

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

**TRAÇOS DE BIOEROSÃO PRODUZIDOS POR INSETOS EM  
OSSOS DA ZONA DE ASSOCIAÇÃO DE *HYPERODAPEDON*  
(CARNIANO, SUPERSEQUÊNCIA SANTA MARIA), RIO  
GRANDE DO SUL, BRASIL**

**LUCCA SANTOS DA CUNHA**

**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**

**TRAÇOS DE BIOEROSÃO PRODUZIDOS POR INSETOS EM  
OSSOS DA ZONA DE ASSOCIAÇÃO DE *HYPERODAPEDON*  
(CARNIANO, SUPERSEQUÊNCIA SANTA MARIA), RIO  
GRANDE DO SUL, BRASIL**

**LUCCA SANTOS DA CUNHA**

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

**BANCA EXAMINADORA**

**Prof. Dr. Cesar Leando Schultz – Universidade Federal do Rio Grande do Sul**

**Prof. Dr. Mariano Verde – Universidad de la República**

**Dr. Voltaire Dutra Paes Neto – Universidade Federal do Pampa**

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

Porto Alegre, 2023

### CIP - Catalogação na Publicação

Cunha, Lucca  
TRAÇOS DE BIOEROSÃO PRODUZIDOS POR INSETOS EM OSSOS  
DA ZONA DE ASSOCIAÇÃO DE HYPERODAPEDON (CARNIANO,  
SUPERSEQUÊNCIA SANTA MARIA), RIO GRANDE DO SUL, BRASIL  
/ Lucca Cunha. -- 2023.  
90 f.  
Orientador: Heitor 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. Bioerosão. 2. Insetos. 3. Triássico. 4.  
Paleoecologia. 5. Tafonomia. I. Francischini, Heitor,  
orient. II. Título.

## AGRADECIMENTOS

Este trabalho é sobre mais do que ciência, é sobre um sonho de criança. Uma criança que, quando aos três anos de idade, visitou o Museu Nacional no Rio de Janeiro se apaixonou por seres encantadoramente assustadores: os dinossauros. Esta paixão logo se transformou em um desejo, que evoluiu para um sonho e se materializou numa resposta para a tão fatídica pergunta “o que você quer ser quando crescer?”. Tendo se apaixonado por dinossauros, a resposta para aquela pergunta era óbvia na cabeça da criança: quando crescer quero ser um... *Tyrannosaurus rex*. Confesso que foi um pouco frustrante quando descobri que nesta realidade enfadonha que vivemos, *Tyrannosaurus rex* ainda não é profissão, mas esta frustração logo passou e pude adaptar minhas ambições espelhado em figuras como Alan Grant, de *Jurassic Park*: quando crescer quero ser um...paleontólogo. Este trabalho é a última etapa para que este sonho vire realidade e é por isso que cada palavra escrita aqui traz toneladas de alegria e emoção.

Esta realização não é individual, ela está sustentada no amor e na amizade de várias pessoas que, ao longo desta jornada de dois anos, me apoiaram incondicionalmente. Meus grandes amigos de infância, Pedro e Brunos (Gonzalez e Perondi), que me mostraram que décadas não são o suficiente para sanar a vontade da companhia de quem nos faz bem. Meus “amicnos”, ~~Fanise~~ Fanise Thândara, Denner, Murilo e Sílvio, que fizeram da paleontologia a ciência mais divertida já inventada pelo ser humano e me apoiaram durante nossas reuniões terapêuticas de quinta-feira. Minha namorada, Nathália, que me mostrou o que é amor, respeito, companheirismo. Contigo eu consigo ser eu mesmo como nunca antes na vida, um eu mais feliz, mais empático, menos egoísta, um eu melhor. Meus demais colegas de laboratório que todos os dias fazem com que eu me sinta parte de uma equipe, e que embarcam em atividades que talvez outras pessoas achem esquisitas ou desinteressantes (e.g., quebra-cabeças de dicinodonte do Rauan). Professores que passaram pela minha vida acadêmica e me abriram portas dentro da paleontologia, especialmente professor Paulo e professoras Ana Karina e Marina, vocês são parcialmente responsáveis por este trabalho. Minha coautora Paula, que consegue feito passe de mágica transformar frases confusas e longas em colocações simples e curtas que dizem infinitamente mais. Meu orientador, professor Heitor, que, ao me contar um pouco das dificuldades que teve em sua trajetória acadêmica, me salvou de desistir do TCC, e hoje é meu

grande guia nesta jornada paleontológica. Tuas contribuições ao meu trabalho são imensuráveis e vão muito além das correções nos textos ou as sugestões de pesquisa.

Por fim, preciso agradecer à minha família, minhas avós que são meus exemplos de solidariedade e amor incondicional. Minhas tias e tios que sempre estão presentes nas horas de necessidade. Meu pai, que me ensinou a nunca desistir. Minha irmã, que me ensina a nunca deixar de correr atrás dos meus objetivos. Mas principalmente minha mãe, minha eterna professora, meu maior exemplo na vida. Se na capa deste trabalho teu nome estivesse no lugar do meu, não haveria injustiça nenhuma. É só graças a ti que eu sou quem sou, é só graças a ti que cada vitória chega. Tu és exemplo de força e determinação sobre-humanas; sempre que eu encontro um obstáculo na vida a primeira coisa que eu faço é pensar como tu agirias, porque eu sei que, nesses momentos o único verbo que existe no teu dicionário é “lutar”. Talvez eu precisasse de mais 450 dissertações para que eu pudesse começar a te agradecer por tudo que tu fizeste por mim. Este trabalho é teu!

## RESUMO

Bioerosões produzidas por insetos em ossos são evidências diretas da interação entre invertebrados e restos esqueléticos de vertebrados, sendo importantes ferramentas para a reconstrução da história tafonômica dos organismos e para o entendimento da complexidade de ecossistemas do passado geológico. Os mais antigos registros da exploração do substrato ósseo por insetos provêm dos estratos da Supersequência Santa Maria, Triássico do Rio Grande do Sul, ocorrendo nas Zonas de Associação (ZAs) de *Dinodontosaurus* (Ladiniano-Carniano), *Hyperodapedon* (Carniano) e *Riograndia* (Noriano). Estes registros têm idade semelhante àquela inferida para a origem de alguns dos principais grupos de insetos que modificam ossos atualmente (e.g., besouros Dermestidae), sendo importantes para compreender o contexto de origem deste comportamento, quais seriam seus produtores e o quão complexa era a exploração de carcaças por insetos nos primeiros momentos de sua existência no tempo geológico. Este trabalho apresenta novos traços de bioerosão em ossos de um rincossauro *Hyperodapedon mariensis* coletado no Sítio Pivetta, São João do Polêsine, RS, atribuído à porção inferior da ZA de *Hyperodapedon* da Supersequência Santa Maria. O icnogênero *Amphifaoichnus* é descrito pela primeira vez para o Triássico, tendo seu registro expandido em mais de 140 milhões de anos e demonstrando que existia um certo grau de complexidade na exploração de carcaças por insetos no Carniano. *Osteocallis* é representado por duas icnoespécies, *O. mandibulus* e *O. infestans*, sendo interpretado como um traço de alimentação. A atribuição de *Amphifaoichnus* a um comportamento osteofágico é questionada pela falta de evidências diretas e novas hipóteses são discutidas. A associação de *Osteocallis* e *Amphifaoichnus* indica a possibilidade de um contexto de subsuperfície para a produção dos traços, colocando insetos como importantes agentes tafonômicos inclusive após o soterramento das carcaças.

**Palavras-chave:** osteofagia; insetos; tafonomia; paleoecologia; carcaças de vertebrados.

## ABSTRACT

Bioerosions produced by insects in bones are direct evidence of interaction between invertebrates and the skeletal remains of vertebrates, constituting important tools for the reconstruction of the organism taphonomic history and the understanding of past ecosystems complexity. The oldest records of the exploration of the bony substrate by insects come from the Santa Maria Supersequence, Triassic of Rio Grande do Sul, occurring in the *Dinodontosaurus* (Ladinian-Carnian), *Hyperodapedon* (Carnian) and *Riograndia* (Norian) Assemblage Zones (AZs). These records are as old as some of the main groups of insects that modify bones today (e.g., Dermestidae beetles), being important to comprehending the context of this behavior origin, who were the tracemakers and how complex was the exploration of carcasses by insects on the first moments of its existence in the geologic time. This contribution presents new bioerosion traces in bones of a *Hyperodapedon mariensis* rhynchosaur, collected in the Pivetta Site, São João do Polêsine, RS, attributed to the lower portion of the *Hyperodapedon* AZ of the Santa Maria Supersequence. The ichnogenus *Amphifaoichnus* is described for the first time for the Triassic, and its record is expanded back in more than 140 Ma, demonstrating the existence of a certain degree of complexity in the exploration of carcasses by insects in the Carnian. *Osteocallis* is represented by two ichnospecies, *O. mandibulus* and *O. infestans*, being interpreted as a feeding trace. The attribution of *Amphifaoichnus* to osteophagic behavior is questioned due to the lack of direct evidence, and new hypotheses are discussed. The association of *Osteocallis* and *Amphifaoichnus* indicates the possibility of an underground scenario for the production of the traces, putting insects as important taphonomic agents even for buried carcasses.

**Key-words:** osteophagy; insects; taphonomy; paleoecology; vertebrate carcasses.

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Contexto Geográfico da Bacia do Paraná e Localização da Área de Estudo. .....	10
Figura 2. Contexto Geológico e Bioestratigráfico do Triássico Gaúcho..	12
Figura 3. Icnotaxobases para bioerosões em ossos .....	21
Figura 4. Evidências de interação entre Velociraptor e Protoceratops .....	24
Figura 5. Traços de besouros Dermestidae em ossos recentes .....	29
Figura 6. Traços de bioerosão descritos por Paes Neto <i>et al.</i> (2016) .....	33



## LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Lista de Táxons válidos de bioerosões em ossos .....	19
---	----

## SUMÁRIO

<b>ESTRUTURA DA DISSERTAÇÃO .....</b>	<b>6</b>
<b>PARTE I .....</b>	<b>7</b>
<b>1 INTRODUÇÃO .....</b>	<b>7</b>
<b>2 OBJETIVOS .....</b>	<b>9</b>
2.1 OBJETIVO GERAL .....	9
2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS .....	9
<b>3 CONTEXTO GEOLÓGICO E BIOESTRATIGRÁFICO .....</b>	<b>10</b>
3.1 O TRIÁSSICO DA BACIA DO PARANÁ .....	11
3.1.1 Bioestratigrafia da Supersequência Santa Maria .....	12
3.1.2 A Zona de Associação de <i>Hyperodapedon</i> .....	13
3.1.3 Área de Estudo .....	14
<b>4 ESTADO DA ARTE .....</b>	<b>16</b>
4.1 O CONCEITO DE BIOEROSÃO .....	16
4.2 BIOEROSÃO EM OSSOS .....	18
4.2.1 Icnotaxonomia e Icnotaxobases .....	19
4.2.2 Paleoecologia .....	23
4.2.3 Tafonomia .....	25
4.2.4 Bioerosões de insetos em ossos .....	27
<b>5 ANÁLISE INTEGRADORA .....</b>	<b>31</b>
5.1 BIOEROSÃO DE OSSOS POR INSETOS NO TRIÁSSICO GAÚCHO .....	31
5.1.1 Novos Traços .....	34
<b>6 REFERÊNCIAS .....</b>	<b>35</b>
<b>PARTE II .....</b>	<b>47</b>
<b>ARTIGO .....</b>	<b>47</b>
<b>ANEXOS .....</b>	<b>83</b>

## ESTRUTURA DA DISSERTAÇÃO

Esta dissertação 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. O texto é dividido em duas partes que serão explicadas a seguir.

A Parte I contém Introdução, Objetivos, Contexto Geológico e Bioestratigráfico, Estado da Arte, Análise Integradora e Referências. O objetivo desta parte é trazer um panorama sobre a pesquisa em bioerosão de ossos por insetos, abordando o conceito de bioerosão, seus produtores, suas implicações tafonômicas, paleoecológicas e evolutivas. Deste modo é estabelecida a base sobre a qual os novos dados apresentados na Parte II foram analisados, reforçando sua importância para o desenvolvimento da temática. A Análise Integradora apresenta uma revisão sobre as publicações que abordam a temática especificamente a partir de materiais da Supersequência Santa Maria, aproximando a abordagem geral iniciada no Estado da Arte dos resultados do artigo.

A segunda parte é composta pelo artigo **“New bioerosion traces in rhynchosaur bones from the Santa Maria Supersequence (Late Triassic, Brazil) and the oldest occurrence of the ichnogenera *Osteocallis* and *Amphifaichnus*”**, submetido ao periódico *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, da editora Elsevier, classificada como Qualis A1. O artigo está apresentado em um formato diferente do que será publicado na revista, conforme o item 1.1 da *Norma 118* do PPGGEO.

Como anexo, esta dissertação ainda apresenta três resumos de trabalhos apresentados em eventos científicos ao longo da realização desta pesquisa, que traziam dados parciais que agora estão sendo apresentados em sua totalidade.

## PARTE I

### 1 INTRODUÇÃO

Traços de bioerosão em ossos são evidências diretas da interação entre organismos e restos esqueléticos de vertebrados e ajudam a contar a história tafonômica das carcaças e a revelar a complexidade dos ecossistemas do passado. Em ambientes continentais, insetos são importantes perfuradores e diversos grupos são conhecidos por modificar ossos, como besouros (Holden *et al.*, 2013; Parkinson, 2022; Charabdizé *et al.*, 2022) e cupins (Backwell *et al.*, 2012). O registro fossilífero de traços de bioerosão produzidos por insetos em ossos se estende do Triássico (e.g., Paes Neto *et al.*, 2016) até o Holoceno (e.g., Hutchet *et al.*, 2011), tendo se constituído como uma ferramenta importante para responder questões sobre os processos bioestratinômicos atuantes sobre carcaças, a presença de organismos não representados por somatofósseis em determinadas localidades, a dinâmica do fluxo de energia em ecossistemas do passado e até sobre práticas funerárias em homínídeos (e.g., Rogers, 1992; Hasiotis *et al.*, 1999; Chin & Bishop, 2007; Thompson *et al.*, 2018).

As pesquisas sobre traços de bioerosão produzidos por insetos em ossos vêm crescendo numericamente desde a década de 1990, e importantes contribuições marcam este histórico por sua inovação metodológica e/ou teórica. O principal marco neste sentido é a publicação de Roberts *et al.* (2007) que trouxe os primeiros icnogêneros exclusivos do substrato ósseo (*Cubiculum* e *Osteocallis*), além de fazerem uma revisão dos traços em ambientes continentais. Desde então o tratamento icnotaxonômico vem sendo uma questão incentivada pelos pesquisadores, especialmente para que haja padronização nas descrições dos traços e a facilitação das comparações (Pirrone *et al.*, 2014; Hopner & Bertling, 2017).

Conforme as bases de estudo se fortalecem, novas questões podem ser abordadas e antigas questões revisitadas. A análise do comportamento de bioerosão de ossos por insetos a partir de uma perspectiva evolutiva, por exemplo, parece ser uma fronteira importante de ser explorada na paleontologia. Um dos pontos essenciais para se avançar nesta questão é o estudo de materiais cronologicamente próximos à origem do comportamento, buscando compreender as diferenças existentes em relação aos materiais mais recentes e os processos que condicionaram essas mudanças. Neste sentido, o trabalho de Paes Neto *et al.* (2016) é um marco por aliar a rigorosidade metodológica e teórica calcada por contribuições como a de Roberts *et*

*al.* (2007) a materiais extremamente relevantes para o estudo da origem do comportamento de bioerosão de ossos por insetos.

Esta dissertação procura contribuir com o conhecimento sobre as bioerosões de insetos em ossos a partir da análise etológica, tafonômica, paleoecológica e evolutiva de materiais da Supersequência Santa Maria, Triássico Superior (Carniano) do Rio Grande do Sul. Faz-se necessário, portanto, revisar o estado atual do conhecimento sobre traços de bioerosão, principalmente no substrato ósseo, além de discutir o papel da icnotaxonomia nas pesquisas desta temática. O papel dos traços de bioerosão em ossos como ferramentas de análise tafonômica e paleoecológica também é abordado. Por fim, as publicações referentes aos traços de bioerosão de ossos por insetos no Triássico gaúcho são revisados de modo a contextualizar o artigo que compõe o corpo desta dissertação.

## 2 OBJETIVOS

### 2.1 OBJETIVO GERAL

O objetivo geral desta pesquisa é o estudo tafonômico, paleoecológico e evolutivo dos traços de bioerosão em ossos de um *Hyperodapedon mariensis* (UFRGS-PV-1581-T), coletado no Sítio Pivetta, no município de São João do Polêsine, região da Quarta Colônia de Imigração Italiana do Rio Grande do Sul, Brasil. Para alcançar o objetivo geral da pesquisa, foram traçados objetivos específicos que serão descritos abaixo.

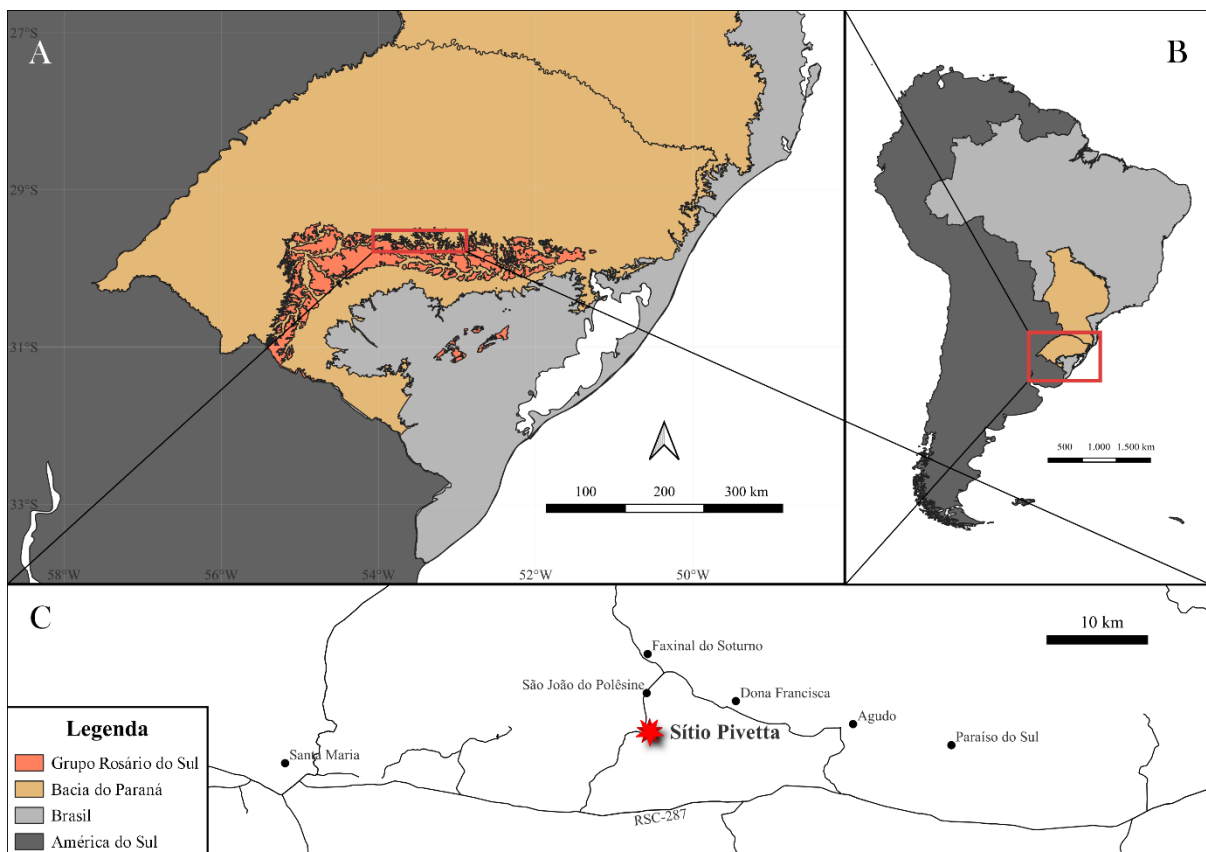
### 2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Os objetivos específicos expostos a seguir estão relacionados a todas as partes desta dissertação, incluindo o artigo, a análise integradora e o estado da arte. É a partir do cumprimento destes objetivos específicos que se pretende alcançar o objetivo geral exposto anteriormente:

- Contextualizar a área de estudo em relação aos componentes geológicos e bioestratigráficos;
- Abordar o conceito de bioerosão em ossos, sua ocorrência e seus principais produtores;
- Analisar o registro de bioerosões produzidas por insetos em ossos a partir dos vieses tafonômico, paleoecológico e icnotaxonômico;
- Prospectar a totalidade dos traços de bioerosão no material UFRGS-PV-1581-T;
- Identificar os traços em UFRGS-PV-1581-T a partir de sua morfologia e classificá-los icnotaxonomicamente quando possível;
- Discutir as implicações etológicas, tafonômicas, paleoecológicas e evolutivas dos traços de bioerosão em UFRGS-PV-1581-T.

### 3 CONTEXTO GEOLÓGICO E BIOESTRATIGRÁFICO

A Bacia do Paraná é uma bacia sedimentar que se estende por uma área de aproximadamente 1.500.000 km<sup>2</sup>, estando presente nos territórios de Brasil, Paraguai, Argentina e Uruguai (Fig. 1B; Milani *et al.*, 2007). Seu registro estratigráfico é composto por um pacote sedimentar-magmático com espessura total máxima de sete mil metros, abrangendo um intervalo de tempo entre o Ordoviciano e o Cretáceo (Milani *et al.*, 2007). Milani *et al.* (1998) reconheceram seis supersequências nos estratos da Bacia do Paraná, representando ciclos de subsidência e acúmulo de sedimento, limitados por grandes discordâncias: Rio Ivaí (Ordoviciano-Siluriano), Paraná (Devoniano), Gondwana I (Carbonífero-Eotriássico), Gondwana II (Mesotriássico-Neotriássico) e Gondwana III (Neojurássico-Eocretáceo). Os estratos triássicos da Bacia do Paraná constituiriam a porção final da Supersequência Gondwana I e a Supersequência Gondwana II, estando restritos ao estado do Rio Grande do Sul (Fig. 1A).



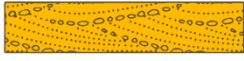
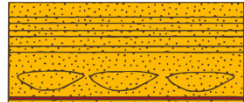



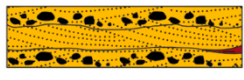
**Figura 1. Contexto Geográfico da Bacia do Paraná e Localização da Área de Estudo. A)** Limites do Grupo Rosário do Sul (formações Sanga do Cabral, Santa Maria e Caturrita), as rochas triássicas do Rio Grande do Sul; **B)** Mapa de localização da porção brasileira da Bacia do Paraná; **C)** Localização do Sítio Pivetta, localidade de coleta de UFRGS-PV-1581-T.

### 3.1 O TRIÁSSICO DA BACIA DO PARANÁ

As rochas triássicas do Rio Grande do Sul se estendem em um cinturão leste-oeste no centro do estado e compreendem um intervalo Induano-Rhaetiano (Schultz *et al.*, 2020). Zeffass *et al.* (2003) foram os primeiros a usar a estratigrafia de sequências para subdividir os estratos do Triássico gaúcho, reconhecendo duas sequências de segunda ordem (supersequências): a Supersequência Sanga do Cabral, correspondendo à porção final da Supersequência Gondwana I de Milani *et al.* (1998) e à formação homônima; e a Supersequência Santa Maria, correspondendo à Supersequência Gondwana II de Milani *et al.* (1998). A Supersequência Santa Maria ainda foi subdividida em três sequências de terceira ordem por Zeffass *et al.* (2003): Santa Maria 1, Santa Maria 2 e Santa Maria 3.

Horn *et al.* (2014), reconheceram uma nova sequência de terceira ordem entre as sequências Santa Maria I e Santa Maria II e propuseram a troca dos nomes das sequências que compõem a Supersequência Santa Maria. Desta forma, atualmente as sequências de terceira ordem componentes da Supersequência Santa Maria são, da base para o topo (Fig. 2): Pinheiros-Chiniquá (Anisiano-Ladiniano), Santa Cruz (Eocarniano), Candelária (Carniano-Noriano) e Mata (Rhaetiano?). Cada uma destas sequências apresenta um padrão de deposição fluvial na base, sobreposta por depósitos eólicos e lacustres, interpretado como ciclos de subsidência induzidos pelo soerguimento tectônico das áreas-fonte (Schultz *et al.*, 2020). Litologicamente, a Supersequência Sanga do Cabral corresponde à Formação Sanga do Cabral, enquanto a Supersequência Santa Maria corresponde às formações Santa Maria (sequência Pinheiros-Chiniquá, Santa Cruz e base da sequência Candelária), Caturrita (topo da sequência Candelária) e Mata (sequência Mata) (Schultz *et al.*, 2020).



Idade (Ma)	Litoestratigrafia	Estratigrafia de Sequências	Bioestratigrafia
208.5		Arenito Mata	Sequência Mata
227		Fm. Caturrita	Sequência Candelária
233*		Fm. Santa Maria	Sequência Santa Cruz
236**		Fm. Santa Maria	Sequência Pinheiros-Chiniquá
237		Fm. Santa Maria	Fm. Santa Maria
242			
247		Fm. Sanga do Cabral	Supersequência Sanga do Cabral
251.2			
251.9			

**Figura 2. Contexto Geológico e Bioestratigráfico do Triássico Gaúcho.** A seta indica a posição estratigráfica de UFRGS-PV-1581-T. "\*" refere-se à idade absoluta de Langer *et al.* (2018) e "\*\*" refere-se à idade absoluta de Philipp *et al.* (2018). Abreviações: Ani. = Anisiano; Fm. = Formação; Ind. = Induano; Ma = Milhões de anos; Ole. = Olenekiano; ZA = Zona de Associação. Modificado de Schultz *et al.* (2020).

### 3.1.1 Bioestratigrafia da Supersequência Santa Maria

Os estratos que compõem a Supersequência Santa Maria possuem um registro importante de tetrápodes do Triássico, reconhecidos mundialmente por sua relevância científica (e.g., Bronzati *et al.*, 2017; Melo *et al.*, 2019; Ezcurra *et al.*, 2020). Os primeiros fósseis triássicos foram coletados no estado nos primeiros anos do século XX e desde então as coletas e pesquisas vêm revelando faunas diversas, compostas por numerosos grupos de tetrápodes (Barberena *et al.*, 2002; Schultz *et al.*, 2020).

A primeira tentativa de organização bioestratigráfica dos fósseis do Triássico gaúcho foi feita por Barberena (1977), que elencou três biozonas, a Zona de Associação (ZA) de Therapsida, a ZA de Rhynchocephalia e a ZA de *Dicroidium*. As duas primeiras zonas apresentavam grande diversidade de tetrápodes, mas com conteúdo faunístico distinto. A ZA de Therapsida era caracterizada principalmente pela grande abundância de dicinodontes e cinodontes, pouco frequentes na ZA de Rhynchocephalia, que, por sua vez era caracterizada pela presença de rincossauros.

Atualmente, são reconhecidas quatro biozonas para a Supersequência Santa Maria, todas baseadas em tetrápodes, que são, da base para o topo (Fig. 2): ZA de *Dinodontosaurus* (sequência Pinheiros-Chiniquá), ZA de *Santacruzodon* (sequência Santa Cruz), ZA de *Hyperodapedon* (base da sequência Candelária) e ZA de *Riograndia* (topo da sequência Candelária) (Horn *et al.*, 2014). A ZA de *Dinodontosaurus* é composta predominantemente por procolofonídeos, arcossauromorfos não-dinossauros, dicinodontes e cinodontes, e leva o nome do táxon mais abundante na zona, o dicinodonte *Dinodontosaurus* (Schultz *et al.*, 2020). A ZA de *Santacruzodon* é composta por arcossauriformes não-dinossauros, dicinodontes e cinodontes (principalmente da família Traversodontidae), mas exceto pelo último, os grupos são representados por materiais fragmentados com ocorrência pontual (Schultz *et al.*, 2020). A ZA de *Hyperodapedon* é composta por arcossauromorfos diversos, cinodontes, rincocéfálios e temnospôndilos e leva o nome do rincossauro *Hyperodapedon* (Schultz *et al.*, 2020). A ZA de *Riograndia* é composta por procolofonídeos, lepidossauros, cinodontes, dicinodontes, temnospôndilos, fitossauros, dinossauriformes não-dinossauros e dinossauros. Esta zona tem uma prevalência de animais pequenos (menos de 5 kg), com destaque para os cinodontes como *Brasilodon* e *Riograndia*, que dá nome à biozona (Schultz *et al.*, 2020).

### 3.1.2 A Zona de Associação de *Hyperodapedon*

A ZA de *Hyperodapedon* ocorre na base da sequência Candelária da Supersequência Santa Maria e tem como principal táxon o rincossauro *Hyperodapedon*. Os rincossauros também estão representados nesta zona pelo hyperodapedontíneo *Teyumbaita sulcognathus*. Dentro do grupo dos arcossauromorfos não-dinossauros estão presentes ainda os Proterochampsia, os Rausuchia e alguns dos representantes mais antigos de Aetosauria. Os mais antigos dinossauros do mundo também pertencem à ZA de *Hyperodapedon*, sendo representados por herrerassaurídeos como *Gnathovorax* e *Staurikosaurus* e sauropodomorfos como *Buriolestes* e *Saturnalia*. O grupo dos cinodontes também está bem representado nesta biozona, com Traversodontidae como *Exaeretodon* e *Siriusgnathus* e Probaionognathia como *Trucidocynodon* e *Charruodon* (Schultz *et al.*, 2020).

O conteúdo faunístico da ZA de *Hyperodapedon* pode ser subdividido de acordo com a abundância relativa do rincossauro *Hyperodapedon* e do cinodonte *Exaeretodon* (Langer *et al.*, 2007; Schultz *et al.*, 2020). A porção inferior da biozona apresenta uma grande abundância de *Hyperodapedon*, caracterizando uma Zona de Acme de *Hyperodapedon*; Já na porção superior, a abundância de *Hyperodapedon* cai e o táxon mais abundante passa a ser o cinodonte *Exaeretodon*, caracterizando uma Subzona de Associação de *Exaeretodon*. (Schultz *et al.*, 2020). Além da abundância de *Exaeretodon* e a ausência de *Hyperodapedon*, os estratos da Subzona de Associação de *Exaeretodon* também são caracterizados pela presença do rincossauro *Teyumbaita*. A tendência de substituição de *Hyperodapedon* por *Teyumbaita* conforme se avança para o topo dos estratos é claramente observada nos estratos coevos da Formação Ischigualasto, Argentina (Desojo *et al.*, 2020). Esta observação corrobora a correlação entre a sequência Candelária da Supersequência Santa Maria e a Formação Ischigualasto, reforçando também a subdivisão da ZA de *Hyperodapedon* em uma Zona de Acme de *Hyperodapedon* e uma Subzona de Associação de *Exaeretodon*.

Langer *et al.* (2018) dataram zircões provenientes do Cerro da Alemoa utilizando a técnica de datação radiométrica de urânio-chumbo, obtendo uma idade máxima de deposição da Formação Santa Maria de  $233,23 \pm 0,61$  Ma. Dentre os fósseis encontrados na localidade de Cerro da Alemoa estão o cinodonte *Gomphodontosuchus*, o Proterochampsia *Cerritosaurus*, o sauropodomorfo *Saturnalia* e materiais de rincossauro atribuíveis a *Hyperodapedon* (Langer, 2005), uma associação típica da ZA de *Hyperodapedon*, o que coloca esta biozona no Carniano.

### 3.1.3 Área de Estudo

Os materiais analisados neste trabalho foram coletados no Sítio Pivetta (29°39'10" S, 53°26'35" O), no município de São João do Polêsine (Fig. 1C). Sítios desta região apresentam conteúdo fossilífero atribuível a ZA de *Hyperodapedon*, especialmente pela presença de rincossauros nos sítios Buriol, Predebon, Piche e Marchezan (e.g., Azevedo *et al.*, 1999; Langer *et al.*, 2007; Müller *et al.*, 2017; Pacheco *et al.*, 2019).

O espécime UFRGS-PV-1581-T consiste em fragmentos e elementos cranianos e possivelmente pós-cranianos de rincossauro. Entre os elementos cranianos identificáveis estão os mandíbulas direita e esquerda parcialmente

preservadas, mas ainda articuladas; as maxilas direita e esquerda parcialmente preservadas e desarticuladas; e pterigoide esquerdo parcialmente preservado. A partir da análise destes materiais foi possível identificar o espécime UFRGS-PV-1581-T como um único indivíduo de *Hyperodapedon mariensis*. A atribuição específica se deu pela identificação de uma combinação de caracteres (Langer & Schultz, 2000): presença de um único sulco na porção ventral da maxila; presença de dentes na superfície lingual da lâmina do dentário; e ausência de dentes na superfície lingual da maxila. É possível afirmar que todos os fragmentos e elementos cranianos pertencem a um único indivíduo pela: i) correspondência de tamanho entre os elementos; ii) ausência de ossos duplicados; iii) ausência de evidência de transporte e retrabalhamento. A identificação do espécime UFRGS-PV-1581-T como *Hyperodapedon mariensis* reforça a atribuição do Sítio Pivetta como parte da ZA de *Hyperodapedon*.

## 4 ESTADO DA ARTE

### 4.1 O CONCEITO DE BIOEROSÃO

O conceito de bioerosão foi trazido pela primeira vez por Neumann (1966), que a define como “[...] a destruição e remoção de substrato consolidado mineral ou lítico pela ação direta de organismos [...]” (Neumann, 1966, p. 92, tradução nossa). As bioerosões podem ter implicações ecológicas significativas, inclusive com a alteração das paisagens e conseqüentemente das condições ambientais existentes (Davidson *et al.*, 2018). Um exemplo interessante são os *bell holes*, cavidades cilíndricas que ocorrem em tetos de cavernas e são atribuídas ao repouso de morcegos, cuja atividade metabólica provoca a formação de microclimas, com elevação de temperatura, concentração de CO<sub>2</sub> e água, levando à dissolução progressiva da rocha carbonática ao longo de dezenas de milhares de anos (Lundberg & McFarlane, 2009). Outro exemplo é a bioerosão produzida por moluscos em rochas nos ambientes costeiros, provocando aumento na complexidade topográfica dos habitats e uma conseqüente elevação na diversidade de espécies (Pinn *et al.*, 2008). Os organismos perfuradores podem inclusive ter impacto em estruturas de uso e interesse humano; Timm (1982) relatou o caso de um navio inutilizado pela intensa bioerosão do casco a partir da ação de besouros Dermestidae; Wylie *et al.* (1987) reportaram o dano de vespas e cupins em artes aborígenes e nos restos esqueléticos em áreas de sepultamento, o que dificulta a preservação destes elementos de interesse arqueológico.

Existe uma grande diversidade taxonômica entre os organismos perfuradores; nos ambientes marinhos destacam-se esponjas, anelídeos, bivalves, gastrópodes, polvos, braquiópodes, briozoários, crustáceos e equinodermas (Villegas-Martin & Verde, 2020). Já em ambientes continentais, outros grupos de invertebrados, como insetos, e vertebrados, como mamíferos e aves, são importantes perfuradores (e.g., Hall & Williams, 1981; Backwell *et al.*, 2012; Hutson *et al.*, 2013; Bolotov *et al.*, 2022). Estas bioerosões são resultado de uma variedade de comportamentos, geralmente relacionados à aquisição de nutrientes (Fodinichnia, Pascichnia, Praedichnia) ou à criação de ambientes com condições mais favoráveis (Domichnia, Pupichnia; Davidson *et al.*, 2018). Moluscos gastrópodes do gênero *Euchondrus*, por exemplo, alimentam-se de líquens endolíticos através da bioerosão mecânica e da ingestão de rochas calcárias, sendo importantes agentes de intemperismo e formação de solo em

ambientes desérticos (Shachak *et al.*, 1987). Já moluscos bivalves podem erodir rochas para a construção de estruturas de habitação em ambientes marinhos (Kelly & Bromley, 1984; Carmona *et al.*, 2007). Outros tipos de bioerosão podem ocorrer por comportamentos relacionados ao deslocamento (*Repichnia*), como os sulcos em rochas da Ilha Marion (África do Sul) gerados por pinguins durante sua migração para colônias de reprodução (Hall & Williams, 1981).

A bioerosão é um processo que ocorre em substratos consolidados, com a destruição química e/ou mecânica do mesmo, diferenciando-se da bioturbação, que ocorre em substratos inconsolidados onde os grãos são apenas deslocados pela ação do organismo (Villegas-Martin & Verde, 2020). Os substratos erodidos podem ser de natureza orgânica (madeira, restos esqueléticos de invertebrados e vertebrados etc.) ou inorgânica (rochas, artefatos humanos etc.) (e.g., Nair & Saraswathy, 1971; Reolid *et al.*, 2015; Hopner & Bertling, 2017; Bolotov *et al.*, 2022; Villegas-Martin *et al.*, 2022). Diferentes substratos erodidos biologicamente podem fornecer informações diversas sobre questões geológicas e biológicas: rochas bioerodidas podem ser indicativos de antigas linhas de costa ou discordâncias no registro estratigráfico (Warme, 1975), enquanto traços de mordida em ossos podem oferecer informações sobre interações ecológicas entre organismos (e.g., Hone *et al.*, 2018; Drumheller *et al.*, 2022). Devido à dureza do substrato, bioerosões têm grande potencial preservacional, com possíveis registros ainda no Éon Arqueano (McLoughlin *et al.*, 2008; Staudigel *et al.*, 2015), constituindo-se como importantes ferramentas no estudo do comportamento de organismos ao longo do tempo geológico.

A morfologia é um ponto importante no estudo das bioerosões, visto que diversas formas são recorrentes no registro fóssilífero e refletem determinados comportamentos ou produtores. Bioerosões podem ser superficiais, a exemplo de icnogêneros como *Gnatichnus*, *Osteocallis* e *Radulichnus* (Bromley, 1975; Roberts *et al.*, 2007, Lopes & Pereira, 2018), ou penetrar o substrato de forma relativamente profunda, a exemplo de perfurações como *Trypanites*, *Gastrochaenolites* e *Munitusichnus* (Magdefrau, 1932; Kelly & Bromley, 1984; Parkinson, 2016). A disposição, distribuição e morfologia dos traços superficiais, assim como as formas das perfurações, podem ser extremamente diversas e apresentar características que auxiliam na interpretação dos comportamentos geradores, os possíveis produtores e os ambientes de produção das bioerosões. A disposição pareada das estrias que formam *Osteocallis*, por exemplo, indicam que sua produção está relacionada à ação das mandíbulas de insetos sobre o substrato ósseo (Roberts *et al.*, 2007). Já as

características morfológicas de *Centrichnus eccentricus* relacionadas a uma fixação mais firme do produtor ao substrato auxiliam na interpretação de um ambiente de produção com forte pressão predatória (Neumann *et al.*, 2014).

## 4.2 BIOEROSÃO EM OSSOS

Bioerosões em ossos são definidas como estruturas de origem biogênica que cortam ou destroem tecido ósseo duro através de processos mecânicos e/ou químicos (Pirrone *et al.*, 2014). Conceitualmente, esta definição é muito semelhante ao conceito geral de bioerosão de Neumann (1966), porém, o substrato ósseo possui particularidades que tornam importante sua consideração durante o estudo das bioerosões nele produzidas. Por tratar-se de um substrato de origem orgânica, ossos bioerodidos são evidências diretas de interações entre organismos, e quando incorporados ao registro fossilífero podem fornecer informações sobre ecossistemas do passado. Os traços de bioerosão em ossos também podem ser considerados feições bioestratinômicas e compõem a história tafonômica dos restos esqueléticos, servindo como ferramentas para o entendimento dos processos que ocorreram a partir da morte do organismo (e.g., Martin & West, 1995).

As bioerosões não são as únicas modificações na normalidade anatômica dos ossos; diversas patologias podem causar a modificação dos ossos durante a vida de um vertebrado, como as artrites inflamatórias, as osteomelites, a osteoporose e tumores (Paes Neto & Francischini, 2020). A perda óssea decorrente de patologias pode ser confundida com modificações biogênicas *post-mortem*, levando a interpretações equivocadas, e em muitos casos só é possível fazer esta diferenciação quando há evidência de resposta tecidual (Rothschild & Martin, 2006). Modificações *post-mortem* de origem não biogênica também devem ser consideradas, a exemplo da abrasão e do intemperismo. As marcas causadas pela manipulação dos fósseis por seres humanos (coleta e preparação, por exemplo) também podem assemelhar-se a bioerosões e levar a interpretações equivocadas (Marin-Monfort *et al.*, 2018), inclusive com exemplos de inferências sobre comportamentos ritualísticos em homínídeos feitas a partir de marcas recentes (White & Toth, 1989, 1991).

Bioerosões em ossos ocorrem tanto em ambientes marinhos quanto em ambientes continentais, existindo uma grande variedade taxonômica nos produtores em ambos os ambientes. Em contextos marinhos, destacam-se invertebrados, como crustáceos, anelídeos, bivalves e equinóides, além de vertebrados, como peixes,

mamíferos e répteis (Belaústegui *et al.*, 2012). Nos ambientes continentais destacam-se os insetos no grupo dos invertebrados, e mamíferos e répteis nos vertebrados (e.g., Backwell *et al.*, 2012; Hutson *et al.*, 2013; Drumheller & Brochu, 2014). Estes organismos produzem bioerosões em ossos empregando diversos comportamentos, classificáveis nas categorias etológicas Pascichnia, Praedichnia, Pupichnia e Fodinichnia (Roberts *et al.*, 2007; Higgs *et al.*, 2011; Reolid *et al.*, 2015; Zanetti *et al.*, 2019; Drumheller *et al.*, 2022).

#### 4.2.1 Icnotaxonomia e Icnotaxobases

Icnotaxonomia é a disciplina que trata da classificação dos traços fósseis a partir da nomenclatura e da estrutura do *International Code of Zoological Nomenclature* (ICZN) (Bertling, 2007). A icnotaxonomia segue uma estrutura de classificação semelhante à utilizada para táxons biológicos, com a atribuição de binômios referentes a icnogêneros e icnoespécies, podendo ser utilizada até o nível hierárquico de icnofamília (Bertling *et al.*, 2006). Até 2019, existiam 480 icnotáxons válidos de bioerosão, agrupados em 18 icnofamílias, com um total de 339 icnoespécies; apenas 8% destes icnotáxons ocorrem em substratos ósseos (Wisshak *et al.*, 2019). A tabela 1 traz uma lista de todos os icnotáxons válidos de bioerosão em ossos segundo Wisshak *et al.* (2019).

**Tabela 1 - Lista de Táxons válidos de bioerosões em ossos**

Icnotáxon	Produtor	Referência
<b><i>Abeliella</i></b>	Invertebrado	Mägdefrau, 1937
<i>A. riccioides</i>	Invertebrado	Mägdefrau, 1937
<i>A. procera</i>	Invertebrado	Mägdefrau, 1937
<b><i>Amphifaoichnus</i></b>	Invertebrado (inseto?)	Pirrone & Buatois, 2016
<i>A. seilacheri</i>	Invertebrado (inseto?)	Pirrone & Buatois, 2016
<b><i>Clavichnus</i></b>	Invertebrado	Höpner & Bertling, 2017
<i>C. ionasi</i>	Invertebrado	Muñiz <i>et al.</i> , 2010
<b><i>Cubiculum</i></b>	Invertebrado (inseto?)	Roberts <i>et al.</i> , 2007
<i>C. ornatum</i>	Invertebrado (inseto?)	Roberts <i>et al.</i> , 2007
<i>C. leve</i>	Invertebrado (inseto?)	Pirrone <i>et al.</i> , 2014
<i>C. inornatum</i>	Invertebrado (inseto?)	Xing <i>et al.</i> , 2015
<i>C. cooperi</i>	Invertebrado (inseto?)	Parkinson, 2016
<b><i>Cuniculichnus</i></b>	Invertebrado (inseto?)	Höpner e Bertling, 2017
<i>C. variabilis</i>	Invertebrado (inseto?)	Höpner e Bertling, 2017
<b><i>Karethraichnus</i></b>	Invertebrado	Zonneveld <i>et al.</i> , 2015
<i>K. lakkos</i>	Invertebrado	Zonneveld <i>et al.</i> , 2015



Iconotaxon	Produtor	Referência
<i>K. fiale</i>	Invertebrado	Zonneveld <i>et al.</i> , 2015
<b>Knethichnus</b>	Vertebrado	Jacobsen & Bromley, 2009
<i>K. parallelus</i>	Vertebrado	Jacobsen & Bromley, 2009
<b>Linichnus</b>	Vertebrado	Jacobsen & Bromley, 2009
<i>L. serratus</i>	Vertebrado	Jacobsen & Bromley, 2009
<b>Machichnus</b>	Vertebrado	Mikuláš <i>et al.</i> , 2006
<i>M. regularis</i>	Vertebrado	Mikuláš <i>et al.</i> , 2006
<i>M. bohemicus</i>	Vertebrado	Mikuláš <i>et al.</i> , 2006
<i>M. multilineatus</i>	Vertebrado	Mikuláš <i>et al.</i> , 2006
<i>M. fatimae</i>	Vertebrado	Araújo-Júnior <i>et al.</i> , 2017
<b>Mandaodonites</b>	Vertebrado	Cruickshank, 1986
<i>M. coxi</i>	Vertebrado	Cruickshank, 1986
<b>Munitusichnus</b>	Invertebrado (inseto?)	Parkinson, 2016
<i>M. pascens</i>	Invertebrado (inseto?)	Parkinson, 2016
<b>Nihilichnus</b>	Vertebrado	Mikuláš <i>et al.</i> , 2006
<i>N. nihilicus</i>	Vertebrado	Mikuláš <i>et al.</i> , 2006
<b>Osedacoides</b>	Invertebrado	Karl <i>et al.</i> , 2012
<i>O. jurassicus</i>	Invertebrado	Karl <i>et al.</i> , 2012
<b>Osteichnus</b>	Invertebrado	Höpner & Bertling, 2017
<i>O. ossibiontum</i>	Invertebrado	Thenius, 1988
<b>Osteocallis</b>	Invertebrado (inseto?)	Roberts <i>et al.</i> , 2007
<i>O. mandibulus</i>	Invertebrado (inseto?)	Roberts <i>et al.</i> , 2007
<i>O. infestans</i>	Invertebrado (inseto?)	Paes Neto <i>et al.</i> , 2016
<b>Paleomycelites</b>	Fungo	Bystrov, 1956
<i>P. lacustris</i>	Fungo	Bystrov, 1956
<b>Sulculites</b>	Invertebrado	Vialov & Nessonov, 1974
<i>S. bellus</i>	Invertebrado	Vialov & Nessonov, 1974

Modificado de Wisshak *et al.* (2019)

A classificação icnotaxonômica deve ser feita com base em caracteres morfológicos, que representam, em última análise, o comportamento do organismo produtor (Bromley, 1996). Para fins de comparações e descrições mais padronizadas, são utilizados caracteres morfológicos específicos chamados de icnotaxobases. Bromley (1996) elencou quatro icnotaxobases para a classificação de traços fósseis: forma geral, parede e revestimento, ramificações e preenchimento. Pirrone *et al.* (2014) trouxeram icnotaxobases específicas para a classificação de traços de bioerosão em ossos, sendo parecidas com as icnotaxobases de Bromley (1996), mas focando em aspectos relevantes para o desenvolvimento e mecanismos das bioerosões. Além da forma geral, ramificações e preenchimento, Pirrone *et al.* (2014) adicionaram às icnotaxobases para bioerosões em ossos a presença de bióglifos, padrão de ocorrência e local de implantação (Fig. 3).

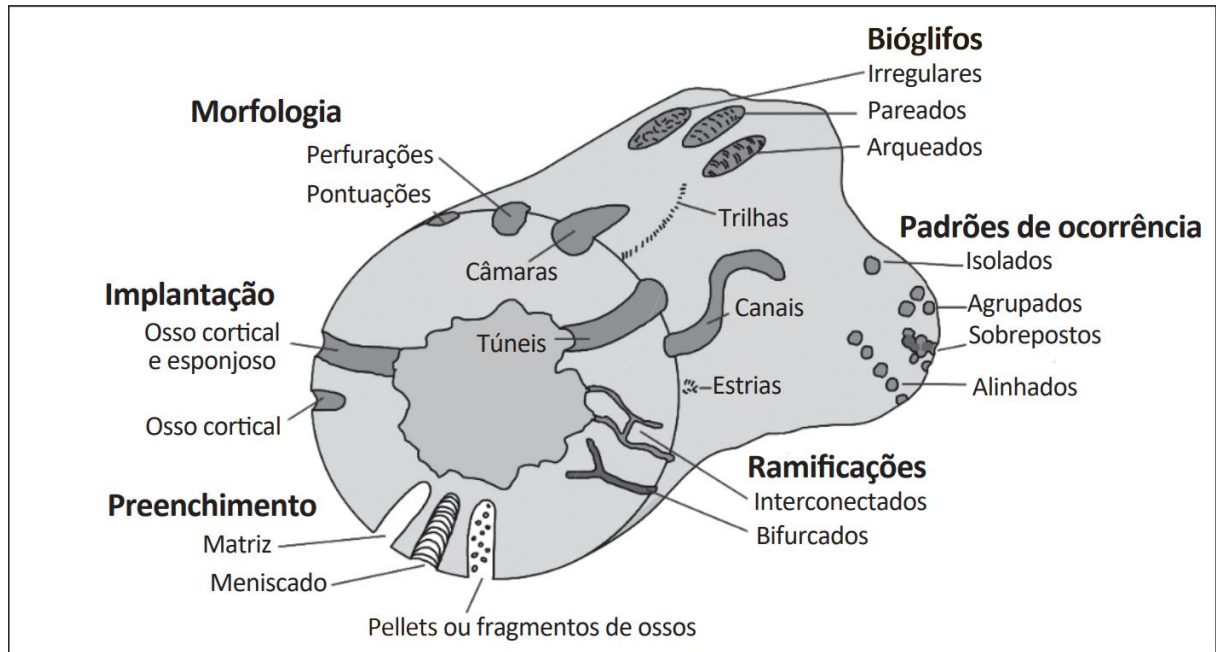


Figura 3. Icnotaxobases para bioerosões em ossos. Fonte: Paes Neto & Francischini (2020)

**Forma geral:** Pirrone *et al.* (2014) elencam oito morfologias mais comuns de bioerosões em ossos: perfurações (pontuações e buracos); câmaras; trilhas; túneis; canais; entalhes; estrias; e sulcos. Estas nomenclaturas servem de base para a padronização das descrições.

**Bióglifos:** são entalhes ou gravações nas paredes de escavações e perfurações. Bióglifos podem auxiliar na interpretação dos métodos e estratégias utilizadas pelo produtor dos traços, assim como na sua identificação (Pirrone *et al.*, 2014). Em casos específicos, a presença de bióglifos pode permitir a correlação entre traços, como no caso da icnoespécie *Cubiculum ornatum*, que consiste em câmaras ovais marcadas por sulcos arqueados e pareados nas bases e paredes. Estes bióglifos são muito semelhantes aos sulcos que compõem as trilhas de *Osteocallis mandibulus*, o que, junto com sua ocorrência associada, permitiu a interpretação de um mesmo produtor (Roberts *et al.*, 2007). Hopner & Bertling (2017) consideram problemático o uso de bióglifos como uma icnotaxobase, visto que sua ocorrência pode simplesmente refletir condições do substrato e não o comportamento propriamente dito. Um exemplo deste problema é trazido justamente por Pirrone *et al.* (2014), que citam que a estrutura do osso trabecular dificulta o registro de bióglifos resultantes de macrobioerosões.

**Preenchimento:** esta é uma icnotaxobase muito comum em bioturbações e é muito relevante no estudo de bioerosões. Algumas características do preenchimento podem ser úteis na interpretação etológica dos traços, especialmente a distinção entre os preenchimentos ativo e passivo (Pirrone *et al.*, 2014). O preenchimento ativo é resultado da manipulação do sedimento pelo produtor do traço, e nas bioerosões em ossos podem sugerir comportamentos como a osteofagia (e.g., a interpretação de Pirrone & Buatois (2016) para *Amphifaichnus*). Características da estrutura do preenchimento, como a identificação de um padrão meniscado, podem fornecer informações sobre os mecanismos de manipulação do sedimento.

**Ramificações:** a presença de ramificações pode fornecer informações importantes sobre o comportamento dos produtores, presença de diferentes organismos e estágios de decomposição (Pirrone *et al.*, 2014). As ramificações em traços de bioerosão em ossos podem ocorrer tanto no osso cortical, na forma de canais, quanto em osso trabecular, na forma de túneis, podendo inclusive existirem câmaras interconectadas (Pirrone *et al.*, 2014).

**Padrões de ocorrência:** esta icnotaxobase é especialmente útil na identificação de traços de mordida, visto que o alinhamento das perfurações e a distância entre elas pode ajudar na identificação de produtores (e.g., Rogers *et al.*, 2003). Traços podem ocorrer agrupados, em pares, sobrepostos ou alinhados (Pirrone *et al.*, 2014).

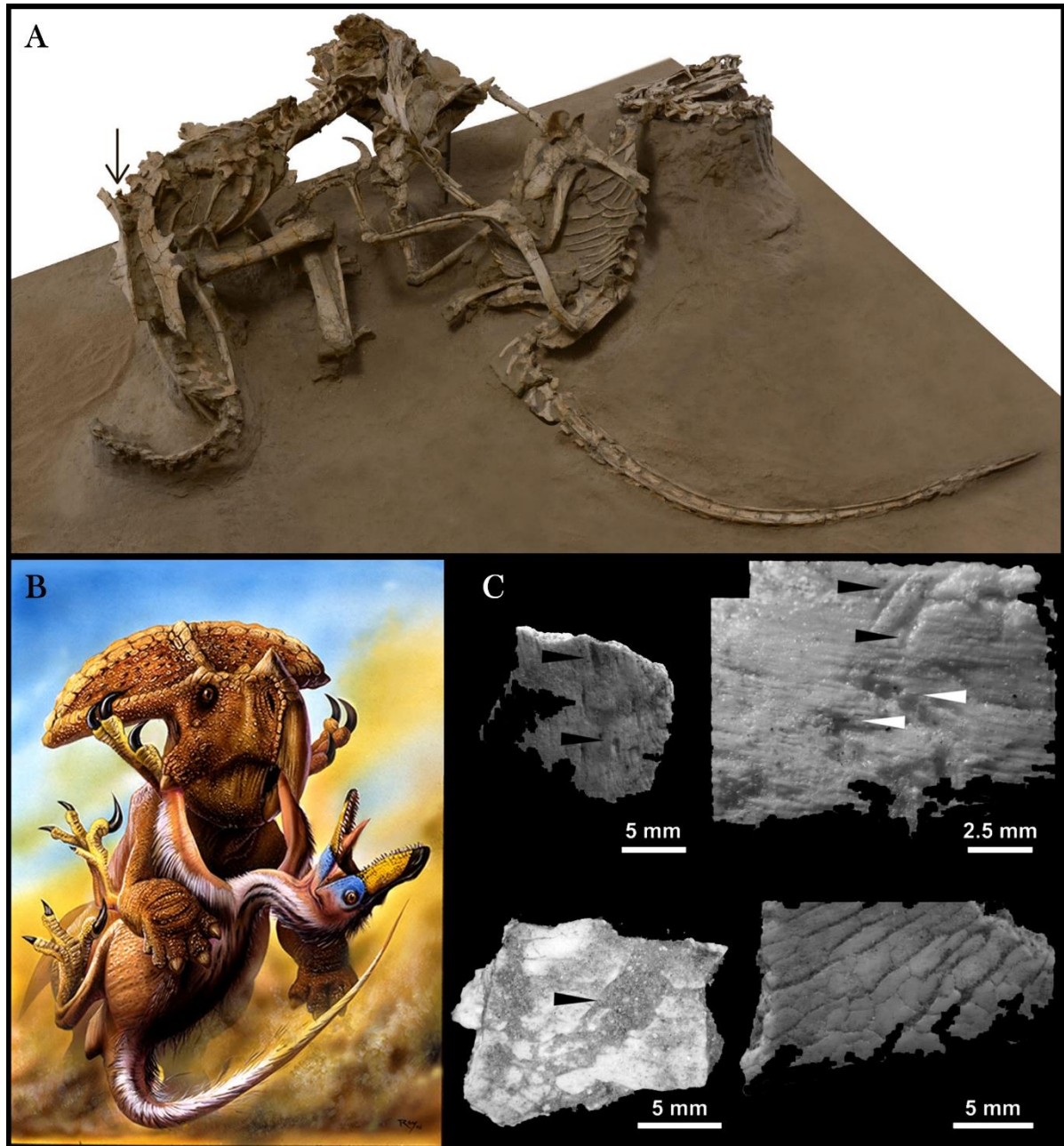
**Local de implantação:** refere-se à localização do traço no osso, considerando tanto a orientação em relação à superfície do osso (perpendicular, paralelo ou oblíquo), quanto as estruturas internas do osso (Pirrone *et al.*, 2014). Vale ressaltar que na proposta de Bromley (1996), a orientação do traço faz parte da forma geral, não estando em uma icnotaxobase separada. Hopner & Bertling (2017) criticam a utilização do local de implantação como icnotaxobase, argumentando que seria um mero resultado da profundidade do traço. Entretanto, esta crítica não leva em consideração outras informações de localização dos traços no osso que não dependem da profundidade, como as superfícies de articulação, trazidas por Pirrone *et al.* (2014) e que foram úteis na interpretação do comportamento gerador de traços de insetos analisados por Britt *et al.* (2008).

Existe uma discussão a respeito do uso do substrato como uma icnotaxobase. Pirrone *et al.* (2014) defendem que o tipo de substrato não deve ser considerado uma icnotaxobase válida porque, por exemplo, as condições físicas e químicas de um osso sofrem muitas alterações durante o processo de decomposição e que essas alterações não necessariamente seriam observáveis nos fósseis. Desta forma, o substrato ósseo seria muito instável para ser considerado uma icnotaxobase. Hopner & Bertling (2017) rebatem este argumento, trazendo exemplos onde foi possível a identificação das condições tafonômicas durante a produção de bioerosões em ossos (Belaústegui *et al.*, 2012) e argumentando que substratos xílicos passam por alterações ainda mais intensas que os ossos e sua validade como icnotaxobase nunca foi questionada. Ainda, Hopner & Bertling (2017) argumentam que o substrato ósseo é válido como uma icnotaxobase porque a maioria absoluta dos organismos que bioerodem ossos são exclusivos deste substrato, não modificando substratos líticos ou xílicos. O substrato ósseo de fato apresenta características específicas relevantes e sua consideração como icnotaxobase estaria de acordo com diferenciações entre substrato já consolidadas na literatura de bioerosões, como o icnotáxon *Gastrochaenolites* para substratos líticos e *Teredolites* para substratos xílicos.

#### 4.2.2 Paleoecologia

Evidências diretas de interação entre organismos ajudam a revelar as dinâmicas dos ecossistemas do passado, possibilitando novas correlações, inferências e concepções sobre as mudanças ocorridas ao longo da história da Terra. Um exemplo clássico são os *fighting dinosaurs*, um registro excepcional de um *Velociraptor mongoliensis* associado a um *Protoceratops* em uma posição que indica uma interação agonística (Fig. 4; Carpenter, 1998). A partir deste registro foi possível a inferência de um comportamento de predação empregado por *Velociraptor* e uma interação trófica deste dinossauro com *Protoceratops*, além da interpretação da história tafonômica dos fósseis (Carpenter, 1998). Mas um registro desta magnitude é algo extremamente raro, sem precedentes à época da descoberta. Uma forma bem mais comum de evidência direta de interações tróficas são as bioerosões em ossos, que registram a interação entre organismos e restos esqueléticos de vertebrados. Curiosamente, interações entre os mesmos táxons envolvidos nos *fighting dinosaurs* foram inferidas a partir de bioerosões em ossos, inclusive com o levantamento de hipóteses a respeito de possíveis comportamentos em *Velociraptor* (necrofagia ou

predação em grupo) e com a inferência da história tafonômica da carcaça de *Protoceratops* (Fig. 4C; Hone *et al.*, 2010).



**Figura 4. Evidências de interação entre *Velociraptor* e *Protoceratops*.** **A)** *Fighting dinosaurs*, retirado de Barsbold (2016); **B)** Reconstrução artística dos *Fighting Dinosaurs*, por Luis V. Rey; **C)** Fragmentos ósseos de *Protoceratops* com traços de mordida, retirado de Hone *et al.* (2010).

Traços de bioerosão em ossos também podem constituir os únicos registros de organismos não preservados como somatofósseis nos estratos de uma determinada formação geológica, especialmente no caso dos insetos (e.g., Paes Neto *et al.*, 2016).

Por mais que a identificação dos produtores geralmente não seja a nível genérico ou específico, o registro do comportamento destes organismos ajuda a preencher lacunas da estrutura dos ecossistemas, revelando uma porção de sua complexidade. O registro de bioerosões produzidas por insetos em ossos de dinossauros, por exemplo, ajuda a explicar como se dava a reciclagem dos nutrientes contidos nas carcaças de grandes animais durante o Mesozoico (e.g., Hasiotis *et al.*, 1999; Paik, 2000; Britt *et al.*, 2008). Um exemplo interessante da complexidade de interações existentes nos ecossistemas mesozoicos é o de coprólitos contendo ossos de dinossauros erodidos por insetos (Chin & Bishop, 2007).

Bioerosões em ossos também podem auxiliar na inferência da existência de ecossistemas inteiros no passado geológico que são análogos a ecossistemas atuais, como no caso das perfurações de *Osedax* em ossos de baleias. *Osedax* é um gênero de anelídeos que habita ecossistemas extremamente específicos gerados pela “queda” de carcaças de baleias em ambientes oceânicos profundos (Rouse *et al.*, 2004; Smith, 2007). As “quedas de baleia” (*whale falls*) representam um aporte grande de nutrientes para ambientes marinhos profundos, constituindo-se como ilhas de energia que podem durar décadas e servir de fonte de nutrientes para diversos organismos em suas sucessivas fases de existência (Smith, 2007). *Osedax* erode o osso quimicamente através de ácido mucopolissacarídeo e consome o colágeno presente no tecido ósseo pela ação de bactérias simbiotas (Higgs *et al.*, 2011). Este processo de destruição do osso gera morfologias reconhecíveis que, apesar de muito diversas, são consistentes dentro de cada espécie (Higgs *et al.*, 2014). No registro fossilífero, perfurações atribuíveis à ação de *Osedax* (ou organismos similares) já foram reportadas nos ossos de baleias do Plioceno e plesiossauros e tartarugas do Cretáceo (Muñiz *et al.*, 2010; Denise & Higgs, 2015). As evidências do Cretáceo indicam que ecossistemas parecidos com as *whale falls* poderiam existir em carcaças de grandes répteis marinhos e que, no intervalo entre a extinção destes animais e o surgimento e diversificação dos cetáceos, outros animais como peixes, aves e tartarugas podem ter servido de substrato para *Osedax*, o que é reforçado pelo seu caráter generalista (Jones *et al.*, 2008; Denise & Higgs, 2015).

#### 4.2.3 Tafonomia

Bioerosões em substratos orgânicos possuem a particularidade de serem processos bioestratinômicos e, portanto, parte da história tafonômica dos organismos

erodidos. Traços de mordida em ossos podem ser reflexo de comportamento predatório, inclusive sendo a causa da morte do organismo e, portanto, coincidiriam com o início da bioestratinomia (na perspectiva de bioestratinomia como um estágio da fossilização, *sensu* Fernández-López e Fernández-Jalvo, 2002). Já traços de insetos podem representar comportamento necrofágico, ocorrendo em fases posteriores da bioestratinomia, como nos estágios avançados de decomposição, ou até mesmo após o soterramento (e.g., Hasiotis *et al.*, 1999; Paik, 2000; Belaústegui *et al.*, 2012; Pirrone & Buatois, 2016). Backwell *et al.* (2012) demonstraram que cupins podem modificar ossos em todos os estágios de preservação, inclusive fossilizados.

As bioerosões produzidas em ossos são particularmente interessantes para o estudo tafonômico dos restos esqueléticos. Martin & West (1995) exploraram profundamente o potencial tafonômico de traços interpretados como câmaras de pupação de dermestídeos em ossos do Cenozoico dos Estados Unidos. Para o caso de um crânio de *Bison latifrons*, cujos traços de bioerosão estavam restritos à cobertura de um dos chifres, os autores inferiram processos de transporte do material, soterramento parcial, tempo de exposição e estação do ano em que a morte do animal ocorreu. Existem alguns problemas nestas inferências, especialmente em relação à identificação do produtor dos traços e o uso de taxas de ciclo de vida de organismos atuais para possíveis organismos semelhantes no passado geológico, mas o experimento de utilização de bioerosões em ossos como ferramentas de análise tafonômica é interessante.

No caso dos traços de mordida, a determinação do momento de produção da bioerosão em relação à morte do organismo é mais difícil, podendo se tratar de uma bioerosão produzida *peri-mortem* ou *post-mortem*, representando comportamentos de predação ou necrofagia (Kowalewski, 2002). Bianucci *et al.* (2010), por outro lado, argumenta que a diferenciação entre traços de predação e necrofagia é fácil; o comportamento necrofágico seria realizado por espécies pequenas e/ou indivíduos jovens, o que faria com que as incisões dos dentes fossem finas e frequentemente dentes quebrariam e ficariam presos no osso. Nesses casos, a ação de alimentação prolongada, faria com que nenhum tipo de orientação fosse visível. Já em casos de predação, os traços seriam profundos e com uma orientação preferencial resultante da dinâmica da mordida. Entretanto, nenhuma referência é oferecida para suportar estas afirmações.



#### 4.2.4 Bioerosões de insetos em ossos

Com exceção dos traços *ante-mortem* e daqueles produzidos em fósseis, as bioerosões em ossos são processos bioestratinômicos, ocorrendo durante a decomposição dos restos esqueléticos dos animais. Desta forma, o estudo dos padrões comportamentais de organismos atuantes na decomposição de carcaças torna-se importante para o entendimento do processo de produção das bioerosões. Insetos são componentes fundamentais do processo de decomposição de vertebrados em ambientes continentais, sendo responsáveis por grande parte da redução de massa sofrida pelas carcaças (Payne, 1965). Diferentes grupos de insetos atuam nos diversos estágios da decomposição em uma sucessão faunística mediada pela disposição de nutrientes e pela própria composição da entomofauna da carcaça (Smith, 1986). O conhecimento da sucessão faunística de insetos em carcaças é uma ferramenta importante da entomologia forense, que, entre outras atribuições, trata da investigação de cadáveres a partir da presença de insetos (e.g. determinação do intervalo *post-mortem*; Smith, 1986). Alguns grupos de insetos atuam nos estágios mais avançados da decomposição, podendo erodir ossos (e.g., besouros Dermestidae; Schroder *et al.*, 2002), constituindo-se como potenciais produtores de traços fósseis de bioerosão.

Diversos grupos de insetos já foram observados produzindo traços de bioerosão em ossos atualmente: cupins (Isoptera: Mastotermitidae, Rhinotermitidae e Termitidae; Thorne & Kimsey, 1983; Watson & Abbey, 1986; Wylie *et al.*, 1987; Kaiser, 2000; Backwell *et al.*, 2012), três famílias de Hymenoptera (Formicidae, Halictidae e Sphecidae; Pittoni, 2009; Go, 2018;), mariposas Tineidae (Behrensmeyer, 1978) e besouros das famílias Dermestidae (Zanetti *et al.*, 2014, 2019; Charabidzé *et al.*, 2022; Fernandez *et al.*, 2022; Parkinson, 2022), Silphidae (Dirrigl & Perrotti, 2014) e Tenebrionidae (Holden *et al.*, 2013).

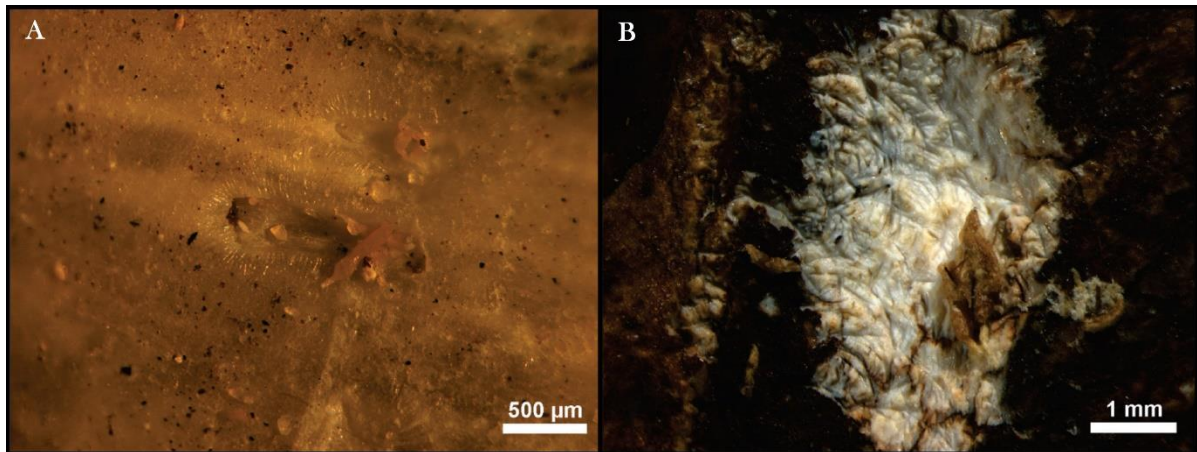
O principal grupo de insetos tido como produtores de bioerosões em ossos no registro fóssil são os besouros da família Dermestidae (e.g., Kitching, 1980; Rogers, 1992; Martin & West, 1995; Britt *et al.*, 2008). Estes insetos se alimentam tanto dos tecidos moles das carcaças quanto de materiais queratinosos, a depender da espécie (Zhantiev, 2009). Dermestídeos são capazes de erodir substratos duros e geralmente perfuram a carcaça ou outros substratos, como madeira, para construir câmaras de pupação que protegem as larvas, inclusive de canibalismo (Archer & Elgar, 1998). Recentemente, câmaras de pupação em ossos foram observadas em



experimentos, demonstrando que o substrato ósseo também pode servir para este tipo de comportamento (Zanetti *et al.*, 2019; Charabidzé *et al.*, 2022). Além das câmaras de pupação, dermestídeos produzem uma série de traços, como perfurações, sulcos e túneis (Parkinson, 2022; Charabidzé *et al.*, 2022). Diversos são os trabalhos que atribuem traços fósseis de bioerosão em ossos à ação de besouros Dermestidae; Martin & West (1995) e Hasiotis *et al.* (1999) inclusive utilizam o conhecimento do ciclo de vida de dermestídeos para determinar o tempo de exposição de carcaças em ambientes subaéreos pré-soterramento. Na área da arqueologia, traços atribuídos a besouros Dermestidae já permitiram até a inferência de práticas funerárias no Neolítico (Thompson *et al.*, 2018).

Por mais que dermestídeos tenham grande potencial para serem usados como ferramentas para a interpretação tafonômica e paleoecológica de fósseis, sua atribuição muitas vezes é feita com base em traços pouco diagnósticos, ou simplesmente porque são insetos capazes de modificar ossos. Kitching (1980) atribui perfurações em ossos do Cenozoico a dermestídeos com base no tamanho dos traços e na aparência *moth-eaten* (comido por mariposas) dos ossos, mencionando descrições breves na literatura, mas trazendo poucas informações sobre a morfologia das perfurações. Rogers (1992) utiliza-se de restrições ambientais e morfológicas para eliminar possíveis produtores de traços em ossos de dinossauros do Cretáceo Superior dos Estados Unidos, concluindo que as bioerosões teriam sido produzidas por larvas de dermestídeos ou besouros similarmente adaptados. Um processo de pensamento semelhante é utilizado por Hasiotis *et al.* (1999) e Britt *et al.* (2008), eliminando produtores que não se encaixem na morfologia observada para os traços. Britt *et al.* (2008) vão ainda mais longe, analisando a morfologia mandibular dos insetos e concluindo que os sulcos agrupados paralelamente e em pares opostos nos ossos de dinossauros do Jurássico dos Estados Unidos seriam atribuíveis a dermestídeos. Todavia, estas atribuições não se pautavam em estudos atualísticos de observações na natureza ou experimentos, com exceção de trabalhos baseados na produção de traços em outros substratos, como madeira (e.g., Martin & West, 1995). Alguns estudos atualísticos feitos com besouros dermestídeos trouxeram informações importantes sobre as condições nas quais estes insetos modificam ossos, mas sem focar na morfologia destas modificações (e.g., Zanetti *et al.*, 2014, 2019). Tendo esta problemática em mente, Parkinson (2022) elencou morfologias mais ou menos diagnósticas de traços produzidos por besouros dermestídeos a partir de experimentos com *Dermestes maculatus*. As morfologias que possibilitariam a

atribuição de traços a dermestídeos seriam perfurações semicirculares a elípticas com formato de U em perfil, apresentando estrias que irradiam em torno da circunferência externa (Classe 1; Fig. 5A) e grandes depressões superficiais e semicirculares com estrias aleatoriamente orientadas sobre toda a estrutura (Classe 2; Fig. 5B). A realização de experimentos com foco na identificação de traços fósseis é um avanço importante que já havia começado com Holden *et al.* (2013). Vale ressaltar, entretanto, que a simples presença de estruturas consideradas diagnósticas por Parkinson (2022) não é suficiente para a atribuição inequívoca de um traço de bierosão a dermestídeos, especialmente considerando a falta de experimentos com outros grupos de insetos com potencial de bioerodir ossos e a possibilidade de que outros grupos de insetos não conhecidos no registro fóssil tenham as mesmas adaptações morfológicas para este tipo de comportamento



**Figura 5. Traços de besouros Dermestidae em ossos recentes. A)** Perfuração elíptica apresentando estrias irradiando em torno da circunferência externa (Classe 1); **B)** Depressão superficial semicircular com estrias sobre a estrutura sem orientação predominante (Classe 2). Retirado de Parkinson (2022).

Outro grupo importante de insetos perfuradores de ossos são os cupins, especialmente em materiais cenozoicos (e.g., Watson & Abbey, 1986; Kaiser, 2000; Fejfar & Kaiser, 2005; Backwell *et al.*, 2020). Experimentos atualísticos demonstram que cupins produzem diversos traços em ossos, como perfurações em formato de estrela, buracos, estrias paralelas e subparalelas, além de destruir completamente partes dos ossos (Backwell *et al.*, 2012). Thorne & Kimsey (1983) reportaram a construção de galerias por cupins sobre carcaças de vertebrados em experimentos atualísticos, e o osso sob essas galerias apresentava estrias decorrentes das mandíbulas dos animais. Xing *et al.* (2013) reportaram algo semelhante para dinossauros do Jurássico Inferior da China, classificando os traços em um novo

icnotáxon, *Taotieichnus orientalis*, que, apesar do relato de estrias nos ossos, não foi identificado como uma bioerosão (vale ressaltar que os autores não ilustraram as bioerosões no artigo).

As pesquisas com traços de bioerosão produzidos por insetos em ossos vêm ganhando maior destaque desde a década de 1990 e avanços importantes já foram feitos tanto para a identificação dos produtores (Backwell *et al.*, 2012; Holden *et al.*, 2013; Parkinson, 2022), quanto para o uso dos traços como ferramentas de análise tafonômica e paleoecológica (e.g., Martin & West, 1995; Hasiotis *et al.*, 1999; Chin & Bishop, 2007). Técnicas analíticas modernas como a microscopia eletrônica de varredura e a tomografia computadorizada também vêm sendo utilizadas e contribuem para um estudo mais aprofundado da morfologia dos traços e os comportamentos que os geram (e.g., Kaiser & Katterwe, 2001; Britt *et al.*, 2008; Paes Neto *et al.*, 2016; Charabidzé *et al.*, 2022). O tratamento icnotaxonômico também vêm se mostrando uma metodologia interessante para a análise e comparação dos traços, e diversos novos icnotáxons surgiram desde o trabalho pioneiro de Roberts *et al.* (2007) (e.g., Xing *et al.*, 2013; Pirrone *et al.*, 2014; Pirrone & Buatois, 2016; Xing *et al.*, 2016; Paes Neto *et al.*, 2016; Parkinson, 2016; Hopner & Bertling, 2017; Collareta *et al.*, 2023).

Comumente, traços de bioerosão produzidos por insetos em ossos passam despercebidos nas coleções paleontológicas; geralmente sua identificação depende de um esforço focado, o que passa pelo reconhecimento de sua importância como fonte de informação paleoecológica, paleobiológica e tafonômica. A identificação de mais traços de bioerosão em ossos de diferentes idades e grupos taxonômicos, além de um trabalho contínuo de experimentos atualísticos e a rigorosidade metodológica e analítica são a chave para conseguir reconstruir a história evolutiva do uso do substrato ósseo pelos insetos. Neste sentido, os fósseis do Triássico gaúcho são essenciais, podendo representar o momento e o local de origem e irradiação deste comportamento.

## 5 ANÁLISE INTEGRADORA

Os registros mais antigos de traços de bioerosão produzidos por insetos em ossos datam do Triássico (Ladiniano-Carniano) (Paes Neto *et al.*, 2016). Até o momento estes registros estão restritos aos estratos da Supersequência Santa Maria, mais especificamente nas ZAs de *Dinodontosaurus*, *Hyperodapedon* e *Riograndia* (Schwanke & Kellner, 1999; Paes Neto *et al.*, 2016; Fracischini *et al.*, 2018). Os materiais analisados no artigo desta dissertação são mais um registro de traços de bioerosão para a Supersequência Santa Maria, sendo necessária uma breve revisão das publicações anteriores para a elucidação da relevância destes novos icnofósseis para o estudo tafonômico, paleoecológico e evolutivo do Triássico gaúcho.

### 5.1 BIOEROSÃO DE OSSOS POR INSETOS NO TRIÁSSICO GAÚCHO

O tema da bioerosão de ossos por insetos ainda não foi profundamente explorado no Triássico do Rio Grande do Sul, de modo que existem poucas publicações abordando o assunto. Destas, apenas duas constituem artigos completos focados em bioerosão (Leal *et al.*, 2002; Paes Neto *et al.*, 2016). As outras publicações consistem em resumos publicados em eventos científicos (Schwanke & Kellner, 1999a, 1999b; Fracischini *et al.*, 2018; Medeiros *et al.*, 2019; Battista *et al.*, 2021) ou publicações com temas mais abrangentes que falam das bioerosões de forma superficial (Müller *et al.*, 2015).

As primeiras contribuições sobre bioerosões produzidas por insetos em ossos no Triássico gaúcho foram as de Schwanke & Kellner (1999a, 1999b), consistindo em dois resumos de conteúdo muito similar, o primeiro tendo sido apresentado no XVI Congresso Brasileiro de Paleontologia, no município de Crato, CE (Schwanke & Kellner, 1999a) e o segundo no *59th Annual Meeting Society of Vertebrate Paleontology* em Denver, Estados Unidos (Schwanke & Kellner, 1999b). Estes trabalhos reportam bioerosões em um úmero esquerdo de um cinodonte similar a *Belesodon*, coletado na localidade de Sanga do Moreira, no município de Candelária, RS. As bioerosões são descritas como perfurações cilíndricas com um diâmetro de cerca de 6 mm e que, em vários casos, perfuram totalmente o osso. Os traços são atribuídos a um grupo ainda desconhecido de insetos necrófagos com base na similaridade das perfurações a câmaras de pupação de besouros dermestídeos.

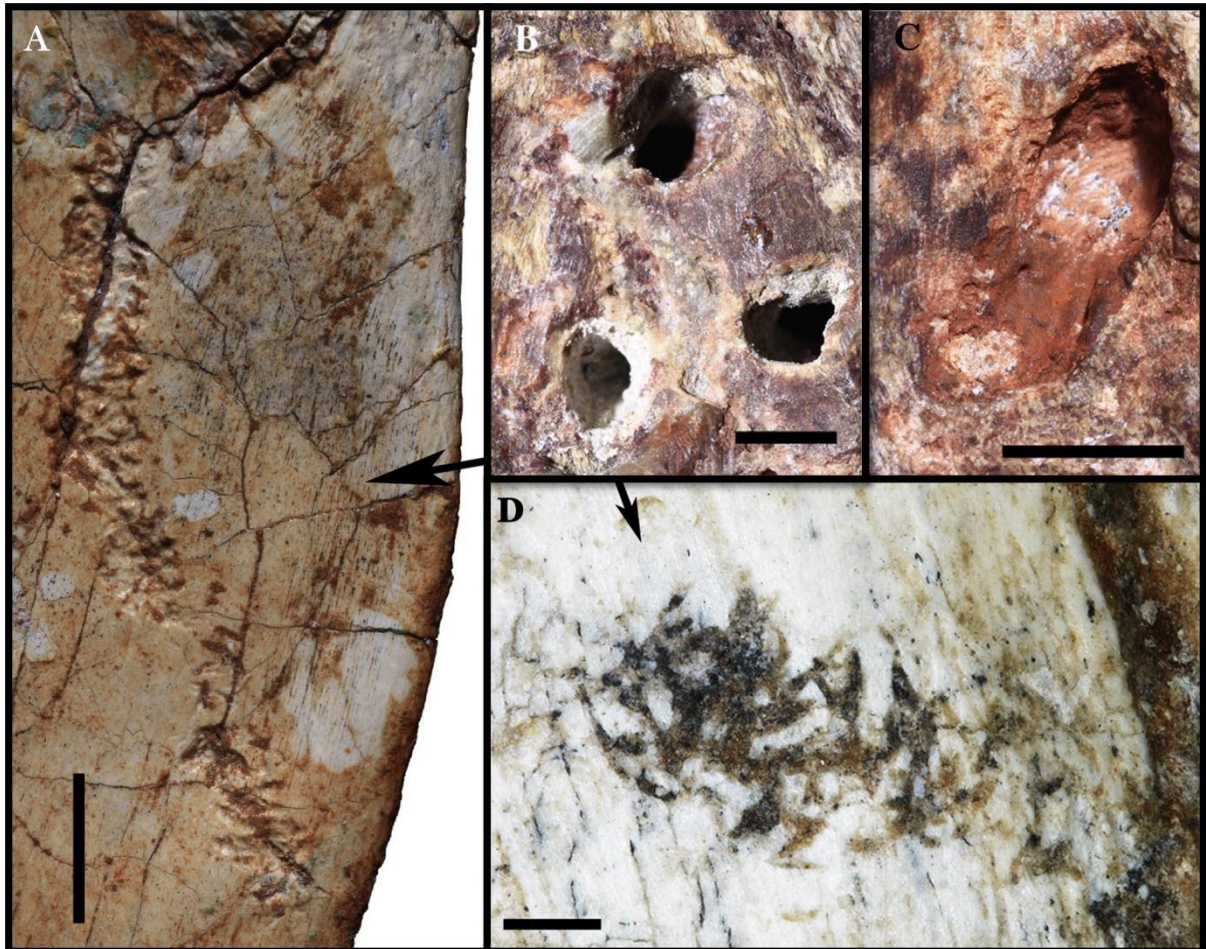
Outros possíveis produtores, como vertebrados e plantas, são descartados por critérios de semelhança morfológica.

Leal *et al.* (2002) descreveram traços simétricos em forma de ranhuras, dispostos em leque, agrupados ou isolados, em ossos de um dinossauro (que viria a ser descrito posteriormente como *Unaysaurus tolentinoi* Leal *et al.*, 2004), atribuindo-os a mordidas de pequenos cinodontes como *Thrinaxodon* e *Therioherpeton*, ou indivíduos juvenis de espécies maiores. Os autores citam brevemente que cupins podem produzir traços em ossos, mas que estes não seriam semelhantes aos descritos ali. Francischini *et al.* (2018), em um resumo publicado no *IV Simpósio Latinoamericano de Icnología* identificaram novos traços em *Unaysaurus* e reavaliaram os traços descritos por Leal *et al.* (2002), atribuindo-os a insetos predadores e/ou necrófagos e inferindo que a carcaça teria sofrido exposição subaérea. Os autores também comentam a similaridade dos traços com *Osteocallis*, porém sem a formação de trilhas.

Müller *et al.* (2015) reportaram uma concentração monotípica de *Exaeredoton* no Sítio Janner, Agudo, RS, e entre os aspectos tafonômicos discutidos estão traços de bioerosão. Uma trilha de sulcos ocorre em um osso indeterminado e sua morfologia é semelhante a *Osteocallis*. Mesmo notando esta semelhança, os autores não trazem um tratamento icnotaxonômico para o traço e nem o descrevem em detalhes, apenas utilizando-o como argumento para a hipótese de exposição subaérea dos fósseis.

O trabalho mais completo sobre bioerosões de ossos por insetos no Triássico gaúcho é o de Paes Neto *et al.* (2016). Os autores analisaram ossos das ZAs de *Dinodontosaurus* (Ladiniano-Carniano) e *Hyperodapedon* (Carniano) e descreveram em detalhes traços encontrados em ossos de dicinodontes, um cinodonte e um dinossauro que posteriormente viria a ser descrito como *Bagualosaurus agudoensis* Pretto *et al.*, 2019 (Fig. 6). Para os ossos da ZA de *Dinodontosaurus* os autores identificaram quatro morfotipos distintos: buracos (*holes*), tubos, canal e *Cubiculum inornatum*, primeiro icnotáxon descrito para o Triássico do Rio Grande do Sul. Nos ossos da ZA de *Hyperodapedon* foram identificados cinco morfotipos: tubos, canal, sulcos isolados, *Osteocallis mandibulus* e *O. infestans*, icnoespécie nova descrita no artigo para o gênero *Osteocallis*. Os traços da ZA de *Dinodontosaurus* descritos por Paes Neto *et al.* (2016) representam os mais antigos traços de bioerosão produzidos por insetos em ossos, sendo de grande valor para o entendimento evolutivo deste comportamento.





**Figura 6.** Traços de bioerosão descritos por Paes Neto *et al.* (2016). **A)** Holótipo de *Osteocallis infestans*, icnoespécie proposta por Paes Neto *et al.* (2016); **B)** Tubos em osso de dicinodonte da ZA de *Dinodontosaurus*; **C)** *Cubiculum inornatum* em osso da ZA de *Dinodontosaurus*; **D)** Espécime de *Osteocallis mandibulus* no fêmur de *Bagualosaurus agudoensis*. Retirado de Paes Neto *et al.* (2016). Escala em **A):** 10 mm; **B-C):** 5 mm e **D):** 1 mm.

Medeiros *et al.* (2019), reportaram traços de bioerosão em uma escápula de *Jachaleria candelariensis*. Os traços são descritos como sulcos e canais com forma de U em corte transversal; um dos canais apresentaria estrias arqueadas sobrepostas, o que levou à classificação de todos os traços como *Osteocallis*. A diagnose fornecida pelos autores para *Osteocallis* é “[...] canais ou sulcos no osso cortical que podem ou não conter trilhas com estrias arqueadas e aparentemente pareadas [...]” (Medeiros *et al.*, 2019, p. 38). Esta diagnose não está de acordo com a descrição original do icnogênero (Roberts *et al.*, 2007) ou com a revisão feita por Paes Neto *et al.* (2016), além das descrições dos traços serem muito diferentes do que é esperado para *Osteocallis*, o que torna esta atribuição bastante questionável. Vega-Dias & Schultz (2004) haviam interpretado os mesmos traços como indicativos de predação,

possivelmente por um arcosauro, mas sem fornecer descrições detalhadas de morfologia ou comparações com outros exemplos. Apenas com a revisão dos materiais será possível uma atribuição precisa de sua origem.

Battista *et al.* (2021) analisaram a história tafonômica de um *Exaeretodon* coletado no Sítio Janner, Agudo, RS, reportando a presença de traços de mordida, bioerosão de insetos e bioturbações. A bioerosão atribuída a insetos é descrita como uma perfuração em formato de estrela, uma morfologia comum nas bioerosões de insetos e que já foi reproduzida em experimentos utilizando besouros Dermestidae (Parkinson, 2022) e cupins (Backwell *et al.*, 2012). As bioturbações são descritas como estruturas tubulares preenchidas por sedimento e fragmentos de osso e são atribuídas a ação de anelídeos. Esta descrição, porém, lembra a morfologia de *Amphifaoichnus* e poderia ser atribuída à ação de insetos.

### 5.1.1 Novos Traços

O artigo trazido na Parte II desta dissertação apresenta novos traços de bioerosão produzidos por insetos em ossos da ZA de *Hyperodapedon* coletados no Sítio Pivetta, São João do Polêsine, RS. Estes traços contribuem para o conhecimento da complexidade e diversidade etológica da exploração de carcaças por insetos na Supersequência Santa Maria, apresentando as ocorrências mais antigas dos icnogêneros *Amphifaoichnus* e *Osteocallis*. A presença de *Amphifaoichnus*, reportado até o momento apenas para o Cretáceo Superior da Argentina, indica um certo grau de especialização dos insetos produtores já no Carniano, visto que é um traço composto pela bioerosão do osso e a bioturbação do sedimento, além de apresentar preenchimento ativo meniscado formado por sedimento e lascas de osso. A associação de *Amphifaoichnus* e *Osteocallis* em um mesmo fragmento ósseo também indica uma produção dos traços em subsuperfície, apontando insetos como possíveis agentes tafonômicos importantes inclusive após o soterramento dos restos esqueléticos.

## 6 REFERÊNCIAS

- Azevedo, S. A. K., Rosa, Á. A. S., Schultz, C. L., Kellner, A., Carvalho, L. B., Boelter, Ruben. A., & Leal, L. A. 1999. Sítio Polesine, uma nova localidade fossilífera para o Neotriássico do Rio Grande do Sul, Brasil. *In: XVI Congresso Brasileiro de Paleontologia*, 16., 1999. *Anais...Crato*, p. 22–23.
- Backwell, L. R., Parkinson, A. H., Roberts, E. M., d’Errico, F., & Huchet, J. B. 2012. Criteria for identifying bone modification by termites in the fossil record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 337/338: 72–87.
- Backwell, L., Huchet, J. B., Jashashvili, T., Dirks, P. H. G. M., & Berger, L. R. 2020. Termites and necrophagous insects associated with early Pleistocene (Gelasian) *Australopithecus sediba* at Malapa, South Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 560: 1–17.
- Barberena, M. C. 1977. Bioestratigrafia Preliminar da Formação Santa Maria. *Pesquisas Em Geociências*, 7(1): 111–129.
- Barberena, M. C., Schultz, C. L., Scherer, C. M. S., & Holz, M. 2002. Tetrápodes Triássicos do Rio Grande do Sul – Vertebrados fósseis de fama mundial. *In: Schobbenhaus, C., Campos, D. A., Queiroz, E. T., Winge, M., & Berbert-Born, M. L. C. (Eds.). Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil*. Brasília, DNPM/CPRM/SIGEP, p. 11–22.
- Barsbold, R. 2016. “The Fighting Dinosaurs”: The position of their bodies before and after death. *Paleontological Journal*, 50(12): 1412–1417.
- Battista, F., Ribeiro, A. M., Ferigolo, J., Schultz, C. L. “The Carnian Tales”: the post-mortem adventures of an *Exaeretodon riograndensis*. *In: Paleo RS, 2021, Anais...Porto Alegre*, p. 40.
- Behrensmeyer, A. K. 1978. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology*, 4(2): 150–162.
- Belaústegui, Z., de Gibert, J. M., Domènech, R., Muñiz, F., & Martinell, J. 2012. Clavate borings in a Miocene cetacean skeleton from Tarragona (NE Spain) and the fossil record of marine bone bioerosion. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 323–325: 68–74.



- Bertling, M., Braddy, S. J., Bromley, R. G., Demathieu, G. R., Genise, J., Mikuláš, R., Nielsen, J. K., Nielsen, K. S. S., Rindsberg, A. K., Schlirf, M., & Uchman, A. 2006. Names for trace fossils: A uniform approach. *Lethaia*, 39(3): 265–286.
- Bertling, M. 2007. What's in a Name? Nomenclature, Systematics, Ichnotaxonomy. *In*: Miller, W. (Ed.). Trace Fossils: Concepts, Problems, Prospects. Elsevier, p. 81–91.
- Bianucci, G., Sorce, B., Storai, T., & Landini, W. 2010. Killing in the Pliocene: Shark attack on a dolphin from Italy. *Palaeontology*, 53(2): 457–470.
- Bolotov, I. N., Kondakov, A. v., Potapov, G. S., Palatov, D. M., Chan, N., Lunn, Z., Bovykina, G. v., Chapurina, Y. E., Kolosova, Y. S., Spitsyna, E. A., Spitsyn, V. M., Lyubas, A. A., Gofarov, M. Y., Vikhrev, I. v., Yapaskurt, V. O., Bychkov, A. Y., & Pokrovsky, O. S. 2022. Bioerosion of siliceous rocks driven by rock-boring freshwater insects. *Materials Degradation*, 6(1): 1–12.
- Britt, B., Scheetz, R., & Dangerfield, A. 2008. A suite of dermestid beetle traces on dinosaur bone from the upper jurassic morrison formation, Wyoming, USA. *Ichnos: An International Journal of Plant and Animal*, 15(2): 59–71.
- Bromley, R. G. 1975. Comparative analysis of fossil and recent echinoid bioerosion. *Palaeontology*, 18(4): 725–739.
- Bromley, R. G. (1996). Trace Fossils: Biology, taphonomy and applications (2<sup>a</sup> ed.). Springer-Science+Business Media, B.V, 361p.
- Bronzati, M., Rauhut, O. W. M., Bittencourt, J. S., & Langer, M. C. 2017. Endocast of the Late Triassic (Carnian) dinosaur *Saturnalia tupiniquim*: Implications for the evolution of brain tissue in Sauropodomorpha. *Scientific Reports*, 7(1): 1–7.
- Carmona, N. B., Mángano, M. G., Buatois, L. A., & Ponce, J. J. 2007. Bivalve trace fossils in an early Miocene discontinuity surface in Patagonia, Argentina: Burrowing behavior and implications for ichnotaxonomy at the firmground-hardground divide. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 255(3/4): 329–341.
- Carpenter, K. 1998. Evidence of Predatory Behavior by Carnivorous Dinosaurs. *GAIA*, 15: 135–144.

- Charabidzé, D., Lavieille, V., & Colard, T. 2022. Experimental Evidence of Bone Lesions Due to Larder Beetle *Dermestes maculatus* (Coleoptera: Dermestidae). *Biology*, 11(9): 1–11.
- Chin, K., & Bishop, J. R. 2007. Exploited Twice: Bored Bone in a Theropod Coprolite from the Jurassic Morrison Formation of Utah, U.S.A. *SEPM Special Publication*, 88: 379–387.
- Collareta, A., Merella, M., Casati, S., di Cencio, A. di, Tinelli, C., & Bianucci, G. 2023. Polyplacophoran Feeding Traces on Mediterranean Pliocene Sirenian Bones: Insights on the Role of Grazing Bioeroders in Shallow-Marine Vertebrate Falls. *Life*, 13(327): 1–14.
- Davidson, T. M., Altieri, A. H., Ruiz, G. M., & Torchin, M. E. 2018. Bioerosion in a changing world: a conceptual framework. *Ecology Letters*, 21(3): 422–438.
- Danise, S., & Higgs, N. D. 2015. Bone-eating *Osedax* worms lived on Mesozoic marine reptile deadfalls. *Biology Letters*, 11(4): 1–5.
- Desojo, J. B., Fiorelli, L. E., Ezcurra, M. D., Martinelli, A. G., Ramezani, J., da Rosa, Á. A. S., von Baczko, M. B., Trotteyn, M. J., Montefeltro, F. C., Ezpeleta, M., & Langer, M. C. 2020. The Late Triassic Ischigualasto Formation at Cerro Las Lajas (La Rioja, Argentina): fossil tetrapods, high-resolution chronostratigraphy, and faunal correlations. *Scientific Reports*, 10(1): 1–34.
- Dirrigl, J. J., & Perrotti, L. 2014. Taphonomic Study of Japanese Quail (*Coturnix japonica*) Bone Modification Resulting from the Burial and Feeding Behavior of the American Burying Beetle (*Nicrophorus americanus*). *International Journal of Osteoarchaeology*, 24(3), 272–278.
- Drumheller, S. K., & Brochu, C. A. 2014. A Diagnosis of *Alligator mississippiensis* Bite Marks with Comparisons to Existing Crocodylian Datasets. *Ichnos: An International Journal of Plant and Animal*, 21(2): 131–146.
- Drumheller, S. K., Boyd, C. A., Barnes, B. M. S., & Householder, M. L. 2022. Biostratinomic alterations of an *Edmontosaurus* “mummy” reveal a pathway for soft tissue preservation without invoking “exceptional conditions.” *PLoS ONE*, 17(10): 1–25.

- Ezcurra, M. D., Nesbitt, S. J., Bronzati, M., Dalla Vecchia, F. M., Agnolin, F. L., Benson, R. B. J., Brissón Egli, F., Cabreira, S. F., Evers, S. W., Gentil, A. R., Irmis, R. B., Martinelli, A. G., Novas, F. E., Roberto da Silva, L., Smith, N. D., Stocker, M. R., Turner, A. H., & Langer, M. C. 2020. Enigmatic dinosaur precursors bridge the gap to the origin of Pterosauria. *Nature*, 588(7838): 445–449.
- Fejfar, O., & Kaiser, T. M. 2005. Insect Bone-Modification and Paleoecology of Oligocene Mammal-Bearing Sites in the Doupov Mountains, Northwestern Bohemia. *Palaeontologia Electronica*, 8(1): 1–11.
- Fernandez, A., Escosteguy, P., & Rugnone, F. 2022. La acción de *Dermestes maculatus* (Coleoptera: Dermestidae) sobre restos óseos: un experimento de tafonomía actualística. *Revista Del Museo de Antropología*, 15(3): 259–272.
- Fernández-López, S. R., & Fernández-Jalvo, Y. 2002. The limit between biostratinomy and fossildiagenesis. In: Renzi, M., Alonso, M. V. P., Belinchón, M., Peñalver, E., Montoya, P., Márquez-Aliaga, A. (Eds.). Current Topics on Taphonomy and Fossilization. Valencia, p. 27–36.
- Francischini, H., Paes Neto, V. D., Dentzien-Dias, P., da Rosa, Á. A. S., Leal, L. A., & Schultz, C. L. 2018. Traços de insetos nos ossos de *Unaysaurus tolentinoi* (Sauropodomorpha) do Triássico sul-brasileiro. In: IV Simposio Latinoamericano de Icnología, 2018, Anais..., Santa Marta, p. 57–59.
- Go, M. 2018. A Case of Human Bone Modification by Ants (Hymenoptera: Formicidae) in the Philippines. *Forensic Anthropology*, 1(2): 117–123.
- Hall, K. J., & Williams, A. J. 1981. Animals as agents of erosion at sub-Antarctic Marion Island. *South African Journal of Antarctic Research*, 10/11: 18–24.
- Hasiotis, S. T., Fiorillo, A. R., & Hanna, R. R. 1999. Preliminary Report on Borings in Jurassic Dinosaur Bones: Evidence for Invertebrate-Vertebrate Interactions. *Miscellaneous Publication Utah Geological Survey*, 99(1): 193–200.
- Higgs, N. D., Glover, A. G., Dahlgren, T. G., & Little, C. T. S. 2011. Bone-Boring Worms: Characterizing the Morphology, Rate, and Method of Bioerosion by *Osedax mucofloris* (Annelida, Siboglinidae). *Biology Bulletin*, 221: 307–316.
- Higgs, N. D., Glover, A. G., Dahlgren, T. G., Smith, C. R., Fujiwara, Y., Pradillon, F., Johnson, S. B., Vrijenhoek, R. C., & Little, C. T. S. 2014. The morphological

- diversity of *Osedax* worm borings (Annelida: Siboglinidae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 94(7): 1429–1439.
- Holden, A. R., Harris, J. M., & Timm, R. M. 2013. Paleocological and Taphonomic Implications of Insect-Damaged Pleistocene Vertebrate Remains from Rancho La Brea, Southern California. *PLoS ONE*, 8(7): 1–9.
- Hone, D., Choiniere, J., Sullivan, C., Xu, X., Pittman, M., & Tan, Q. 2010. New evidence for a trophic relationship between the dinosaurs *Velociraptor* and *Protoceratops*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 291(3/4): 488–492.
- Hone, D. W. E., Tanke, D. H., & Brown, C. M. 2018. Bite marks on the frill of a juvenile *Centrosaurus* from the Late Cretaceous Dinosaur Provincial Park Formation, Alberta, Canada. *PeerJ*, 2018(10): 1–14.
- Höpner, S., & Bertling, M. 2017. Holes in Bones: Ichnotaxonomy of Bone Borings. *Ichnos: An International Journal of Plant and Animal*, 24(4): 259–282.
- Horn, B. L. D., Melo, T. M., Schultz, C. L., Philipp, R. P., Kloss, H. P., & Goldberg, K. 2014. A new third-order sequence stratigraphic framework applied to the Triassic of the Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil, based on structural and paleontological data. *Journal of South American Earth Sciences*, 55: 123–132.
- Huchet, J. B., Deverly, D., Gutierrez, B., & Chauchat, C. 2011. Taphonomic evidence of a human skeleton gnawed by termites in a Moche-civilisation grave at Huaca de la Luna, Peru. *International Journal of Osteoarchaeology*, 21(1): 92–102.
- Hutson, J. M., Burke, C. C., & Haynes, G. 201). Osteophagia and bone modifications by giraffe and other large ungulates. *Journal of Archaeological Science*, 40(12): 4139–4149.
- Jones, W. J., Johnson, S. B., Rouse, G. W., & Vrijenhoek, R. C. 2008. Marine worms (genus *Osedax*) colonize cow bones. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1633): 387–391.
- Kaiser, T. M. 2000. Proposed Fossil Insect Modification to Fossil Mammalian Bone from Plio-Pleistocene Hominid-Bearing Deposits of Laetoli (Northern Tanzania). *Ann. Entomol. Soc. Am*, 93(4): 693–700.
- Kaiser, T. M., & Katterwe, H. 2001. The application of 3D-microprofilometry as a tool in the surface diagnosis of fossil and sub-fossil vertebrate hard tissue. An

- example from the Pliocene Upper Laetolil Beds, Tanzania. *International Journal of Osteoarchaeology*, 11(5): 350–356.
- Kelly, S. R. A., & Bromley, R. G. 1984. Ichnological nomenclature of clavate borings. *Paleontology*, 27(4): 793–807.
- Kitching, J. W. 1980. On some fossil arthropoda from the Limeworks, Makapansgat, Potgietersrus. *Palaeontologia Africana*, 23: 63–68.
- Kowalewski, M. 2002. The Fossil Record of Predation: An Overview of Analytical Methods. *The Paleontological Society Papers*, 8: 3–42.
- Langer, M. C., & Schultz, C. L. 2000. A new species of the late Triassic rhynchosaur hyperodapedon from the Santa Maria formation of South Brazil. *Palaeontology*, 43(4): 633–652.
- Langer, M. C., Ribeiro, A. M., Schultz, C. L., & Ferigolo, J. 2007. The Continental Tetrapod-Bearing Triassic of South Brazil. In: Lucas, S. G., & Spielmann, J. A. (Eds.). *The Global Triassic: New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 41. Albuquerque, p. 201–218.
- Langer, M. C., Ramezani, J., & da Rosa, Á. A. S. 2018. U-Pb age constraints on dinosaur rise from south Brazil. *Gondwana Research*, 57: 133–140.
- Leal, L. A., Azevedo, S. A. K., & da Rosa, Á. A. S. 2002. Icnofósseis do Sítio Fossilífero de Água Negra, Formação Caturrita, Neotriássico do Sul do Brasil. *Arquivos Do Museu Nacional*, 60(3): 217–222.
- Lopes, R. P., & Pereira, J. C. 2019. Molluskan Grazing Traces (Ichnogenus *Radulichnus* Voigt, 1977) on a Pleistocene Bivalve from Southern Brazil, With the Proposal of a New Ichnospecies. *Ichnos: An International Journal of Plant and Animal*, 26(2): 141–157.
- Lundberg, J., & McFarlane, D. A. 2009. Bats and bell holes: The microclimatic impact of bat roosting, using a case study from Runaway Bay Caves, Jamaica. *Geomorphology*, 106(1–2): 78–85.
- Magdefrau, K. 1932. Über einige Bohrgänge aus dem Unteren Muschelkalk von Jena. *Paläontologische Zeitschrift*, 14: 150–160.

- Marin-Monfort, M. D., Suñer, M., & Fernández-Jalvo, Y. 2018. Characterization of recent marks produced on fossil bone surface during sullegic and trephic processes and their influence on taphonomic studies. *Quaternary International*, 481: 3–13.
- Martin, L. D., & West, D. L. 1995. The recognition and use of dermestid (Insecta, Coleoptera) pupation chambers in paleoecology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 113: 303–310.
- McLoughlin, N., Furnes, H., Banerjee, N. R., Staudigel, H., Muehlenbachs, K., de Wit, M., & Kranendonk, M. J. van. 2008. Micro-bioerosion in volcanic glass: extending the ichnofossil record to Archaean basaltic crust. *In: Wisshak, M. & Tapanila, L. (Eds.). Current Developments in Bioerosion. Berlin, Springer, p. 371–391.*
- Medeiros, T., Francischini, H., Paes Neto, V., Schultz, C. Uma nova ocorrência de *Osteocallis* em ossos de tetrápodes da Zona de Associação de *Riograndia*. *In: Paleo RS, 2019, Anais...*, São João do Polêsine, p. 38.
- Melo, T. P., Ribeiro, A. M., Martinelli, A. G., & Soares, M. B. 2019. Early evidence of molariform hypsodonty in a Triassic stem-mammal. *Nature Communications*, 10(1): 1–8.
- Milani, E. J., Faccini, U. F., Scherer, C. M., Araújo, L. M., & Cupertino, J. A. 1998. Sequences and stratigraphic hierarchy of the Paraná Basin (Ordovician to Cretaceous), southern Brazil. *Boletim IG-USP, Série Científica*, 29: 125–173.
- Milani, E. J., Souza, P. A., & Fernandes, L. A. 2007. Bacia do Paraná. *Boletim de Geociências Da Petrobras*, 15(2): 265–287.
- Müller, R. T., Ismael de Araújo-Júnior, H., Sandro Schiller Aires, A., Roberto-da-Silva, L., & Dias-da-Silva, S. 2015. Biogenic control on the origin of a vertebrate monotypic accumulation from the Late Triassic of southern Brazil. *Geobios*, 48: 331–340.
- Müller, R. T., Preto, F. A., Stefanello, M., Silva-Neves, E., & Dias-Da-Silva, S. 2017. On a dinosaur axis from one of the oldest dinosaur-bearing sites worldwide. *Acta Palaeontologica Polonica*, 62: 543–548.
- Muñiz, F., de Gibert, J. M., & Esperante, R. 2010. First trace-fossil evidence of bone-eating worms in whale carcasses. *Palaios*, 25(4): 269–273.

- Nair, N. B., & Saraswathy, M. 1971. The Biology of Wood-Boring Terenid Molluscs. *Advances in Marine Biology*, 9: 335–509.
- Neumann, A. C. 1966. Observations on coastal erosion in Bermuda and measurements of the boring rate of the sponge, *Cliona lampa*. *Limnology and Oceanography*, 11(1): 92–108.
- Neumann, C., Wisshak, M., Aberhan, M., Girod, P., Rösner, T., & Bromley, R. G. 2014. *Centrichnus eccentricus* Revisited: A new view on anomiid bivalve bioerosion. *Acta Palaeontologica Polonica*, 60(3): 539–549.
- Pacheco, C., Müller, R. T., Langer, M., Pretto, F. A., Kerber, L., & da Silva, S. D. 2019. *Gnathovorax cabreirai*: A new early dinosaur and the origin and initial radiation of predatory dinosaurs. *PeerJ*, 7(e7963): 1–23.
- Paes Neto, V. D., Parkinson, A. H., Pretto, F. A., Soares, M. B., Schwanke, C., Schultz, C. L., & Kellner, A. W. 2016. Oldest evidence of osteophagic behavior by insects from the Triassic of Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 453: 30–41.
- Paes Neto, V. D., & Francischini, H. Bioerosões em Ossos. In: Francischini, H., & Sedorko, D. (Eds.). *Iconologia: interações entre organismos e substratos*. Curitiba, Editora CRV, p. 347–368.
- Parkinson, A. H. 2016. Traces of Insect Activity at Cooper's D Fossil Site (Cradle of Humankind, South Africa). *Ichnos: An International Journal of Plant and Animal*, 23(3/4): 322–339.
- Parkinson, A. 2022. Modern bone modification by *Dermestes maculatus* and criteria for the recognition of dermestid traces in the fossil record. *Historical Biology*: 1–13.
- Paik, I. S. 2000. Bone chip-filled burrows associated with bored dinosaur bone in floodplain paleosols of the Cretaceous Hasandong Formation, Korea. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 157: 213–225.
- Payne, J. A. (1965). A Summer Carrion Study of the Baby Pig *Sus Scrofa* Linnaeus. *Ecology*, 46(5), 592–602.
- Philipp, R. P., Schultz, C. L., Kloss, H. P., Horn, B. L. D., Soares, M. B., & Basei, M. A. S. 2018. Middle Triassic SW Gondwana paleogeography and sedimentary

- dispersal revealed by integration of stratigraphy and U-Pb zircon analysis: The Santa Cruz Sequence, Paraná Basin, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 88: 216–237.
- Pinn, E. H., Thompson, R. C., & Hawkins, S. J. 2008. Piddocks (Mollusca: Bivalvia: Pholadidae) increase topographical complexity and species diversity in the intertidal. *Marine Ecology Progress Series*, 355: 173–182.
- Pirrone, C. A., Buatois, L. A., & Bromley, R. G. 2014. Ichnotaxobases for bioerosion trace fossils in bones. *Journal of Paleontology*, 88(1): 195–203.
- Pirrone, C. A., & Buatois, L. A. 2016. Bioeroded Dinosaur Bones: Novel Signatures of Necrophagous Activity in a Cretaceous Continental Environment. *Ichnos: An International Journal of Plant and Animal*, 23(3–4): 340–348.
- Pittoni, E. 2009. Necropoli of Pill'e Matta Quartucciu (Cagliari, Sardinia): Wild bee and solitary wasp activity and bone diagenetic factors. *International Journal of Osteoarchaeology*, 19(3): 386–396.
- Reolid, M., Santos, A., & Mayoral, E. 2015. Grazing activity as taphonomic record of necrobiotic interaction: A case study of a sea turtle carapace from the Upper Jurassic of the Prebetic (south Spain). *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 1: 21–28.
- Roberts, E. M., Rogers, R. R., & Foreman, B. Z. 2007. Continental Insect Borings in Dinosaur Bone: Examples from the Late Cretaceous of Madagascar and Utah. *Journal of Paleontology*, 81(1): 201–208.
- Rouse, G. W., Goffredi, S. K., & Vrijenhoek, R. C. 2004. Osedax: Bone-Eating Marine Worms with Dwarf Males. *Science*, 305: 668–671.
- Rogers, R. R. 1992. Non-Marine Borings in Dinosaur Bones from the Upper Cretaceous Two Medicine Formation, Northwestern Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 12(4): 528–531.
- Rogers, R. R. 2003. Cannibalism in the Madagascan dinosaur *Majungatholus atopus*. *Nature*, 422(6931): 515–518.
- Rothschild, B., & Martin, L. D. 2006. *Skeletal Impact of Disease: New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 33.



- Shachack, M., Jones, C. G., & Granot, Y. 1987. Herbivory in Rocks and the Weathering of a Desert. *Science*, 236: 1098–1099.
- Schroeder, H., Klotzbach, H., Oesterhelweg, L., & Püschel, K. 2002. Larder beetles (Coleoptera, Dermestidae) as an accelerating factor for decomposition of a human corpse. *Forensic Science International*, 127: 231–236.
- Schultz, C. L., Martinelli, A. G., Soares, M. B., Pinheiro, F. L., Kerber, L., Horn, B. L. D., Pretto, F. A., Müller, R. T., & Melo, T. P. 2020. Triassic faunal successions of the Paraná Basin, southern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 104: 1–24.
- Schwanke, C., & Kellner, A. Presença de perfurações de insetos (Coleoptera?) em ossos isolados de sinapsídeos da formação Santa Maria, Bacia do Paraná, Triássico do Rio Grande do Sul. *In: XVI Congresso Brasileiro de Paleontologia*, 16., 1999. *Anais...Crato*, p. 100.
- Schwanke, C., & Kellner, A. 1999. Presence of insect? borings in synapsid bones from the terrestrial Triassic of Santa Maria Formation, southern Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19(sup003): 74A-74A.
- Smith, K. 1986. *A Manual of Forensic Entomology*. London, British Museum (Natural History) and Cornell University Press, 205 p.
- Smith, C. R. 2007. Bigger is Better: The Role of Whales as Detritus in Marine Ecosystems. *In: Estes, J. Whales, Whaling, and Ocean Ecosystems*. University of California Press, p. 286–300.
- Staudigel, H., Furnes, H., & DeWit, M. 2015. Paleoarchean trace fossils in altered volcanic glass. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(22): 6892–6897.
- Thompson, J. E., Martín-Vega, D., Buck, L. T., Power, R. K., Stoddart, S., & Malone, C. 2018. Identification of dermestid beetle modification on Neolithic Maltese human bone: Implications for funerary practices at the Xemxija tombs. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 22: 123–131.
- Thorne, B. L., & Kimsey, R. B. 1983. Attraction of Neotropical *Nasutitermes* Termites to. *Biotropica*, 15(4): 295–296.

- Timm, R. M. 1982. Dermestids. *Field Museum of Natural History Bulletin*, 53(2): 14–18.
- Villegas-Martín, J., & Verde, M. 2020. Estruturas de bioerosão produzidas por macroinvertebrados em substratos líticos marinhos. *In: Francischini, H., & Sedorko, D. (Eds.). Iconologia: interações entre organismos e substratos. Curitiba, Editora CRV, p. 331–345.*
- Villegas-Martín, J., Rojas-Consuegra, R., Verde, M., Belaústegui, Z., Ritter, M., & Horodyski, R. S. 2022. Bioerosion on rudist shells from the Upper Cretaceous of Cuba: Paleobiological, paleoecological and taphonomic implications. *Journal of South American Earth Sciences*, 113: 1–14.
- Warne, J. E. 1975. Borings as trace fossils, and the processes of marine bioerosion. *In: Frey, R. W. The Study of Trace Fossils: A Synthesis of Principles, Problems and Procedures in Ichnology. Berlin/Heidelberg/New York, Springer-Verlag, p. 181–227.*
- Watson, J. A. L., & Abbey, H. M. 1986. The Effects of Termites (Isoptera) on Bone: Some Archeological Implications. *Sociobiology*, 11(3): 245–254.
- White, T. D., & Toth, N. 1989. Engis: Preparation Damage, Not Ancient Cutmarks. *American Journal of Physical Anthropology*, 78: 361–367.
- White, T. D., Toth, N., Chase, P. G., Clark, G. A., Conrad, N. J., Cook, J., D'errico, F., Donahue, R. E., Gargett, R. H., Giacobini, G., Pike-Tay, A., & Turner, A. 1991. The Question of Ritual Cannibalism at Grotta Guattari. *Current Anthropology*, 32(2): 118–138.
- Wisshak, M., Knaust, D., & Bertling, M. 2019. Bioerosion ichnotaxa: review and annotated list. *Facies*, 65(2): 1–39.
- Wylie, F. R., Walsh, G. L., & Yule, R. A. 1987. Insect damage to aboriginal relics at burial and rock-art sites near Carnarvon in central Queensland. *Australian Journal of Entomology*, 26: 335–345.
- Xing, L., Roberts, E. M., Harris, J. D., Gingras, M. K., Ran, H., Zhang, J., Xu, X., Burns, M. E., & Dong, Z. 2013. Novel insect traces on a dinosaur skeleton from the Lower Jurassic Lufeng Formation of China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 388: 58–68.

- Xing, L., Parkinson, A. H., Ran, H., Pirrone, C. A., Roberts, E. M., Zhang, J., Burns, M. E., Wang, T., & Choiniere, J. 2016. The earliest fossil evidence of bone boring by terrestrial invertebrates, examples from China and South Africa. *Historical Biology*, 28(8): 1108–1117.
- Zanetti, N. I., Visciarelli, E. C., & Centeno, N. D. 2014. Taphonomic marks on pig tissue due to cadaveric coleoptera activity under controlled conditions. *Journal of Forensic Sciences*, 59(4): 997–1001.
- Zanetti, N. I., Ferrero, A. A., & Centeno, N. D. 2019. Depressions of *Dermestes maculatus* (Coleoptera: Dermestidae) on bones could be pupation chambers. *American Journal of Forensic Medicine and Pathology*, 40(2): 122–124.
- Zerfass, H., Lavina, E. L., Schultz, C. L., Garcia, A. J. V., Faccini, U. F., & Chemale, F. 2003. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of Southernmost Brazil: A contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. *Sedimentary Geology*, 161: 85–105.
- Zhantiev, R. D. 2009. Ecology and classification of dermestid beetles (Coleoptera, Dermestidae) of the Palaearctic fauna. *Entomological Review*, 89(2): 157–174.

## PARTE II

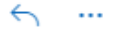
### 1 ARTIGO

#### 1.1 COMPROVANTE DE SUBMISSÃO

### Confirming submission to Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology v




Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology <em@editorialmanag



Para: Você

Seg, 30/01/2023 17:59

Iniciar a responder com:

 [Agendar uma reunião](#)



\*This is an automated message.\*

New bioerosion traces in rhynchosaur bones from the Santa Maria Supersequence (Late Triassic, Brazil) and the oldest occurrence of the ichnogenera Osteocallis and Amphifaoichnus

Dear Mr. Cunha,

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

## 1.2 MANUSCRITO

## **New bioerosion traces in rhynchosaur bones from the Santa Maria Supersequence (Late Triassic, Brazil) and the oldest occurrence of the ichnogenera *Osteocallis* and *Amphifaoichnus***

Lucca Cunha<sup>1\*</sup>, Paula Dentzien-Dias<sup>2</sup>, Heitor Francischini<sup>1,3</sup>

### *Affiliation*

<sup>1</sup>*Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves 9500, Porto Alegre, Brazil.*

<sup>2</sup>*Instituto de Oceanografia, Universidade Federal do Rio Grande, Av. Itália, km 8, Rio Grande, Brazil.*

<sup>3</sup>*Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves 9500, Porto Alegre, Brazil.*

\* *Corresponding author, e-mail address: lucca98cunha@hotmail.com*

### **Abstract**

New bioerosion traces produced by insects in bones are reported from the *Hyperodapedon* AZ of the Santa Maria Supersequence (Carnian, Brazil). The bones are assigned to a single *Hyperodapedon mariensis* individual and among the traces, the ichnogenera *Osteocallis* (*O. mandibulus*, *O. infestans* and *O. isp.*) and *Amphifaoichnus* (*Amphifaoichnus. isp.*) are recognized, along with two morphotypes of indiscrete traces: clusters of grooves and borings. All the traces are assigned to the action of insects exploring the rhynchosaur carcass. *Osteocallis* and associated clusters of grooves are interpreted as feeding traces, but whether they represent necrophagic or osteophagic behavior is still uncertain. The lack of direct evidence for the ethological interpretation of *Amphifaoichnus* precludes its association with osteophagy, and other possibilities, such as the construction of temporary domiciles related to feeding or sediment moisture, are discussed. The traces analyzed here indicate that the insects explored a buried the carcass, challenging the automatic association of *Osteocallis* and prolonged subaerial exposure of bones, putting insects as relevant taphonomic agents affecting the preservation of vertebrate carcasses. Additionally, the first appearance record of *Amphifaoichnus* is expanded back in more than 140 Ma, indicating that complex behaviors employed by insects in bone exploration were already established in the early Late Triassic, shortly after the oldest records of invertebrate bioerosion in bones on continental settings.

**Key-words:** osteophagy, insects, vertebrate carcasses, bioerosion, ichnotaxonomy.

## 1. Introduction

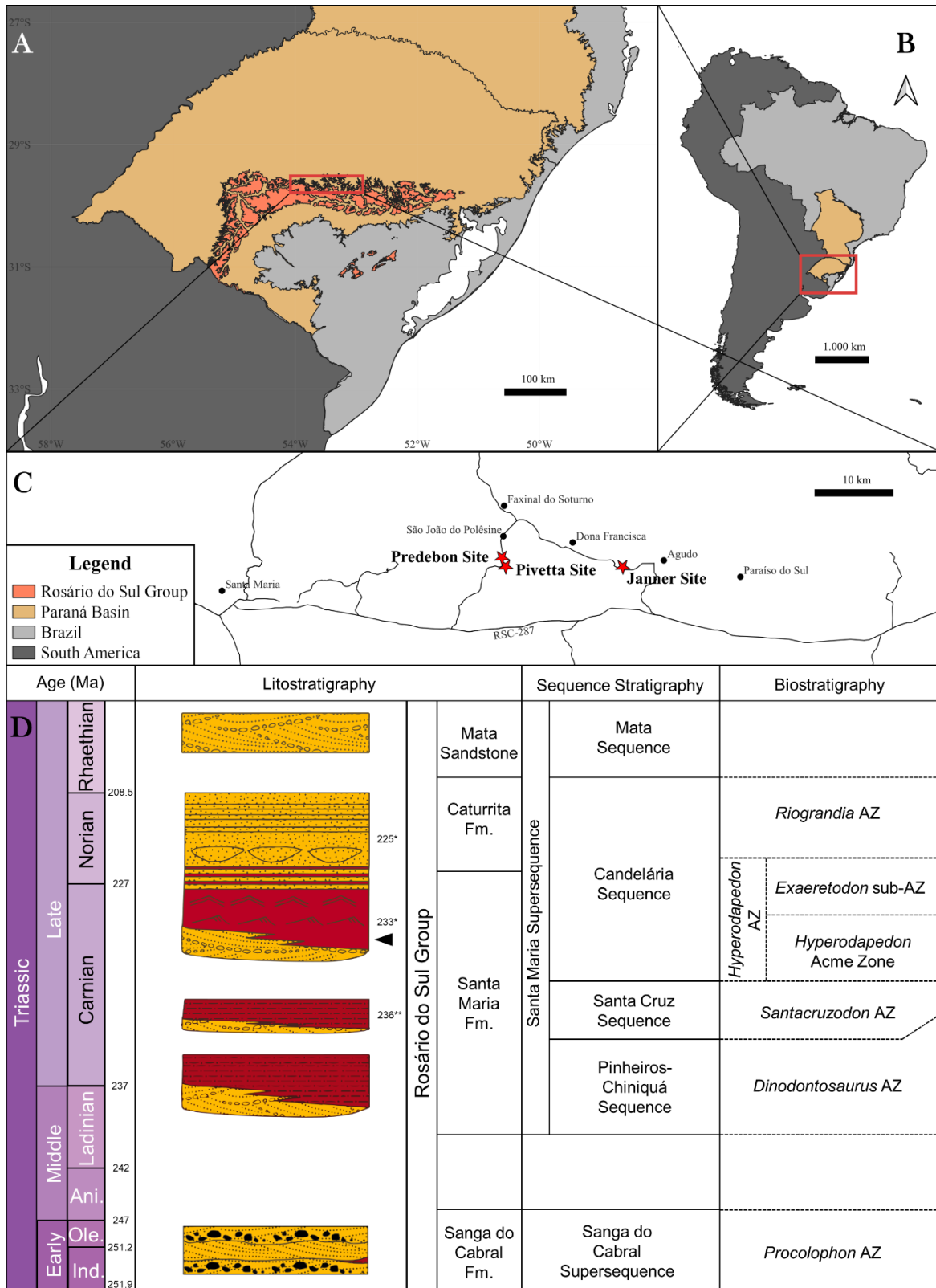
Bioerosion traces produced by insects in bones are of great paleoecological and taphonomical importance. They are direct evidences of interaction between these arthropods and vertebrate skeletal remains, revealing aspects of their biostratigraphic history. Not rarely, the environmental conditions of past ecosystems are reconstructed or corroborated based on the information gathered from the bioerosion traces found on bones and the identification of the possible producer and its behavior (e.g., Rogers, 1992; Martin and West, 1995; Hasiotis et al., 1999; Gatta et al., 2021). Since the 1990's, the number of studies focusing on fossil bioerosion made by insects in bones preserved in continental settings have increased, both in Paleontology and Archeology (e.g., Rogers, 1992; Roberts et al., 2007; Hutchet et al., 2011, 2013; Pirrone and Buatois, 2016; Wrobel and Biggs, 2018; Backwell et al., 2020). Consequently, a variety of recurrent morphologies have been identified, raising questions and hypotheses about the possible behaviors and producers associated with them, and also allowing for the ichnotaxonomical classification of several traces (Roberts et al., 2007; Xing et al., 2013; Pirrone et al., 2014; Pirrone and Buatois, 2016; Xing et al., 2016; Paes Neto et al., 2016; Parkinson, 2016; Hopner and Bertling, 2017; Serrano-Brañas et al., 2018).

The oldest records of bioerosion trace fossils produced by insects in bones date from the Late Triassic (Carnian), revealing that the use of bones as a substrate by terrestrial species is nearly as old as the origin of some of the groups that show this behavior in the present (e.g., Dermestidae beetles; Zhang et al., 2018). Up until now, however, only two full articles focusing on Triassic insect bioerosion on bones were published (Leal et al., 2002; Paes Neto et al., 2016); other publications that report these traces are either abstracts or articles focusing on other subjects (Schwanke and Kellner, 1999; Francischini et al., 2018; Medeiros et al., 2019; Battista et al., 2021). Remarkably, all the mentioned records came from the Mid-Late Triassic Santa Maria Supersequence (SMS) of Rio Grande do Sul State, southern Brazil. In this contribution, we bring novel and important data to this field, describing new materials from the Brazilian SMS, contributing to the advance of ichnotaxonomical discussions and expanding the knowledge about the use of bone substrate by insects in the Triassic.

## 2. Geological Setting

The Paraná Basin covers an area of about 1.500.000 km<sup>2</sup> of Brazil, Uruguay, Paraguay and Argentina and comprises a package up to 7.000 m thick, ranging from Ordovician to Cretaceous (Fig. 1B; Milani et al., 2007). The Triassic deposits of the Paraná Basin are restricted to its southernmost portion, in the state of Rio Grande do Sul, and are divided into two second-order sequences (Zerfass et al., 2003): the Sanga do Cabral Supersequence (Early Triassic) and the Santa Maria Supersequence (SMS; Middle-Late Triassic). In this latter, four third-order sequences can be recognized from bottom to top (*sensu* Horn et al., 2014; Fig. 1D): Pinheiros-Chiniquá Sequence (Anisian–Ladinian), Santa Cruz Sequence (early Carnian), Candelária Sequence (Carnian–Norian) and Mata Sequence (Rhaetian?). Except by this latter, all the SMS sequences yield a rich vertebrate fossil record, which occurs in, at least, four distinct Assemblage Zones (AZs). The Pinheiros-Chiniquá Sequence comprises the *Dinodontosaurus* AZ, the Santa Cruz Sequence comprises the *Santacruzodon* AZ and the Candelária Sequence comprises both the *Hyperodapedon* AZ (at the base of the sequence) and the *Riograndia* AZ (at the top).

The fossil record of the *Hyperodapedon* AZ, the main focus of this work, is characterized by the presence and abundance of the genera *Hyperodapedon* and *Exaeretodon* and is mostly composed of other cynodonts (e.g., *Trucidocynodon*, *Charruodon* and *Alemoatherium*) and archosauromorphs (e.g., *Aetosauroides*, *Rauisuchus*, *Ixalerpeton*, *Gnathovorax* and *Saturnalia*) (Schultz et al., 2020). This faunal content is similar to what is found in the Argentinean Ischigualasto Formation (e.g., Desojo et al., 2020). Recently, Schultz et al. (2020) suggested that the *Hyperodapedon* AZ could be subdivided into a lower portion characterized by the abundance of this rhynchosaur and the lack of the traversodontid cynodont *Exaeretodon*, and an upper *Exaeretodon* sub-AZ where the abundance of *Hyperodapedon* decreases and the dominant taxa are *Exaeretodon* and the hyperodapedontine rhynchosaur *Teyumbaita*. The Ischigualasto Formation presents a similar pattern of succession with an abundance of *Hyperodapedon* in its lower portion and an abundance of *Exaeretodon* in its upper portion, allowing direct biostratigraphic correlation with the SMS. The U-Pb zircon geochronology study of Langer et al. (2018) indicated an age of  $233.23 \pm 0.73$  Ma for the Cerro da Alemoa site, which would place the *Hyperodapedon* AZ in the middle Carnian.



**Figure 1. Geological and geographic context.** **A.** Limits of the Rosário do Sul Group, the Triassic rocks of Paraná Basin in Rio Grande do Sul state. **B.** Location map of the Brazilian portion of the Paraná Basin. **C.** Location of the Pivetta Site, locality of UFRGS-PV-1581-T, and nearby sites Predebon and Janner. **D.** Chrono-, lito- and biostratigraphy of southern Brazilian Triassic, modified from Schultz et al. (2020). Arrow indicates stratigraphical position of UFRGS-PV-1581-T. “\*” refers to absolute ages from Langer et al. (2018) and “\*\*\*” refers to absolute ages from Philipp et al. (2018). **Abbreviations:** Ani. = Anisian; Fm. = Formation; Ind. = Induan; Ole. = Olenekian.



Lithologically, the base of the Candelária Sequence is composed mainly of trough cross bedding sandstones, interpreted as a fluvial system. This facies is overlaid by red, massive or laminated mudstones, representing shallow lacustrine deposits and a transition between a lowstand and a transgressive system tract. Upwards, this sequence presents a coarsening trend with decrease in the mudstone content and increase of amalgamated sandstone, which would indicate a progressive replacement of the lacustrine system by a fluvial system (Zerfass et al., 2003).

### 3. Materials and Methods

The materials described here were collected in an area smaller than 2 m<sup>2</sup> in the Pivetta Site, approximately 6 km southeast of the municipality of São João do Polêsine, in the state of Rio Grande do Sul, Brazil (Fig. 1C). It consists of hundreds of pieces of disarticulated or fragmented bones, which can be assigned to a single *Hyperodapedon mariensis* individual based on: i) the presence of the combination of the following characters: a single groove on the ventral portion of the maxilla, the presence of teeth in the lingual surface of the dentary blade and the lack of lingual teeth in the maxilla (Langer and Schultz, 2000); ii) size correspondence between the elements; iii) the lack of bone element duplication; and iv) the lack of evidence of transportation and reworking. Some of the bone fragments are covered by a concretion, indicating that fragmentation occurred prior to diagenesis. The better-preserved skull elements consist of a partial left and right dentaries in articulation, disarticulated partial left and right maxillae and a partial left pterygoid. No bioerosion traces were found on these elements.

The identification of this material as *H. mariensis* allowed us to assign the record to the lower portion of the *Hyperodapedon* AZ. Furthermore, sites in this region have yielded remains of the rhynchosaur *Hyperodapedon*, the aetosaur *Aetosauroides*, the sauropodomorph *Buriolestes*, the lagerpetid *Ixalerpeton*, and the stereospondyl *Compsocerops* (Langer et al., 2007; Cabreira et al., 2016; Dias-Da-Silva et al., 2012; Roberto-Da-Silva et al., 2014), reinforcing our interpretation.

The studied specimen is housed at the Triassic Vertebrate Collection of the Museu de Paleontologia da UFRGS Irajá Damiani Pinto under the number UFRGS-PV-1581-T. Each of the trace-bearing fragments was numbered and will be referred to as UFRGS-PV-1581-T #N<sup>o</sup> (Table 1). The fossils were mechanically prepared using standard methods. In total, 520 fragments were analyzed and prospected for traces

under an Opticam OPZTS stereomicroscope at magnifications of 10x, 16x, 25x and 40x. The 29 trace-bearing bone pieces were photographed under different angles of lighting, allowing for the highlight of the traces and more accurate analysis. For digital measurement of the traces, the software ImageJ 1.53k was used. The fragment UFRGS-PV-1581-T #3 was scanned with a SkyScan 1173 CT scan in the Instituto do Petróleo e dos Recursos Naturais (IPR) of the Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (PUCRS), Porto Alegre, Brazil. It was used 130 kv and 61  $\mu$ A and 1800 slices with a voxel size of 21.9  $\mu$ m were obtained. The slices were analyzed with the software 3D Slicer 5.2.1. The description of the traces followed the nomenclature and ichnotaxobases proposed by Pirrone et al. (2014).

#### 4. Results

From the 520 bone fragments analyzed, only 29 present bioerosion traces. Among them, the ichnogenera *Amphifaoichnus* and *Osteocallis*, this latter represented by two ichnospecies (*O. mandibulus* and *O. infestans*), were recognized due their discrete morphology. Other traces, however, do not have a clear morphology and, by consequence, do not fall within any known ichnotaxon. Therefore, we opted to describe them using an open nomenclature (morphotypes). They are described properly in the sections 4.2 and 4.3.

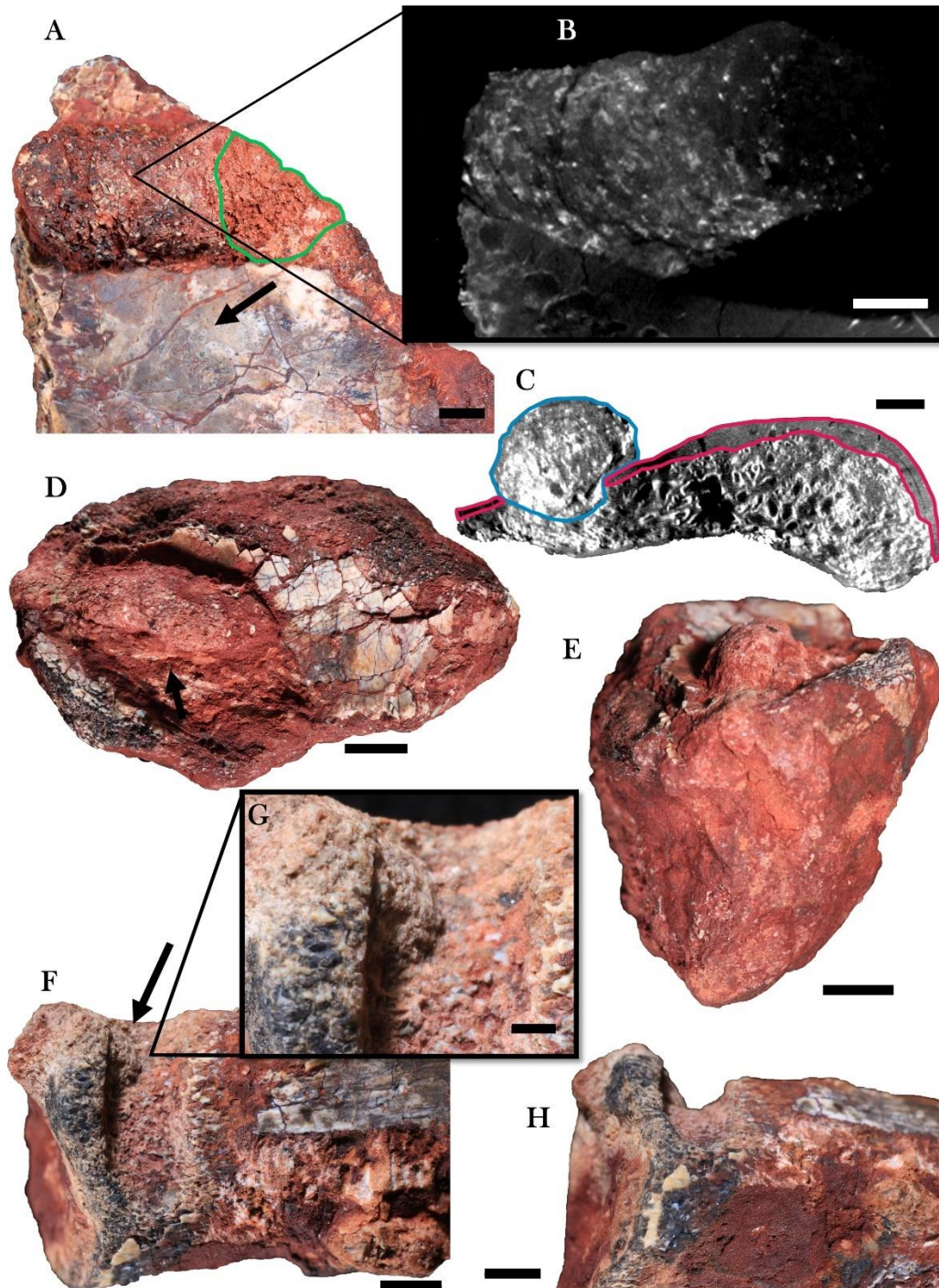
##### 4.1. Systematic ichnology

###### *Amphifaoichnus* Pirrone and Buatois, 2016

**Type ichnospecies:** *Amphifaoichnus seilacheri* Pirrone and Buatois, 2016.

**Emended diagnosis:** Predominantly horizontal, unbranched, unlined, elongated tubes, circular or subcircular in cross-section, straight or tortuous, located at the interface between bone and sediment, but penetrating the cortical bone tissue and occasionally the trabecular bone tissue; fill consists of both unconsolidated sediment and bone chips; rough texture of the exposed surface (modified from Pirrone and Buatois, 2016).

**Remarks:** The original diagnosis proposed by Pirrone and Buatois (2016) only mentions the penetration of cortical bone tissue. Because the traces described below also penetrate trabecular bone, we emended the diagnosis of *Amphifaoichnus* in order to properly accommodate them in the ichnogenus.



**Figure 2. Specimens of *Amphifaoichnus* in UFRGS-PV-1581-T.** **A.** Close up of UFRGS-PV-1581-T #3 showing *Amphifaoichnus* (note the bone chips) associated to a perpendicular boring (outlined in green) and *Osteocallis* (arrow). **B.** Axial view of  $\mu$ CT scan of UFRGS-PV-1581-T #3 showing the internal morphology of the tube, meniscate structures and the perpendicular boring. **C.** Coronal view of  $\mu$ CT scan showing the trace (blue outline) and the destruction of both cortical (red outline) and trabecular bone. **D.** Specimen in UFRGS-PV-1581-T (arrow) showing the uneven distribution of bone chips in the filling. #4. **E.** Same specimen of **C** in transversal view showing the rounded morphology of the filling. **F.** UFRGS-PV-1581-T #10 showing a specimen in negative relief with a small portion of filling still preserved (arrow). **G.** Close up of UFRGS-PV-1581-T #10 filling. **H.** Same specimen of **E** in transversal view showing the U-shape of the boring. Scale bar in **A–C**, **F** and **H**: 3 mm, in **D–E**: 5 mm and in **G**: 1 mm.

*Amphifaoichnus* isp.

**Materials:** UFRGS-PV-1581-T #3 (Fig. 2A–C), UFRGS-PV-1581-T #4 (Fig. 2D–E), and UFRGS-PV-1581-T #10 (Fig. 2F–H), bone fragments assigned to *Hyperodapedon mariensis*.

**Locality, horizon and age:** Sítio Pivetta, São João do Polêsine municipality, Rio Grande do Sul State, Brazil; Base of the Candelária Sequence (vertebrate remains associated to the lower subunit of the *Hyperodapedon* AZ), Santa Maria Supersequence, Paraná Basin; middle Carnian, early Late Triassic.

**Description:** elongated, straight to slightly meandering tubes located in the interface between bone and substrate, but penetrating cortical and trabecular bone (Fig. 2C). Tubes are subcircular in cross section and are filled with sediment identical to the rock matrix and bone chips unevenly distributed in the filling (Figs. 2A and 2D). Tubes length is 9.6–22.2 mm and the width is 3.9–9.1 mm. At least one tube presents structures indicating a meniscate backfill (Fig. 2B).

**Comments:** in opposition to *Amphifaoichnus seilacheri*, the tubes described here are not restricted to cortical bone, but penetrate to trabecular bone as well. The tubes on UFRGS-PV-1581-T #3 and UFRGS-PV-1581-T #4 are preserved in positive relief, as expected for *Amphifaoichnus*, but UFRGS-PV-1581-T #10 is preserved in a negative relief (Fig. 2F–H). Its assignment to *Amphifaoichnus* is based on the morphological similarities to the other tubes and the presence of a small portion of fill formed by sediment and bone chips at its base and close to its boundary (Fig. 2G). The tube on UFRGS-PV-1581-T #3 is penetrated by a boring trace, so that one of its extremities is not as well preserved, internally and externally (Fig. 2A). The presence of meniscate structures on UFRGS-PV-1581-T #3 filling is revealed by  $\mu$ CT scan analysis and the segments are visible only in the termination which was not altered by the second boring (Fig. 2B). *A. seilacheri* is characterized by evenly distributed bone chips in the infill sorted by size, a feature visible only in cross section. On the surface of the filling in UFRGS-PV-1581-T no pattern of distribution is observed, which could be and indicative of unevenly distributed bone chips (Figs. 2A and 2D). However, due to the low number of available specimens of *Amphifaoichnus* in UFRGS-PV-1581-T, destructive methods were avoided, preventing the analysis of bone chip distribution in cross section. Meniscate structures are not mentioned by Pirrone and Buatois (2016), but the methods used to reveal this structure in UFRGS-PV-1581-T were not applied to *A. seilacheri*. Another significant difference between the Triassic and Cretaceous

specimens comprises the penetration into the trabecular bone, but this feature might be a consequence of differences between the substrates (e.g., thicker cortical bone tissue in the Cretaceous specimens). Considering that *Amphifaoichnus* specimens are considerably rare (up to now, restricted to the Upper Triassic of Brazil and Upper Cretaceous of Argentina) and that possible influence of taphonomic processes over the trace-bearing bones is still perplexing, new materials (fossil and recent), might bring additional information regarding ichnospecific diversity of *Amphifaoichnus* traces. Based on the problems discussed above, the traces UFRGS-PV-1581-T #3, #4 and #10 are assigned to *Amphifaoichnus* isp.

*Osteocallis* Roberts et al., 2007 *sensu* Paes Neto et al., 2016

**Type ichnospecies:** *Osteocallis mandibulus* Roberts et al., 2007.

**Diagnosis:** Shallow trail of mandibular grooves bored into external (cortical) bone surfaces. It may present as a single trail or a network of randomly overlapping trails.

*Osteocallis mandibulus* Roberts et al., 2007

**Diagnosis:** Shallow, meandering trail of arcuate grooves (apparently paired) bored into external (cortical) bone surfaces. Occurs as single trails or network of randomly overlapping trails.

**Materials:** UFRGS-PV-1581-T #2, UFRGS-PV-1581-T #5 (Fig. 5C), UFRGS-PV-1581-T #8, UFRGS-PV-1581-T #19 and UFRGS-PV-1581-T #23 (Fig. 3C–D) present single trails. UFRGS-PV-1581-T #3 (Fig. 3A–B) and UFRGS-PV-1581-T #18 present two trails without overlapping. UFRGS-PV-1581-T #1 presents two overlapping trails and UFRGS-PV-1581-T #14 (Fig. 4A–B and Fig. 4E) presents three trails without overlapping. All of these bone fragments are referred to *Hyperodapedon mariensis*.

**Locality, horizon and age:** Sítio Pivetta, São João do Polêsine municipality, Rio Grande do Sul State, Brazil; Base of the Candelária Sequence (vertebrate remains associated to the lower subunit of the *Hyperodapedon* AZ), Santa Maria Supersequence, Paraná Basin; middle Carnian, early Late Triassic.

**Description:** 14 trails formed by successive mainly arcuate and apparently paired grooves on the bone surface (Fig. 3, Fig. 4A–B and Fig. 4E). In some cases, the grooves overlap, forming long arcuate grooves or crossing each other. Most of the trails present some degree of meandering. Trails length is 1.1–21.5 mm and the width is 0.1–4.4 mm.

**Comments:** the grooves that compose the trails are not always arcuate, with some trails also presenting straight grooves. *Osteocallis leonardii* (Collareta et al., 2023) presents both straight and arcuate grooves as well, but in opposition to the materials referred herein to *O. mandibulus*, the grooves are predominantly straight. In some of the trails it is difficult to ascertain if the grooves are indeed paired, especially when their overlapping results in long arcuate grooves. This makes the precise measurement of individual grooves nearly impossible. The fragment UFRGS-PV-1581-T #14 was found covered by a thin layer of concretion that served as a natural cast, allowing for the observation of the traces in a positive relief (Fig. 4A–B). Trails on the fragments UFRGS-PV-1581-T #5, UFRGS-PV-1581-T #11, UFRGS-PV-1581-T #14 and UFRGS-PV-1581-T #23 are associated to clusters of grooves (Fig. 3C–D, Fig. 3F, Fig. 4A–B and Fig. 5C). In UFRGS-PV-1581-T #14 a cluster is overlapping one of the trails. The only association of trails with other borings occurs in UFRGS-PV-1581-T #3 (Fig. 3A).

*Osteocallis infestans* Paes Neto et al., 2016

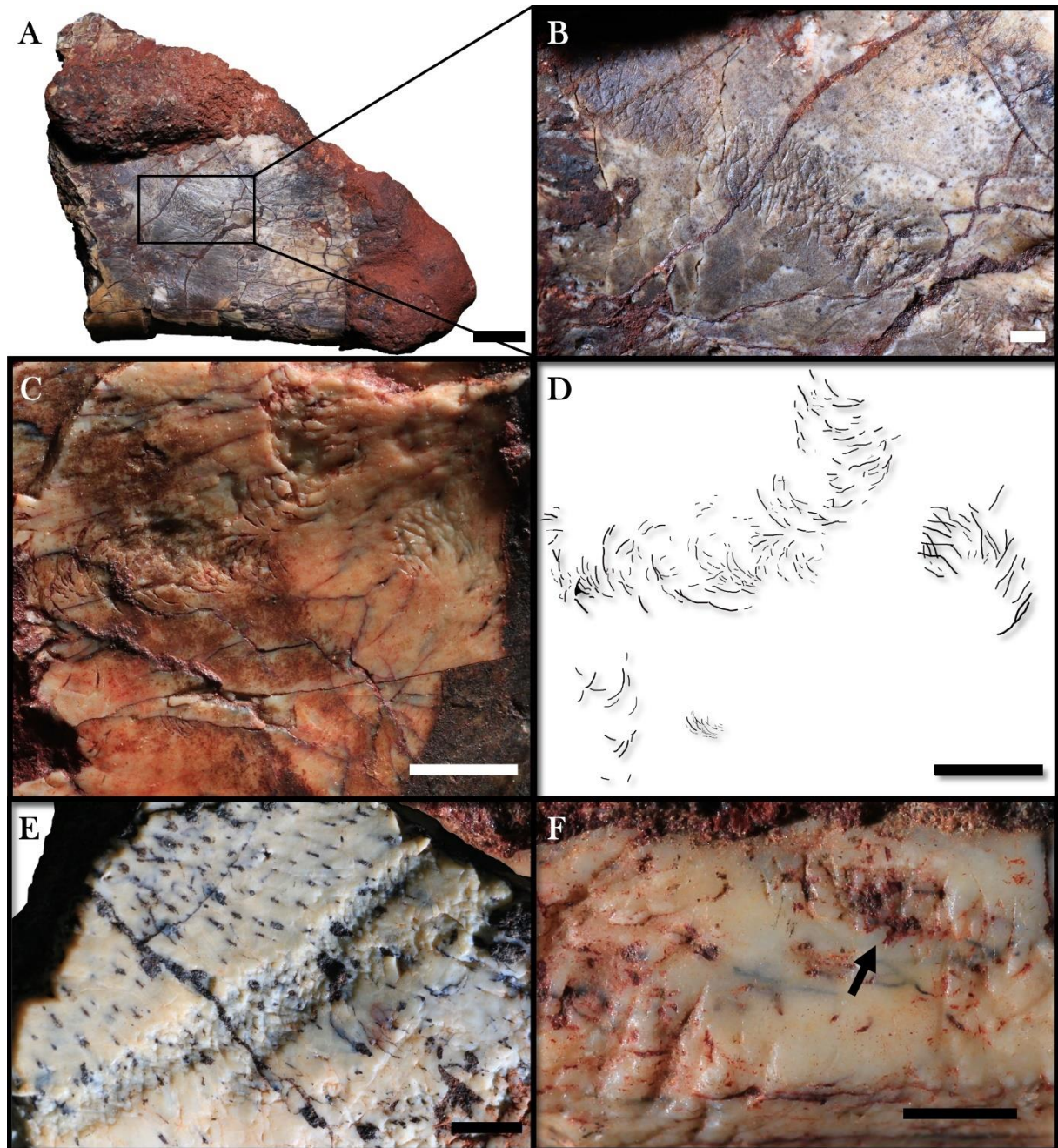
**Materials:** UFRGS-PV-1581-T #12 (Fig. 3E), a bone fragment referred to *Hyperodapedon mariensis*.

**Locality, horizon and age:** Sítio Pivetta, São João do Polêsine municipality, Rio Grande do Sul State, Brazil; Base of the Candelária Sequence (vertebrate remains associated to the lower subunit of the *Hyperodapedon* AZ), Santa Maria Supersequence, Paraná Basin; middle Carnian, early Late Triassic.

**Description:** two overlapping, moderately deep trails formed by randomly oriented, overlapping grooves culminating in a furrow-like morphology. Isolated grooves outside of the furrow appear to be arcuate, but the intense overlapping prevents the precise observation of groove morphology. The length of the trails ranges from 8.37 mm to 14.38 mm and the width ranges from 0.33 mm to 1.47 mm.

**Comments:** both trails described here are considerably narrower than the holotype of *O. infestans* (which came from the *Exaeretodon* sub-AZ of the *Hyperodapedon* AZ) and the grooves are not as thick. As in the holotype, some areas outside of the furrow present isolated grooves. The furrow-like morphology is readily distinguishable from what is seen in *O. mandibulus* (Fig. 3E).





**Figure 3.** Examples of bone fragments bearing *Osteocallis*. **A.** UFRGS-PV-1581 #3 showing *Osteocallismandibulus* associated to *Amphifaoichnus* sp. **B.** Close up of **A** showing details of one of the trails. **C.** UFRGS-PV-1581 #23 showing *Osteocallis mandibulus* associated to a cluster of grooves in crescent shape. **D.** Schematic drawing of UFRGS-PV-1581-T #23 highlighting the grooves. **E.** UFRGS-PV-1581-T #12 showing two overlapping *Osteocallis infestans*. **F.** UFRGS-PV-1581-T #11 showing *Osteocallis* isp. (arrow) associated to a cluster of larger grooves. Scale bar in **A**: 5 mm, **B** and **F**: 1 mm and **C-E**: 2 mm.

*Osteocallis* isp.

**Materials:** UFRGS-PV-1581-T #11 (Fig. 3F), a bone fragment referred to *Hyperodapedon mariensis*.

**Locality, horizon and age:** Sítio Pivetta, São João do Polêsine municipality, Rio Grande do Sul State, Brazil; Base of the Candelária Sequence (vertebrate remains associated to the lower subunit of the *Hyperodapedon* AZ), Santa Maria Supersequence, Paraná Basin; middle Carnian, early Late Triassic.

**Description:** a trail formed by successive straight and arcuate, mainly non-paired grooves bored on the surface of the bone. Trail length is 3.29 mm and the width ranges from 0.25 mm to 1.48 mm.

**Comments:** the preservation of the trail prevents its ichnospecific classification, because it is not possible to ensure that the grooves are mainly arcuate and paired. The grooves do not appear to be organized in parallel rows and regularly spaced as seen in *Osteocallis leonardii*. The trail is closely associated with an irregular cluster of randomly oriented grooves (Fig. 3F).

#### 4.2 Morphotype 1: clusters of grooves

The clusters consist of straight and/or arcuate grooves bored on the surface of the cortical bone without forming discrete trails. In most cases the grooves are randomly oriented and scattered over large areas of the bone surface. When densely concentrated, the grooves give the bone an etched appearance, similar to traces reported both from fossil (Kaiser, 2000; Britt et al., 2008; Backwell et al., 2020) and modern (Backwell et al., 2012) bones (Fig. 5B and Fig. 5E-F). Subparallel grooves appear in at least three different clusters, two of them in UFRGS-PV-1581-T #17 (Fig. 5).

At least three subcircular concentrations of grooves were observed; they resemble the pits reported by Laudet and Antoine (2004, fig. 2B), Britt et al. (2008, fig. 1D), and Parkinson (2022, fig. 2E–F) but, unlike the pits, they do not form a depression on the bone surface (Fig. 6). The subcircular clusters on UFRGS-PV-1581-T #13 and UFRGS-PV-1581-T #16 are formed by grooves with a preferential orientation whereas in the cluster on UFRGS-PV-1581-T #17 the grooves are not easily distinguishable, especially in the center of the concentration (Fig. 6A–B). The lengths of the subcircular clusters range from 2.90–5.26 mm, being 1.1–1.8x greater than the diameters, which range from 1.74–4.78 mm. The subcircular cluster on UFRGS-PV-1581-T #13 is associated with an irregular cluster of grooves that may be a partial subcircular cluster destroyed by the fragmentation of the bone, since it is located exactly on the edge of the fragment (Fig. 6C–D). This would be the only case of subcircular clusters occurring

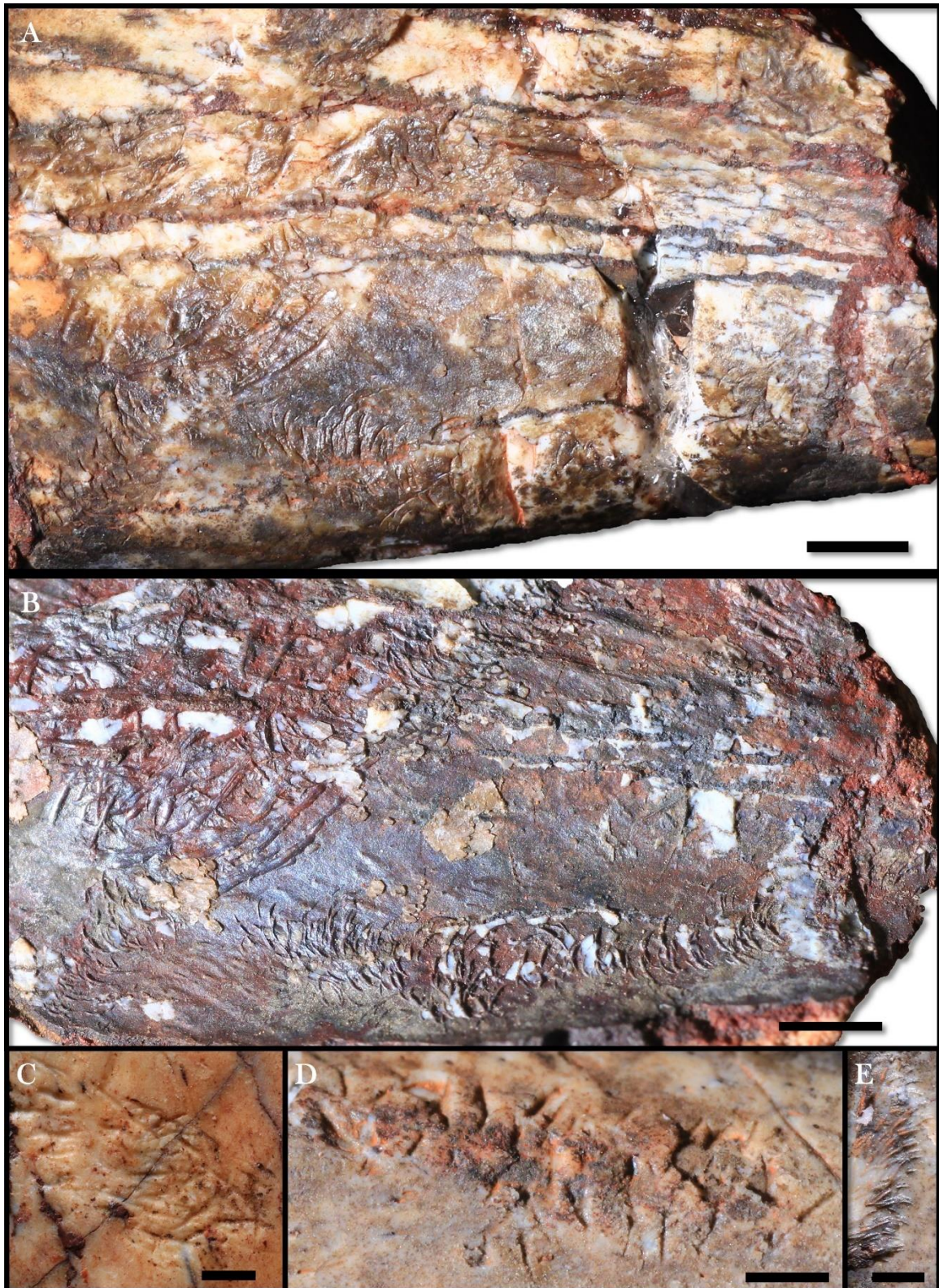


together. The subcircular cluster on UFRGS-PV-1581-T #17 is associated with an elongated cluster similar to a trail, but with grooves oriented parallel to the large axis of the cluster, as opposed to *Osteocallis*, where the grooves are mainly perpendicular to the trail length (Fig. 6A–B).

Some clusters are formed by arcuate and paired grooves identical to the morphology seen in *O. mandibulus*, but the lack of a preferential orientation and successiveness prevent their classification as trails and therefore their assignment to this ichnogenus (e.g., UFRGS-PV-1581-T #20; Fig. 5A). Clusters of grooves are associated with trails in UFRGS-PV-1581-T #5, UFRGS-PV-1581-T #11, UFRGS-PV-1581-T #14, and UFRGS-PV-1581-T #23. In UFRGS-PV-1581-T #14, the cluster overlaps a trail and is formed by grooves with a length that reaches over 2 mm and a width of ~0.2 mm, whereas the largest grooves in the trail have a length of ~0.4 mm and a width of ~0.06 mm (Fig. 4A–B). The trail on UFRGS-PV-1581-T #23 is associated with a cluster mainly composed by straight grooves forming a crescent shape that resembles the subcircular clusters described above (Fig. 3C–D).

#### 4.3 Morphotype 2: borings

The borings are elongated channel-like structures with at least one rounded termination (Fig. 7). Three borings were identified, their length ranging from 4.34–7.84 mm and their width ranging from 3.0–7.0 mm. They are straight to slightly tortuous with only one defined round termination and U-shaped cross section. The boring on UFRGS PV-1581-T #3 is perpendicular to the *Amphifaoichnus* trace that occurs in the opposite surface of the bone, but it penetrates it as well (Fig. 7A–B). The borings on UFRGS PV-1581-T #7 and UFRGS PV-1581-T #9 are not associated with other bioerosion traces (Fig. 7C–D). Bone chips are scattered over the base of the borings on UFRGS PV-1581-T #3 and UFRGS PV-1581-T #9 (Figs. 7B and 7E).



**Figure 4.** A suite of traces in UFRGS-PV-1581-T #14. **A.** Fragment showing two *Osteocallis mandibulus* overlapped by a cluster of larger grooves. **B.** Natural cast of UFRGS-PV-1581-T #14 formed by a cover of iron oxide showing the grooves in positive relief. Image mirrored to facilitate comparison. **C.** Cluster of grooves on a different surface of the same bone fragment. **D.** Another surface of UFRGS-PV-1581-T #14 showing a cluster of grooves. **E.** Small *Osteocallis mandibulus* close to the trails in **A** and **B**. Scale bar for **A-B**: 2 mm, **C-D**: 1 mm and **E**: 0.5 mm.

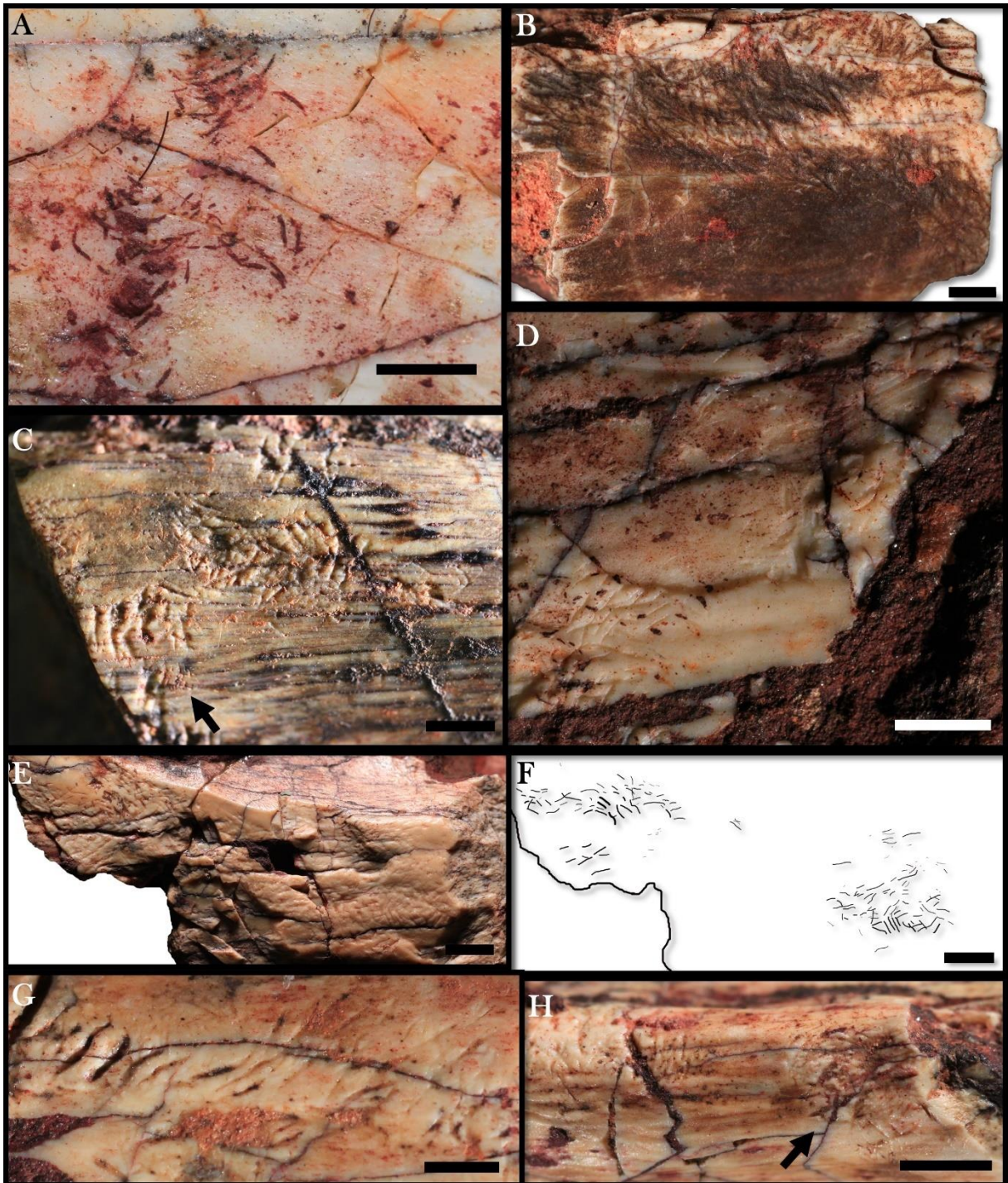


## 5. Discussion

### 5.1 Tracemaker identity

The identification of a tracemaker for bioerosion traces in bones allows a series of paleoecological and taphonomical inferences that expand their importance as a source of paleontological information. However, caution is necessary in such identification because different tracemakers may produce identical structures when behaving similarly (Bromley, 1996). Furthermore, actualistic experiments focusing on bioerosion in bones are still scarce and when dealing with materials from ages as old as the Triassic, many ethological changes yet undiscovered may have occurred between groups of organisms.

Bioerosion traces made on bones deposited in continental settings are mainly attributed to insects, especially dermestid beetles (e.g., Kitching, 1980; Rogers, 1992; Martin and West, 1995; Britt et al., 2008) and termites (e.g., Watson and Abbey, 1986; Kaiser, 2000; Fejfar and Kaiser, 2005; Backwell et al., 2020). Trace morphologies as those present on UFRGS PV-1581-T, such as isolated and clustered grooves, have been reproduced in experiments using both termites (Backwell et al., 2012) and dermestids (Parkinson, 2022) and, consequently, are not a precise source of information of the identity of the tracemaker. Other traces reported in this contribution (*Amphifaoichnus* and *Osteocallis*) do not support less inclusive assignments as well. Pirrone and Buatois (2016) did not assign *Amphifaoichnus* to a specific producer, but hypothesized that the tracemaker may have been a coleopteran with a heavily sclerotized body and well-developed mandibles capable of destroying bone tissue. This caution is reinforced by the lack of actualistic experiments reproducing *Amphifaoichnus* structures. Contributions reporting the occurrence of *Osteocallis* in continental fossil bones do not assign the traces to a specific producer either, only relating them to the action of insects (Roberts et al., 2007; Paes Neto et al., 2016; Perea et al., 2020). The materials referred to *Osteocallis leonardii* are attributed to the grazing action of polyplacophorans (Collareta et al., 2023), but the lack of evidence for transportation in UFRGS-PV-1581-T makes it highly unlikely that the tracemakers were marine organisms. Even though grooves have been observed in actualistic experiments, both isolated or organized in clusters, trails (as seen in *Osteocallis*) are yet to be reproduced.



**Figure 5. Examples of clusters of grooves in UFRGS-PV-1581-T.** **A.** UFRGS-PV-1581-T #20 showing a cluster of arcuate and paired grooves, similar to *Osteocallis*, but without forming a trail. **B.** UFRGS-PV-1581-T #22 showing a cluster of grooves densely concentrated, giving the bone surface an etched appearance. **C.** UFRGS-PV-1581-T #5 showing a cluster of straight and arcuate grooves closely associated to an incipient *O. mandibulus* (arrow). **D.** UFRGS-PV-1581-T #26 showing a cluster of straight and arcuate grooves and some isolated grooves. **E.** UFRGS-PV-1581-T #6 a dentary fragment showing two clusters of grooves. **F.** Schematic drawing of **E.** **G.** UFRGS-PV-1581-T #17 showing a cluster of subparallel grooves close to the traces in **H.** **H.** UFRGS-PV-1581-T #17 showing a cluster of subparallel grooves associated to a subcircular cluster of grooves (arrow). Scale bar in **A, D** and **G**: 1 mm, in **B, C** and **H**: 2 mm and in **E-F**: 3 mm.

The presence of the two groups of insects usually related to bioerosion in bones on continental settings is also an important point to consider. Molecular phylogenetics suggest that the origin of Coleoptera occurred in the earliest Permian and the divergence of Dermestidae in the Late Triassic (e.g., Zhang et al., 2018). Therefore, dermestid beetles may have been components of the ecosystems contemporaneous to the deposition of the Santa Maria Supersequence. In contrast, the diversification of termites would have occurred in the Late Jurassic (Bourgignon et al., 2014), thus, their presence on the Carnian strata of the Candelária Sequence would be unlikely. Even though molecular analyses recognized dermestid beetles in Late Triassic ecosystems, their presence by itself is not sufficiently supportive for identifying them as producers of the traces analyzed herein, since their behavior could differ considerably from what is observed on extant species. Also, other still unknown Triassic arthropods could behave similarly to what is observed in dermestids today and produce the traces.

The identification of the tracemakers of UFRGS-PV-1581-T in less inclusive taxonomic levels is difficult, but the morphology of the traces strongly points toward terrestrial arthropods as the producers. In addition, records of *Skolithos serratus* both in the Pivetta (HF and PD-D, personal observation) and Predebon (about 1 km far from the former) sites are interpreted as burrows excavated by tiger beetle larvae (Nascimento and Netto, 2019), attesting for the presence of insects in these ecosystems. Therefore, considering the information presented above, we are able to assign the traces found in UFRGS-PV-1581-T to terrestrial insects.

## 5.2 Ethological remarks

The specimen UFRGS-PV-1581-T shows a wide array of traces with at least four distinct morphotypes identified. This diversity may reflect directly the presence of more than one biological species exploring the rhynchosaur carcass, a behavioral complexity among the tracemakers, possible ontogenetic changes in the carcass exploitation behavior or even a combination of these possibilities. In order to better understand the possible scenarios behind bone modification in UFRGS-PV-1581-T, an analysis of the conditions in which the traces were produced and their ecological meaning is required.

Grooves and striae are possibly the most recurrent traces produced by insects in bone, occurring isolated, in clusters, forming trails and associated with a variety of other traces (e.g., Kaiser, 2000; Laudet and Antoine, 2004; Fejfar and Kaiser, 2005;

Roberts et al., 2007; West and Hasiotis, 2007; Britt et al., 2008; Backwell et al., 2012; Paes Neto et al., 2016; Perea et al., 2020; Parkinson, 2022). Britt et al. (2008) interpreted grooves (referred to as “scratches”) as probing traces, differing from *Osteocallis*, which would be a more complex feeding trace. In UFRGS-PV-1581-T grooves are observed isolated, in clusters and forming trails, sometimes with more than one morphotype occurring in association. Most of the clusters are formed by straight and non-paired grooves, but clusters of arcuate and paired grooves are also observed and are likely produced by the same organism as *Osteocallis*. If we consider the interpretation of Britt et al. (2008), the occurrence of feeding traces (including *Osteocallis*) would be concentrated on areas of higher nutritional value, while probing traces could occur in any portion of the bones. In the five fragments of UFRGS-PV-1581-T that present both clusters of grooves and *Osteocallis* (UFRGS-PV-1581-T #5, #8, #11, #14 and #23), the grooves forming the clusters are larger and morphologically distinct, being predominantly straight and non-paired. The clusters and the trails target the same bone region, which may be indicative of both being feeding traces. The difference in size and shape of the grooves points to two distinct trace makers, or at least two different ontogenetic states.

Even though *Osteocallis* is usually interpreted as a feeding trace, it is still debatable if it represents a necrophagic or osteophagic behaviour. Hopner and Bertling (2017) stated that the intentionality in the production of *Osteocallis* is highly speculative, whilst West and Hasiotis (2007) interpreted traces very similar to *Osteocallis* (referred to as “scallops”) as grazing traces (*Pascichnia*) of insects feeding on the periosteum rather than the bone. Considering this interpretation, the feeding traces in UFRGS-PV-1581-T (*Osteocallis* and associated clusters of grooves) could be concentrated in regions of the bone where the periosteum was still preserved. Collareta et al. (2023) relates *Osteocallis leonardii* to polyplacophoran algal grazing, but consider carrion scavenging and bone consumption as possible scenarios as well. The reproduction of *Osteocallis* in controlled experiments or its observation in present ecosystems might help elucidating the nature of the feeding behavior it represents.

*Amphifaoichnus* was assigned to the *Fodinichnia* ethological group by Pirrone and Buatois (2016) based on the presence of bone chips in the infilling, which would indicate bone consumption. Britt et al. (2008) interpreted bone fragments in the matrix next to bioeroded bones as relicts of frass (insect feces), therefore associating the traces to osteophagy as well. Paik (2000), on the other hand, while attributing the presence of bone fragments in the matrix subjacent to bioeroded bones to the action

of carrion insects, did not conclude that they were used for food. The presence of bone chips in the sediment close to bioeroded bones or within the filling of bioerosion traces might not be direct evidence for bone consumption, because the bone chips, even when removed from its source by the action of insects, could have been deposited without being ingested. The frass of insects that feed on wood, for instance, is composed not only of excrements, but also material loosened from the tree without being consumed (Nuorteva and Kinnunen, 2008). The excrements differ from the loosened material by being roughly homogeneous in size and shape, and by being enveloped in a thin film (Nuorteva and Kinnunen, 2008). Also, excrements of some species of insects might present identifiable surface features, as the grooves in the excrements of *Sphinx pinastri* (Lepidoptera) larvae (Nuorteva and Kinnunen, 2008, plate 1B). In addition to the absence of any surface features indicating consumption, bone chips in UFRGS-PV-1581-T present no consistency in shape or sorting by size, meaning that there is no strong evidence for interpreting them as insect frass. Therefore, the osteophagical behavior is not clear for *Amphifaoichnus* traces.

Other invertebrate traces from nearby sites as well as the Pivetta site may help revealing the behavior behind the production of *Amphifaoichnus*. Specimens of *Skolithos serratus* resemble UFRGS-PV-1581-T #10, both being circular in cross section and of roughly the same width. The interpretation for *Skolithos serratus* is that they are burrows excavated by tiger beetle larvae (Coleoptera, Cicindelidae), which prey by positioning themselves in the entrance of the burrow and ambushing other invertebrates (Nascimento and Netto, 2019 and references therein). The burrows would also function as domiciles, protecting the beetles in larval stage and their pupae until reaching the adult stage. The difference in substrates of *S. serratus* (sediment) and *Amphifaoichnus* (both sediment and bone) is not sufficient to discard the possibility of both traces being produced by the same organism, as Pirrone and Buatois (2016) stated that modes of penetration and behavioral strategies may be independent of the type of substrate. A more significant difference may be the type of filling, since *S. serratus* is passively filled by sediment and *Amphifaoichnus* is actively backfilled, presenting a meniscate pattern. This could represent a difference in the purpose of the structures, therefore indicating different tracemakers or different behaviors of the same tracemaker. Another ichnogenus found in Pivetta and other sites nearby is *Taenidium*, which also presents meniscate backfilling. This trace is usually attributed to deposit feeders and is interpreted as Fodinichnia, but Savrda et al. (2000) have discussed the problems with these attributions when no clear evidence indicating feeding behavior is



present. For the *Taenidium* of SMS, Netto (2007) adopted a different explanation, relating the vertical orientation of the burrows to a low water table forcing the organisms to excavate deeply until reaching more humid conditions within the substrate. It is possible that, when excavating the substrate, the organisms would encounter the bones and pass through them, rather than deviating. A similar hypothesis was defended by Rogers (1992), who interpreted bioerosion in dinosaur bones from the Two Medicine Formation (Cretaceous of USA) as the result of chance encounters during subterranean excavations of puparial chambers by dermestid beetles. This hypothesis could be reinforced for UFRGS-PV-1581-T if the orientation of the bone fragments matched those of *Taenidium*, but this information was not possible to infer during the material collection. Regardless, carcasses tend to increase moisture in the soil (Quagiotto et al., 2019), therefore the buried bones could attract burrowing insects, functioning as a humidity island within the dry sediment.

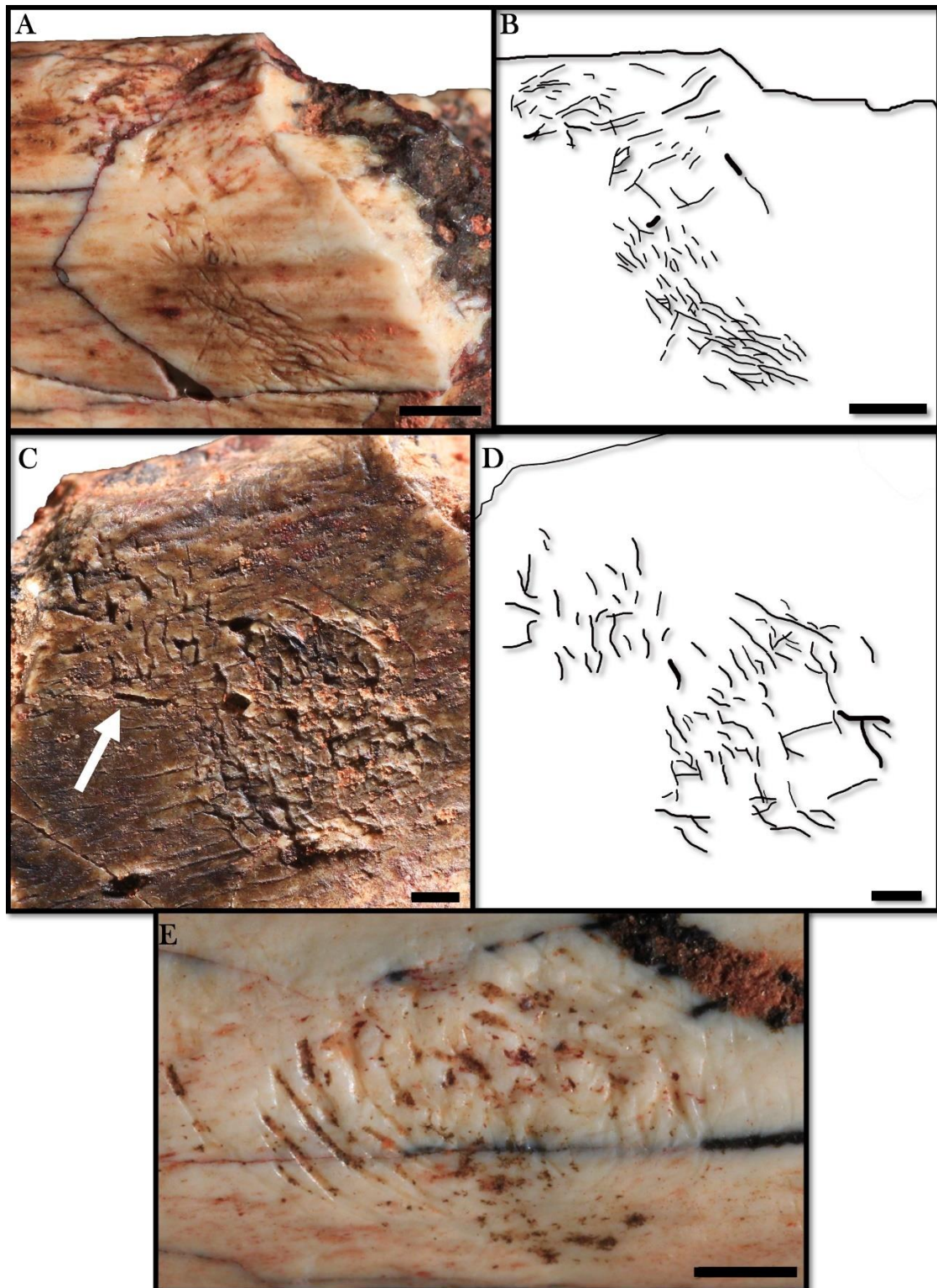
The occurrence of *Amphifaoichnus* and *Osteocallis* in the same bone fragment might be another useful tool for understanding the possible behaviors associated with the traces. Being a feeding trace, *Osteocallis* would not necessarily be restricted to chance encounters, but instead could be linked to a more recurrent ecological relationship between insects and vertebrate carcasses. In this sense, *Amphifaoichnus* could represent a temporary domicile used by the insects when feeding on the bones or the remaining soft tissues. In fact, the trails in UFRGS-PV-1581-T #3 are directly connected to *Amphifaoichnus*, reinforcing the hypothesis that these traces were produced by the same trace maker employing different behaviors.

The lack of direct evidences precludes the certain attribution of any of the above-mentioned behaviors to the production of *Amphifaoichnus*. Actualistic experiments might help solving the origin of this trace in the future, but to this moment its function and relation to necrophagic or osteophagic behavior is uncertain.

The ethological meaning of subcircular clusters of grooves is also an intriguing question. Similar morphologies reported from the fossil record present, besides the grooves, depressions on the surface of the bones and are interpreted as incipient borings or pits (Laudet and Antoine, 2004; Britt et al., 2008; Parkinson, 2022). Laudet and Antoine (2004) interpreted these traces as incipient dermestid pupal chambers, whilst for Britt et al. (2008) they are attempts at penetration into the trabecular bone. The only subcircular cluster with a depression is the one in UFRGS-PV-1581-T #17, but it is irregular and considerably different from the incipient borings. It is possible that the subcircular clusters do not reflect a specific behavior, being only a coincident



morphology. Another explanation is that they represent an even more incipient stage of abandoned borings or pits.



**Figure 6. Subcircular clusters in UFRGS-PV-1581-T. A.** UFRGS-PV-1581-T #17 showing a subcircular cluster connected to a cluster of grooves. **B.** Schematic drawing of **A.** **C.** UFRGS-PV-1581-T #13 showing a subcircular cluster associated to an irregular cluster of grooves (arrow), possibly a partially preserved subcircular cluster. **D.** Schematic drawing of **C.** **E.** UFRGS-PV-1581-T #16 showing an isolated subcircular cluster of grooves. Scale bar for all the images: 1 mm.

### 5.3 Taphonomic remarks

The presence of *Osteocallis* is usually associated with subaerial exposure of skeletal remains, since dermestid beetles, the insect group most commonly associated to bioerosion in bones, act over exposed carcasses during the dry stage of decomposition. Müller et al. (2015) reported a trail of grooves attributable to *Osteocallis* in *Exaeretodon* remains from the Janner Site, (*Exaeretodon* sub-AZ of the *Hyperodapedon* AZ, Fig. 1C), and used this occurrence as an argument supporting the idea that the bones were subaerially exposed. Francischini et al. (2018), Fontoura et al. (2018) and Perea et al. (2020) also associated the presence of *Osteocallis* with subaerial exposure of the bony substrate. Paes Neto et al. (2016) defended a pre-burial origin for trails of grooves in bones from the Janner Site as well, but the presence of bioturbation structures in the adjacent sediment raises the possibility that the traces were produced underground and that the trace makers could be soil burying insects like beetles from the families Histeridae, Silphidae and Staphilinidae.

On the other hand, the compound morphology of *Amphifaoichnus* indicate that the bony substrate should be at least partially buried when the trace was produced. Therefore, the association between *Amphifaoichnus* and *Osteocallis*, as seen in UFRGS-PV-1581-T #3, might be additional evidence supporting a post-burial origin for trails of grooves on the bone surface. Indeed, bioerosion in buried bones has been reported before (Rogers, 1992; Hutchet et al., 2011) and is strongly supported in the case of dinosaurs from the Djadokhta and Barun Goyot formations (Cretaceous of Mongolia; Saneyoshi, 2011), where bioturbation structures are directly connected to borings in bones, sometimes passing through them and continuing on the circumjacent sediment. In these cases, the burrows are lined with fine bone material for a short distance after passing through the bone, demonstrating a clear association of burrows and borings (Kirkland et al., 1998). In the same locality, invertebrate bioturbations are found, including meniscate backfilled burrows (Fastovsky et al., 1997). Roberts et al. (2007) commented that some of the traces associated to *Osteocallis* in the bones from the Kaiparowits Formation (Cretaceous of USA) are meniscate back-filled burrows. Burrows with meniscate backfilling and bone chips were also reported by Paik (2000) in sediments subjacent to bioeroded bones. Pirrone and Buatois (2016) noted similarities between these traces and *Amphifaoichnus*, stating, however, that their attribution to this ichnogenus would depend on a reevaluation of the material. Even

though burrows are often associated with bored bones, Paik (2000) defended a subaerial scenario for the bioerosions. Based on the evidences of this and previous contributions, the automatic association of *Osteocallis* and subaerial exposition might be problematic and a post-burial origin for trails of grooves on the bone surface may be considered as a plausible scenario as well.

Adopting a post-burial hypothesis for the origin of *Osteocallis*, it is worth questioning if the morphology seen for this trace in the fossil record is affected by a preservational bias. As seen in UFRGS-PV-1581-T #10, the sediment filling of *Amphifaichnus* might not be preserved, resulting in a simple and concave bioerosion trace on the surface of the bone. Xing et al. (2013) described that, in cases where the convex tunnels of *Taoteichnus* are detached from the bone, it is possible to observe shallow grooves. Thorne and Kimsey (1983) reported a similar observation in actualistic experiments with termites in Panama. It is possible that *Osteocallis* originally presented a convex structure covering the trails on the bone surface that was not preserved. In this case, its association with *Amphifaichnus* might indicate that both traces would represent a similar behavior with very distinct levels of bone destruction. This hypothesis still lacks clear and direct evidences, but its consideration might guide actions of prospection and caution in preparation of materials that may eventually lead to a confirmation.

It is important to consider, however, that the presence of *Osteocallis* and *Amphifaichnus* in the same bone fragment is not necessarily indicative of a coeval production. The skeletal remains may have been utilized as a substrate in distinct times, both subaerially exposed and/or after burial. This hypothesis would indicate either the presence of at least two phases of the bone taphonomic history or of a certain kind of species able to modify both exposed and buried bones.

### 5.3 *Paleoecological and evolutionary remarks*

The succession of organisms exploring terrestrial vertebrate carcasses is well described in the literature and insects are important components in most of the stages of the decomposition process (e.g., Bornemissza, 1957; Smith, 1986). The abundance and diversity of species occurring in carcasses decrease in the last stages of decomposition as the nutrients become less available and their exploration is more difficult (Payne, 1965). Therefore, adaptations for the exploration of the remaining tissues still present in the dry stage of the carcass decay, like fur, skin and other

keratinous elements, are important for necrophagous insects competing for resources. In this sense, osteophagy and other uses of the bone substrate would be behaviors capable of prolonging the value of carcasses as a resource, because vertebrate skeletons can remain exposed for more than a decade depending on the environmental conditions (Behrensmeyer, 1978). The morphological complexity of *Amphifaichnus*, a trace composed by the modification of both bone and sediment, suggests a certain degree of specialization of the tracemaker for bone exploration and, along with the other traces in UFRGS-PV-1581-T, demonstrates that in the ecosystems of the base of the Candelária Sequence the carcasses were explored by insects in latter decomposition stages, where nutrients were scarce and difficult to access. This hypothesis is further strengthened by the evidences of exploration of buried bones, which would expand the availability and duration of resources for organisms with such adaptations.

The record of bioerosion in bones from the Santa Maria Supersequence indicates that not only rhynchosaur remains were a resource for insects exploring carcasses, but also the remains of dicynodonts (Paes Neto et al., 2016; Medeiros et al., 2019), cynodonts (Schwanke and Kellner, 1999; Müller et al., 2015; Paes Neto et al., 2016), and dinosaurs (Paes Neto et al., 2016; Francischini et al., 2018). Considering that several groups of tetrapods are contemplated in the record of bioerosion in bones from the Santa Maria Supersequence, it is possible to infer that decaying carcasses were an important resource in these Carnian-Norian ecosystems, which would explain the adaptations allowing the exploration of these resources by insects.

To this moment, the fossil record shows that the exploration of bones by insects on continental settings arose during the Middle Triassic (Paes Neto et al., 2016) and was associated to large terrestrial tetrapods. Today, insects are responsible for much of the weight reduction seen in carcasses during the decomposition process (Payne, 1965). However, there is much yet to be discovered about the bone destruction promoted by the action of insects during carcass decay, both in past and recent ecosystems. Actualistic studies have been mainly focused on stablishing identifiable morphologies to aid in the recognition of trace makers for bioerosion in bones (Roberts and Rogers, 2003; Backwell et al., 2012; Holden et al., 2013; Parkinson, 2022) or on the forensic value of bone modification by insects (Zanetti et al, 2014, 2015a, 2015b, 2019a, 2019b, Charabidzé et al., 2022). Therefore, many taphonomic and

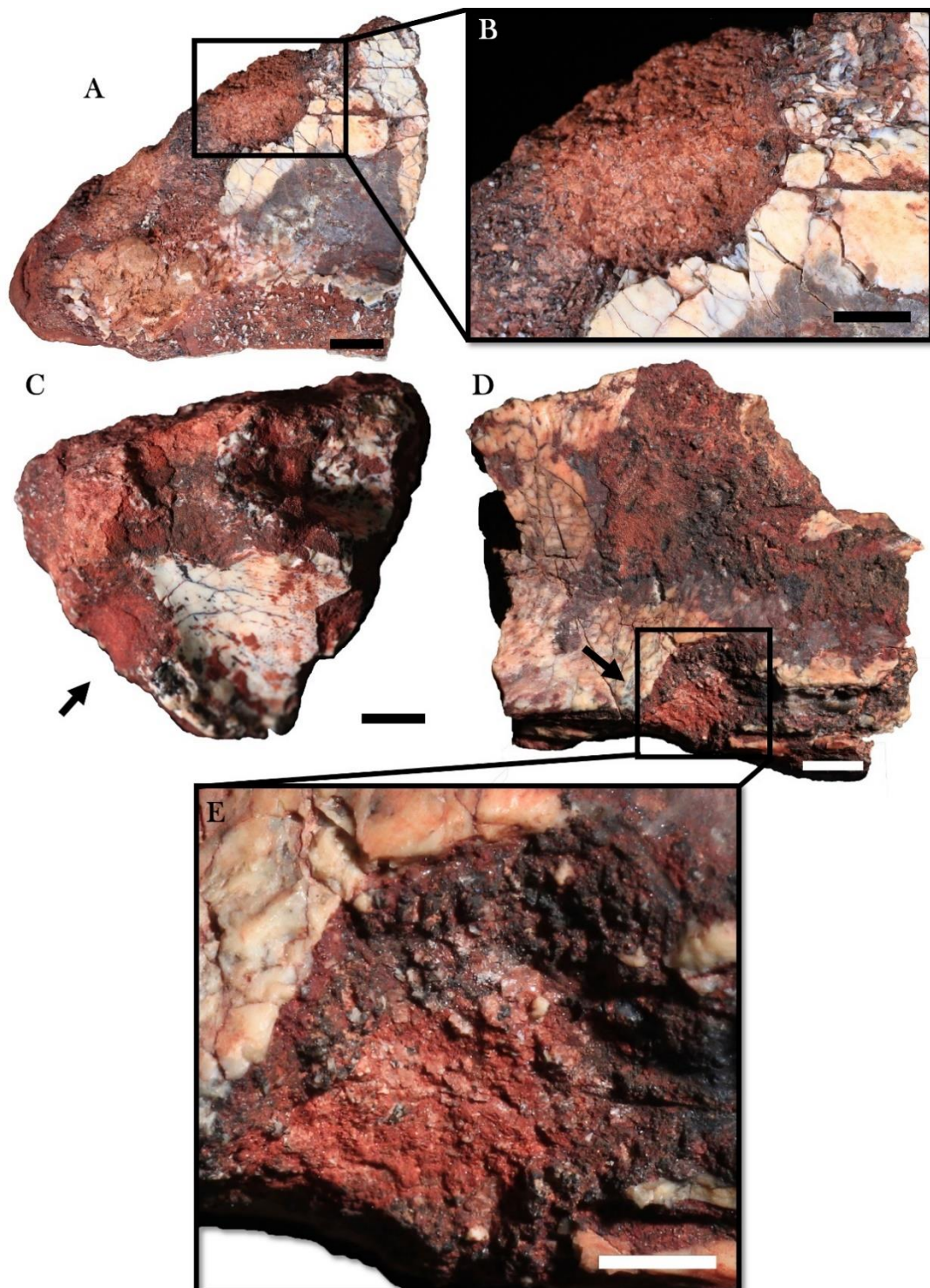
paleoecological implications of the emergence of bone modification behavior by insects are yet to be discussed.

*Amphifaoichnus* shows an elevated level of bone destruction, indicating that the action of insects could be an important factor influencing the preservation of vertebrate skeletons and consequently the fossil record. The burial of bones is an important event aiding in their preservation, since buried bones would be more protected from weathering and the action of organisms (scavenging and trampling). Considering that *Amphifaoichnus* is probably the result of insects modifying buried bones, even in this favorable scenario the preservation of vertebrate skeletons could be negatively affected. The taphonomical importance of insects in the exceptional preservation of dinosaurs has been recently discussed by Drumheller et al. (2022). In their taphonomical model, invertebrates and microorganisms would be responsible for the removal of internal soft tissues, allowing for the desiccation of dermal tissue and favoring the preservation of both skin and bones. However, if the removal of bone by insects is added to this model, especially in the level seen in *Amphifaoichnus*, invertebrates might constitute a factor preventing the preservation of these carcasses. Therefore, the emergence of the bone modifying behavior by insects in the Late Triassic may have influenced the fossil record of the whole Mesozoic.

UFRFS-PV-1581-T represents the oldest records of the ichnogenera *Amphifaoichnus* and *Osteocallis*. Since the specimens of *Amphifaoichnus* described by Pirrone and Buatois (2016) came from the Late Cretaceous of Argentina, the records of the SMS extend the occurrence of this ichnogenus in more than 140 Ma, positioning it along with the first records of bioerosion in bones by insects and indicating that this morphology, although complex, emerged shortly after the bone modifying behavior. The records of *Osteocallis* reported by Paes Neto et al. (2016) come from the same biozone of the Candelária Sequence as UFRGS-PV-1581-T, however, they come from a portion of the Janner Site (Agudo municipality) characterized by the abundance of the cynodont *Exaeretodon*, representing the *Exaeretodon* sub-AZ of Schultz et al. (2020), the upper portion of the *Hyperodapedon* AZ. The Pivetta site, where UFRGS-PV-1581-T was collected, is considered to represent the lower portion of the *Hyperodapedon* AZ, therefore the records of *Osteocallis* described here are slightly older. Ecologically, the emergence of new ichnogenera in the early Late Triassic might represent a diversification of behaviors producing bioerosion traces in bones in comparison to the record of the Middle Triassic (Schwanke and Kellner, 1999;



Paes Neto et al., 2016), which is mainly composed of indiscrete borings and the only ichnogenus described is *Cubiculum*.



**Figure 7. Indiscrete borings in UFRGS-PV-1581-T.** A. UFRGS-PV-1581-T #3 showing a boring in the opposite face of *Amphifaoichnus*, but also penetrating it. B. Close up view of A showing the presence of bone chips in the base of the boring. C. UFRGS-PV-1581-T #7 showing a boring with one rounded termination. D. UFRGS-PV-1581-T #9 showing an elongated boring with a rounded termination and bone chips scattered on the base. E. Close up view of D highlighting the bone chips scattered on the base. Scale bar in A: 5 mm, in B: 3 mm, in C-D: 4 mm and in E: 2 mm.

## 6. Conclusion

The material analyzed here represent new records of bioerosion in bones from the Santa Maria Supersequence and contribute to the knowledge of the diversity and complexity of bone exploration in Late Triassic ecosystems. The record of *Amphifaoichnus* is expanded back in more than 140 Ma, showing that complex bone exploration behavior was present in Carnian insects, as evidenced by tunnels made on bone-sediment interface. This is indicative of the presence of specialized organisms and the importance of tetrapod carcasses as a resource for other components of the fauna. These new records also contribute to the taphonomical discussion regarding bioerosion, indicating that the automatic association between insect traces in bones and prolonged subaerial exposure is problematic due to the existence of evidences pointing to the possibility of bioerosion in buried remains. Furthermore, the level of bone destruction seen in *Amphifaoichnus* might indicate that insects were relevant taphonomical agents preventing the preservation of vertebrate carcasses even in subsurface conditions. The association of *Amphifaoichnus* to osteophagic behavior is questioned on the basis of a lack of direct evidence for this behavior. Other possible behaviors, such as the construction of temporary domiciles related to feeding or sediment moisture, are discussed based on the co-occurrence of *Amphifaoichnus* and *Osteocallis* and the presence of invertebrate burrows (*Taenidium barreti* and *Skolithos serratus*) in the Pivetta and Predebon sites. New research might be the key to advance on the discussions brought here and to comprehend the potential of bioerosion in bones as tools for studying paleoecology and taphonomy. Therefore, the continuing work on bioerosion traces in bone is necessary to help us understand the evolutionary processes that influenced the evolution of bone exploration by insects.

## Acknowledgements

This work was supported by the Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do RS and Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior with grants to LSC (CAPES 88887.616819/2021-00), PD-D (19/2551-0002016-3), and HF (21/2551-0000734-6 and 21/2551-0000734-6). We thank Pedro Henrique Fonseca and Leonardo Kerber for the useful tips on CT scans. We also thank Luís Flávio Lopes for the high-quality photographs and Caio Scartezini for helping identifying the bones.

## References

- Backwell, L. R., Parkinson, A. H., Roberts, E. M., d'Errico, F., & Huchet, J. B. 2012. Criteria for identifying bone modification by termites in the fossil record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 337/338: 72–87.
- Backwell, L., Huchet, J. B., Jashashvili, T., Dirks, P. H. G. M., & Berger, L. R. 2020. Termites and necrophagous insects associated with early Pleistocene (Gelasian) *Australopithecus sediba* at Malapa, South Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 560: 1–17.
- Battista, F., Ribeiro, A. M., Ferigolo, J., Schultz, C. L. “The Carnian Tales”: the post-mortem adventures of an *Exaeretodon riograndensis*. In: Paleo RS, 2021, *Anais...Porto Alegre*, p. 40.
- Behrensmeyer, A. K. 1978. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology*, 4(2): 150–162.
- Bornemissza, G. F. 1957. An analysis of Arthropod succession in Carrion and the effect of its decomposition on the soil fauna. *Australian Journal of Zoology*, 5(1): 1–12.
- Bourguignon, T., Lo, N., Cameron, S. L., Šobotník, J., Hayashi, Y., Shigenobu, S., Watanabe, D., Roisin, Y., Miura, T., & Evans, T. A. 2014. The evolutionary history of termites as inferred from 66 mitochondrial genomes. *Molecular Biology and Evolution*, 32(2): 406–421.
- Britt, B., Scheetz, R., & Dangerfield, A. 2008. A suite of dermestid beetle traces on dinosaur bone from the upper jurassic morrison formation, Wyoming, USA. *Ichnos: An International Journal of Plant and Animal*, 15(2): 59–71.
- Bromley, R. G. (1996). Trace Fossils: Biology, taphonomy and applications (2<sup>a</sup> ed.). Springer-Science+Business Media, B.V, 361p.
- Cabreira, S. F., Kellner, A. W. A., Dias-da-Silva, S., Roberto da Silva, L., Bronzati, M., Marsola, J. C. de A., Müller, R. T., Bittencourt, J. de S., Batista, B. J. A., Raugust, T., Carrilho, R., Brodt, A., & Langer, M. C. 2016. A Unique Late Triassic Dinosauromorph Assemblage Reveals Dinosaur Ancestral Anatomy and Diet. *Current Biology*, 26(22): 3090–3095.



- Charabidzé, D., Lavieille, V., & Colard, T. 2022. Experimental Evidence of Bone Lesions Due to Larder Beetle *Dermestes maculatus* (Coleoptera: Dermestidae). *Biology*, 11(9): 1–11.
- Collareta, A., Merella, M., Casati, S., di Cencio, A. di, Tinelli, C., & Bianucci, G. 2023. Polyplacophoran Feeding Traces on Mediterranean Pliocene Sirenian Bones: Insights on the Role of Grazing Bioeroders in Shallow-Marine Vertebrate Falls. *Life*, 13(327): 1–14.
- Desojo, J. B., Fiorelli, L. E., Ezcurra, M. D., Martinelli, A. G., Ramezani, J., da Rosa, Á. A. S., von Baczko, M. B., Trotteyn, M. J., Montefeltro, F. C., Ezpeleta, M., & Langer, M. C. 2020. The Late Triassic Ischigualasto Formation at Cerro Las Lajas (La Rioja, Argentina): fossil tetrapods, high-resolution chronostratigraphy, and faunal correlations. *Scientific Reports*, 10(1): 1–34.
- Dias-da-Silva, S., Sengupta, D. P., Cabreira, S. F., & da Silva, L. R. 2012. The presence of *Compsocerops* (Brachyopoidea: Chigutisauridae) (Late Triassic) in southern Brazil with comments on chigutisaurid palaeobiogeography. *Palaeontology*, 55(1): 163–172.
- Drumheller, S. K., Boyd, C. A., Barnes, B. M. S., & Householder, M. L. 2022. Biostratinomic alterations of an *Edmontosaurus* “mummy” reveal a pathway for soft tissue preservation without invoking “exceptional conditions.” *PLoS ONE*, 17(10): 1–25.
- Fejfar, O., & Kaiser, T. M. 2005. Insect Bone-Modification and Paleoecology of Oligocene Mammal-Bearing Sites in the Doupov Mountains, Northwestern Bohemia. *Palaeontologia Electronica*, 8(1): 1–11.
- Fastovsky, D. E., Badamgarav, D., Ishimoto, H., Watabe, M., & Weishampel, D. B. 1997. The Paleoenvironments of Tugrikin-Shireh (Gobi Desert, Mongolia) and Aspects of the Taphonomy and Paleoecology of *Protoceratops* (Dinosauria: Ornithischia). *PALAIOS*, 12(1): 59–70.
- Fontoura, E., Dentzien-Dias, P., Francischini, H. Primeiro registro de traços de insetos em ossos do Pleistoceno do Rio Grande do Sul, Brasil. *In: IV Simposio Latinoamericano de Icnología*, 2018, Anais..., Santa Marta, p. 64-65.

- Francischini, H., Paes Neto, V. D., Dentzien-Dias, P., da Rosa, Á. A. S., Leal, L. A., & Schultz, C. L. 2018. Traços de insetos nos ossos de *Unaysaurus tolentinoi* (Sauropodomorpha) do Triássico sul-brasileiro. *In: IV Simposio Latinoamericano de Icnología*, 2018, *Anais...*, Santa Marta, p. 57–59.
- Gatta, M., Rolfo, M. F., Salari, L., Jacob, E., Valentini, F., Scevola, G., Doddi, M., Neri, A., & Martín-Vega, D. (2021). Dermestid pupal chambers on Late Pleistocene faunal bones from Cava Muracci (Cisterna di Latina, central Italy): Environmental implications for the central Mediterranean basin during MIS 3. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 35: 1–11.
- Hasiotis, S. T., Fiorillo, A. R., & Hanna, R. R. 1999. Preliminary Report on Borings in Jurassic Dinosaur Bones: Evidence for Invertebrate-Vertebrate Interactions. *Miscellaneous Publication Utah Geological Survey*, 99(1): 193–200.
- Holden, A. R., Harris, J. M., & Timm, R. M. 2013. Paleocological and Taphonomic Implications of Insect-Damaged Pleistocene Vertebrate Remains from Rancho La Brea, Southern California. *PLoS ONE*, 8(7): 1–9.
- Höpner, S., & Bertling, M. 2017. Holes in Bones: Ichnotaxonomy of Bone Borings. *Ichnos: An International Journal of Plant and Animal*, 24(4): 259–282.
- Horn, B. L. D., Melo, T. M., Schultz, C. L., Philipp, R. P., Kloss, H. P., & Goldberg, K. 2014. A new third-order sequence stratigraphic framework applied to the Triassic of the Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil, based on structural and paleontological data. *Journal of South American Earth Sciences*, 55: 123–132.
- Huchet, J. B., Deverly, D., Gutierrez, B., & Chauchat, C. 2011. Taphonomic evidence of a human skeleton gnawed by termites in a Moche-civilisation grave at Huaca de la Luna, Peru. *International Journal of Osteoarchaeology*, 21(1): 92–102.
- Huchet, J. B., le Mort, F., Rabinovich, R., Blau, S., Coqueugniot, H., & Arensburg, B. 2013. Identification of dermestid pupal chambers on Southern Levant human bones: Inference for reconstruction of Middle Bronze Age mortuary practices. *Journal of Archaeological Science*, 40(10): 3793–3803.

- Kaiser, T. M. 2000. Proposed Fossil Insect Modification to Fossil Mammalian Bone from Plio-Pleistocene Hominid-Bearing Deposits of Laetoli (Northern Tanzania). *Ann. Entomol. Soc. Am*, 93(4): 693–700.
- Kirkland, J. I., Delgado, C. R., Chimedtseren, A., Hasiotis, S. T., & Fox, E. J. (1998). Insect? boreddinosaur skeletons and associated pupae from the Djadokhta Fm. (Cretaceous, Campanian). *Journal of Vertebrate Paleontology* 18(Supp3): 56A.
- Kitching, J. W. 1980. On some fossil arthropoda from the Limeworks, Makapansgat, Potgietersrus. *Palaeontologia. Africana*, 23: 63–68.
- Langer, M. C., & Schultz, C. L. 2000. A new species of the late Triassic rhynchosaur hyperodapedon from the Santa Maria formation of South Brazil. *Palaeontology*, 43(4): 633–652.
- Langer, M. C., Ribeiro, A. M., Schultz, C. L., & Ferigolo, J. 2007. The Continental Tetrapod-Bearing Triassic of South Brazil. *In: Lucas, S. G., & Spielmann, J. A. (Eds.). The Global Triassic: New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 41. Albuquerque, p. 201–218.
- Langer, M. C., Ramezani, J., & da Rosa, Á. A. S. 2018. U-Pb age constraints on dinosaur rise from south Brazil. *Gondwana Research*, 57: 133–140.
- Laudet, F., & Antoine, P. O. 2004. Dermestidae (Insecta: Coleoptera) pupal chambers from a Tertiary mammal bone (phosphorites of Quercy): Taphonomic and palaeoenvironmental implications. *Geobios*, 37(3): 376–381.
- Leal, L. A., Azevedo, S. A. K., & da Rosa, Á. A. S. 2002. Icnofósseis do Sítio Fossilífero de Água Negra, Formação Caturrita, Neotriássico do Sul do Brasil. *Arquivos Do Museu Nacional*, 60(3): 217–222.
- Martin, L. D., & West, D. L. 1995. The recognition and use of dermestid (Insecta, Coleoptera) pupation chambers in paleoecology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 113: 303–310.
- Medeiros, T., Francischini, H., Paes Neto, V., Schultz, C. Uma nova ocorrência de *Osteocallis* em ossos de tetrápodes da Zona de Associação de *Riograndia*. *In: Paleo RS, 2019, Anais...*, São João do Polêsine, p. 38.

- Milani, E. J., Souza, P. A., & Fernandes, L. A. 2007. Bacia do Paraná. *Boletim de Geociências Da Petrobras*, 15(2): 265–287.
- Müller, R. T., Ismael de Araújo-Júnior, H., Sandro Schiller Aires, A., Roberto-da-Silva, L., & Dias-da-Silva, S. 2015. Biogenic control on the origin of a vertebrate monotypic accumulation from the Late Triassic of southern Brazil. *Geobios*, 48: 331–340.
- Nascimento, D. L. do, & Netto, R. G. 2019. *Skolithos serratus* in paleosols: Paleobiological, paleoecological, and paleobiogeographical insights. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 530: 152–162.
- Netto, R. G. 2007. *Skolithos*-dominated piperock in nonmarine environments: An example from the Triassic caturrita formation, Southern Brazil. *SEPM Special Publications*, 88: 109–121.
- Nuorteva, M., & Kinnunen, K. A. 2008. Insect frass in Baltic amber. *Bulletin of the Geological Society of Finland*, 80(2): 105–124.
- Paes Neto, V. D., Parkinson, A. H., Pretto, F. A., Soares, M. B., Schwanke, C., Schultz, C. L., & Kellner, A. W. 2016. Oldest evidence of osteophagic behavior by insects from the Triassic of Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 453: 30–41.
- Paik, I. S. 2000. Bone chip-filled burrows associated with bored dinosaur bone in floodplain paleosols of the Cretaceous Hasandong Formation, Korea. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 157: 213–225.
- Parkinson, A. 2022. Modern bone modification by *Dermestes maculatus* and criteria for the recognition of dermestid traces in the fossil record. *Historical Biology*: 1–13.
- Parkinson, A. H. 2016. Traces of Insect Activity at Cooper's D Fossil Site (Cradle of Humankind, South Africa). *Ichnos: An International Journal of Plant and Animal*, 23(3/4): 322–339.
- Payne, J. A. (1965). A Summer Carrion Study of the Baby Pig *Sus Scrofa* Linnaeus. *Ecology*, 46(5), 592–602.

- Perea, D., Verde, M., Montenegro, F., Toriño, P., Manzuetti, A., & Roland, G. 2020. Insect trace fossils in glyptodonts from Uruguay. *Ichnos: An International Journal of Plant and Animal*, 27(1): 70–79.
- Philipp, R. P., Schultz, C. L., Kloss, H. P., Horn, B. L. D., Soares, M. B., & Basei, M. A. S. 2018. Middle Triassic SW Gondwana paleogeography and sedimentary dispersal revealed by integration of stratigraphy and U-Pb zircon analysis: The Santa Cruz Sequence, Paraná Basin, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 88: 216–237.
- Pirrone, C. A., Buatois, L. A., & Bromley, R. G. 2014. Ichnotaxobases for bioerosion trace fossils in bones. *Journal of Paleontology*, 88(1): 195–203.
- Pirrone, C. A., & Buatois, L. A. 2016. Bioeroded Dinosaur Bones: Novel Signatures of Necrophagous Activity in a Cretaceous Continental Environment. *Ichnos: An International Journal of Plant and Animal*, 23(3–4): 340–348.
- Quaggiotto, M. M., Evans, M. J., Higgins, A., Strong, C., & Barton, P. S. 2019. Dynamic soil nutrient and moisture changes under decomposing vertebrate carcasses. *Biogeochemistry*, 146(1): 71–82.
- Roberto-Da-Silva, L., Desojo, J. B., Cabreira, S. F., Aires, A. S. S., Müller, R. T., Pacheco, C. P., & Dias-Da-Silva, S. 2014. A new aetosaur from the upper triassic of the santa maria formation, southern brazil. *Zootaxa*, 3764(3): 240–278.
- Roberts, E., & Rogers, R. R. 2003. An experimental approach to identifying and interpreting dermestid (Insecta, Coleoptera) bone modification. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(Supp 3): 89A-90A.
- Roberts, E. M., Rogers, R. R., & Foreman, B. Z. 2007. Continental Insect Borings in Dinosaur Bone: Examples from the Late Cretaceous of Madagascar and Utah. *Journal of Paleontology*, 81(1): 201–208.
- Rogers, R. R. 1992. Non-Marine Borings in Dinosaur Bones from the Upper Cretaceous Two Medicine Formation, Northwestern Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 12(4): 528–531.
- Saneyoshi, M., Watabe, M., Suzuki, S., & Tsogtbaatar, K. 2011. Trace fossils on dinosaur bones from Upper Cretaceous eolian deposits in Mongolia: Taphonomic

interpretation of paleoecosystems in ancient desert environments. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 311(1/2): 38–47.

- Savrda, C. E., Blanton-Hooks, A. D., Collier, J. W., Drake, R. A., Graves, R. L., Hall, A. G., Nelson, A. I., Slone, J. C., Williams, D. D., & Wood, H. A. 2000. Taenidium and associated ichnofossils in fluvial deposits, cretaceous tuscaloosa formation, eastern Alabama, southeastern U.S.A. *Ichnos*, 7(3): 227–242.
- Schultz, C. L., Martinelli, A. G., Soares, M. B., Pinheiro, F. L., Kerber, L., Horn, B. L. D., Pretto, F. A., Müller, R. T., & Melo, T. P. 2020. Triassic faunal successions of the Paraná Basin, southern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 104: 1–24.
- Schwanke, C., & Kellner, A. 1999. Presence of insect? borings in synapsid bones from the terrestrial Triassic of Santa Maria Formation, southern Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19(sup003): 74A-74A.
- Serrano-Brañas, C. I., Espinosa-Chávez, B., & Maccracken, S. A. 2018. Insect damage in dinosaur bones from the Cerro del Pueblo Formation (Late Cretaceous, Campanian) Coahuila, Mexico. *Journal of South American Earth Sciences*, 86: 353–365.
- Smith, K. 1986. *A Manual of Forensic Entomology*. London, British Museum (Natural History) and Cornell University Press, 205 p.
- Thorne, B. L., & Kimsey, R. B. 1983. Attraction of Neotropical Nasutitermes Termites to. *Biotropica*, 15(4): 295–296.
- Watson, J. A. L., & Abbey, H. M. 1986. The Effects of Termites (Isoptera) on Bone: Some Archeological Implications. *Sociobiology*, 11(3): 245–254.
- West, D. L., & Hasiotis, S. T. Trace Fossils in an Archaeological Context: Examples from Bison Skeletons, Texas, USA. *In: Miller, W. (Ed.). Trace Fossils: Concepts, Problems, Prospects*. Elsevier, p. 545–561.
- Wrobel, G. D., & Biggs, J. (2018). Osteophagous insect damage on human bone from Je'reftheel, a Maya mortuary cave site in west-central Belize. *International Journal of Osteoarchaeology*, 28(6): 745–756.

- Xing, L., Roberts, E. M., Harris, J. D., Gingras, M. K., Ran, H., Zhang, J., Xu, X., Burns, M. E., & Dong, Z. 2013. Novel insect traces on a dinosaur skeleton from the Lower Jurassic Lufeng Formation of China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 388: 58–68.
- Xing, L., Parkinson, A. H., Ran, H., Pirrone, C. A., Roberts, E. M., Zhang, J., Burns, M. E., Wang, T., & Choiniere, J. 2016. The earliest fossil evidence of bone boring by terrestrial invertebrates, examples from China and South Africa. *Historical Biology*, 28(8): 1108–1117.
- Zanetti, N. I., Visciarelli, E. C., & Centeno, N. D. 2014. Taphonomic marks on pig tissue due to cadaveric coleoptera activity under controlled conditions. *Journal of Forensic Sciences*, 59(4): 997–1001.
- Zanetti, N. I., Visciarelli, E. C., & Centeno, N. D. 2015a. Marks caused by the scavenging activity of *Necrobia rufipes* (Coleoptera: Cleridae) under laboratory conditions. *Journal of Forensic and Legal Medicine*, 33: 116–120.
- Zanetti, N. I., Ferrero, A. A., & Centeno, N. D. 2015b. Modification of postmortem wounds by *Dermestes maculatus* (Coleoptera: Dermestidae) activity: A preliminary study. *Journal of Forensic and Legal Medicine*, 36: 22–24
- Zanetti, N. I., Ferrero, A. A., & Centeno, N. D. 2019a. Scavenging Activity of *Dermestes maculatus* (Coleoptera: Dermestidae) on Burned Cadaveric Tissue. *Neotropical Entomology*, 48(6): 1001–1013.
- Zanetti, N. I., Ferrero, A. A., & Centeno, N. D. 2019b. Depressions of *Dermestes maculatus* (Coleoptera: Dermestidae) on bones could be pupation chambers. *American Journal of Forensic Medicine and Pathology*, 40(2): 122–124.
- Zerfass, H., Lavina, E. L., Schultz, C. L., Garcia, A. J. V., Faccini, U. F., & Chemale, F. 2003. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of Southernmost Brazil: A contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. *Sedimentary Geology*, 161: 85–105.
- Zhang, S. Q., Che, L. H., Li, Y., Dan, L., Pang, H., Ślipiński, A., & Zhang, P. 2018. Evolutionary history of Coleoptera revealed by extensive sampling of genes and species. *Nature Communications*, 9(205): 1–11.

## ANEXOS

### Resumo apresentado no evento Paleo RS 2021

NOVOS REGISTROS DE *Osteocallis* isp. PARA A ZONA DE ASSOCIAÇÃO DE *Hyperodapedon*, CARNIANO, SUPERSEQUÊNCIA SANTA MARIA, RS

L. CUNHA<sup>1</sup>; P. DENTZIEN-DIAS<sup>2</sup>; H. FRANCISCHINI<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS. <sup>2</sup>Instituto de Oceanografia, Universidade Federal do Rio Grande, Rio Grande, RS.

<sup>3</sup>Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS.

*lucca98cunha@hotmail.com; pauladentzien@gmail.com; heitor.francischini@ufrgs.br*

Ícnofósseis são ferramentas essenciais no estudo do comportamento de organismos no passado geológico. Traços de bioerosão em ossos têm o potencial de revelar aspectos do fluxo de nutrientes de ecossistemas marinhos e continentais, e ampliar o conhecimento sobre o papel ecológico de diferentes organismos em comunidades extintas, incluindo insetos. Traços de insetos em ossos da Supersequência Santa Maria já foram reportados para as zonas de associação (ZAs) de *Dinodontosaurus*, *Hyperodapedon* e *Riograndia*, compreendendo um intervalo que vai do Ladiniano ao Noriano. Entre os traços já reportados para o Triássico gaúcho estão os do gênero *Osteocallis*, inclusive com a ocorrência mais antiga de *O. mandibulus* na ZA de *Hyperodapedon* (Carniano) e com uma nova icnoespécie, *O. infestans*. Aqui, reportamos novos registros de *Osteocallis* isp. em fragmentos cranianos de um único indivíduo de rincossauro *Hyperodapedon* encontrado no Sítio Pivetta (São João do Polêsine-RS). Até o momento foram identificados 16 fragmentos com traços de bioerosão, dentre os quais pelo menos sete apresentam trilhas compostas por estrias arqueadas e aparentemente pareadas, localizadas na porção externa do osso cortical e sem ramificações, atribuíveis a *Osteocallis*. Os fragmentos foram fotografados e analisados pelo *software* ImageJ. As 12 trilhas já observadas têm comprimento entre 1,8 mm e 17,7 mm e larguras que variam de 0,5 mm a 6,7 mm. Uma das trilhas apresenta uma concentração circular de estrias em uma das extremidades, constituindo uma morfologia diferente da esperada para *Osteocallis*. A preservação de um dos fragmentos gerou um tipo de molde natural que preservou as trilhas em relevo convexo, facilitando a observação do caráter arqueado e pareado das estrias. Neste mesmo fragmento, três trilhas possuem uma das extremidades em contato com uma concentração de estrias, porém sem formato circular. O trabalho encontra-se em fase preliminar e outros materiais ainda carecem de observação detalhada. [CAPES 88887.616819/2021-00]



## Resumo apresentado no XXVII Congresso Brasileiro de Paleontologia

### NOVOS TRAÇOS DE BIOEROSÃO EM OSSOS DA ZONA DE ASSOCIAÇÃO DE *HYPERODAPEDON*, CARNIANO, SUPERSEQUÊNCIA SANTA MARIA, RS

LUCCA SANTOS DA CUNHA<sup>1</sup>, PAULA DENTZIEN-DIAS<sup>2</sup>, HEITOR ROBERTO DIAS FRANCISCHINI<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS; <sup>2</sup>Instituto de Oceanografia, Universidade Federal do Rio Grande, Rio Grande, RS; <sup>3</sup>Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS. [lucca98cunha@hotmail.com](mailto:lucca98cunha@hotmail.com), [pauladentzien@gmail.com](mailto:pauladentzien@gmail.com), [heitor.francischini@ufrgs.br](mailto:heitor.francischini@ufrgs.br)

Traços de bioerosão em ossos são icnofósseis que revelam a interação entre organismos no passado geológico e são ferramentas importantes na compreensão das relações ecológicas de comunidades extintas. Entre os possíveis produtores destes traços em ambientes continentais estão os insetos, para os quais se inferem os comportamentos de osteofagia, necrofagia, pupação etc. Traços de insetos em ossos da Supersequência Santa Maria já foram reportados para as zonas de associação (ZAs) de *Dinodontosaurus* (Ladiniano-Carniano), *Hyperodapedon* (Carniano) e *Riograndia* (Noriano), incluindo os registros mais antigos dos icnotáxons *Cubiculum inornatus* (ZA de *Dinodontosaurus*) e *Osteocallis mandibulus* (ZA de *Hyperodapedon*), além de uma nova icnoespécie para o gênero *Osteocallis*, *O. infestans*. Aqui, reportamos novos traços identificados em fragmentos cranianos (aparentemente de um único indivíduo) de um rincossauro *Hyperodapedon* encontrado no Sítio Pivetta (São João do Polêsine-RS). Características tafonômicas indicam que este espécime sofreu fragmentação e desarticulação antes de seu soterramento final. Foram identificados traços de bioerosão em 16 fragmentos, os quais foram fotografados sob diferentes ângulos de iluminação e analisados no software ImageJ. Identificamos três diferentes morfotipos de traços de bioerosão: trilhas compostas por estrias, tubo convexo e tubos côncavos. Sete dos materiais fotografados apresentam o morfotipo de trilhas de estrias arqueadas e aparentemente pareadas, pertencentes a *Osteocallis*. No total foram observadas 12 trilhas com comprimentos que variam de 1,8 mm a 17,7 mm e largura entre 0,5 mm a 6,7 mm. Uma das trilhas apresenta uma concentração circular de estrias em uma das extremidades, diferenciando-se da morfologia esperada para *Osteocallis*. Associado a duas trilhas ocorre um tubo horizontal, alongado, semicircular em corte transversal, que perfura o osso cortical e foi preservado em relevo convexo, revelando um preenchimento composto por sedimento e lascas de osso. Este morfotipo é atribuível a *Amphifaoichnus*, porém sua identificação a nível específico demanda a análise da estrutura interna, o que pretende-se alcançar através de microtomografia computadorizada. Também associado a uma trilha, ocorre um tubo parcialmente colapsado, com paredes côncavas e extremidade arredondada, perfurando o osso cortical. Uma morfologia semelhante é encontrada em outro fragmento, porém com melhor preservação. A morfologia destes tubos côncavos é semelhante à descrita para *Amphifaoichnus*, porém não apresentam preenchimento preservado, o que poderia ser resultado de processos tafonômicos. A única ocorrência reportada de *Amphifaoichnus* é em ossos do Neocretáceo da Argentina, de modo que, se confirmada sua presença em ossos do Carniano, o registro deste icnotáxon será expandido em mais de 140 milhões de anos. O estudo ainda se encontra em fase preliminar e mais materiais estão sob análise, de modo que a abundância e diversidade de morfotipos de bioerosão em ossos da Supersequência Santa Maria tende a aumentar, enriquecendo o conhecimento sobre as interações entre invertebrados e substratos ósseos durante o Triássico. [CAPES 88887.616819/2021-00].

Resumo apresentado no evento Paleo RS 2022

## A MAIS ANTIGA OCORRÊNCIA DE *AMPHIFAOICHNUS*, CARNIANO (NEOTRIÁSSICO) DA SUPERSEQUÊNCIA SANTA MARIA, RIO GRANDE DO SUL

Lucca Cunha<sup>1\*</sup>, Paula Dentzien-Dias<sup>2</sup>, Heitor Francischini<sup>3</sup>

1: Programa de Pós-Graduação em Geociências, UFRGS.

2: Instituto de Oceanografia, FURG.

3: Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, UFRGS.

\*lucca98cunha@hotmail.com

Bioerosões produzidas por insetos em ossos são icnofósseis com grande importância paleoecológica e tafonômica, sendo evidências diretas da interação entre invertebrados e restos esqueléticos de vertebrados. O estudo das morfologias destes traços pode revelar a variedade etológica no uso do substrato ósseo, permitindo uma maior compreensão da complexidade de ecossistemas tão antigos quanto os do Triássico. A icnotaxonomia auxilia neste estudo e facilita a identificação de comportamentos específicos que geram morfologias reconhecíveis. O icnogênero *Amphifaoichnus* é diagnosticado por tubos alongados localizados na interface entre osso e sedimento e penetrando o osso cortical, preenchidos por sedimento inconsolidado e lascas de osso. Até o momento, a única ocorrência reportada é no Cretáceo Superior da Argentina. Aqui apresentamos a primeira ocorrência de *Amphifaoichnus* em ossos da Supersequência Santa Maria, Rio Grande do Sul. Os materiais provêm do Sítio Pivetta, São João do Polêsine, e consistem em elementos cranianos do rincossauro *Hyperodapedon* (Zona de Associação de *Hyperodapedon*). Ao todo, 520 fragmentos foram prospectados e traços de bioerosão foram encontrados em 29, sendo identificadas trilhas de estrias, agrupamentos de estrias e escavações. As escavações são alongadas e arredondadas em corte transversal; Três delas são tubos alongados penetrando osso cortical e esponjoso com 9,6–22,2 mm de comprimento e 3,9–9,1 mm de largura. Duas das escavações possuem preenchimento preservado em relevo positivo, composto por sedimento idêntico à matriz rochosa e lascas de osso. A outra escavação está preservada em relevo negativo, mas um preenchimento semelhante é encontrado em sua base e junto à sua borda. Esta morfologia é atribuível a *Amphifaoichnus*, porém uma classificação icnoespecífica demandaria a confecção de lâminas petrográficas para a análise da distribuição das lascas de osso no preenchimento, o que ainda não foi realizado. Uma microtomografia computadorizada feita em um dos fragmentos possibilitou a identificação de estruturas que indicam um preenchimento meniscado no interior da escavação, algo não reportado para *A. seilacheri*. A ocorrência de *Amphifaoichnus* na Supersequência Santa Maria expande o registro deste icnotáxon em mais de 140 milhões de anos, indicando a existência de certo grau de especialização para o consumo de ossos por insetos já no Neotriássico. Ainda, este registro ressalta a importância e complexidade do comportamento osteofágico dos insetos nos ecossistemas do Triássico gaúcho.

**Agradecimentos:** CAPES [88887.616819/2021-00].