 6.71                   |
| O21       | 7.15                   | O55       | 12.61                  | O89       | 6.76                   |
| O22       | 9.23                   | O56       | 4.56                   | O90       | 6.54                   |
| O23       | 5.02                   | O57       | 5.77                   | O91       | 6.03                   |
| O24       | 6.44                   | O58       | 6.99                   | O92       | 5.65                   |
| O25       | 10.97                  | O59       | 7.93                   | O93       | 7.66                   |

|     |       |     |       |      |       |
|-----|-------|-----|-------|------|-------|
| O26 | 3.68  | O60 | 11.92 | O94  | 9.29  |
| O27 | 3.08  | O61 | 7.49  | O95  | 11.66 |
| O28 | 4.42  | O62 | 6.91  | O96  | 7.23  |
| O29 | 6.29  | O63 | 6.37  | O97  | 6.26  |
| O30 | 6.14  | O64 | 7.05  | O98  | 7.6   |
| O31 | 4.51  | O65 | 6.87  | O99  | 6.11  |
| O32 | 5.06  | O66 | 8.27  | O100 | 5.2   |
| O33 | 12.55 | O67 | 6.53  | O101 | 4.85  |
| O34 | 4.64  | O68 | 5.87  | O102 | 7.21  |

The osteoderms found in the coprolite MCP-5176-PV are mainly similar to those found in mylodontids, presenting the same diversity of morphology and size described in *Mylodon darwini* (Toledo et al., 2021). The comparison between the osteoderms found in MCP-5176-PV and those from other South American ground sloth species is summarized in Table 3.

**Table 3.** Summary of Pleistocene-Holocene ground sloth (*Xenarthra*, *Pilosa*) taxa with known osteoderms.

| Taxa                               | Locality  | Length  | Morphology   | References                         |
|------------------------------------|---|---------|--|------------------------------------|
| <i>Glossotherium chapadmalense</i> | Haile 15A locality, Alachua County, Florida, USA; Malleco Province, Chile | 5–30 mm | Round or ovoid to lentiform in superficial and lateral views, with rough and irregularly pitted superficial surface and smooth and convex deep surface | Hill (2006); Püschel et al. (2017) |
| <i>Glossotherium robustum</i>      | Mercedes, Buenos Aires Province, Argentina                                | 2.9 mm  | Osteoderms with a high-density of adhesions on its external face, where hair molds are found   | Arzani et al. (2014)               |
| <i>Valgipes bucklandi</i>          | Brazilian Intertropical Region  | 26 mm   | Irregular lentiform shape, with rough surface  | Cartelle et al. (2009, 2019)       |

|   |   |               |  |  |
|---|---|---------------|--|--|
| <i>Mylodon darwinii</i>                   | Consuelo Cove,<br>Last Hope Inlet,<br>Chilean Patagonia | 4.5–21.7 mm   | Variable and irregular, with a convex or almost pyramidal inner face and slightly convex outer face, without markings                | Brambilla et al. (2019); Woodward and Moreno (1899)  |
| <i>Paramylodon harlani</i>                | Rosemary Station,<br>Los Angeles, USA                   | 6.5–21 mm     | The larger ones are almost square, while the smaller ones are rounded and irregular, with pitted and roughened surface               | Merriam (1906)                                       |
| ' <i>Paramylodon</i> '<br><i>garbanii</i> |   | 5–30 mm       | Rectangular and round shapes, with the surface having several foramina and canals  | Montellano-Ballesteros and Carranza-Castañeda (1986) |
| <i>Ocnotherium giganteum</i>              | Brazilian<br>Intertropical<br>Region                    | 5–35 mm       | Variable, predominantly rounded and fusiform, with a rough surface composed of superficial canals and foramina                       | Cartelle and Bohórquez (1986)                        |
| Mylodontidae<br>indet.                    | Campo Spósito<br>locality, Buenos<br>Aires, Argentina   | 3–12.6 mm     | Octahedral shape, with no sculpting or ornamentation on the external surface, but with superficial grooves and vascular perforations | Brambilla et al. (2019)                              |
| Mylodontidae<br>indet.                    | Uruguaiiana, Brazil                                     | 1.61–12.61 mm | Irregular and varied morphology; rounded, fusiform, and irregular polyhedral; smooth surface with some foramina                      | This paper   |

## 5. Discussion

### 5.1. Coprolite producer

The cylindrical morphology, the diameter of the coprolite, its whitish-grey color (which suggests a phosphatic composition), the abundance of non-digested ossicles,



and the lack of a significant amount of fragments of plants, in addition to the phosphatic composition of the fecal mass, suggest that the coprolite MCP-5176-PV was produced by a large Carnivora, which ingested (at least) the osteoderm-bearing portion of a giant sloth skin.

In the context of the South American Late Pleistocene, carnivore animals that would be able to produce such coprolite can be represented by mammals (mainly canids, felids, and ursids) and crocodylians (e.g., Paula-Couto, 1953; Ribeiro et al., 2007). However, in addition to the lack of fossil records of crocodylians for the Touro Passo Formation (Ribeiro and Scherer, 2009), modern representatives have high digestive efficiency, resulting in feces with an absence of bone macro fragments (e.g., Milàn, 2012), preventing us to properly compare the specimen MCP-5176-PV to fossil or recent crocodylian feces. Concerning the carnivore mastofauna, the following taxa recorded for Late Pleistocene of Rio Grande do Sul reached sizes comparable to the expected for the producer of MCP-5176-PV: the canids *Dusicyon avus*, *Theriodictis* sp., and *Protocyon troglodytes* (Rodrigues et al., 2004; Oliveira et al., 2005); the ursid *Arctotherium* sp. (Pereira et al., 2012; Ribeiro et al., 2003; Trevisan Pereira, 2021); and the felid *Smilodon populator* (Bombin, 1976; Moreira, 1970; Oliveira, 1992; Rodrigues et al., 2004). In addition to these taxa represented by fossil materials found along the Rio Grande do Sul territory, we also consider the extant jaguars (*Panthera onca*) and pumas (*Puma concolor*) as putative producers because they match the expected size.

Chame (2003) summarized the main morphometric features that contribute to the identification of feces of extant terrestrial mammals from different continents. Among the nine morphometric groups proposed in such study, the coprolite MCP-5176-PV better fits the Group I, represented by cylindrical feces with subdivisions and tapering in one extremity (Chame, 2003). This group is typical of modern Felidae feces, which have well-marked subdivisions and inclusions composed mainly of non-digested remains of animals, but also presenting some plant material derived from accidental ingestion or adhesion (Chame, 2003). In addition, there is correspondence between the size of MCP-5176-PV (width: 40 mm) and the extant large felid feces, such as *Panthera onca* and *Puma concolor*, both with scat diameter larger than 2.5 cm (Chame, 2003).

Other coprolites from the Late Pleistocene-Holocene of South America were also assigned to large carnivores or felids (Table 4). Verde and Ubilla (2003) described two coprolites from the Sopas Formation (Piedra Pintada locality), Upper Pleistocene

of Uruguay. As in MCP-5176-PV, these specimens are cylindrical and whitish-gray in color, bear bone (rodent bones and teeth) inclusions, and preserved parasite eggs within the fecal matrix (Verde and Ubilla, 2003). The fossil assemblage of the Sopas Formation comprises remains of *Puma concolor*, *Panthera* cf. *P. onca*, *Smilodon populator*, *Dusicyon avus*, *Protocyon troglodytes*, and an indeterminate Tremarctinae ursids (Ubilla et al., 2009). Based on Chame (2003) and on the faunistic content of the Sopas Formation, the authors assigned the Piedra Pintada coprolites to jaguars, pumas, or even to saber-toothed tigers (Tab. 4; Verde and Ubilla, 2003).

Chimento and Rey (2008) described a coprolite from the Luján Formation (Upper Pleistocene-Lower Holocene), Argentina. The 26 mm-long cylindrical fossil dung is light brown in color. It has several very fragmented bone inclusions, in addition to plant fragments. According to the authors, the coprolite has little morphological and content similarity with the feces of modern big felids and most modern canids, leading them to assign it to the small to medium size species like *Pseudalopex culpaeus* (Chimento and Rey, 2008). This study points out that the small size of the bony inclusions and their intense fragmentation is typical of canid feces, which consume small mammals. Therefore, the coprolite may be produced by a representative of this group (Chimento and Rey, 2008). The authors also revisited the material described by Verde and Ubilla (2003) and argued that the Uruguayan coprolites would be more likely from a Canidae (rather than from a large Felidae) because they present skeletal remains of Caviinae rodent, which are consumed mainly by canids.

A large-sized coprolite from the El Paraíso locality (La Eloisa Member, Luján Formation; Upper Pleistocene-Lower Holocene of Argentina) was recently described by Moreno Rodríguez et al. (2022). The material is a whitish-gray, cylindrical coprolite, divided by four constrictions, with 240 mm in length and 39.59 mm in maximum diameter. This coprolite has several bony inclusions, including osteoderms similar to those found in *Mylodon*, *Mylodonopsis*, and *Paramylodon*, besides autopodium fragments of a camelid. Among the many similarities with the material presented here, this coprolite also comes from fluvial deposits containing megafauna fossils, including *Smilodon populator*, *Scelidotherium* sp., and *Mylodon* sp.. The authors attributed the coprolite to *Smilodon populator* by comparing the morphology of modern and fossil feces of Carnivora mammals of exclusive carnivorous diet (Moreno Rodríguez et al., 2022).

The coprolites found in the Luján and Touro Passo formations share several features (Table 4, such as gross morphology, size (diameters of approximately 40

mm), and osteoderm inclusion. However, the coprolite of the Touro Passo Formation had no other bone besides the osteoderms within the fecal matrix, differing from the material described by Moreno Rodríguez et al. (2022).

**Table 4.** Summary of the Pleitocene-Holocene South American carnivore coprolites and extant feces produced by carnivorans. L: length, MD: maximum diameter.

| Number                  | Locality                                     | Stratigraphy and age                                     | Measurements   | Inclusions   | Potential producer  | References  |
|-------------------------|--|--|--|--|---|---|
| MHD-P 404,<br>MHD-P 350 | Piedra Pintada,<br>Artigas,<br>Uruguay       | Sopas Formation,<br>Upper Pleistocene                    | MHD-P 404:<br>L: 63.2 mm,<br>MD: 26.8 mm<br><br>MHD-P 350:<br>L: 31.0 mm,<br>MD: 22.4 mm | Rodent bones,<br>teeth,<br>parasite eggs   | Carnivora,<br>probably a large felid ( <i>Puma concolor</i> , <i>Panthera onca</i> , <i>Smilodon populator</i> )  | Verde and Ubilla (2003)   |
| MHPLS-PV10              | General Guido,<br>Buenos Aires,<br>Argentina | Luján Formation,<br>Upper Pleistocene-<br>Lower Holocene | L: 44 mm,<br>MD: 26 mm   | Bone remains (Caviinae),<br>plants,<br>internal bubbles                              | Carnivora,<br>probably Canidae ( <i>Lycalopex culpaeus</i> )  | Chimento and Rey (2008)   |
| MHF-P-404               | Piedra Pintada,<br><br>Artigas,<br>Uruguay   | Sopas Formation,<br>Upper Pleistocene                    | L: 60 mm   | Molars,<br>incisors,<br>postcranial bones from Caviinae<br>rodents,<br>helminth eggs | Carnivora   | Duarte et al. (1999)  |
| CRS 817                 | El Paraíso,<br>Buenos Aires,<br>Argentina    | Luján Formation,<br>Upper Pleistocene-<br>Lower Holocene | L: 240 mm,<br>MD: 39.59 mm   | Bones of an artiodactyl,<br>giant sloth osteoderms                                   | Large felid,<br>probably <i>Smilodon populator</i>  | Moreno Rodríguez et al. (2022)                                      |
| MCP-5176-PV             | Milton Almeida,<br>Uruguaiana,<br>Brazil     | Touro Passo Formation,<br>Upper Pleistocene              | L: 180 mm,<br>MD: 40 mm  | Giant sloth osteoderms,<br>plant fragment,<br>protozoan oocysts,<br>nematode eggs    | Large felid,<br>such as <i>Puma concolor</i> ,<br><i>Panthera onca</i> or <i>Smilodon populator</i> ,<br>canids, such as <i>Dusicyon avus</i> ,<br><i>Theriodictis</i> sp., and | Kerber and Oliveira (2008a);<br>Cardia et al. (2021);<br>This paper |

---

|              |  |                                     |  |  |   |                                      |                                      |
|--------------|--|-------------------------------------|--|--|---|--------------------------------------|--------------------------------------|
| GI1–<br>GI20 |  |                                     |  |  | <i>Protocyon troglodytes</i> , ursids, such as <i>Arctotherium</i> sp.  |                                      |                                      |
|              |  |                                     |  |  | Large felid, such as <i>Puma concolor</i> and <i>Panthera onca</i> , and small or medium-sized carnivores, such as <i>Leopardus geoffroy</i> , <i>Conepatus chinga</i> , and <i>Lycalopex gymnocercus</i> |                                      |                                      |
|              |  | Gruta del Indio, Mendoza, Argentina | Atuel I–III, Late Pleistocene–Holocene | L: 17–65mm, MD: 13–31mm  | Bone fragments, plant fragments, hair, arthropod exoskeleton and nematod eggs   |                                      | Agustín et al. (2021)                |
|              | –  | Northeastern Brazil, Chile          |  |  | Vertebrates fragments, such as rodents, birds, marsupials, ungulates and lagomorphs   | <i>Puma concolor</i>                 | Rau and Jiménez (2002); Chame (2003) |
|              |  |                                     | Modern                                 | L: 37–61 mm, MD: 32 mm   |   |                                      |                                      |
| –            | Northeastern Brazil, Fara Moro Ranch, Paraguay |                                     |  | Vertebrate fragments, such as mammals, reptiles and birds, and unidentified plant material                         | <i>Panthera onca</i>  | Chame, (2003); McBride et al. (2010) |                                      |
|              |  | Modern                              | L: 112 mm, MD: 28 mm                   |  |   |                                      |                                      |
| –            | Água Limpa Farm, Brasília, Brazil              |                                     |  | Fragments of fruits, grasses, vertebrates (such as lizards, birds, rodents, opossums, deer, etc.) and invertebrate | <i>Chrysocyon brachyurus</i>  | Motta-Junior et al. (1996)           |                                      |
|              |  | Modern                              | MD: > 2.5 mm                           |  |   |                                      |                                      |

---

## 5.2 On the consumed ground sloth

Among the extinct Pilosa, osteoderms were found only in Mylodontini, Scelidotheriini, and Megatheriidae species (McDonald, 2018; Toledo et al., 2021), with plenty of records along South America, comprising osteoderms associated with complete skeletons or still embedded in mummified skin (e.g., Arzani et al., 2014; Brambilla et al., 2019; Cartelle and Bohórquez, 1986; Pérez et al., 2018; Woodward and Moreno, 1899). In the Pleistocene of Rio Grande do Sul, these taxa are represented only by the genera *Glossotherium*, *Myodon*, and *Lestodon* (Ribeiro et al., 2007).

Though there is a vast and informative record of Cingulata osteoderms, descriptions of folivoran osteoderms are scarce (McDonald, 2018). For this reason, there are some difficulties in the taxonomic identification of these bones when isolated from the diagnostic parts of the skeleton. Furthermore, even in studies of fossils with osteoderms attached to bones or skin, little morphological information is described about these structures (see Toledo et al., 2021).

In some taxa, such as in mylodontids, a single individual can present osteoderms with different morphologies and sizes (Toledo et al., 2021; Woodward and Moreno, 1899). In addition, there are no data on the ontogenetic variation of these elements so far. However, osteoderm variation through ontogeny is still not well understood, difficulting in the differentiation between juvenile and mature dermal ossicles. Furthermore, there are different sizes of sloths and associated osteoderms, such as in the small *Nothrotherium*, for example, in which osteoderms vary between 5 to 30 mm maximum length (Brambilla et al., 2019). Thus, the size of the osteoderms, if associated with skeletal remains, can be correlated with the size of the animal (adult or juvenile) but does not provide information about the individual age of the sloth if they are found isolated.

The osteoderms in the Touro Passo coprolite are morphologically similar to mylodontids, such as *Glossotherium* or *Myodon* (see Brambilla et al., 2019). However, in such taxa, the reported size is larger than those found in our specimen (Brambilla et al., 2019). The size of the osteoderms of other specimens in Table 2 is also greater than those in the Touro Passo coprolite. In addition, the osteoderms of an

indeterminate Mylodontidae found in the Touro Passo Formation have a similar morphology to the coprolite MCP-5176-PV but with larger dimensions, varying between 6 and 27 mm (Kerber and Oliveira, 2008a).

Based on the mentioned facts, our interpretation is that the small size of the osteoderms found in the Touro Passo coprolite (ranging from 1.61 to 12.61 mm) might indicate that the consumed sloth was a juvenile individual. Predators usually prefer to attack juveniles and elders, individuals weakened by some disease, or even pregnant females (Toledo et al., 2021). Accordingly, we suggest that the coprolite producer could have preyed on or fed a juvenile carcass. This hypothesis may explain the small size of the osteoderms found in the coprolite of the Touro Passo Formation.

### 5.3 *Paleoenvironment*

The plant families identified correspond to the typical vegetation of the southern region of Brazil (Table 1). They are common groups in the pampa-type areas, with a predominance of grasses and small isolated forests composed mainly of herbs and palm trees (Tonello and Prieto, 2008; Roesch et al., 2009; Soares *et al.*, 2014). The low pollen concentration can suggest two situations: secondary consumption of plant remains, likely from the ingestion of prey viscera; and/or consumption of water with the accidental ingestion of pollens present in there (Gatta *et al.*, 2016). Even though they are few specimens, phytoliths always occur disarticulated in the coprolite MCP-5176-PV, which can support both hypotheses raised above (see Velázquez *et al.*, 2021). It is also important to consider secondary contamination of the excrement by mainly anemophilous plants during the permanence of feces in an open environment prior to the final burial (Velázquez and Burry, 2012; Gatta *et al.*, 2016, Velázquez *et al.*, 2021).

As mentioned above, phytoliths can be consumed together with water in small and shallow puddles. These pools would be the ideal environment for the occurrence of the tropical *Azolla* spp., an aquatic fern typical of eutrophic environments, which was also identified in the samples (Medeanic et al., 2006). The presence of these elements indicates that the producer of the coprolite may have inhabited regions near river courses, with periodic flooding throughout the year, forming puddles in the floodplain (Evaldt et al., 2014). The animal may have drunk water in these puddles and/or deposited its feces in or near these water bodies. These inferences agree with the floodplain environment in which the coprolite was found.

Palynological data on the climate of southern South America indicate that, during the late Pleistocene and early Holocene, climatic oscillations occurred, and these changes could reflect the presence of a mixture of pampean and intertropical taxa in the fossil record of Argentinian Mesopotamia, Brazil, and northern Uruguay (Bauermann and Macedo, 2007; Bauermann et al., 2009; Kerber and Oliveira, 2008a; Kerber et al., 2011a). Dry and cold grasslands along with forest patches close to water bodies would be the environment inhabited by the coprolite producer and the consumed giant sloth (Bauermann and Macedo, 2007).

## **6. Conclusion**

Using complementary methodological approaches in studying fossilized feces contributes to investigating diet and trophic relationships in different paleoenvironments. This study revealed new evidence on the food chain dynamic in the Late Pleistocene of southern Brazil. The coprolite described here was produced by a large carnivorous animal comparable to *Smilodon*. The animal fed on a ground sloth, as it has more than 102 osteoderms with morphology characteristic of Mylodontidae, but smaller than reported for adults. This evidence suggests that the animal may have fed on a juvenile sloth. However, further studies on the ontogeny of Pilosa osteoderms are needed. Finally, the Touro Passo coprolite can help other studies by comparing and correlating with different coprolites to understand the paleoecosystem dynamics and climatologic questions during the Late Pleistocene.

## **Acknowledgments**

We would like to thank Marco Brandalise de Andrade (MCT-PUCRS) for allowing access to the material. To CEME-SUL (FURG) for scanning electron microscopy and energy dispersive spectroscopy analyses. We thank Pedro Henrique Morais for his assistance in editing the three-dimensional models. To Marcelo Adorna Fernandes for making space available at the Laboratório de Paleoecologia e Paleoicnologia (UFSCar) for writing this article. Finally, we would like to thank Thandayê Jacob for helping with the layout and editing of the images.

## Funding

Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq (TJ: 88887.617508/2021-00; LK: 309178/2022-3; HF: 309463/2021-1); Fundação de Amparo à Pesquisa do RS (LK: 21/2551–0002030-0).

## References

- Agustín, B., Julián, F. F., & Ornela, B. M. 2021. Carnivore coprolites from “Gruta del Indio” site as source of paleoparasitological and paleoecological evidences (late Pleistocene-Holocene, Mendoza, Argentina). *Archaeological and Anthropological Sciences*, 13(2), 29. <https://doi.org/10.1007/s12520-021-01272-w>
- Arzani, H., Lanzelotti, S. L., Suárez, G. E. A., & Novo, N. M. 2014. Primer Registro de Pelos Fósiles en *Glossotherium robustum* (Xenarthra, Mylodontidae), Pleistoceno Tardío, Mercedes, Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana*, 51(6), 585–590. <https://doi.org/10.5710/AMGH.20.10.2014.2798>
- Beltrame, L., Pereira, P. V., & Berqgvist, L. 2014. Histological characterization of osteoderms of Tardigrada (Mammalia, Xenarthra) from Pleistocene deposits of Brazil. *J. Vertebr. Paleontol*, 89.
- Bombin, M. 1976. Modelo Paleoecológico evolutivo para o Neoquaternário da região da Campanha-Oeste do Rio Grande do Sul (Brasil) a Formação Touro Passo, seu conteúdo fossilífero e a pedogênese pós-deposicional. *Comunicações Do Museu de Ciências Da PUCRGS*, 1–90.
- Brambilla, L., Toledo, M. J., Haro, J. A., & Aguilar, J. L. 2019. New osteoderm morphotype (Xenarthra, Mylodontidae) from the middle Pleistocene of Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 95, 102298. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.102298>
- Cardia, D. F. F., Bertini, R. J., Camossi, L. G., Richini-Pereira, V. B., Losnak, D. O., Francischini, H., & Dentzien-Dias, P. 2021. Paleoparasitological analysis of a coprolite assigned to a carnivoran mammal from the Upper Pleistocene Touro Passo Formation, Rio Grande do Sul, Brazil. *Anais Da Academia Brasileira de Ciências*, 93(suppl 2), 20190876. <https://doi.org/10.1590/0001-3765202120190876>



- Cartelle, C., & Bohórquez G. A. 1986. Presença de ossículos dérmicos em *Eremotherium lauriidardi* (Lund) Cartelle & Bohórquez, 1982 (Edentata, Megatheriidae): *Iheringia, Série Geologia*, 11, 3–8.
- Cartelle, C., De Iuliis, G., Boscaini, A., & Pujos, F. 2019. Anatomy, possible sexual dimorphism, and phylogenetic affinities of a new mylodontine sloth from the late Pleistocene of intertropical Brazil. *Journal of Systematic Palaeontology*, 17(23), 1957–1988. <https://doi.org/10.1080/14772019.2019.1574406>
- Cartelle, C., De Iuliis, G., & Ferreira, R. L. 2009. Systematic revision of tropical Brazilian scelidotheriine sloths (Xenarthra, Mylodontoidea). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(2), 555–566. <https://doi.org/10.1671/039.029.0231>
- Chame, M. 2003. Terrestrial Mammal Feces: A Morphometric Summary and Description. *Memorias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 98(SUPPL. 1), 71–94. <https://doi.org/10.1590/S0074-02762003000900014>
- Chimento, N. R., & Rey, L. 2008. Hallazgo de una feca fósil en el Pleistoceno Superior-Holoceno Inferior del partido de General Guido, provincia de Buenos Aires, Argentina. In *Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat., n.s* (Vol. 10, Issue 2).
- Chin, K. 2002. Analyses of Coprolites Produced By Carnivorous Vertebrates What Carnivore Coprolites Tell Us About Predator. *Paleontological Society Papers*, 8, 43–50.
- Chin, K. 2007a. The paleobiological implications of herbivorous dinosaur coprolites from the Upper Cretaceous two medicine formation of Montana: Why eat wood? *Palaios*, 22(5), 554–566. <https://doi.org/10.2110/palo.2006.p06-087r>
- Chin, K. 2007b. Thin Section Analysis of Lithified Coprolites (Fossil Feces). *Microscopy and Microanalysis*, 13(S02), 504–505. <https://doi.org/10.1017/s143192760707540x>
- Da-Rosa, A. A. S. 2003. Preliminary correlation of fluvial deposits at the extreme west of Rio Grande do Sul State, southern Brazil. *Latinamerican Congress of Sedimentology*, 3, 243–245.
- Da-Rosa, A. A. S. 2007. Geologia do Quaternário continental do RS: situação atual e perspectivas de trabalho. *Quaternário Do RS: Integrando Conhecimentos*, 7–13.

- Dentzien-Dias, P. C., Poinar, G., de Figueiredo, A. E. Q., Pacheco, A. C. L., Horn, B. L. D., & Schultz, C. L. 2013. Tapeworm Eggs in a 270 Million-Year-Old Shark Coprolite. *PLoS ONE*, 8(1), e55007. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0055007>
- Duarte, A. N., Verde, M., Ubilla, M., Araújo, A., Martins, P. C., Reinhard, K. J., & Ferreira, L. F. 1999. Note on parasite eggs in mineralized carnivora coprolites from the Upper Pleistocene Sopas Formation, Uruguay. *Paleopathology Newsletter*, 6–8.
- Faegri, K., & Iversen, J. 1989. *Textbook of Pollen Analysis* (K. Faegri, P. E. Kaland, & K. Krzywinski, Eds.; 4th ed.). John Wiley and Sons.
- Fiorelli, L. E., Ezcurra, M. D., Hechenleitner, E. M., Argañaraz, E., Taborda, J. R. A., Trotteyn, M. J., von Baczko, M. B., & Desojo, J. B. 2013. The oldest known communal latrines provide evidence of gregarism in Triassic megaherbivores. *Scientific Reports*, 3(1), 3348. <https://doi.org/10.1038/srep03348>
- Gasparini, G. M., Kerber, L., & Oliveira, E. V. 2009. *Catagonus stenographers* (LUND in REINHARDT, 1880) (mammalia, Tayassuidae) in the Touro Passo formation (Late Pleistocene), Rio Grande do Sul, Brazil. Taxonomie and palaeoenvironmental comments. *Neues Jahrbuch Fur Geologie Und Palaontologie - Abhandlungen*, 254(3), 261–273. <https://doi.org/10.1127/0077-7749/2009/0016>
- Hill. 2006. Comparative Anatomy and Histology of Xenarthran Osteoderms. *Journal of Morphology*, 1460(October), 1042–1154. <https://doi.org/10.1002/jmor>
- Hollocher, K., & Hollocher, T. C. 2012. Early processes in the fossilization of terrestrial feces to coprolites, and microstructure preservation. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 57, 79–92.
- Hsiou, A. S. 2007. A new Teiidae species (Squamata, Scincomorpha) from the late pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 10(3), 181–194.
- Hunt, A. P., Chin, K., & Lockley, M. G. 1994. The Palaeobiology of Vertebrate Coprolites. In S. K. Donovan (Ed.), *The Palaeobiology of Trace Fossils* (pp. 221–239). Johns Hopkins University Press.
- Kerber, L., Kinoshita, A., José, F. A., Graciano Figueiredo, A. M., Oliveira, É. V., & Baffa, O. 2011a. Electron Spin Resonance dating of the southern Brazilian Pleistocene

mammals from Touro Passo Formation, and remarks on the geochronology, fauna and palaeoenvironments. *Quaternary International*, 245(2), 201–208. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2010.10.010>

Kerber, L., & Oliveira, E. V. 2008a. Fósseis de vertebrados da Formação Touro Passo (Pleistoceno Superior), Rio Grande do Sul, Brasil: atualização dos dados e novas contribuições. *Gaea - Journal of Geoscience*, 4(2), 49–64. <https://doi.org/10.4013/gaea.20082.02>

Kerber, L., & Oliveira, E. V. 2008b. Sobre a presença de *Tapirus* (Tapiridae, Perissodactyla) na Formação Touro Passo (Pleistoceno Superior), oeste do Rio Grande do Sul. *Biodiversidade Pampeana*, 6, 9–14.

Kerber, L., Pitana, V. G., Ribeiro, A. M., Hsiou, A. S., & Oliveira, E. V. 2014. Late Pleistocene vertebrates from Touro Passo Creek (Touro Passo Formation), southern Brazil: a review. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 31, 248–259.

Kerber, L., Ribeiro, A. M., & Oliveira, E. V. 2011b. The first record of *Galea* Meyen, 1832 (Rodentia, Hystricognathi, Caviidae) in the late Pleistocene of southern Brazil and its palaeobiogeographic implications. *Alcheringa*, 35(3), 445–457. <https://doi.org/10.1080/03115518.2011.533985>

Kotzian, C. B., Simões, M. G., Da-Rosa, A. A. S., & Milder, S. E. S. 2005. AMS Radiocarbon dating of freshwater mollusk shells from the Touro Passo Formation (Pleistocene-Holocene), RS, Brazil. *6th Congresso Latino-Americano de Paleontologia*.

Lopes, R. P. 2009. *Alterações Post Mortem (Pseudopaleopatologias) em Fósseis de Mamíferos Pleistocênicos do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil*. Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Lopes, R. P., & Ferigolo, J. 2015. Post mortem modifications (pseudopaleopathologies) in middle-late Pleistocene mammal fossils from southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 18(2), 285–306. <https://doi.org/10.4072/rbp.2015.2.09>

Martins, C. M., & Oliveira, E. V. 2003. Novo material craniano de *Tayassu* Fischer, 1814, da formação Touro Passo (Pleistoceno superior), Rio Grande do Sul. In *Biodiversidade Pampeana* (Vol. 1, Issue 1).

<https://revistaseletronicas.pucrs.br/index.php/biodiversidadepampeana/article/view/2462>

- McBride, R., Giordano, A., & Ballard, W. B. 2010. Note on the winter diet of jaguars *Panthera onca* in the Paraguayan Transitional Chaco. *Bellbird*, 4, 01–12.
- McDonald, H. G. 2018. An Overview of the Presence of Osteoderms in Sloths: Implications for Osteoderms as a Plesiomorphic Character of the Xenarthra. In *Journal of Mammalian Evolution* (Vol. 25, Issue 4, pp. 485–493). <https://doi.org/10.1007/s10914-017-9415-8>
- Merriam, J. C. 1906. Recent Discoveries of Quaternary Mammals in Southern California. *Science*, 24(608), 248–250. <https://doi.org/10.1126/science.24.608.248>
- Milà, J. 2012. Crocodylian Scatology - a look into morphology, internal architecture, inter- and intraspecific variation and prey remains in extant crocodylian feces. *Vertebrate Coprolites. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 57, 65–71.
- Milder, S. E. S. 2000. *Arqueologia do Sudeste do Rio Grande do Sul: Uma perspectiva Geoarqueológica*. Universidade de São Paulo.
- Miller, E. T. 1987. Pesquisas arqueológicas paleoindígenas no Brasil Ocidental. *Estúdios Atacameños*, 37–61.
- Montellano-Ballesteros, M., & Carranza-Castañeda, O. 1986. Descripción de un milodóntido del Blanco Temprano de la mesa central de México. *Revista Del Instituto de Geología de La Universidad Nacional Autónoma de México*, 6, 193–203.
- Moreira, L. E. 1970. Primeira ocorrência de *Smilodon populator* Lund, 1842 no Estado do Rio Grande do Sul. *Pesquisas, Zoologia*, 23, 25–35.
- Moreno Rodríguez, A. P., Chimento, N. R., Agnolin, F. L., Jofre, G., & Gentil, A. 2022. A possible *Smilodon* (Mammalia, Felidae) coprolite from the Pleistocene of Argentina. *Palaeos*, 37(7), 402–410. <https://doi.org/10.2110/palo.2021.056>
- Motta-Junior, J. C., Talamoni, S. A., Lombardi, J. A., & Simokomaki, K. 1996. Diet of the maned wolf, *Chrysocyon brachyurus*, in central Brazil. *Journal of Zoology*, 240(2), 277–284. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1996.tb05284.x>

- Northwood, C. 2005. Early Triassic coprolites from Australia and their palaeobiological significance. *Palaeontology*, 48(1), 49–68. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2004.00432.x>
- Oliveira, E., & Kerber, L. 2009. Paleontologia e aspectos geológicos das sucessões do final do Neógeno no sudoeste do Rio Grande do Sul, Brasil. *Gaea - Journal of Geoscience*, 5(1), 21–34. <https://doi.org/10.4013/gaea.2009.51.03>
- Oliveira, E. V. 1992. *Mamíferos fósseis do Quaternário do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil*. Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Oliveira, E. V., & Lavina, E. L. 2000. Mamíferos: protagonistas dos tempos modernos. In M. Holz & L. F. De Ros (Eds.), *Paleontologia do Rio Grande do Sul* (pp. 376–397). UFRGS.
- Paula-Couto, C. 1953. *Paleontologia Brasileira – Mamíferos*. Instituto Nacional do Livro.
- Pereira, J. C., Lopes, R. P., & Kerber, L. 2012. New remains of Late Pleistocene mammals from the Chuí Creek, Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 15(2), 228–239. <https://doi.org/10.4072/rbp.2012.2.10>
- Pérez, L., Toledo, N., Vizcaíno, S., & Bargo, S. 2018. Los Restos Tegumentarios De Perezosos Terrestres (Xenarthra, Folivora) De Última Esperanza (Chile). Cronología De Los Reportes, Origen Y Ubicación Actual. *Publicación Electrónica de La Asociación Paleontológica Argentina*. <https://doi.org/10.5710/peapa.17.11.2017.246>
- Püschel, H. P., Püschel, T. A., & Rubilar-Rogers, D. 2017. Taxonomic comments of a *Glossotherium* specimen from the Pleistocene of central Chile. *Boletín Del Museo Nacional de Historia Natural de Chile*, 66, 223–262.
- Qvarnström, M., Ahlberg, P. E., & Niedźwiedzki, G. 2019a. Tyrannosaurid-like osteophagy by a Triassic archosaur. *Scientific Reports*, 9(1), 1–9. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-37540-4>
- Qvarnström, M., Anagnostakis, S., Lindskog, A., Scheer, U., Vajda, V., Rasmussen, B. W., Lindgren, J., & Eriksson, M. E. 2019b. Multi-proxy analyses of Late Cretaceous coprolites from Germany. *Lethaia*, 52(4), 550–569. <https://doi.org/10.1111/let.12330>

- Qvarnström, M., Elgh, E., Owocki, K., Ahlberg, P. E., & Niedźwiedzki, G. 2019c. Filter feeding in Late Jurassic pterosaurs supported by coprolite contents. *PeerJ*, 7, e7375. <https://doi.org/10.7717/peerj.7375>
- Qvarnström, M., Fikáček, M., Vikberg Wernström, J., Huld, S., Beutel, R. G., Arriaga-Varela, E., Ahlberg, P. E., & Niedźwiedzki, G. 2021. Exceptionally preserved beetles in a Triassic coprolite of putative dinosauriform origin. *Current Biology*, 31(15), 3374–3381.e5. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.05.015>
- Qvarnström, M., Niedźwiedzki, G., & Žigaitė, Ž. 2016. Vertebrate coprolites (fossil faeces): An underexplored Konservat-Lagerstätte. In *Earth-Science Reviews* (Vol. 162, pp. 44–57). Elsevier B.V. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2016.08.014>
- Qvarnström, M., Wernström, J. V., Piechowski, R., Talanda, M., Ahlberg, P. E., & Niedźwiedzki, G. 2019d. Beetle-bearing coprolites possibly reveal the diet of a Late Triassic dinosauriform. *Royal Society Open Science*, 6(3). <https://doi.org/10.1098/rsos.181042>
- Rau, J. R., & Jiménez, J. E. 2002. Diet of Puma (*Puma concolor*, Carnivora: Felidae) in Coastal and Andean Ranges of Southern Chile. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 37(3), 201–205. <https://doi.org/10.1076/snfe.37.3.201.8567>
- Ribeiro, A. M., Rodrigues, P. H., & Ferigolo, J. 2003. Primeiro registro de Ursidae (Tremarctinae) para o Pleistoceno do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Jornadas Argentinas de Paleontologia de Vertebrados*, 27.
- Ribeiro, A. M., & Scherer, C. S. 2009. Mamíferos do Pleistoceno do Rio Grande do Sul, Brasil. In *Quaternário do Rio Grande do Sul, Integrando conhecimentos* (pp. 171–191). Sociedade Brasileira de Paleontologia.
- Ribeiro, A. M., Scherer, C. S., & Pitana, V. G. 2007. Mamíferos do Pleistoceno do Rio Grande do Sul, Brasil: estado atual do conhecimento. *Quaternário Do RS: Integrando Conhecimentos*.
- Rodrigues, P. H., Prevosti, F. J., Ferigolo, J., & Ribeiro, A. M. 2004. Novos materiais de Carnivora para o Pleistoceno do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7(1), 77–86.

- Scherer, C., Pitana, V., & Ribeiro, A. M. 2009. Protheroheriidae and Macraucheniidae (Litopterna, Mammalia) from the Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 12(3), 231–246. <https://doi.org/10.4072/rbp.2009.3.06>
- Scherer, C. S. 2005. *Estudo dos camelidae (mammalia, artiodactyla) do quaternário do estado do Rio Grande do Sul*. Universidade Federal do Rio Grande do Sul .
- Scherer, C. S., Ferigolo, J., Ribeiro, A. M., & Cartelle, C. 2007. Contribution to the knowledge of *Hemiauchenia paradoxa* (Artiodactyla, Camelidae) from de Pleistocene of Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 10, 35–52.
- Shillito, L.-M., Blong, J. C., Green, E. J., & van Asperen, E. N. 2020. The what, how and why of archaeological coprolite analysis. *Earth-Science Reviews*, 207, 103196. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2020.103196>
- Sianto, L., de Souza, M. V., Chame, M., da Luz, M. de F., Guidon, N., Pessis, A.-M., & Araújo, A. 2014. Helminths in feline coprolites up to 9000 years in the Brazilian Northeast. *Parasitology International*, 63(6), 851–857. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2014.08.002>
- Thulborn, R. A. 1991. Morphology, preservation and palaeobiological significance of dinosaur coprolites. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 83(4), 341–366. [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(91\)90060-5](https://doi.org/10.1016/0031-0182(91)90060-5)
- Toledo, N., Boscaini, A., & Pérez, L. M. 2021. The dermal armor of mylodontid sloths (Mammalia, Xenarthra) from Cueva del Milodón (Última Esperanza, Chile). *Journal of Morphology*, 282(4), 612–627. <https://doi.org/10.1002/jmor.21333>
- Trevisan Pereira, A. 2021. *Ursidae (Mammalia, Carnivora) do Pleistoceno do Rio Grande do Sul*. Universidade Federal de Santa Catarina.
- Ubilla, M., Perea, D., Rinderknecht, A., & Corona, A. 2009. Pleistocene mammals from Uruguay: biostratigraphic, biogeographic and environmental connotations. In A. M. Ribeiro, S. G. Bauermann, & C. S. Scherer (Eds.), *Quaternário do Rio Grande do Sul: Integrando Conhecimentos* (pp. 217–230). Sociedade Brasileira de Paleontologia.

- Verde, M., & Ubilla, M. 2003. Mammalian Carnivore Coprolites from the Sopas Formation (Upper Pleistocene, Lujanian Stage), Uruguay. *Ichnos*, 9(1–2), 77–80. <https://doi.org/10.1080/10420940190034102>
- Vidal, V. P., & Wagner, G. P. 2020. Os sítios paleoíndios na localidade arqueológica Touro Passo: uma síntese do Propa (1972-1978) e os estudos geoarqueológicos recentes. *Revista Memore*, 7(3), 100. <https://doi.org/10.19177/memore.v7e32020100-120>
- Woodward, A. S., & Moreno, F. P. 1899. *On a Portion of Mammalian Skin, named Neomyiodori Estai, from a Cavern near Consuelo Cove, Last Hope Inlet, Patagonia.* 144–156.
- Zatoń, M., Broda, K., Qvarnström, M., Niedźwiedzki, G., & Ahlberg, P. E. 2017. The first direct evidence of a Late Devonian coelacanth fish feeding on conodont animals. *The Science of Nature*, 104(3–4), 26. <https://doi.org/10.1007/s00114-017-1455-7>



## ANEXOS

### 1. Resumo apresentado no II Simpósio Virtual de Paleontologia do Quaternário (2021).

#### ANÁLISE DA TOMOGRAFIA COMPUTADORIZADA DE UM COPRÓLITO DE CARNÍVORO DA FORMAÇÃO TOURO PASSO, PLEISTOCENO SUPERIOR, RIO GRANDE DO SUL, BRASIL

T. Jacob<sup>1</sup>; L. Kerber<sup>2</sup>; D. Diniz<sup>3</sup>; P. Dentzien-Dias<sup>3</sup>; H. Francischini<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Programa de Pós-Graduação em Geociências, Avenida Bento Gonçalves, 9500, 91501-970, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil. <sup>2</sup>Universidade Federal de Santa Maria, Centro de Apoio à Pesquisa Paleontológica da Quarta Colônia, Rua Maximiliano Vizzoto, 598, 97230-000, São João do Polêsine, Rio Grande do Sul, Brasil. <sup>3</sup>Universidade Federal do Rio Grande, Laboratório de Geologia e Paleontologia, Av. Itália, km8, 96203-900, Rio Grande, Rio Grande do Sul, Brasil.

*thandara.jacob@ufrgs.br, leonardokerber@gmail.com, dede.p.diniz@gmail.com, pauladentzien@gmail.com, heitor.francischini@ufrgs.br.*

Coprólitos são uma importante fonte de informações sobre a paleobiologia e paleoecologia de grupos fósseis. Por meio da análise de características morfológicas e morfométricas, da composição química e mineralógica, além da identificação de inclusões micro- e macroscópicas contidas nesses materiais, é possível acessar informações sobre dieta e os processos fisiológicos envolvidos, bem como reconhecer possíveis patologias no animal produtor das fezes e distinguir componentes da paleoflora e paleofauna de uma determinada região. Como grande parte das metodologias utilizadas na caracterização dos elementos que compõem os coprólitos é destrutiva, colocando em risco a integridade e preservação do fóssil, técnicas digitais vêm ganhando espaço na investigação de fezes fossilizadas, por permitirem um exame não invasivo do conteúdo presente em sua matriz interna. Com o objetivo de estudar as inclusões presentes no único coprólito registrado para a Formação Touro Passo, Pleistoceno Superior do Rio Grande do Sul, Brasil, foi produzido um modelo tridimensional deste icnofóssil a partir de uma tomografia computadorizada realizada no mesmo. Proveniente de sedimentos silty-arenosos depositados em contexto fluvial, o espécime foi previamente atribuído a um mamífero carnívoro e foram identificados, em sua superfície, prováveis osteodermos semelhantes àqueles que ocorrem em alguns gêneros da família Mylodontidae. Como resultados preliminares, a edição do modelo tridimensional destaca a morfologia e a disposição das inclusões preservadas dentro do espécime, que se apresentam com uma maior concentração em dois dos quatro fragmentos que compõem o coprólito. Foram identificados, até o momento, 90 macroinclusões, as quais se tratam, em sua maioria, de estruturas de origem óssea, compostas por osso cortical compacto e osso trabecular em seu centro. Esta análise contribuiu para a averiguação da natureza osteodérmica das inclusões e permitirá realizar futuras inferências acerca de relações tróficas e da eficiência digestiva dos megamamíferos pleistocênicos carnívoros que habitaram o oeste do Rio Grande do Sul. [CAPES].

## 2. Resumo apresentado na Reunião Anual Regional da Sociedade Brasileira de Paleontologia – Paleo-RS (2021).



PaleoRS - Reunião Anual Regional da Sociedade Brasileira de Paleontologia

---

### TOMOGRAFIA DE UM COPRÓLITO DE CARNÍVORO COM OSTEODERMOS DE PREGUIÇA-GIGANTE (MAMMALIA, PILOSA) PROVENIENTE DA FORMAÇÃO TOURO PASSO, PLEISTOCENO SUPERIOR, RIO GRANDE DO SUL, BRASIL

T. JACOB<sup>1</sup>; L. KERBER<sup>2</sup>; D. DINIZ<sup>3</sup>; P. DENTZIEN-DIAS<sup>3</sup>; H. FRANCISCHINI<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Geociências, Laboratório de Paleontologia de Vertebrados, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS. <sup>2</sup>Centro de Apoio à Pesquisa Paleontológica da Quarta Colônia, Universidade Federal de Santa Maria, São João do Polêsine, RS. <sup>3</sup>Laboratório de Geologia e Paleontologia, Universidade Federal do Rio Grande, Rio Grande, RS.

*than.jacob@gmail.com; leonardokerber@gmail.com; pauladentzien@gmail.com; heitor.francischini@ufrgs.br*

Coprólitos podem ser caracterizados como *micro lagerstätten* que preservam elementos que nos permitem acessar a paleoflora e paleofauna de um determinado contexto ecológico do passado. Não são apenas o resultado dos processos digestivos e a excreção de itens não aproveitados, mas são portadores de informações valiosas sobre a fisiologia, dieta e saúde dos organismos que os produziram. Além disso, com o estudo das fezes fossilizadas, é possível realizar inferências sobre relações tróficas presentes em uma comunidade, como interações de predação, herbivoria e parasitismo, para citar apenas alguns exemplos. A Formação Touro Passo, no extremo oeste do Rio Grande do Sul, Brasil, tem o primeiro e único registro de coprólito do Pleistoceno final do estado. Identificado como um coprólito de carnívoro, a tomografia computadorizada deste material revelou que os osteodermos de Mylodontidae observados em sua superfície também estão presentes na matriz interna do espécime. Ao total, 102 ossificações dérmicas foram identificadas. A disposição e quantidade de inclusões são destacadas em um modelo tridimensional do coprólito feito a partir da tomografia. Uma microtomografia do mesmo material foi realizada e revelou com maiores detalhes a espessura e organização do tecido ósseo dos osteodermos encontrados. Esses achados permitem realizar análises paleobiológicas e paleoecológicas sobre carnívoros da megafauna pleistocênica que habitaram a região e que têm um registro escasso na formação em estudo. [CAPES/88887.617508/2021-00].

### 3. Resumo apresentado no XXVII Congresso Brasileiro de Paleontologia 2022.

Boletim de Resumos

## ANÁLISE MULTI-PROXY DE UM COPRÓLITO DE CARNÍVORO DA FORMAÇÃO TOURO PASSO, PLEISTOCENO SUPERIOR, RIO GRANDE DO SUL, BRASIL

THÂNDARA JACOB<sup>1</sup>, LEONARDO KERBER<sup>2</sup>, DEBORA PIMENTEL DINIZ SANTOS<sup>1</sup>, PAULA DENT'ZIEN-DIAS<sup>3</sup>, HEITOR ROBERTO DIAS FRANCISCHINI<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Geociências, Laboratório de Paleontologia de Vertebrados, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS. <sup>2</sup>Centro de Apoio à Pesquisa Paleontológica da Quarta Colônia, Universidade Federal de Santa Maria, São João do Polêsine, RS. <sup>3</sup>Laboratório de Geologia e Paleontologia, Universidade Federal do Rio Grande, Rio Grande, RS. [than.jacob@gmail.com](mailto:than.jacob@gmail.com), [leonardokerber@gmail.com](mailto:leonardokerber@gmail.com), [dede.p.diniz@gmail.com](mailto:dede.p.diniz@gmail.com), [pauladentzien@gmail.com](mailto:pauladentzien@gmail.com), [heitor.francischini@ufrgs.br](mailto:heitor.francischini@ufrgs.br)

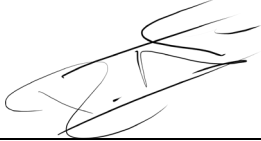
Fezes fossilizadas são icnofósseis que passam despercebidos por muitos paleontólogos. Seja por falta de interesse no material, seja por dificuldade em reconhecê-los em campo. Entretanto, diversos estudos já mostraram o potencial que os coprólitos têm na análise de aspectos paleobiológicos e paleoecológicos de diferentes grupos de paleovertebrados. Informações sobre dieta e saúde dos organismos presentes em um determinado paleoambiente são de extrema importância para compreender a dinâmica dos ecossistemas do passado. Por servirem como um microambiente preservacional para os itens que foram consumidos, estes icnofósseis podem abrigar até mesmo componentes delicados e de rara preservação no registro geológico. Com o objetivo de investigar relações presa-predador entre organismos da megafauna pleistocênica do Rio Grande do Sul, Brasil, um coprólito de carnívoro proveniente da Formação Touro Passo, Pleistoceno Superior, vem sendo investigado com a combinação de diferentes abordagens analíticas - métodos químicos, mineralógicos, paleoparasitológicos e paleopalínológicos, além da reconstrução tridimensional e reconhecimento de sua estrutura interna de maneira não destrutiva. A realização de uma tomografia médica computadorizada revelou uma abundante quantidade de osteodermos de preguiça-gigante, semelhantes àqueles que ocorrem em Mylodontidae, na matriz interna do coprólito, alguns dos quais já foram identificados na superfície do fóssil em sua primeira descrição. Adicionalmente, foi realizada uma microtomografia do mesmo espécime, que permitiu uma maior resolução de detalhes do material. Osteodermos individuais de *Pilosa* também foram microtomografados, com o objetivo de comparar a estrutura destas ossificações dérmicas com aquelas presentes dentro do icnofóssil. Compostas por osso compacto circundando osso trabecular, as 102 inclusões estão distribuídas de maneira aleatória na massa do coprólito de 18 cm e possuem morfologia irregular e variada. Análises paleopalínológicas preliminares identificaram grãos de pólen de gramíneas, apontando para grande abundância destes táxons na paisagem. Ainda, análises de microscopia eletrônica de varredura e espectroscopia por energia dispersiva contribuem com a caracterização morfológica e química do material. Estes conjuntos de análises permitem realizar inferências sobre a composição da dieta e eficiência digestiva do produtor das fezes, sua provável origem taxonômica, bem como a identificação mais específica dos osteodermos, além de características paleoambientais, contribuindo com as investigações sobre os pouco conhecidos carnívoros da megafauna que viveram no contexto continental da Formação Touro Passo durante o final do Pleistoceno no oeste do Rio Grande do Sul. [CAPES].

|  |
|--|
| <b>ANEXO I</b>   |
| Título da Dissertação:   |
| <b>“SOBRE UM COPRÓLITO DE CARNÍVORO DA FORMAÇÃO TOURO PASSO, PLEISTOCENO SUPERIOR, RIO GRANDE DO SUL, BRASIL”</b>  |
| Área de Concentração: Paleontologia  |
| Autora: <b>Thândara Jacob</b>  |
| Orientador: Prof. Dr. Heitor Roberto Dias Francischini   |
| Examinador: Prof. Dr. Richard Fariña   |
| Data: 21/05/2023   |
| Conceito: Excelente  |
| <b>PARECER:</b>  |
| <p>Trata-se de um trabalho muito correto sobre um resto de coprólito pleistocênico da Fm. Touro Passo em Rio Grande do Sul. Sob o título “Multi-proxy analysis on a carnivore coprolite found in southern Brazil reveals insights into the South American Late Pleistocene trophic chains”, um manuscrito foi enviado para ser considerado na revista <i>Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology</i> com o mesmo conteúdo.</p> <p>O material foi estudado desde vários pontos de vista, incluindo enfoques descritivos, morfométricos, geoquímicos e paleopalínológicos, com o cuidado de minimizar as análises destrutivas.</p> <p>As dimensões, a forma e a composição química fosfática levam à autora a concluir que o autor do coprólito deve ter sido um carnívoro de grande porte, como os felídeos existentes onça pintada e puma ou o extinto dentes-de-sabre, ou então um dos grandes canídeos achados naquela formação quaternária.</p> <p>Não tenho comentários importantes sobre os detalhes e, por essa razão, não estou enviando o PDF da dissertação com minhas anotações. Porém, gostaria que a autora levasse em conta, seja para aportar argumentos em favor ou contra dessa possibilidade, a minha proposta sobre algumas preguiças gigantes tendo tido uma dieta mais diversa da que se lhes tem atribuído tradicionalmente (Fariña 1996; Fariña e Blanco 1996) e que poderia ter incluído alimentos de origem animal, recentemente respaldada por sofisticadas análises biogeoquímicas (Tejada et al. 2021).</p> <p>Fariña RA. 1996. Trophic relationships among Lujanian mammals. <i>Evolutionary Theory</i> 11: 125-134.</p> <p>Fariña RA, Blanco RE. 1996. <i>Megatherium</i>, the stabber. <i>Proceedings of the Royal Society B</i> 263: 1725-1729.</p> |

Tejada J, Flynn J, McPhee R, O'Connell T, Cerling T, Bermudez L, Capuñay C, Wallsgrove N, Popp B. 2021. Isotope data from amino acids indicate Darwin's ground sloth was not an herbivore. *Scientific Reports* 11.

Assinatura:

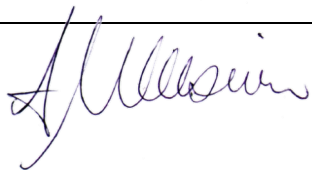
Data: 22 maio 2023

A handwritten signature in black ink, appearing to be 'J. Tejada', written over a horizontal line.

Ciente do Orientador:

Ciente do Aluno:

|   |                           |
|---|---------------------------|
| <b>ANEXO I</b>  |                           |
| Título da Dissertação:  |                           |
| <b>“SOBRE UM COPRÓLITO DE CARNÍVORO DA FORMAÇÃO TOURO PASSO, PLEISTOCENO SUPERIOR, RIO GRANDE DO SUL, BRASIL”</b>   |                           |
| Área de Concentração: Paleontologia   |                           |
| Autora: <b>Thândara Jacob</b>   |                           |
| Orientador: Prof. Dr. Heitor Roberto Dias Francischini  |                           |
| Examinador: Prof. Dr. Mário André Trindade Dantas   |                           |
| Data: 26 de abril de 2023   |                           |
| Conceito: A   |                           |
| <b>PARECER:</b>   |                           |
| A dissertação está bem escrita e o tema é muito interessante. Há correções a serem feitas, mas todas encontram-se sugeridas no arquivo em anexo. O uso de múltiplas metodologias enriqueceu a interpretação, e construiu uma informação sólida sobre esse grande carnívoro que viveu no Pleistoceno do RS |                           |
| Assinatura:    | Data: 26 de abril de 2023 |
| Ciente do Orientador:   |                           |
| Ciente do Aluno:  |                           |

|  |                  |
|--|------------------|
| <b>ANEXO I</b>   |                  |
| Título da Dissertação:   |                  |
| <b>“SOBRE UM COPRÓLITO DE CARNÍVORO DA FORMAÇÃO TOURO PASSO, PLEISTOCENO SUPERIOR, RIO GRANDE DO SUL, BRASIL”</b>  |                  |
| Área de Concentração: Paleontologia  |                  |
| Autora: <b>Thândara Jacob</b>  |                  |
| Orientador: Prof. Dr. Heitor Roberto Dias Francischini   |                  |
| Examinadora: Profa. Dra. Ana Maria Ribeiro   |                  |
| Data: 26.05.2023   |                  |
| Conceito: A  |                  |
| <b>PARECER:</b>  |                  |
| <p>Importante contribuição da mestranda Thândara Jacob.<br/>O texto da dissertação apresenta uma revisão do estado do conhecimento sobre o tema da pesquisa bem detalhado e escrito.<br/>Os objetivos são claros e metodologia bem fundamentada. A análise integradora poderia ser mais sucinta, apenas com os resultados do trabalho da mestranda, sendo que alguns parágrafos poderiam ser suprimidos ou incluídos no item “estado da arte”. Sugere-se que a mestranda utilize frases mais curtas e “et al.” no lugar de “colaboradores”, aclarando que isto não interferiu nos resultados do trabalho.</p> <p>De acordo com as normas do PPGGEO, foi submetido um manuscrito para uma revista com importante fator de impacto e Qualis Capes A.<br/>O manuscrito apresenta um texto claro e bem redigido. As figuras estão muito bem-feitas e nítidas. Os resultados assim como a discussão são bem interessantes e pertinentes. Porém, pelo fato do pouco estudo sobre osteodermos em preguiças, talvez fosse prudente, neste momento, considerar os restos encontrados no coprólito como de Pilosa.</p> <p>As referências bibliográficas citadas no texto integrador e no manuscrito são atualizadas.</p> |                  |
| Assinatura:  | Data: 26.05.2023 |
|   |                  |

Ciente do Orientador:

Ciente do Aluno: