

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ABC
CENTRO DE CIÊNCIAS NATURAIS E HUMANAS
BACHARELADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

PEDRO VINÍCIUS RODRIGUES LIMA

**ANÁLISE MACRO E MICROESTRUTURAL DE COPRÓLITOS
DO SÍTIO “FAZENDA SANTA FÉ”, FORMAÇÃO TREMEMBÉ
(OLIGOCENO), BACIA DE TAUBATÉ**

SANTO ANDRÉ

2023

PEDRO VINÍCIUS RODRIGUES LIMA

**ANÁLISE MACRO E MICROESTRUTURAL DE COPRÓLITOS DO SÍTIO
“FAZENDA SANTA FÉ”, FORMAÇÃO TREMEMBÉ (OLIGOCENO), BACIA DE
TAUBATÉ**

Trabalho de Conclusão de Curso do Bacharelado em Ciências Biológicas apresentado ao Centro de Ciências Naturais e Humanas (CCNH) da Universidade Federal do ABC como requisito para obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: Profa. Dra. Fabiana Rodrigues Costa Nunes

Coorientador: Prof. Dr. Natan Santos Brilhante

SANTO ANDRÉ

2023

Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal do ABC
Elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da UFABC
com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

Rodrigues Lima, Pedro Vinícius
ANÁLISE MACRO E MICROESTRUTURAL DE COPRÓLITOS DO S
"FAZENDA SANTA FÉ", FORMAÇÃO TREMEMBÉ (OLIGOCENO),
BACIA DE TAUBATÉ / Pedro Vinícius Rodrigues Lima. — 2023.

29 fls. : il.

Orientadora: Fabiana Rodrigues Costa Nunes
Coorientador: Natan Santos Brilhante

Trabalho de Conclusão de Curso — Universidade Federal do
ABC, Bacharelado em Ciências Biológicas, Santo André,
2023.

1. Coprólitos. 2. Paleontologia. 3. Formação Tremembé.
4. Bacia de Taubaté. 5. Icnofóssil. I. Rodrigues Costa
Nunes, Fabiana. II. Santos Brilhante, Natan. III. Bacharelado
em Ciências Biológicas, 2023. IV. Título.

AGRADECIMENTOS

Agradeço inicialmente, do fundo do meu coração, à toda minha família por estarem sempre comigo durante todo este período. Amo muito todos vocês

À toda equipe do Laboratório de Paleontologia de Vertebrados e Comportamento Animal (LAPC), que contribuíram para o meu amadurecimento acadêmico e pessoal. Me ajudando e inspirando.

À minha orientadora Fabiana Rodrigues Costa Nunes pela oportunidade de fazer parte de tudo isso e ao meu coorientador Natan Santos Brilhante pela paciência e amizade em todos estes anos.

À Marcella, Gabriel, Milena e todos os amigos e colegas que a biologia me proporcionou durante esta trajetória.

E principalmente à Universidade Federal do ABC e toda sua equipe pelo ensino e pela estrutura que me proporcionaram tantas experiências.

Muito obrigado a todos que fizeram parte dessa trajetória.

RESUMO

O sítio geológico/paleontológico “Fazenda Santa Fé” corresponde a uma pedreira em franca exploração de argila esmectita da Formação Tremembé, Bacia de Taubaté. Apesar de serem frequentemente mencionados e até mesmo estudados em alguns trabalhos, os coprólitos encontrados na Formação Tremembé foram pouco estudados no âmbito de seus padrões macroestruturais, microestruturais e tafonômicos. O presente estudo visou, portanto, realizar tal análise nos coprólitos oriundos do sítio “Fazenda Santa Fé” para, além de identificar (tentativamente) seus organismos geradores, depreender informações acerca da dieta e ambiente deposicional destes coprólitos (dados paleoecológicos). Os morfotipos desse material foram caracterizados macroscopicamente com base em características morfológicas. Além disso, o presente estudo apresentou um diagnóstico tafonômico que identificou uma origem autóctone ao material. A análise microestrutural utilizou-se da Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV), por intermédio da qual foi realizado o estudo da morfologia e composição de microfósseis a partir de pequenas áreas selecionadas nas amostras. A combinação das análises macroscópicas, microscópicas e tafonômicas possibilitou concluir que os coprólitos possuem como organismos geradores a avifauna da região, um ambiente que possuía um paleolago circundado por florestas e zonas montanhosas. Além disso foi possível inferir uma dieta piscívora para estes organismos.

Palavras-chave: icnofóssil, coprólito, Bacia de Taubaté, paleoecologia, paleontologia.

ABSTRACT

The geological/paleontological site "Fazenda Santa Fé" corresponds to a quarry actively extracting smectite clay from the Tremembé Formation in the Taubaté Basin. Despite the frequent documentation of coprolites in the region, and their partial examination in some studies, these coprolites have not been thoroughly explored regarding their macrostructural, microstructural, and taphonomic characteristics. Therefore, this study aimed at conducting a comprehensive analysis to identify their source organisms and deduce information about the diet and depositional environment of these coprolites (paleoecological data). This material was macroscopically characterized based on morphological features, and additionally, the study presented a taphonomic diagnosis identifying an autochthonous origin for the material. Microstructural analysis utilized Scanning Electron Microscopy (SEM), through which the morphology and composition of microfossils were studied in small selected areas of the samples. The combination of macroscopic, microscopic, and taphonomic analyses led to the conclusion that the coprolites originate from the avifauna of the region, indicating an environment with a paleolake surrounded by forests and mountainous areas.

Keywords: ichnofossil, coprolite, Taubaté Basin, paleoecology, paleontology.

Lista de Ilustrações

Figura 1 - Amostras de coprólitos reniformes da Formação Tremembé, Bacia de Taubaté, utilizadas no estudo. (A) CP01; (B) CP02; (C) CP03;(D) CP04;(E) CP05;(F) CP06. Escala: 1 cm.....	18
Figura 2 - Amostras de coprólitos reniformes da Formação Tremembé, Bacia de Taubaté utilizadas no estudo. (A) CP07; (B) CP08; (C) CP09;(D) CP10. Escala: 1 cm.	19
Figura 3 - Amostras de peixes fósseis da Formação Tremembé, Bacia de Taubaté utilizadas no estudo. (A) PE01; (B) PE02; (C) PE03;(D) PE04;(E) PE05;(F) PE06. Escala: 1 cm.....	20
Figura 4 - Estruturas preservadas no interior dos coprólitos. (A) CP08;(B) CP01;(C) CP01;(D) CP08.	21
Figura 5 - Estruturas encontradas no interior do coprólito CP04 com base no MEV. (A) aglomerado de resquícios de ossículos não digeridos; (B) ossículo desgastado; (C) ossículo desgastado; (D) ossículo em corte transversal.	23
Figura 6 - Estruturas encontradas no interior do coprólito CP01 com base no MEV. (A) magnificação do nódulo coprológico fosfatado; (B) conjunto de ossículos no interior do coprólito; (C) magnificação de ossículo com alto desgaste; (D) escama de peixe Characiforme.	24
Figura 7 - Estruturas encontradas no interior do coprólito CP10 com base no MEV. (A) ossículo com desgaste e fratura; (B) ossículo desgastado; (C) ranhura presente na fragmentação do ossículo (A); (D) aglomerado de material digerido envolto em sedimento do coprólito.	25

Lista de Tabelas

Tabela 1. Informações (identificação, comprimento e largura) dos coprólitos.....	16
Tabela 2. Informações (identificação, comprimento e largura) dos peixes fósseis....	17
Tabela 3. Invertebrados fósseis da Formação Tremembé.	26
Tabela 4. Vertebrados fósseis da Formação Tremembé.	29

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	9
1.1 A BACIA DE TAUBATÉ E A FORMAÇÃO TREMEMBÉ	9
1.2 CONTEXTUALIZAÇÃO DO SÍTIO GEOLÓGICO/PALEONTOLÓGICO “FAZENDA SANTA FÉ” NA FORMAÇÃO TREMEMBÉ: DIVERSIDADE FOSSILÍFERA, PALEOCLIMA E ÊNFASE NOS COPRÓLITOS.	9
1.3 COPRÓLITOS.....	10
2. OBJETIVOS.....	13
3. MATERIAIS E MÉTODOS	14
4. RESULTADOS.....	16
4.1 ANÁLISE MORFOLÓGICA DOS COPRÓLITOS	16
4.2 ANÁLISE DE MACROESTRUTURAS	21
4.3 ANÁLISE DE MICROESTRUTURAS.....	22
4.4 LEVANTAMENTO PALEOAMBIENTAL.....	25
5. DISCUSSÃO E CONCLUSÃO.....	33
6. REFERÊNCIAS.....	35

1. INTRODUÇÃO

1.1 A BACIA DE TAUBATÉ E A FORMAÇÃO TREMEMBÉ

A Bacia Sedimentar de Taubaté, localizada no leste do estado de São Paulo, é parte integrante do Rift Continental do Sudeste do Brasil (RCSB), estendendo-se por mais de 900 km, desde Curitiba (Paraná) até Barra de São João (Rio de Janeiro) (Riccomini *et al.*, 2004). Com cerca de 150 km de comprimento, 250 m de profundidade e 10 a 25 km de largura, a bacia é uma área geológica de destaque (Brito, 1979).

Na primeira metade do século XIX, Pissis (1842) foi o responsável pela descoberta da Bacia de Taubaté e identificou como pertencentes da mesma a Formação Pindamonhangaba e o Grupo Taubaté, subdividido em três formações: Resende, São Paulo e Tremembé (Riccomini *et al.*, 2004). A Formação Tremembé, foco deste estudo, possui origem lacustre, com afloramentos principais nas cidades de Pindamonhangaba, Taubaté e Tremembé (Ribeiro, 2010). Destaca-se como a unidade litoestratigráfica mais rica em material fossilífero na Bacia de Taubaté, composta por arenitos, siltitos, dolomitos, caliche, folhelhos papiráceos e pirobetuminosos, alternados com fácies de argilas verdes maciças (Couto & Mezzalira, 1971; Riccomini *et al.*, 2004).

A Formação Tremembé foi ao longo dos anos datada do Período Oligoceno Superior ao Mioceno Inferior por diversos trabalhos que analisaram a paleofauna da região (Ribeiro, 2010; Alvarenga, 1990; Bergqvist & Ribeiro, 1998). Estudos mais recentes entraram em consenso sobre fazer parte do Período Oligoceno (Melo, 2007; Ribeiro, 2015).

1.2 CONTEXTUALIZAÇÃO DO SÍTIO GEOLÓGICO/PALEONTOLÓGICO “FAZENDA SANTA FÉ” NA FORMAÇÃO TREMEMBÉ: DIVERSIDADE FOSSILÍFERA, PALEOCLIMA E ÊNFASE NOS COPRÓLITOS.

O sítio geológico/paleontológico “Fazenda Santa Fé” (22° 57' S e 45° 32' W), explorado pela Sociedade Extrativa Santa Fé Ltda., representa uma pedreira ativa de

argila esmectita da Formação Tremembé, localizada na Bacia Sedimentar de Taubaté, em Tremembé, São Paulo (Oliveira *et al.*, 2002). Este sítio é reconhecido como um dos mais significativos depósitos fossilíferos do Paleógeno Inferior brasileiro (Oligoceno), contendo uma ampla diversidade de táxons com excelente preservação encontrados em um paleoambiente lacustre. Dentre os táxons encontrados, nota-se a presença de microfósseis (palinórfos, escolocodontes, ostracodes, espículas de esponja), icnofósseis (coprólitos e registros indiretos de invertebrados), invertebrados (moluscos e artrópodes), vertebrados (aves, peixes, anfíbios, répteis e mamíferos) e vegetais (carófitas, pteridófitas, coníferas e angiospermas), que passaram por diferentes processos de fossilização em sedimentos finos, como folhelhos e argilas (Oliveira *et al.*, 2002).

Muitas referências paleoclimáticas estão associadas à Formação Tremembé, abrangendo diversas perspectivas de análise, desde a avaliação dos minerais na localidade até o exame de fósseis de animais e plantas (Melo *et al.*, 2007). Contudo, análises mais recentes dos registros palinoflorísticos e macroflorísticos da Formação Tremembé, que inclui o sítio “Fazenda Santa Fé”, sugerem a existência de um paleoclima subtropical/tropical em um ambiente lacustre de águas calmas para o sítio, com ambientes montanhosos frios nos arredores, característica semelhante à observada atualmente na Mata Atlântica (Melo, 2007). Esse contexto paleoambiental é fundamental para a compreensão da preservação e formação dos fósseis encontrados nesse sítio.

1.3 COPRÓLITOS

Coprólitos consistem em “todos os fósseis que representam itens alimentares que entraram na cavidade oral ou no trato gastrointestinal e foram expelidos ou retidos dentro deles” (Hunt *et al.* 2012) ou, em termos gerais, fezes fossilizadas. O estudo destes icnofósseis auxilia no entendimento de aspectos relacionados ao comportamento de vertebrados, particularmente o que concerne ao processamento do alimento (do consumo à digestão e à excreção) sendo, ainda, uma importante fonte de informações sobre a tafonomia e o contexto sedimentar em que foram preservados. Por conseguinte, viabilizam um melhor entendimento sobre aspectos paleoecológicos e paleoambientais (Hunt *et al.* 2012; Souto, 2008).

Os primeiros registros de coprólitos datam no século XVII; no entanto, o termo “coprólito” só foi cunhado séculos depois, em 1829, pelo inglês William Buckland, que foi responsável por reconhecer a origem fecal daquele material (Hunt *et al.* 2012). Já no final do século XIX e início do século XX, Harshberger (1896) atentou para o potencial encontrado nos estudos de coprólitos no sentido de viabilizar o acesso a informações comportamentais e ambientais. Hoernes (1904), por sua vez, propôs o termo “coprólito” apenas para fezes fósseis *stricto sensu* e, até então, diversos elementos-traço de material gastrointestinal eram incluídos no termo. Destacam-se também Wakefield e Dellinger (1936), que se utilizaram de técnicas químicas e microscópicas para um estudo sobre saúde na pré-história. Posteriormente, uma grande variedade de estudos de coprólitos do Paleoceno foram desenvolvidos abordando questões relacionadas à dieta, clima e parasitologia (Hunt *et al.* 2012). No entanto, apenas a partir da década de 90, após Chin *et al.* (1998) começarem a estudar ícnofósseis de dinossauros, os estudos de coprólitos começaram a ter destaque.

Dentre os materiais fossilíferos destacados no sítio “Fazenda Santa Fé”, os coprólitos assumem uma importância significativa devido à sua abundância. A análise do conteúdo destes ícnofósseis proporciona informações valiosas sobre a dieta dos organismos que os produziram, relações entre táxons e aspectos paleoambientais, (Thulborn, 1991; Ribeiro, 2010).

A dificuldade na atribuição do organismo produtor a esses coprólitos devido à variabilidade encontrada nos materiais fecais destaca a importância de compilar dados diversos deste material, como conteúdo, composição física e química, tamanho e tafonomia para a compreensão de alguns aspectos comportamentais de seus organismos geradores, principalmente aqueles relacionados à alimentação, com destaque para o seu processamento, do consumo à digestão e excreção (Castro *et al.*, 1988; Hunt *et al.*, 2012). A distinção de padrões morfológicos permite a sua atribuição a diferentes grupos (e.g., coprólitos espiralados atribuídos a peixes em virtude da morfologia de sua válvula intestinal; Schwanke & Souto, 2007).

Os coprólitos encontrados na Formação Tremembé apresentam, em sua constituição, pequenos nódulos elipsoidais e muitas vezes resquícius de escamas e

ossículos de animais (especialmente peixes) e plantas preservados (Castro *et al.*, 1988). De forma aprofundada e buscando mais informações paleoambientais da Formação Tremembé, Carmo (2023) realizou uma análise microestrutural e paleoparasitológica com o uso de técnicas de microscopia óptica, tendo encontrado, no interior do material analisado, registros de artrópodes, peixes, plantas e ovos de nemátodos.

Não obstante sejam constantemente mencionados em trabalhos sobre essa formação (Carvalho & Fernandes, 1989; Ribeiro, 2010) e até mesmo estudados no que diz respeito à sua composição química (Castro *et al.*, 1988), até o momento foram realizadas poucas análises mais abrangentes sobre os padrões morfológicos dos coprólitos (e.g. Castro *et al.*, 1988; Carmo, 2023).

2. OBJETIVOS

O presente estudo teve como objetivo realizar uma análise detalhada (macro e microestrutural) dos coprólitos provenientes do sítio geológico/paleontológico “Fazenda Santa Fé”. Além disso, buscou-se realizar um diagnóstico tafonômico abrangente desse material, tentativamente identificando seus organismos geradores.

Através dessas análises e de uma abordagem descritiva, morfológica e taxonômica, pretendeu-se obter mais informações acerca de suas relações paleoecológicas (dieta dos organismos e ambiente deposicional dos coprólitos) e, quando possível, inferir seus organismos geradores.

3. MATERIAIS E MÉTODOS

A categorização dos coprólitos emprega critérios fundamentados na aplicação de uma abordagem parassistemática, fundamentada na descrição da morfologia e morfometria dos elementos alimentares contidos nesses materiais (Souto 2007, 2008). Os coprólitos, oriundos da Formação Tremembé e coletados no sítio "Fazenda Santa Fé" foram submetidos a uma caracterização macroscópica de seus morfótipos. Esta análise abordou aspectos morfológicos, tais como formas e adornos, e morfométricos, como tamanho e espessura, com base em Thulborn (1991) e Hunt *et al.* (2012). As dimensões foram registradas com um paquímetro digital Mitutoyo.

O material coletado para este estudo encontra-se armazenado no Laboratório de Paleontologia de Vertebrados e Comportamento Animal (LAPC) da Universidade Federal do ABC (UFABC). Inicialmente este projeto abrangeu 16 amostras coletadas em 10 de dezembro de 2019 por alunos da UFABC, na disciplina de Geologia e Paleontologia. Por não possuírem tombo na coleção, foi designado um código temporário próprio para identificação no presente trabalho, sendo as iniciais "CP" para coprólitos e "PE" para peixes, ambas iniciais seguidas por um número de identificação.

Dentre as 16 amostras analisadas, seis são de pequenos peixes preservados, utilizados para comparação com o material encontrado no interior dos coprólitos; outras dez possuem um ou dois registros coprolíticos. Destaca-se também a presença de um coprólito preservado em conjunto com um peixe e uma amostra que possui o coprólito preservado próximo a um ossículo de vertebrado não pertencente a um peixe.

Para a análise macroscópica, os coprólitos foram examinados sob uma lupa estereoscópica Leica, munida de câmera digital para a documentação. O diagnóstico tafonômico foi gerado a partir da avaliação de características como fraturas, perfurações, gretas de ressecamento, sulcos, desgaste, presença ou marcas de seixos, tipo de quebras e grau de preservação, alinhado com as diretrizes propostas por Dentzen-Dias (2010). Este diagnóstico busca aferir deformações estruturais, indicativas de transporte, visando caracterizar o material quanto à sua origem autóctone (composta por fósseis de organismos locais preservados em posição de vida), alóctone (composta por fósseis de organismos transportados para fora do seu

ambiente de vida) ou paraútótone (composta por fósseis de organismos locais que não foram transportados para fora do seu ambiente de vida).

A análise microestrutural foi conduzida por meio da técnica de Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV FEI Quanta 250), na Central Experimental Multiusuário da Universidade Federal do ABC. Esta análise objetiva identificar microestruturas de parasitas, como ovos fossilizados, e material não digerido presente nos coprólitos. Para a realização da análise foi necessária a destruição de três amostras, previamente identificadas e fotografadas. A preparação do material consistiu na maceração do material fossilífero e fixação individual de cada uma das três amostras em uma moeda de 25 centavos. A moeda foi utilizada como "stub" devido à sua composição de aço revestido de bronze, com o auxílio de uma fita dupla face condutiva de carbono. Após a fixação foi necessário o uso do Sputtering Leica EM ACE200 para o revestimento das amostras em ouro. O revestimento foi configurado para ser realizado de forma direcional e em 10nm. Após esta etapa, as amostras foram preparadas e prontas para a análise. No MEV, as imagens foram visualizadas em alto vácuo, com magnificações variadas e utilizando-se de uma voltagem de 5kV e 10kV. Essa abordagem permitiu o estudo detalhado da morfologia e composição de microfósseis em áreas restritas das amostras. A relevância dessa técnica está em sua alta resolução, com um aumento máximo de até 14.000 vezes, em contraste com a microscopia óptica, proporcionando uma interpretação mais precisa das microestruturas fossilizadas.

A partir das análises macroscópicas, microscópicas e tafonômicas, foram realizadas inferências sobre a dieta do organismo gerador e o ambiente deposicional dos coprólitos, proporcionando o levantamento de dados paleoecológicos.

4. RESULTADOS

4.1 ANÁLISE MORFOLÓGICA DOS COPRÓLITOS

Os coprólitos caracterizam-se por serem nódulos fosfatados, circulares e reniformes de cor branca, branco amarelado ou marrom claro com tamanhos que variam entre 12,6 mm e 62,1 mm de comprimento e entre 6,2 mm e 27,8 mm de largura encontrados em folhelhos (Tabela 1). Sua composição assemelha-se a um “giz”, sendo, assim, sensível a impactos mecânicos ou à umidade, podendo fragmentar-se e se deteriorar com muita facilidade. Existem amostras que estão bem preservadas em três dimensões, com nódulos quase intactos (e.g. CP03, Figura 1). No entanto, a maioria é encontrada com desgastes tafonômicos ou de transporte bem acentuados, pulverizados em algumas regiões formando um pó (e.g. CP06, Figura 1). Além disso, caracteriza-se também por estarem bem achatados na matriz (CP08, Figura 2). Segundo Castro *et al.* (1988), a composição química e característica pulverulenta dos coprólitos analisados sugerem que eles foram depositados verticalmente em uma lâmina d’água rasa, indicando origem autóctone. Além disso, sua hipótese é reforçada pela presença elevada de ítrio, um elemento que não se concentra em animais ou vegetais. Este teria se unido à composição química do coprólito pelo impacto na matriz pelítica, indicando uma lâmina d’água muito rasa ou inexistente (Castro *et al.*, 1988). Os peixes utilizados para comparação com o material encontrado no interior dos coprólitos estão apresentados na Tabela 2 e Figura 3.

Tabela 1. Informações (identificação, comprimento e largura) dos coprólitos analisados.

Código	Comprimento (mm)	Largura (mm)
CP01	29,6	18,3
CP02	19,3	6,2
CP03	40,8	19,7
CP04	34,4	25,2
CP05	12,6	7,1

CP06	62,1	15,3
CP07	33,6	16,1
CP08	32,1	27,8
CP09	25,3	11,1
CP10	32,8	14,2

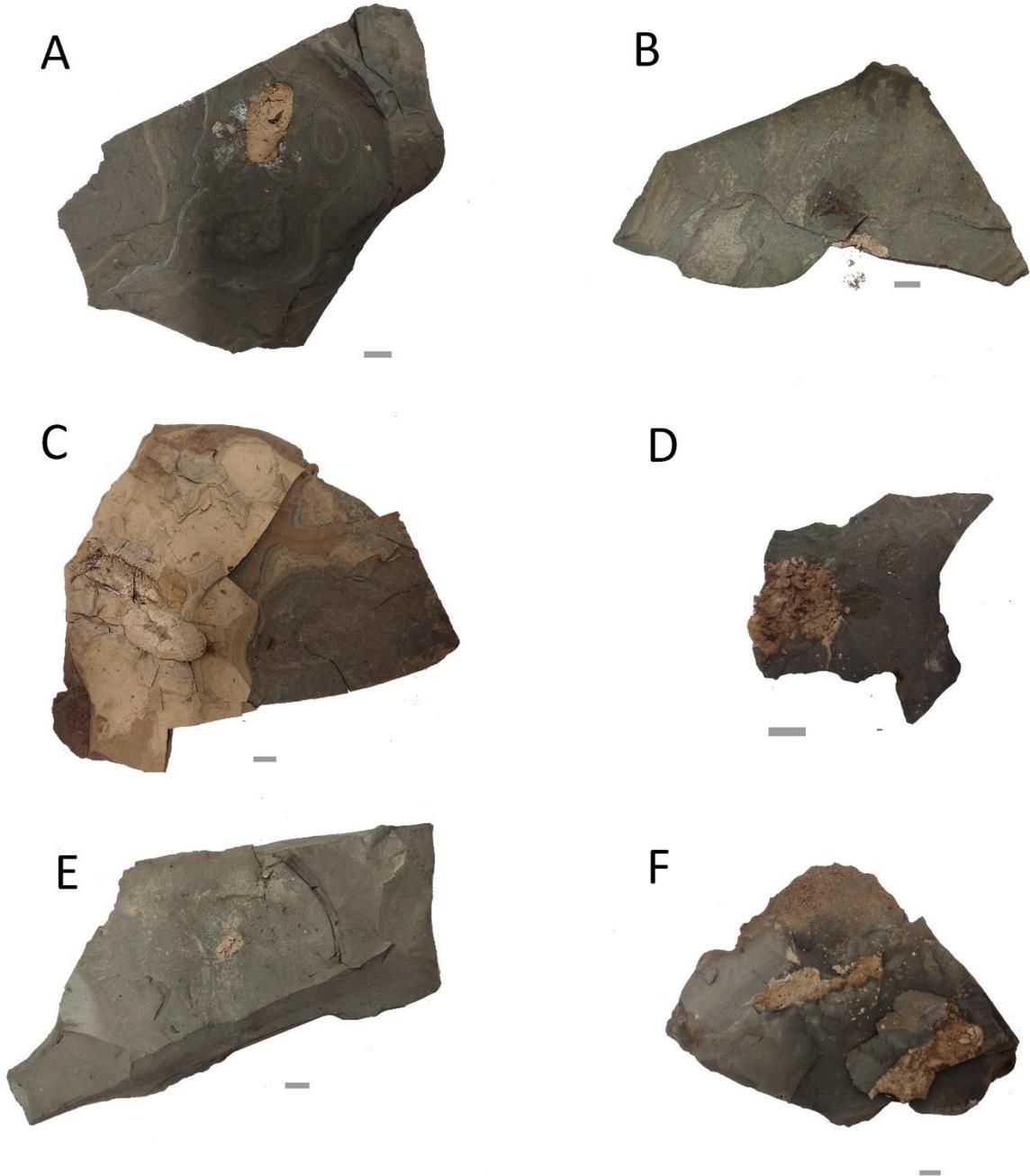
Fonte: Produzida pelo autor.

Tabela 2. Informações (identificação, comprimento e largura) dos peixes fósseis analisados.

Código	Comprimento (mm)	Largura (mm)
PE01	47,2	19,2
PE02	58,1	19,7
PE03	59,8	22,3
PE04	71,3	20,2
PE05	14,1	10,2
PE06	84,3	19,4

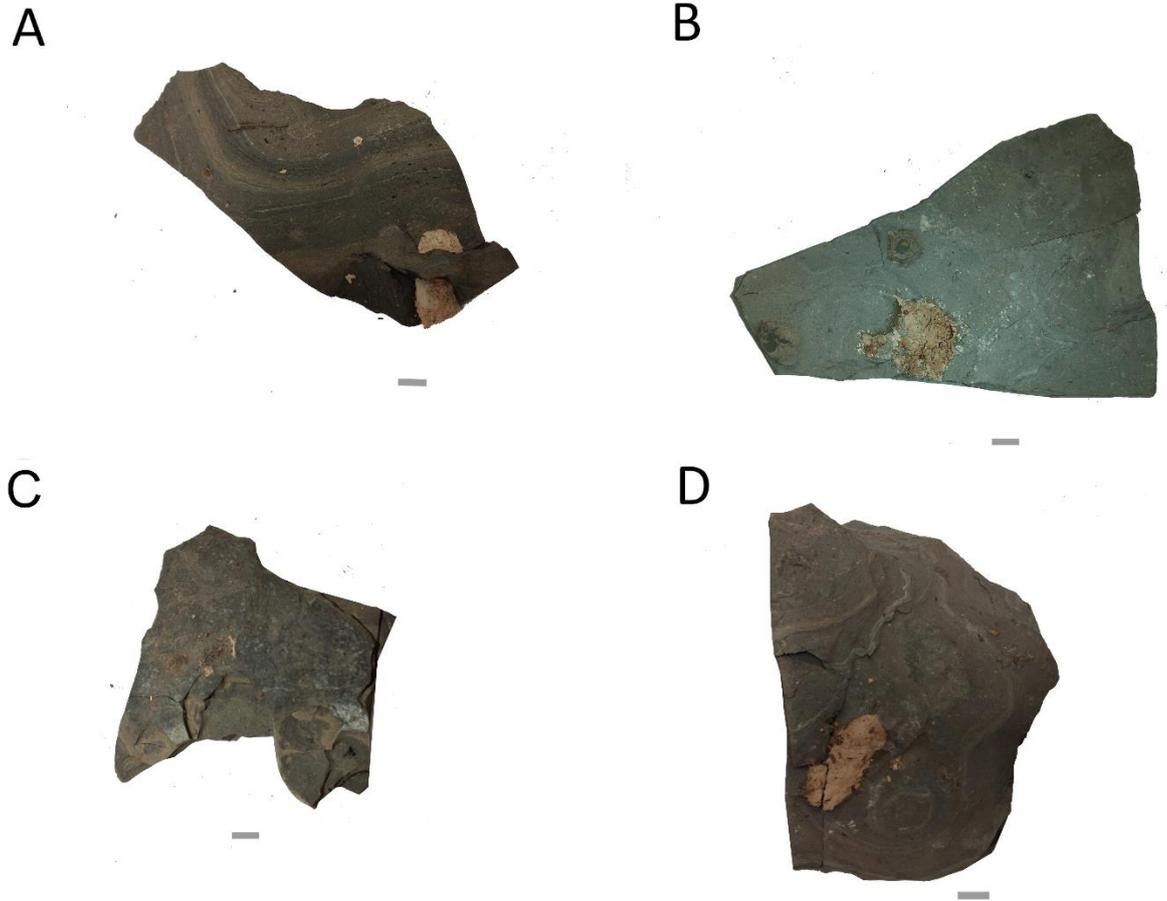
Fonte: Produzida pelo autor.

Figura 1 - Amostras de coprólitos reniformes da Formação Tremembé, Bacia de Taubaté, utilizadas no estudo. (A) CP01; (B) CP02; (C) CP03; (D) CP04; (E) CP05; (F) CP06 Escala: 1 cm.



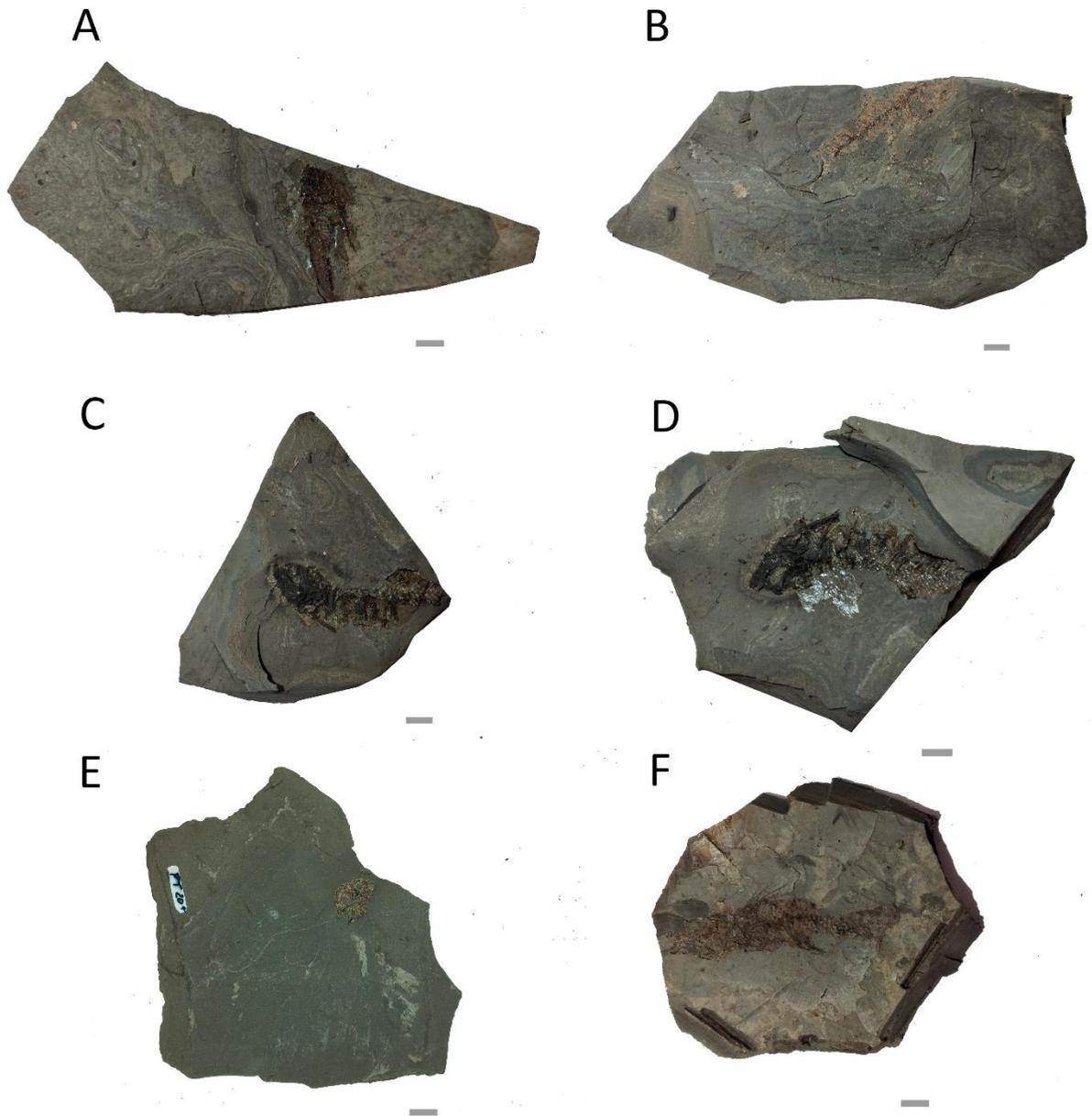
Fonte: Produzida pelo autor.

Figura 2 - Amostras de coprólitos reniformes da Formação Tremembé, Bacia de Taubaté utilizadas no estudo. (A) CP07; (B) CP08; (C) CP09; (D) CP10. Escala: 1 cm.



Fonte: Produzida pelo autor.

Figura 3 - Amostras de Osteichthyes fósseis da Formação Tremembé, Bacia de Taubaté utilizadas no estudo. (A) PE01; (B) PE02; (C) PE03;(D) PE04;(E) PE05;(F) PE06. Escala: 1 cm.

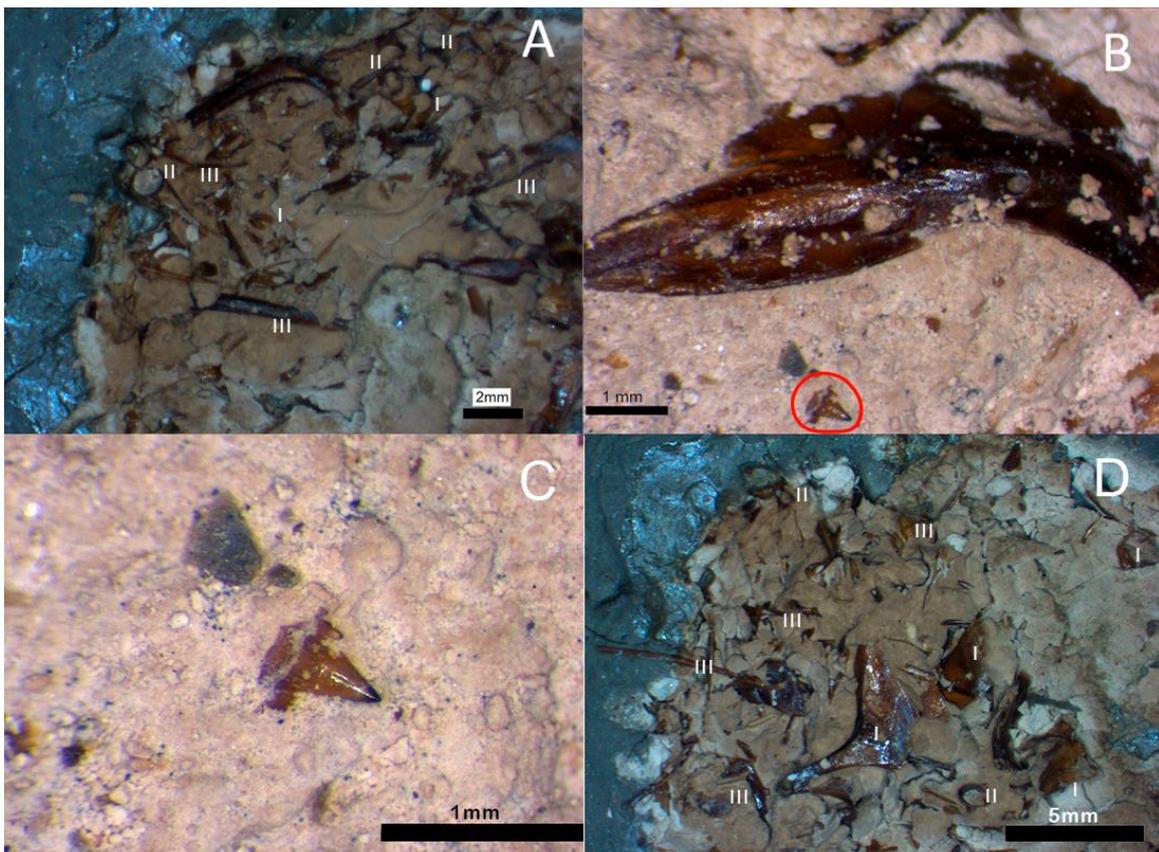


Fonte: Produzida pelo autor.

4.2 ANÁLISE DE MACROESTRUTURAS

É possível encontrar, no interior de alguns nódulos coprolíticos, ossículos de vertebrados e escamas de peixes que não foram digeridos totalmente pelo organismo gerador (Figura 4). Essas informações permitem inferir que o organismo produtor dos coprólitos possuía hábitos alimentares variados. Desta forma, retomando a diversidade encontrada em Melo *et al.* (2007) e as análises de Castro *et al.* (1988), as aves que viviam no lago são os organismos mais prováveis de terem gerado os coprólitos. Ainda, a grande taxa de evaporação e baixos níveis de oxigênio no fundo do paleolago dificultaria grupos de aves com dieta exclusivamente piscívora, e os níveis de elementos-traços, em especial o Ferro (Fe), encontrados nos coprólitos, podem corroborar a hipótese de uma dieta variada para essas aves (Castro *et al.*, 1988).

Figura 4 - Fragmentos de Osteichthyes no interior dos coprólitos. (A) CP08 – Conjunto de escamas (I), vértebras (II) e espinhas (III); (B) CP01 – Escama de Characiforme, com um dente de peixe circulado em vermelho; (C) Ampliação do dente de (B); (D) CP08 – Conjunto de escamas (I), vértebras (II) e espinhas (III).



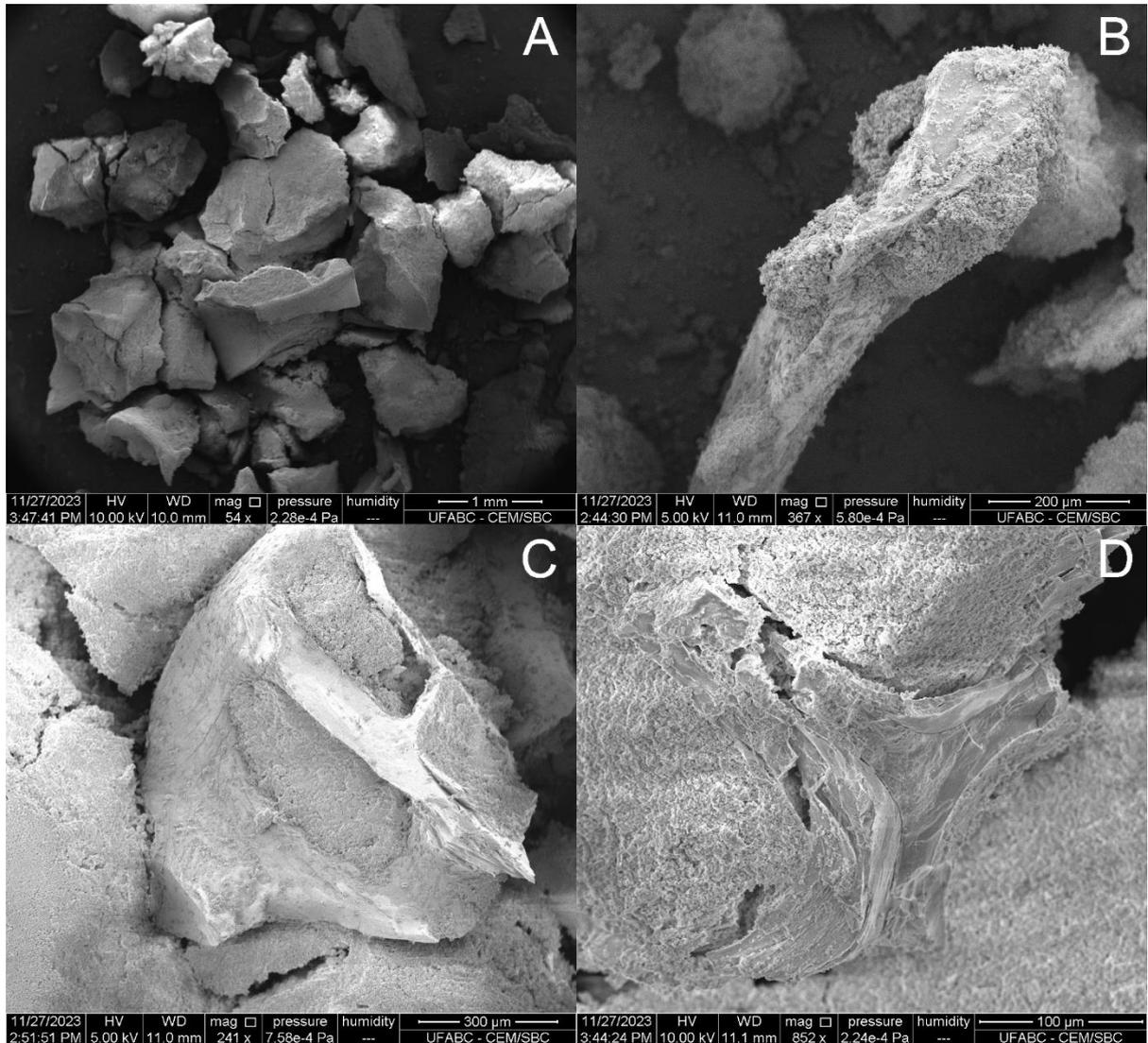
Fonte: Produzida pelo autor.

Já no que diz respeito aos peixes fossilizados, seus tamanhos e graus de preservação são variados pelas condições tafonômicas de sua preservação (alguns com esqueletos quase completos e outros extremamente danificados). Comparativamente, seus ossículos assemelham-se morfológicamente aqueles encontrados nos coprólitos, sendo, assim, possível estabelecer uma relação direta entre as peças. Com isso, é possível inferir que peixes semelhantes aos encontrados eram, dentre outras opções, presas das aves que habitavam o paleolago.

4.3 ANÁLISE DE MICROESTRUTURAS

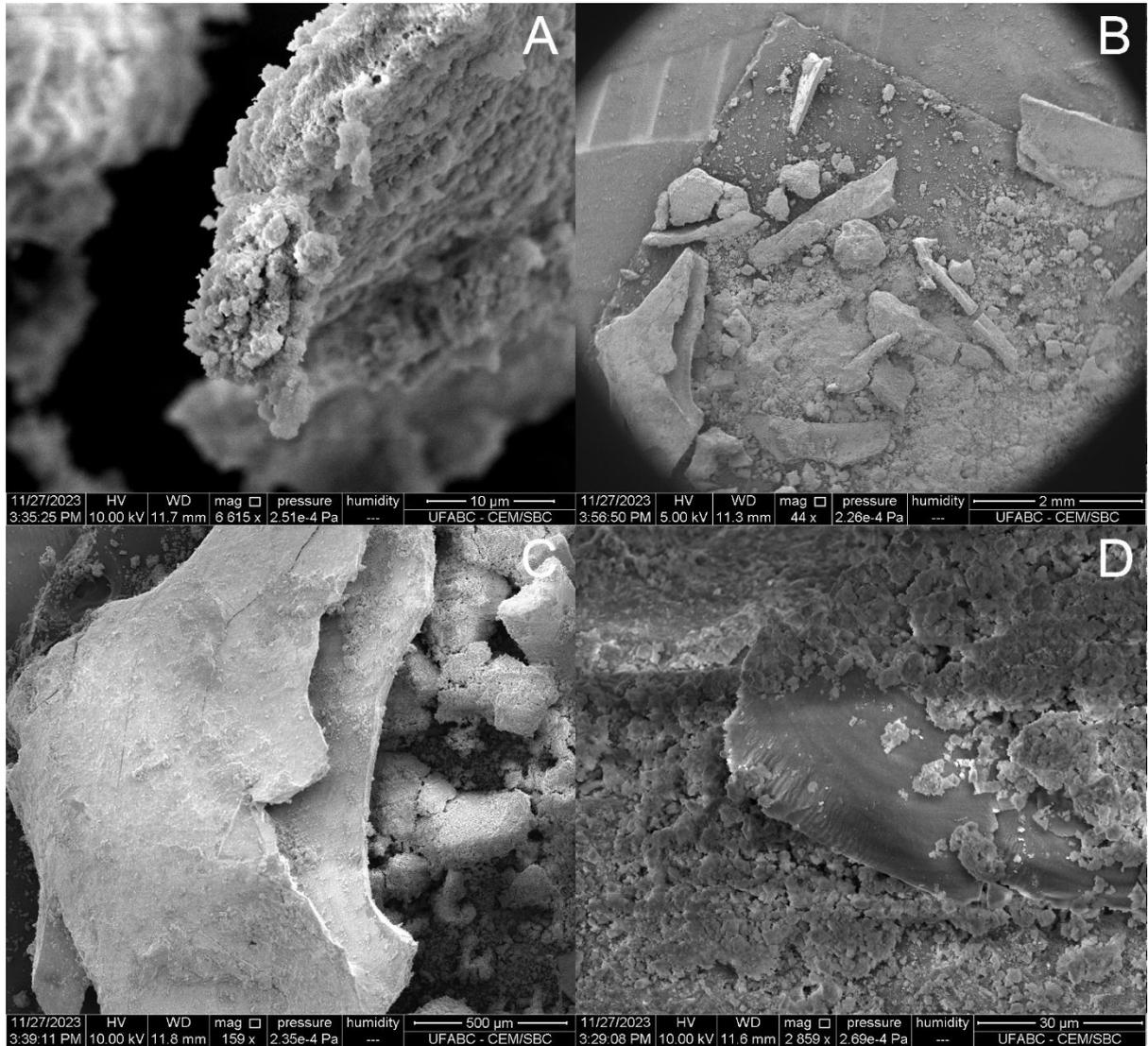
Tendo em mente os dados já apresentados e a literatura prévia sobre o tema, uma análise microestrutural utilizando MEV foi realizada em três das amostras coprolíticas (CP01, CP04 e CP10). Magnitudes que variam de 54x a 6615x foram aplicadas para identificar uma grande variedade de ossículos não digeridos com tamanhos microscópicos, dos quais muitos estão organizados em “blocos” de aglomerados de materialossilífero com marcas de deterioração (Figuras 5 - 7). Além disso, foi identificado material animal e, mais raramente, vegetal no interior dos coprólitos. Estas análises estão de acordo com as informações já compreendidas pela literatura e análises macroscópicas efetuadas por Castro *et al.* (1988) e Carmo (2023), sugerindo as aves como grupo gerador dos coprólitos.

Figura 5 - Estruturas encontradas no interior do coprólito CP04 com base no MEV. (A) aglomerado de resquícios de ossículos não digeridos; (B) ossículo de costela desgastado; (C) ossículo desgastado; (D) ossículo em corte transversal.



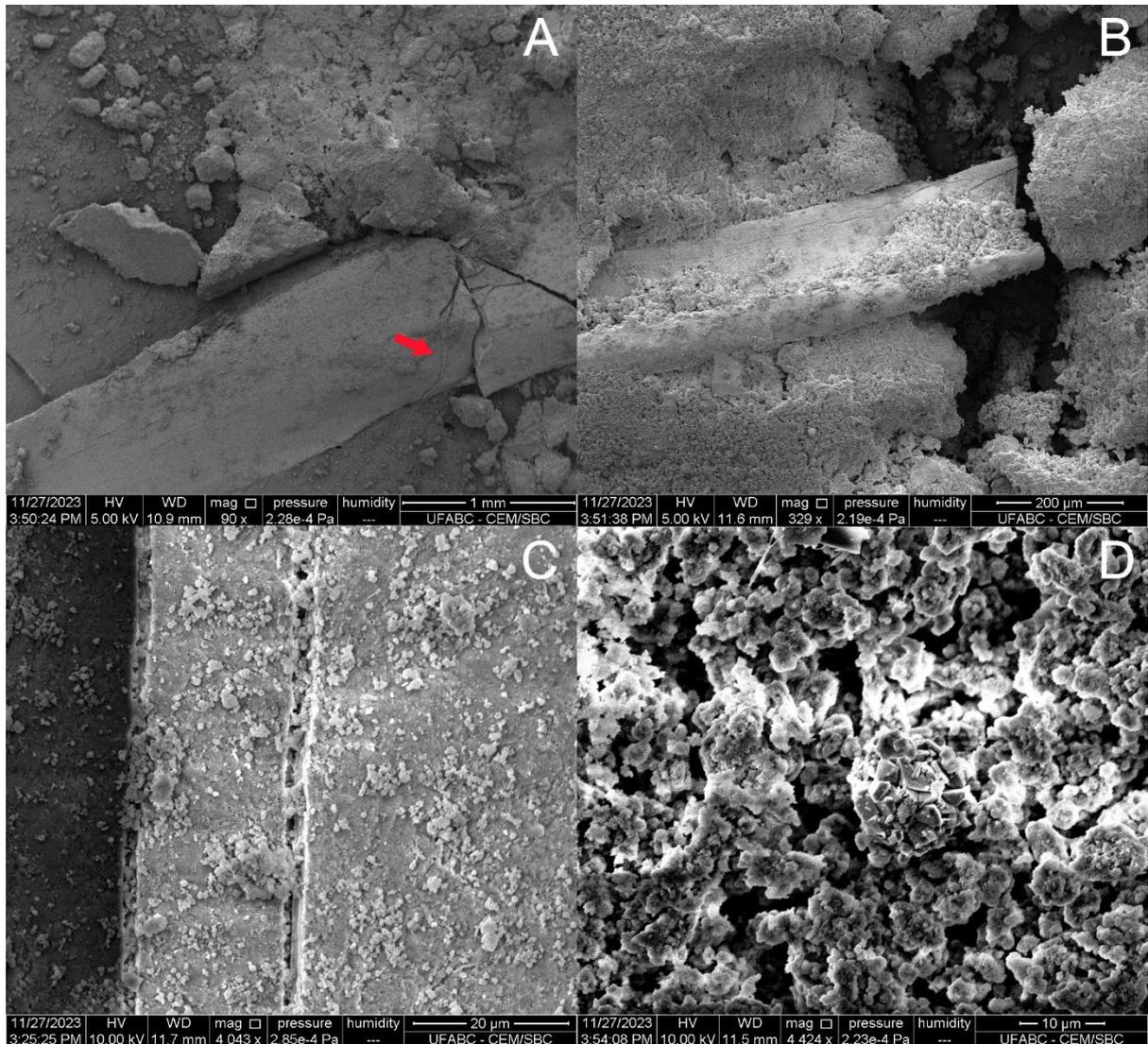
Fonte: Produzida pelo autor.

Figura 6 - Estruturas encontradas no interior do coprólito CP01 com base no MEV. (A) magnificação do nódulo coprológico fosfatado; (B) conjunto de ossículos no interior do coprólito; (C) magnificação de ossículo com alto desgaste; (D) escama de peixe Characiforme.



Fonte: Produzida pelo autor.

Figura 7 - Estruturas encontradas no interior do coprólito CP10 com base no MEV. (A) ossículo com desgaste e fratura; (B) ossículo desgastado; (C) ranhura presente na fragmentação do ossículo (A); (D) aglomerado de material digerido envolto em sedimento do coprólito.



Fonte: Produzida pelo autor.

4.4 LEVANTAMENTO PALEOAMBIENTAL

A Formação Tremembé abarca um paleoambiente muito diverso do atual, com muitos nichos ecológicos para serem explorados pelos organismos que lá viviam. Isso é inferido a partir da grande quantidade e diversidade de fósseis registrados na região, tanto de animais quanto de plantas. É possível encontrar fósseis de vegetação

aquática e pantanosa, bem como uma diversidade de angiospermas e gimnospermas em florestas (Melo, 2007). Além disso, a Formação possui um registro abundante de representantes de invertebrados dos grupos Annelida, Arthropoda, Mollusca e Porífera (Tabela 3). O grupo Arthropoda destaca-se como o mais diversificado taxonomicamente em toda a Formação, compreendendo um total de 68 espécies entre crustáceos, aracnídeos e, em sua maioria, insetos. Além disso, entre os invertebrados identificados, há uma espécie de Annelida, uma de Porífera e duas de Mollusca.

Tabela 3. Invertebrados fósseis da Formação Tremembé.

FILO	IDENTIFICAÇÃO
PORIFERA	Espículas monoaxônicas identificadas somente em nível de filo
MOLLUSCA	<i>Biomphalaria</i> sp. (Planorbidae)
	<i>Lymnaea</i> sp. (Lymnaeidae)
ANNELIDA	Rastros de anelídeos aquáticos identificados somente em nível de filo
ARTHROPODA	<i>Tremembeglypta saadi</i> (Loxomegaglyptidae)
	<i>Propalaemon longispinata</i> (Paleomonidae)
	<i>Bechleja robusta</i> (Paleomonidae)
	<i>Pseudocaridinella tremembeensis</i> (Paleomonidae)
	<i>Palaega tremembeensis</i> (Cirolanidae)
	<i>Cypretta</i> sp. (Cyprididae)
	<i>Strandesia</i> sp. (Cyprididae)
	<i>Potamocypris</i> sp. (Cyprididae)
	Três espécies do gênero <i>Heterocypris</i> (Cyprididae)
	Dois espécies do gênero <i>Eucypris</i> (Cyprididae)

	Duas espécies do gênero <i>herpetocypris</i> (Cyprididae)
	<i>Eucypris lobatoi</i> (Cyprididae)
	Duas espécies do gênero <i>Cytheridella</i> (Limnocytheridae)
	<i>Limnocythere mandubi</i> (Limnocytheridae)
	<i>Limnocythere katu</i> (Limnocytheridae)
	<i>Limnocythere sp.</i> (Limnocytheridae)
	<i>Limnocythere sp.</i> (Limnocytheridae)
	Duas espécies do gênero <i>Daphnia</i> (Ctenodaphnia) (Daphniidae)
	Espécie da família <i>Blattidae</i>
	<i>Kleopatra nemogypsia</i> (Cossidae)
	<i>Kleopatra noctodiva</i> (Cossidae)
	<i>Petisca dryellina</i> (Pyralidae)
	<i>Nepticula almeidae</i> (Nepticulidae)
	<i>Phyllonoryctes oliveirae</i> (Gracillariidae)
	<i>Archaeolycorea ferreirai</i> (Nymphalidae)
	<i>Archaeolycorea sp.</i> (Nymphalidae)
	<i>Neorinella garciae</i> (Nymphalidae)
	<i>Philodarchia cigana</i> (Noctuidae)
	<i>Tremembecarabus rotundus</i> (Carabidae)
	<i>Microbasis longinota</i> (Meloidae)
	Espécime da família <i>Curculionidae</i>
	Espécime da família <i>Hydrophilidae</i>
	<i>Psephenella ferreirai</i> (Psephenidae)
	<i>Tremembaetalion minutum</i> (Aetalionidae)
	<i>Trulaxia primula</i> (Cicadellidae)
	<i>Indusia suguioi</i> (Limnephilidae)

	<i>Taubatehymen minuta</i> (Ichneumonidae)
	<i>Paratilgidops praecursora</i> (Ichneumonidae)
	Espécime da família <i>Tenthredinidae</i>
	<i>Palaeohebru tremembeensis</i> (Veliidae)
	<i>Taubatecoris quadratiformis</i> (Pentatomidae)
	<i>Tremembellina microcelata</i> (Cicadelidae)
	<i>Taubocicadellina breviptera</i> (Cicadelidae)
	<i>Tauborixiellopsis breviclavata</i> (Corixidae)
	<i>Taubarixa macrocelata</i> (Corixidae)
	<i>Tauborixella santosae</i> (Corixidae)
	<i>Archaeodrapetiops transversa</i> (Hybotidae)
	<i>Archaeodrapetiops Mezzalirai</i> (Hybotidae)
	<i>Archaeodrapetiops nefera</i> (Hybotidae)
	<i>Archaeodrapetiops elongata</i> (Hybotidae)
	<i>Tremembella gracilis</i> (Hybotidae)
	<i>Eternia papaveroi</i> (Hybotidae)
	<i>Taubatempis gracilis</i> (Empididae)
	<i>Taubatempis trompetilia</i> (Empididae)
	<i>Taubatempis elongata</i> (Empididae)
	<i>Tabanus tremembeensis</i> (Tabanidae)
	<i>Prodiastatinops pulchra</i> (Diastatidae)
	<i>Sackenia elongata</i> (Mycetophilidae)
	<i>Taubatemya oligocaenica</i> (Mycetophilidae)
	Espécime da família <i>Chironomidae</i>

Helius oligocenicus (Tipulidae)

Tipula tremembeensis (Tipulidae)

Fonte: Carmo, 2023.

Já dentre os vertebrados (Tabela 4), a Formação possui registro de fósseis de peixes, anfíbios, mamíferos, répteis não-avianos e aves. Em relação à paleoictiofauna, foram identificadas 10 espécies de peixes distribuídas nas ordens Characiformes, Perciformes e Siluriformes (Ribeiro, 2010). A paleoherpetofauna da região é restrita, sendo constituída por três espécies de anfíbios, sendo duas espécies de sapos (Anura) e uma espécie de cecília (Gymnophiona). Já os répteis não-avianos são representados por uma espécie da Ordem Crocodylia, uma espécie da Ordem Testudine e uma espécie da Ordem Squamata. Em se tratando dos mamíferos da região, a Formação possui uma diversidade maior de táxons, sendo 13 espécies representadas pelas ordens Liptoterna, Rodentia, Notoungulata, Cingulata, Pyrotheria, Astrapotheria e Metatheria.

Na Formação Tremembé são encontradas aves das famílias viventes Cathartidae (também conhecida como Vulturidae), dos urubus e abutres, Anhimidae de anhumas e tachãs, e Phoenicopteridae, família a qual pertence o flamingo. Também são encontrados membros das famílias extintas Quercymegapodiidae, pertencente à ordem dos Galliformes, Palaeolodidae, pertencente à mesma ordem dos flamingos (Phoenicopteriformes), Phorusrhacidae, também chamadas de aves do terror, e Teratornithidae, grupo relacionado aos condores atuais. Como já mencionado, suas dietas variam entre sementes, insetos, peixes, pequenos vertebrados terrestres, vegetais e matéria em decomposição (Ribeiro, 2010).

Tabela 4. Vertebrados fósseis da Formação Tremembé.

GRUPO	ORDEM	IDENTIFICAÇÃO
PEIXES	Characiformes	<i>Brycon avus</i> (Characidae)
		<i>Lignobrycon ligniticus</i> (Characidae)
		<i>Megacheiroduon unicus</i> (Characidae)
		<i>Plesiocurimata alvarengai</i> (Curimatidae)

		<i>Cyphocharax mosesi</i> (Curimatidae)
	Perciformes	<i>Tremembichthys pauloensis</i> (Cichlidae)
		<i>Santosiu antiquus</i> (Percichthyidae)
	Siluriformes	<i>Taubateia paraiba</i> (Loricariidae)
		<i>Steindachneridion iheringi</i> (Pimelodidae)
		<i>Steindachneridion silvasantosi</i> (Pimelodidae)
ANFÍBIOS	Anura	Espécime da superfamília Hyloidea, com características comuns à Leptodactylidae e Hylidae
	Gymnophiona	Espécime identificado como pertencente à família Typhlonectidae
RÉTEIS NÃO-AVIANOS	Crocodylia	<i>Caiman tremembeensis</i> (Alligatoridae)
	Testudines	<i>Phrynops geoffroanus</i> (Phrynops) (Chelidae)
	Squamata	Espécime do grupo Ophidia
AVES	Phoenicopteriformes	<i>Agnopterus sicki</i> (Phoenicopteridae)
		<i>Palaelodus aff. Ambiguus</i> (Palaelodidae)
	Galliformes	<i>Taubacrex granivora</i> (Quercymegapodiidae)
		<i>Ameripodius silvasantosi</i> (Quercymegapodiidae)

	Cariamiformes	<i>Paraphysornis brasiliensis</i> (Phorurshacidae)
	Cathartiformes	<i>Brasilogyps faustoi</i> (Cathartidae)
	Anseriformes	<i>Chaunoides antiquus</i> (Anhimidae)
	Opisthocomiformes	<i>Hoazinavis lacustris</i> (Opisthocomidae)
	Ordem Incertae sedis	<i>Taubatornis campbelli</i> (Teratornithidae)
MAMÍFEROS	Chiroptera	<i>Mormopterus</i> (Neomops) <i>faustoi</i> (Molossidae)
	Rodentia	<i>Sallamys minutus</i> (Família incertae sedis)
		<i>Paulacoutomyus paulista</i> (Echmyidae)
	Notoungulata	<i>Thynchippus brasiliensis</i> (Notohippidae)
		<i>Taubatherium paulacoutoi</i> (Leontiniidae) Espécime da família Leontiniidae
	Cingulata	<i>Eocoleophorus glyuptodontoides</i> (Dasypodidae)
	Liptoterna	Espécime da família Proterotheriidae
	Pyrotheria	Espécime da família Pyrotheriidae
	Astrapotheria	Espécime da família Astrapotheriinae
	Metatheria	Espécime da família Hathliacynidae

	Espécime da família
	Proborhyaenidae
	Espécime da ordem
	Metatheria

Fonte: Carmo, 2023.

5. DISCUSSÃO E CONCLUSÃO

A Formação Tremembé, com destaque para o sítio geológico “Fazenda Santa Fé”, revela uma abundância de fósseis, dentre os quais se destacam uma diversidade de icnofósseis. Notavelmente, a região preserva uma quantidade significativa de coprólitos.

No que diz respeito ao paleoambiente, a região apresentava uma paisagem dinâmica e complexa, caracterizada por um ambiente lacustre sujeito a flutuações significativas no volume de água. Além disso, era possível encontrar uma diversidade de áreas nas adjacências com características que variavam de componentes pantanosos, florestas que se assemelhavam à Mata Atlântica atual e ambiente de altitude com clima frio no entorno (Melo, 2007; Castro *et al.*, 1988). Dessa forma, a paleoecologia da região era diversificada e envolvia interações entre organismos pertencentes a águas lacustres, florestas tropicais e climas mais frios em áreas elevadas, desempenhando, assim, um papel fundamental na formação e preservação da variada gama de fósseis encontrados na formação.

Ao realizar uma análise macroestrutural do material estudado, especialmente dos conteúdos nos coprólitos, revela-se a complexidade ecológica do paleolago. Evidenciam-se diferentes tamanhos, desgastes tafonômicos e elementos ósseos de diversos organismos que atravessaram o trato gastrointestinal de algum animal, abrangendo desde microfósseis até ossos macroscópicos. As análises microestruturais, realizadas com o auxílio do MEV, apesar de não identificarem registros de parasitismo, proporcionaram uma visão nítida de ossículos triturados e especialmente materiais microscópicos que apontaram para uma digestão parcial, mas clara, do conteúdo.

Essas amostras ofereceram a base para inferências paleoecológicas da região e forneceram pistas acerca das complexas relações entre os seres vivos locais e seu ambiente. Observa-se a ausência de material vegetal nos coprólitos analisados, sendo, assim, insuficiente para se inferir com clareza uma dieta onívora para o organismo produtor do coprólito. Quase a totalidade do material encontrado é atribuída a peixes, o que aponta preferência para a piscivoria. Os registros de material vegetal e de outros grupos de vertebrados na literatura podem estar relacionados à ingestão acidental durante a alimentação. Ao analisar os taxons de aves encontrados na Formação, é possível inferir que, dentre as sete ordens, Phoenicopteriformes, e,

principalmente, Anseriformes, são as mais prováveis candidatas à produção dos coprólitos.

Apesar da discordância de dados a respeito da dieta onívora dos organismos geradores, as análises macroestruturais e microestruturais realizadas neste estudo estão em consonância com as descobertas da literatura, destacando as contribuições de Castro e colaboradores (1988), Carmo (2023) e o presente trabalho para a interpretação da avifauna como organismos geradores desses icnofósseis, fundamentada em hábitos alimentares, ambiente deposicional e registros de parasitas associados a este grupo (Castro *et al.*, 1988; Carmo, 2023).

Nesse contexto, este trabalho oferece uma contribuição aos estudos de icnofósseis da Formação Tremembé ao contribuir para a compreensão dos coprólitos da região, particularmente no que diz respeito às interações complexas entre os organismos e o ambiente lacustre durante o final do Oligoceno.

6. REFERÊNCIAS

ALVARENGA, H. M. F. Flamingos fósseis da Bacia de Taubaté, estado de São Paulo, Brasil: descrição de nova espécie. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 62, n. 4, p. 335-345, 1990.

BERGQVIST, L. P.; RIBEIRO, A. M. A paleomastofauna das bacias eoterciárias brasileiras e sua importância na datação das Bacias de Itaboraí e Taubaté. *Asociación Paleontológica Argentina*, v. 5, p. 19-34, 1998.

BRITO, I. M. Bacias sedimentares e formações pós-paleozóicas do Brasil. 1ª Edição. Rio de Janeiro: Editora Interciência Ltda, 1979.

CARMO, Gustavo Macêdo do. Estudo paleoparasitológico em icnofósseis de aves da Formação Tremembé (Oligoceno da Bacia de Taubaté), São Paulo, Brasil. 2023. Dissertação (Mestrado em Paleoparasitologia). Programa de Pós-graduação em Biodiversidade e Conservação da Natureza., Universidade Federal de Juiz de Fora, São Paulo, 2023. Acesso em: 20/10/2023. Disponível em: <https://repositorio.ufjf.br/jspui/handle/ufjf/15149>

CARVALHO, I. S. & Fernandes, A. 1989. A Icnocenose da Bacia de Taubaté: significado Paleoambiental. In: *Anais do XI Congresso Brasileiro de Paleontologia*, Curitiba (11): 106-107.

CASTRO, A. C. J.; Fernandes, A. C. S. & Carvalho I. S. 1988. Coprólitos de aves da Bacia de Taubaté, SP, In: *Anais do Congresso Brasileiro de Geologia*, Belém (35): 2358-2370.

Chin, K., Tokaryk, T. T., Erickson, G. M. and Calk, L. C., 1998, A kingsized theropod coprolite: *Nature*, v. 393, p. 680–682.

COUTO, C. P.; MEZZALIRA S. Nova conceituação geocronológica de Tremembé, Estado de São Paulo, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 43 (suplemento), p. 473-488, 1971.

DENTZEN-DIAS, P. C. 2010. Icnofósseis de Vertebrados das Formações Rio do Rasto (Permiano) e Guará (Jurássico) do Sudoeste do RS. 162p. Tese (Doutorado em Geociências) – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.

HARSHBERGER, J.W., 1896, The purposes of ethnobotany: *American Antiquarian*, v. 17, p. 73-81.

HOERNES, R., 1904, Über Koproolithen und Enterolithen: *Biologie Centralblatte*, Leipzig, v. 24, p. 566–576.

HUNT, A. P.; Lucas, S. G.; Milàn, J. M. & Spielmann, J. A. 2012. Vertebrate coprolite studies: status and prospectus. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* (57): 5-24.

MALABARBA, M. C. S. L. 1998. Phylogeny of fossil Characiformes and paleobiogeography of the Tremembé Formation, São Paulo, Brazil. Pp: 69-84. In: *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. Malabarba, L. R., R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.). Porto Alegre, Edipucrs, 603p.

MELO, D. J.; Bergqvist, L. P. & Alvarenga, H. M. F. 2007. Considerações paleoecológicas sobre os Notoungulados da Formação Tremembé, Bacia de Taubaté (São Paulo, Brasil). *Anuário do Instituto de Geociências – UFRJ* 1(30): 77-82.

MELO, D.J. 2007. Significado paleoambiental da fauna preservada na Formação Tremembé, Bacia de Taubaté, SP. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. 197p.

OLIVEIRA, M. E. C. B.; Lacerda, A. F. M.; Garcia, M. J. & Campos, C. C. 2002. Fazenda Santa Fé (Tremembé), SP – A maior associação de fósseis do Terciário brasileiro. In: *Schubbenhaus et al ii. (eds.) Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil 1(1): 63-71.*

PISSIS, A. Mémoire sur la position géologique des terrains de la partie australe du Brésil, et sur les soulèvements qui à divers époques ont changé le relief de cette contrée. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, v. 14, p. 1044-1046, 1842.

RIBEIRO, Graziella do Couto. Avaliação morfológica, taxonômica e cronológica dos mamíferos fósseis da Formação Tremembé (Bacia de Taubaté), Estado de São Paulo, Brasil. 2010. Dissertação (Mestrado em Zoologia) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2010. doi:10.11606/D.41.2010.tde-15022011-104125. Acesso em: 2020-10-15.

RIBEIRO, Graziella do Couto. Osteologia de *Taubatherium paulacoutoi* Soria & Alvarenga, 1989 (Notoungulata, Leontiniidae) e de um novo *Pyrotheria*: dois mamíferos da Formação Tremembé, Brasil (*SALMA Deseadense - Oligoceno Superior*). 149 p. 2015. Tese (Doutorado em Zoologia). Instituto de Biociências. Universidade de São Paulo, São Paulo, 2015.

RIBEIRO, M. T. 2004. Fácies microclásticas de um sistema lacustre oligocênico do sudeste do Brasil (Formação Tremembé, Bacia de Taubaté). Programa de Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Dissertação de Mestrado, 122p.

RICCOMINI, C. 1989. O Rift continental do sudeste do Brasil. Tese de Doutorado, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 256 p.

RICCOMINI, C.; SANT'ANNA, L. G.; FERRARI, A. L. Evolução geológica do Rift Continental do Sudeste do Brasil. In: *VIRGINIO, M. N. Geologia do continente Sul-Americano: evolução da obra de Fernando Flávio de Almeida*. 1ª Edição. São Paulo: Beca Produções Culturais. 2004. p.383-406.

SCHWANKE, C. & Souto, P. R. F. 2007. Coprólitos espiralados da Formação Pedra do Fogo, Bacia do Parnaíba. In: *Ismar S. Carvalho et al ii. (orgs.). Paleontologia: Cenários da vida 1*, Rio de Janeiro, Interciência: 111-121.

SOUTO, P. R. F. 2007. Os coprólitos da Bacia de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil. In: *Carvalho, I. S. et al ii (eds.) Paleontologia: Cenários da vida 1*, Rio de Janeiro, Interciência: 811-818.

SOUTO, P. R. F. 2008. Coprólitos do Brasil: Principais ocorrências e estudo. Rio de Janeiro: Publit. 94p.

THULBORN, R. A. 1991. Morphology, preservation and palaeobiological significance of dinosaur coprolites. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 83: 341-366.

WAKEFIELD, E. F. & Dellinger, S. C., 1936, Diet of the Bluff Dwellers of the Ozark Mountains, and its skeletal effects: *Annals of Internal Medicine*, v. 9, p. 1412-1418.