

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

VOLTAIRE DUTRA PAES NETO

**TRAÇOS FÓSSEIS DE INSETOS EM OSSOS DE VERTEBRADOS DO**  
**TRIÁSSICO MÉDIO E TARDIO DO BRASIL**

ORIENTADOR – PROF<sup>a</sup>. DR<sup>a</sup>. MARINA BENTO SOARES

Porto Alegre

2016

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

**TRAÇOS FÓSSEIS DE INSETOS EM OSSOS DE VERTEBRADOS DO  
TRIÁSSICO MÉDIO E TARDIO DO BRASIL**

VOLTAIRE DUTRA PAES NETO

ORIENTADOR – PROF<sup>a</sup>. DR<sup>a</sup>. MARINA BENTO SOARES

**BANCA EXAMINADORA**

Dr<sup>a</sup> Cecília Pirrone - Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales (IANIGLA), Argentina

Dr<sup>a</sup> Paula Dentzien Dias Francischini – Universidade Federal do Rio Grande (FURG), Brasil

Dr<sup>a</sup> Karen Adami Rodrigues – Universidade Federal de Pelotas (UFPEL), Brasil

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

Porto Alegre - 2016

Paes Neto, Voltaire Dutra

Traços fósseis de insetos em ossos de vertebrados do Triássico médio e tardio do Brasil. / Voltaire Dutra Paes Neto. - Porto Alegre: IGEO/UFRGS, 2016.

[106 f.] il.

Dissertação (Mestrado).- Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Programa de Pós-Graduação em Geociências. Instituto de Geociências. Porto Alegre, RS - BR, 2016.

Orientador(es):Marina Bento Soares

1. Icnofósseis 2. Bioerosões 3. Osteofagia 4. Osteocallis I.  
Título.

CDU 55

Catálogo na Publicação

Biblioteca Instituto de Geociências - UFRGS

Veleida Ana Blank CRB 10/571

*“We, with our primary interests in evolutionary theory, would never have become paleontologists had we regarded the data of our field as fundamentally unavailable for evolutionary insight. Of course the data of paleontology will inspire macroevolutionary theory and play a major role in testing it.*

*Where else would we go?”*

S.J. Gould e N. Eldredge se defendendo de críticas ao Equilíbrio Pontuado em *“Punctated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered”*, *Paleobiology* (1977).

## AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente aos meus pais que dentre as muitas dificuldades sempre encontraram motivação para me apoiar nesta jornada.

À minha família, sempre atenciosos sobre assuntos paleontológicos e biológicos.

A minha namorada, Marcela Proença, que sempre esteve ao meu lado, mesmo quando discutíamos sobre fósseis ou quando caminhávamos na praia à procura de ossos. Obrigado por partilhar estes momentos comigo.

Aos colaboradores desta pesquisa Flávio Augusto Pretto, Cibele Schwanke, Alexander Kellner, Cesar L. Schultz e principalmente a Alexander Parkinson, que contribuiu de maneira decisiva para o desenvolvimento desta pesquisa.

Agradeço a minha orientadora, por confiar em mim, e motivar a realização desta e de outras pesquisas não-usuais. Obrigado por todo o apoio nestes últimos 6 anos!

Agradeço aos colegas de laboratório pela construção de diversas experiências e convivências de cunho mais que acadêmico. Alguns contribuíram com diversas discussões e críticas a este trabalho, são eles: Agustin Martinelli, Marcos Sales, Paulo Romo de Vivar, Tomaz P. Melo, Ana E. Quezado e, em especial, a Heitor Francischini que me motivou a me manter na icnologia! Agradeço a todos!

Aos diversos amigos que cultivei ao longo da graduação e do mestrado, principalmente aqueles que de algum modo influenciaram nesta pesquisa, são eles: Jéssica Alvarenga, Fábio Melo e aos colegas do excelente “Curso em Biologia Evolutiva”.

Agradeço a Dr. Raymond R. Rogers e ao Dr. Eric Roberts por enviar informações adicionais sobre os espécimes originais de *Osteocallis mandibulus*.

Ao CNPq e ao PPGGEO-UFRGS pelo amparo durante toda esta pesquisa.

Aos profissionais que tornaram esta pesquisa viável, entre eles, Luiz Flávio Lopes (IGEO-UFRGS), Marcelo Vieira (HCPA), Márcio B. Martins (IBIO-UFRGS), Renata Perez (IBIO-UFRGS).

## RESUMO

Esta dissertação de mestrado apresenta as mais antigas evidências conhecidas de comportamento osteofágico de insetos em ambientes sedimentares continentais do Triássico Médio e Superior da Supersequência Santa Maria, Bacia do Paraná, Brasil. Amostras de ossos provenientes da Zona de Associação de *Dinodontosaurus* (Sequência Pinheiros-Chiniquá – Triássico Médio) e da Zona de Associação de *Hyperodapedon* (Sequência Candelária – Triássico Tardio) foram analisadas e diversos traços foram identificados e descritos, incluindo tubos, perfurações e canais. Esta dissertação apresenta um panorama do conhecimento atual sobre traços de bioerosão em ossos, e, ao final o manuscrito intitulado “Oldest evidences of osteophagic behavior of insects from the Triassic of Brazil”, submetido ao periódico *Paleoecology, Paleoclimatology and Paleogeography*. Reportamos neste manuscrito a presença de *Cubiculum inornatus* para o Triássico Médio, e *Osteocallis mandibulus* para o Triássico Superior, incluindo uma nova icnoespécie para este icnogênero. A ocorrência destes traços sugere que insetos com comportamento bioerosivo surgiram nos ambientes gondwânicos do Triássico, dispersando-se no transcorrer do Mesozoico, e atingindo uma distribuição cosmopolita durante o Cretáceo.

## ABSTRACT

This master degree dissertation reports the earliest known evidence of osteophagy by invertebrates in a continental setting from the Middle and Late Triassic Santa Maria Supersequence, Paraná Basin, Brazil. Bone samples from the *Dinodontosaurus* Assemblage Zone (Pinheiros-Chiniquá Sequence – Middle Triassic) and the *Hyperodapedon* Assemblage Zone (Candelária Sequence – Late Triassic) were analyzed and a number of trace morphologies were identified and described, including tubes, holes and channels. This dissertation presents an overview of the present knowledge about bone bioerosion, and at the end the manuscript entitled “Oldest evidences of osteophagic behavior of insects from the Triassic of Brazil”, submitted to *Paleoecology, Paleoclimatology and Paleogeography* journal. We report on that manuscript the occurrence of *Cubiculum inornatus* to the Middle Triassic, and *Osteocallis mandibulus* to the Late Triassic, including a new ichnospecies for this ichnogenus. The occurrence of these trace morphologies suggests that the insects with bone-modification behavior arose in Triassic gondwanic environments, dispersing through the Mesozoic, and achieving a more cosmopolitan distribution during the Cretaceous.

## SUMÁRIO

### PARTE I:

1. ESTRUTURA DA DISSERTAÇÃO.....	04
2. INTRODUÇÃO.....	05
3. OBJETIVOS.....	07
4. ESTADO DA ARTE.....	08
4.1. Paleocnologia de traços em ossos.....	08
4.2. Etologia das bioerosões ósseas.....	09
4.3. Icnotaxobases de bioerosões ósseas.....	15
4.4. Icnotáxons de bioerosões ósseas.....	18
4.5. Contextualização dos traços produzidos por invertebrados em ambientes continentais.....	31
4.6. O registro icnofóssil de bioerosões de invertebrados em ambientes continentais.....	38
5. CONTEXTUALIZAÇÃO DOS MATERIAIS ANALISADOS.....	44
5.1 Contexto Bioestratigráfico.....	44
5.2 Material e Métodos.....	46
6. ANÁLISE INTEGRADORA.....	48
6.1 Resultados e conclusões.....	49
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	51

### PARTE II:

ANEXO 1 – MANUSCRITO DO ARTIGO.....	67
-------------------------------------	----

## PARTE I

### 1. ESTUTURA DA DISSERTAÇÃO

Esta dissertação está estruturada de acordo com a *Norma 103 – Submissão de teses e dissertações na forma de artigos – do Programa de Pós-Graduação em Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (PPGGEO-UFRGS)*.

O texto está dividido em duas partes, sendo apresentados na primeira a Introdução, os Objetivos, o Estado da Arte, a Contextualização dos Materiais Analisados e a Análise Integradora. Na seção **4. Estado da arte** faz-se um panorama do conhecimento atual sobre traços em ossos, com maior ênfase naqueles de ambientes continentais, e, especialmente, os vinculados ao grupo dos invertebrados. Na seção **5. Contextualização dos materiais analisados** faz-se uma caracterização geral sobre os materiais analisados, indicando seu contexto bioestratigráfico bem como a metodologia empregada. Na seção **6. Análise Integradora** busca-se destacar os principais aspectos desta pesquisa em relação ao panorama do conhecimento sobre traços em ossos, bem como dar destaque para os resultados mais relevantes obtidos neste trabalho.

Na segunda parte, está anexado o manuscrito “**Oldest evidences of osteophagic behavior of insects from the Triassic of Brazil**”, submetido ao periódico *Paleoecology, Paleoclimatology and Paleogeography*, da Editora Elsevier.

## 2. INTRODUÇÃO

Normalmente associadas à atividade necrofágica, modificações ósseas de origem biogênica são evidências diretas do comportamento de organismos capazes de bioerodir tecidos ósseos. Portanto, quando observadas em elementos ósseos fósseis, estes traços podem fornecer relevantes inferências tafonômicas, paleoecológicas e paleobiológicas. Segundo Derry (1911), particularmente os insetos são reconhecidos desde antes do século XX como agentes bioerosivos em ossos, e atualmente vincula-se, principalmente, esta atividade a famílias de Isoptera (cupins) e Coleoptera (besouros). Neste último, em particular à família Dermestidae.

No registro fóssil, identifica-se uma expressiva atividade bioerosiva de insetos, em ossos, no final do Mesozoico e no Cenozoico. Muitos destes traços foram interpretados por diversos autores como evidências da atividade de cupins ou de dermestídeos, inclusive em casos com datações mais antigas que a provável origem destes grupos no Cretáceo Superior (e.g. HASIOTIS; FIORILLO; HANNA, 1999; CHIN; BISCHOP, 2004; HASIOTIS, 2004; DANGERFIELD *et al.*, 2005; BRITT; SCHEETZ; DANGERFIELD, 2008; BADER; HASIOTIS; MARTIN, 2009; XING *et al.*, 2013; XING *et al.*, 2015). Entretanto, diversos icnólogos apontam que a eficácia na identificação do agente produtor é dependente de nosso conhecimento sobre a neoicnologia, que, por sua vez, para os grupos bioerosivos de ossos, está em um estágio muito inicial; e isso se reflete na paleoicnologia de insetos de modo geral (GENISE *et al.*, 2005; PIRRONE; BUATOIS; BROMLEY, 2014; PIRRONE; BUATOIS; RIGA, 2014). Por exemplo, apenas recentemente os padrões deixados por cupins e dermestídeos receberam especial atenção (BACKWELL *et al.*, 2012; ROBERTS; ROGERS; FOREMAN, 2003; PARKINSON, 2013; HOLDEN *et al.*, 2013; ZANETTI *et al.*, 2014). Além disso, grupos outrora negligenciados, como o das baratas, o dos gastrópodes e o dos besouros não-dermestídeos parecem se mostrar também como importantes agentes bioerosivos (PARKINSON, 2013; HOLDEN *et al.*, 2013; ZANETTI; VISCIARELLI; CENTENO, 2015).

De qualquer modo, traços vinculados à atividade de insetos em ossos têm sido reportados para o Jurássico, Cretáceo, Paleógeno, Neógeno e para o Quaternário. Sendo os registros mais antigos atribuídos a insetos provenientes de fósseis de tetrápodes de idade triássica encontrados na Supersequência Santa Maria que aflora no sul do Brasil. Trabalhos publicados recentemente, de cunho

mais sistemático e filogenético, aludem à presença de tais traços em ossos desta unidade estratigráfica (RAUGUST; LACERDA; SCHULTZ, 2013; MÜLLER *et al.*, 2015), porém trabalhos específicos sobre esta temática permanecem na forma de resumo (SCHWANKE; KELLNER, 1999) e em monografia não publicada (PAES, 2013).

Justifica-se, assim, a revisão destes registros triássicos já reportados, bem como a descrição de novas ocorrências, objetivando um entendimento mais refinado sobre os traços de insetos em ossos da Supersequência Santa Maria, no contexto da importância deste tipo de interação paleoecológica para a icnologia e para um melhor entendimento da dinâmica ecológica dos ecossistemas mesozoicos.

### 3. OBJETIVOS

#### 3.1. Objetivos Gerais

Almeja-se com este mestrado realizar a revisão dos registros não publicados de traços em ossos atribuídos a insetos do Triássico Médio e Superior da Supersequência Santa Maria, bem como a inclusão de novos registros para o Triássico Médio. A partir disso, busca-se levantar as implicações tafonômicas, paleobiológicas e paleocológicas que tais ocorrências trazem para a compreensão da complexidade dos ecossistemas mesozóicos continentais.

#### 3.2. Objetivos específicos

- Descrever e diagnosticar traços em elementos ósseos fósseis da Sequência Pinheiros-Chiniquá, provenientes da Zona de Associação de *Dinodontosaurus* (~Ladiniano – final do Triássico Médio) reportados preliminarmente por Schwanke & Kellner (1999);
- Descrever e diagnosticar novos traços em elementos ósseos fósseis da Sequência Pinheiros-Chiniquá, provenientes da Zona de Associação de *Dinodontosaurus* (~Ladiniano – final do Triássico Médio);
- Descrever e diagnosticar traços em elementos ósseos fósseis da Sequência Candelária, provenientes da Zona de Associação de *Hyperodapedon* (~Carniano – início do Triássico Superior) reportados preliminarmente por Paes (2013);
- Analisar os padrões de traços de insetos encontrados, a fim de relacioná-los com icnofósseis descritos na literatura e, eventualmente, reconhecer padrões inéditos;
- Tecer considerações icnológicas, tafonômicas, paleoecológicas e paleobiológicas acerca do registro destes traços nos ecossistemas continentais triássicos;

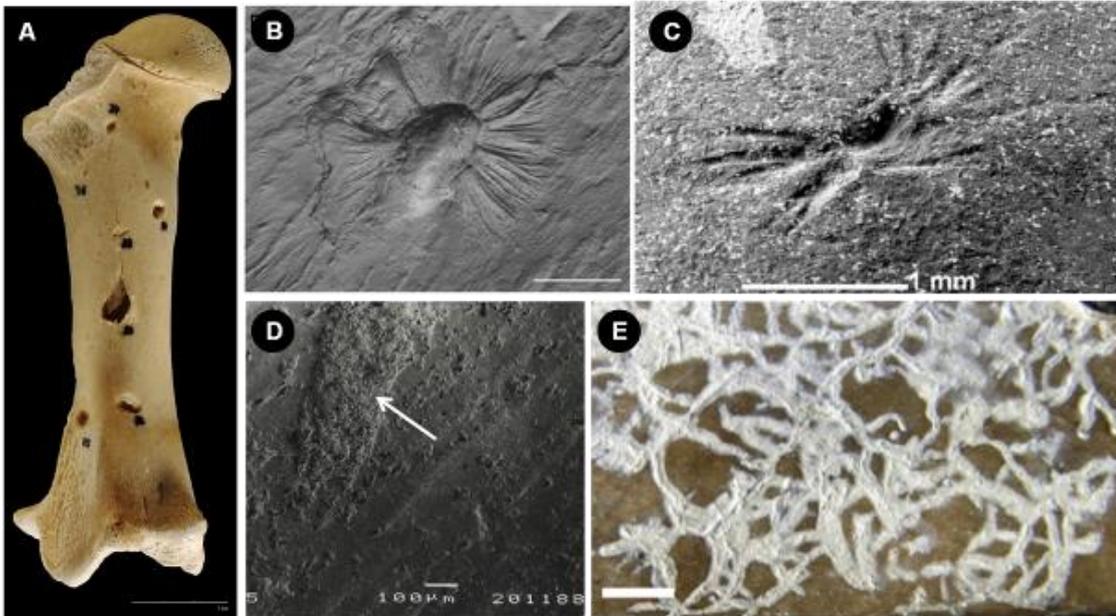
## 4. ESTADO DA ARTE

### 4.1. Paleocnologia de traços em ossos

A Icnologia é a ciência responsável pela investigação e compreensão dos vestígios deixados pela atividade orgânica (e.g. pegadas, escavações, perfurações, fezes), sendo, no caso dos fósseis, atendida pelo ramo conhecido por Paleocnologia. Bioerosões representam a atividade de organismos em modificar/perfurar (*boring*) substratos duros (e.g. rochas, conchas, ossos), diferindo de outras atividades envolvendo substratos inconsolidados, como os processos de escavação (*burrowing*) (WARME, 1975). Historicamente as bioerosões em ambientes marinhos receberam maior atenção que aquelas produzidas em ambientes sedimentares continentais. Em geral, pontuais e distantes do foco das pesquisas icnológicas estão os estudos das bioerosões em tecidos ósseos, tanto em ambientes marinhos, como, e principalmente, aqueles em ambientes continentais (e.g. PIRRONE; BUATOIS; BROMLEY, 2014).

Entretanto, estudos mais recentes têm demonstrado o potencial, outrora negligenciado, da paleocnologia de traços em ossos em prover informações sobre a etologia dos agentes bioerosivos, incluindo as implicações paleoecológicas (e.g. interações e aspectos da comunidade), tafonômicas (e.g. assinaturas bioestratinômicas) e até paleobiológicas (e.g. padrões macroevolutivos) deste tipo de interação (BEHRENSMEYER, 1978; HILL, 1980; LYMAN, 1994; KAISER, 2000; ROBERTS; ROGERS; FOREMAN, 2007; BACKWELL *et al.*, 2012; PIRRONE; BUATOIS; BROMLEY, 2014; PIRRONE; BUATOIS; RIGA, 2014).

Diversos são os agentes potenciais ou reconhecidos por bioerodir elementos ósseos (Figura 01), sendo os mais típicos: os procariotos (JANS, 2008), os fungos (SARJEANT, 1975), as plantas (BEHRENSMEYER, 1978), os vertebrados (HAYNES 1980; 1983), os insetos (SCHROEDER *et al.*, 2002; BACKWELL ET AL., 2012), os bivalves (TAPANILA *et al.*, 2004), os gastrópodes (DIRKS *et al.* 2015), os anelídeos poliquetas (ROUSE; GOFFREDI, VRIJENHOEK, 2004), os equinodermos (DANISE *et al.* 2015), entre outros grupos (ver BELAÚSTEGUI *et al.*, 2012, FERNANDÉZ-JALVO & ANDREWS, 2011).



**Figura 01** – Exemplos de traços em tecidos ósseos. A) Traços de mordida de crocodilo em fêmur de mamífero recente, escala 3 cm (retirado de BAQUEDANO; DOMÍNGUEZ-RODRIGO; MUSIBA, 2012). B) Traços de cupins atuais em osso intemperizado de bovino (traço observado em réplica de resina), escala 1 mm (retirado de BACKWELL *et al.*, 2012). C) Traço fóssil relacionado à ação de cupins em fêmur de cavídeo do Pleistoceno tardio (retirado de POMI; TONNI, 2011), veja semelhança com o traço mostrado em B. D) Traços de raízes em mandíbula de gazela atual (retirado e modificado de DOMÍNGUEZ-RODRIGO; MARTINEZ-NAVARRO, 2012). Traços possivelmente produzidos por micróbios em osso metapodial de bovino recente, escala de 2 mm (retirado de BLUMENSCHINE *et al.*, 2007).

#### 4.2. Etologia das bioerosões ósseas

Cada grupo apresenta um comportamento bioerosivo distinto, o que inclui não apenas a motivação para a produção dos traços, mas também os mecanismos e os momentos em que estes são produzidas. Por exemplo, muitos organismos utilizam ação mecânica (e.g. vertebrados, equinodermos, bivalves, gastrópodes e insetos), enquanto outros, ação química (e.g. procariotos, fungos, plantas, bivalves e outros grupos de invertebrados) para bioerodir ossos.

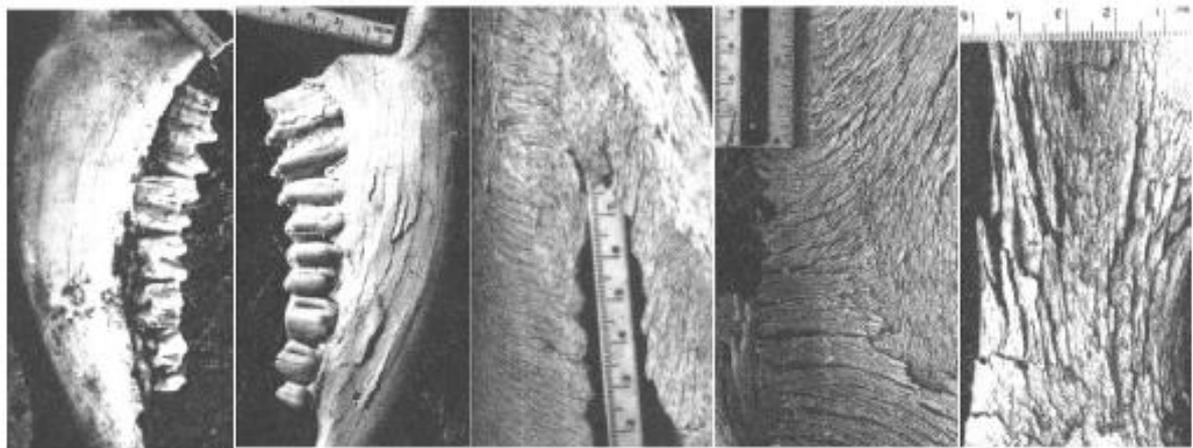
A distinção entre traços gerados por estes distintos grupos, bem como entre outras formas de modificação óssea (ou seja, marcas *sensu* MIKULÀS *et al.*, 2006) pode ser uma tarefa bastante complexa. Marcas deixadas pelo pisoteio (*trampling marks*), intemperismo (*weathering marks*), paleopatologias (caracterizadas pela presença de cicatrizações e neoformações ósseas), ou mesmo a impressão de vasos sanguíneos (e.g. canais e sulcos) e forâmens (e.g. perfurações) podem

mimetizar certos traços biogênicos, tornando a pormenorizada comparação entre os padrões uma ferramenta imprescindível (BEHRENSMEYER, 1978; HAYNES, 1980; BEHRENSMEYER; GORDON; YANAGI, 1986; OLSEN; SHIPMAN, 1988; BEHRENSMEYER, 1991; ROTHSCCHILD; MARTIN, 2006; DOMINGUEZ-RODRIGO; MARTINEZ-NAVARRO, 2012; PIRRONE; BUATOIS; BROMLEY, 2014). Na Tabela 1 são apresentados detalhes generalizados dos padrões destas marcas; a Tabela 02 traz um resumo dos padrões dos estágios de intemperismo devido à exposição subaérea estabelecidos por Behrensmeyer (1978) e Tappen (1994) (ver também Figura 02).

**Tabela 01.** Resumo dos principais padrões observados em marcas que infligem os tecidos ósseos, segundo diversas fontes.

<b>Tipo de Marca</b>	<b>Padrões observados</b>
<b>Pisoteio*</b>	Arranhões e estrias subparalelos e rasos.
<b>Intemperismo*</b>	Ver Tabela 02.
<b>Paleopatologias</b>	Pontuações, câmaras ou perda óssea irregular seguida, normalmente, por neoformação óssea e crescimento diferenciado.
<b>Vasos sanguíneos</b>	Estrias, sulcos e perfurações.
<b>Forâmens</b>	Tubos.

\* Vinculadas, principalmente, a marcas em ambientes continentais.



**Figura 02** – Imagens organizadas segundo os estágios de intemperismo (1 a 5) propostos por Behrensmeyer (1978) observados em diversos ossos.

**Tabela 02.** Resumo dos atributos reconhecidos por Behrensmeyer (1978) e Tappen (1994) para delimitação de estágios de intemperismo em ossos expostos subaereamente desde o estágio de esqueletonização da carcaça.

Estágio	Padrões	Inferência Temporal
0	Superfície do osso não apresenta qualquer marca.	Pode perdurar por até um ano.
1	Superfície apresenta fraturas (“ <i>cracking</i> ”) paralelas às fibras (e.g., longitudinal em ossos longos) e em superfícies articulares pode apresentar-se o padrão de fraturas em mosaico.	Em solos áridos este estágio pode ser atingido em apenas um mês e em savanas pode perdurar até um ano (TAPPEN, 1994). Equivale aproximadamente a até três anos de exposição.
2	Porções mais externas apresentam descamação ( <i>flaking</i> ), usualmente associadas com fraturas ( <i>cracks</i> ). As fraturas ao longo das extremidades tendem a descamar primeiro. Esse processo ocorre até que a porção mais externa do osso tenha se perdido. Fraturas nas extremidades possuem forma angular em seção transversal.	Em savanas este estágio é bem caracterizado após quatro anos de exposição.  Equivale de dois até seis anos de exposição.
3	A superfície é caracterizada por padrões de osso compacto intemperizado, resultando em uma textura fibrosa. Gradualmente este padrão se espalha, mas as fibras continuam unidas umas às outras. Fraturas nas extremidades possuem forma arredondada ( <i>rounded</i> ) em seção transversal.	Equivale de quatro até 15 anos ou mais de exposição.
4	A superfície é grosseiramente fibrosa e áspera na textura. Lascas de tamanhos variados podem ocorrer e podem se desprender do osso quando movido. O processo de intemperismo passa a ser observado nas porções internas do osso, rachaduras são abertas com lascas ou bordas arredondadas.	Equivale de seis a mais de 15 anos de exposição.
5	Tecido ósseo desintegrado, com grandes lascas representando os restos do material original. O formato original do osso pode ser difícil de determinar. O osso esponjoso torna-se exposto quando presente.	Equivale de seis a mais de 15 anos de exposição.

Modificações ósseas de origem biológica podem diferir quanto ao momento em que são produzidas. Podem-se estabelecer três etapas para a produção destes traços: *ante-mortem*, i.e. antes da morte do vertebrado, onde os traços produzidos nos elementos ósseos deixam sinais de reabsorção e neoformação óssea; *peri-mortem*, i.e. traços produzidos imediatamente antes da morte do vertebrado, sem evidência de neoformação óssea; *post-mortem*, i.e. quando os traços são produzidos durante a necrólise. São exemplos de injúrias *ante-mortem* os traços de mordida (*biting traces, tooth marks, bite marks*) de vertebrados (e.g. HAYNES 1980, 1983) e as modificações ósseas causadas por infestações larvais de dípteros (miíases) (SHARMA *et al.*, 1989; MANFRIM *et al.*, 2007). Ambos apresentam como

consequência neoformação ou outras reações teciduais, o que as classifica como patologias. Esbarramo-nos, nestes dois casos, em uma problemática conceitual, no sentido de que, por exemplo, paleopatologias não são considerados icnofósseis, já que são resultantes da resposta orgânica de processos infecciosos e, desta forma, são diferenciadas de traços fósseis (e.g. ROTHSCILD; MARTIN, 2006). Considera-se aqui que a transição nestes casos, entre o traço (mordida) e a resposta à infecção (cicatrização), é um processo de limiar de difícil demarcação, sendo aceitável, porém questionável, conceber como traços estes registros. É justamente a resposta tecidual à injúria que indica a sobrevivência do indivíduo ao ataque e que possibilita a inferência direta da ação predatória (e.g. DRUMHELLER; STOCKER; NESBITT, 2014) ou de encontros agonísticos (e.g. AVILLA; FERNANDES; RAMOS, 2004) em vertebrados fósseis. Neste sentido, em geral, apenas modificações *ante-mortem* parecem ter respaldo suficiente para serem atribuídas como evidências de comportamento predatório, sendo as modificações *peri-mortem* de difícil distinção com aquelas provocadas por necrófagos (*post-mortem*) (e.g. NJAU; BLUMENSCHINE, 2008).

Traços gerados em momentos *post-mortem* estão associados à atividade predatória, necrofágica ou osteofágica de alguns grupos. Osteofagia, “o consumo de ossos”, é um termo usualmente utilizado por inúmeros autores para designar o comportamento de muitos herbívoros, entre outros grupos, em ingerir ou roer ossos com o objetivo de obter fósforo ou cálcio (DENTON *et al.*, 1986; BACKWELL *et al.* 2012). O comportamento osteofágico já foi observado em bovinos domésticos (DENTON *et al.*, 1986), jabutis (WALDE *et al.*, 2007), cervos (CÁRCERES *et al.* 2011; CÁRCERES *et al.* 2013), cupins (BACKWELL *et al.* 2012), girafas (HUTSON; BURKE; HAYNES, 2013), camelos (HUTSON; BURKE; HAYNES, 2013), ursos (WALD, 2011), entre outros organismos (ver HUTSON; BURKE; HAYNES, 2013). Roedores também parecem se enquadrar entre os osteófagos (e.g. TAPPEN, 1994; KLIPPEL; SYNSTELIEN, 2007), entretanto, Klippel & Synstelién (2007) observaram que enquanto esquilos provavelmente buscaram minerais, ratos comuns buscaram ossos mais frescos, o que provavelmente está mais ligado ao consumo de gordura e outros nutrientes do que apenas fósforo ou cálcio.

Embora alguns autores restrinjam o uso do termo osteofagia apenas para a obtenção de micronutrientes em tecidos ósseos (e.g. HUTSON; BURKE; HAYNES, 2013), é justificada aqui a aplicação deste termo para modificações ósseas durante

o ato de alimentação (predatório ou necrofágico), já que esta categoria carece de outro termo mais apropriado. O termo, portanto, passaria a incluir aqueles organismos que produzem deliberadamente ou ocasionalmente traços durante a obtenção de macronutrientes em carcaças de vertebrados, como: vertebrados carnívoros ou necrófagos (HAYNES, 1980), incluindo humanos e ratos comuns (FERNANDÉZ-JALVO; ANDREWS, 2011), além de, provavelmente, traços deixados por besouros (*e.g.* dermestídeos e tenebrionídeos) e gastrópodes (*e.g.* HAYNES 1980, 1983; SCHROEDER *et al.*, 2002; ROBERTS; ROGERS; FOREMAN, 2003; NJAU & BLUMENSCHINE, 2008; HOLDEN; HARRIS; TIMM, 2013; DIRKS *et al.*, 2015). Agentes bioerosivos por ação química, como fungos e procariotos, afetam os tecidos ósseos devido ao hábito detritívoro ou decompositor, e, além disso, as plantas também podem bioerodir por diversos motivos, incluindo fixação (BEHRENSMEYER 1978; BLUMENSCHINE *et al.*, 2007; DOMÍNGUEZ-RODRIGO; MARTINEZ-NAVARRO, 2012). Todos os traços produzidos por estes organismos serão aqui tratados como traços de *osteofagia*.

Em alguns casos, a bioerosão de ossos pode estar vinculada não apenas à obtenção de alimento, mas estar associada à obtenção de uma moradia (*dwelling*). Por exemplo, anelídeos tubícolas do gênero *Osedax*, conhecidos como vermes comedores de ossos (*bone-eating worms*), são agentes importantes na decomposição de carcaças em ambientes marinhos (ROUSE; GOFFREDI, VRIJENHOEK, 2004; JONES *et al.*, 2008), principalmente na especializada comunidade de sucessão de carcaças de baleias (*e.g.* GLOVER *et al.*, 2005; GLOVER *et al.*, 2008). As fêmeas destes organismos perfuram e passam a habitar os tecidos ósseos, bioerodindo-os através da utilização de enzimas e ácidos (*e.g.* HIGGS; LITTLE; GLOVER, 2011; HIGGS *et al.*, 2011a; TRESGUERRES *et al.*, 2013) e nutrindo-se de produtos da degradação do colesterol e do colágeno realizada por bactérias simbiotes do grupo das Oceanospirillales (GOFFREDI *et al.*, 2005). O estudo de traços deixados atualmente por estes e outros organismos tem implicações importantes sobre a origem destas particulares comunidades (*e.g.* KIEL *et al.*, 2010; HIGGS *et al.*, 2011b). Registros de traços similares aos produzidos por *Osedax* em fósseis cenozoicos são diversos (MUÑIZ, DE GIBERT, ESPERANTE, 2010; KIEL *et al.*, 2010; HIGGS *et al.* 2011b; KIEL; KAHL; GOEDERT, 2011). Os estudos sobre as bioerosões provocadas pelas espécies de *Osedax* parecem ter promovido um incremento do conhecimento tanto da tafonomia, quanto da ecologia da decomposição de carcaças em ambientes marinhos, refletindo também nas

pesquisas com traços fósseis (HIGGS *et al.*, 2011b; DANISE *et al.*, 2014). Outro exemplo são as lepidópteras do grupo Tineidae (ver seção 4.5.3), que parecem utilizar os tecidos ósseos para obter não apenas alimento, mas também para a construção de suas pupas (BEHRENSMEYER, 1978; BEHRENSMEYER, 1991; DAVIS; ROBINSON, 1999; DEYRUP *et al.*, 2005).

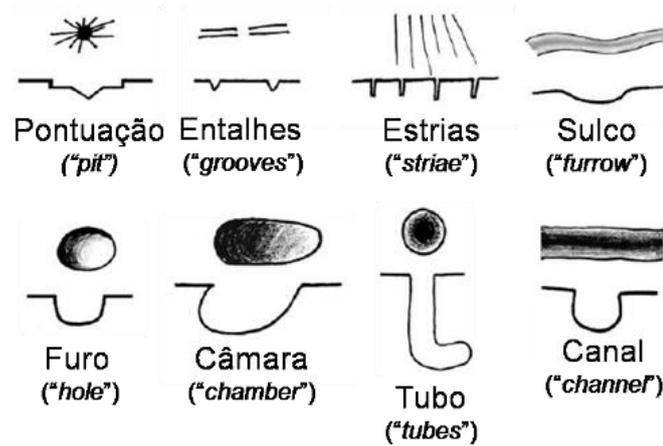
Os demais agentes bioerosivos em ambientes continentais carecem de informações substanciais. Indicados como prováveis agentes estão as efemerópteras (THENIUS, 1988), as formigas (HILL, 1987), as vespas (KIRKLAND *et al.*, 1998), os besouros histerídeos, os besouros silfidídeos (MCFARLANE, 1971 *apud* BACKWELL *et al.*, 2012) e os besouros escarabaeídeos (HAGLUND, 1976 *apud* BADER; HASIOTIS; MARTIN, 2009). Falta a estes grupos embasamento neocnológico quanto aos padrões gerados, ou evidências reconhecidas pela comunidade científica de seu comportamento bioerosivo. Entretanto, alguns grupos anteriormente apenas inferidos como osteófagos tiveram tal comportamento demonstrado por estudos neocnológicos recentes, como no caso dos besouros tenebrionídeos (HOLDEN; HARRIS; TIMM, 2013) e das baratas (PARKINSON, 2013). Espera-se que o desenvolvimento dos estudos neocnológicos com insetos e outros grupos terrestres incremente o nosso entendimento sobre o fenômeno bioerosivo em ossos em ambientes continentais, de modo similar ao ocorrido com os ambientes marinhos, em relação aos estudos com *Osedax*. Somente assim poderemos analisar o registro fóssil de maneira mais ampla e compreensiva.

Em resumo a diversidade de padrões deixados por organismos bioerosivos em ossos é bastante rica, sendo o estudo das mesmas um esforço muito recente na ciência. Em geral, microorganismos podem produzir pontuações locais, pequenas perfurações, formação de “redes” de pequenos canais e padrões dendríticos. Plantas podem fazer estes mesmos padrões e, inclusive, produzir algumas fraturas (BEHRENSMEYER 1978; BLUMENSCHINE *et al.*, 2007; DOMINGUEZ-RODRIGO; MARTINEZ-NAVARRO, 2012). Traços de mordida consistem, em geral, de perfurações na forma de pontadas (*punctures*), além de arranhões (*scratches*), rachaduras (*cracks*) e pontuações (*pits*) (MIKULÁS *et al.*, 2006). Insetos, equinodermos e gastrópodes processam os tecidos ósseos com seus aparatos bucais deixando padrões diversos (ver Seção 4.5).

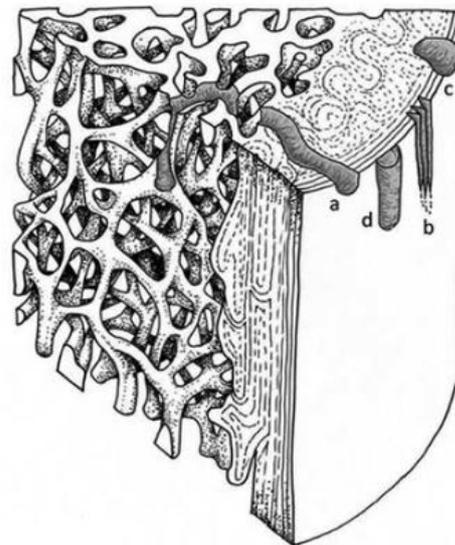
### 4.3. Icnotaxobases de bioerosões ósseas

Embora o estudo dos traços em ossos tenha sido bastante negligenciado no passado, observa-se um aumento no interesse dos pesquisadores por esta área. Mikulás (2006) e Pirrone, Buatois & Bromley (2014) observaram que estudos prévios sobre traços em ossos careciam de muitos atributos relevantes providos pela icnologia, pois em geral, os trabalhos buscavam apenas a identificação tentativa do agente produtor, bem como, a elucidação das implicações tafonômicas de tais traços nos registros de vertebrados. Como exemplo, Mikulás *et al.* (2006) comentam que carece ao registro dos traços de mordida uma análise geral sobre a distribuição geográfica e ambiental dos morfótipos, bem como de sua amplitude temporal e suas assinaturas tafonômicas. Estes problemas permeiam em geral o registro de bioerosões em ossos (PIRRONE; BUATOIS; BROMLEY, 2014; PIRRONE; BUATOIS; RIGA, 2014), especialmente os de ambientes continentais. A falta de tratamento icnotaxonômico é apontada por estes autores como uma das principais razões para a origem destes problemas.

O tratamento icnotaxonômico é hoje aceito pela maioria dos icnólogos, fornecendo suporte prático e teórico para estudos paleoicnológicos (ver PIRRONE; BUATOIS; BROMLEY, 2014). Entretanto, isto é dependente do conhecimento das icnotaxobases particulares de cada traço, neste caso das bioerosões em ossos. Icnotaxobases são elementos significativos para a definição de novos icnotaxa, devendo ser em geral de fácil reconhecimento (DEMATHIEU, DEMATHIEU, 2003; BERTLING *et al.*, 2006; PIRRONE; BUATOIS; BROMLEY, 2014). Neste sentido, Pirrone, Buatois & Bromley (2014) estabeleceram alguns destes critérios para traços em ossos, sendo eles: a morfologia geral (*general morphology*), (Figura 03); os bioglifos (*bioglyphs*); o preenchimento (*filling*); as ramificações (*branching*); os padrões de ocorrência (*pattern of occurrence*) (Figura 04); e os sítios de implantação (*site of emplacement*), de especial relevância.



**Figura 03** – Principais atributos da morfologia geral dos traços em ossos. Retirado e modificado de Pirrone, Buatois & Bromley (2014).



**Figura 04** – Esquema mostrando um corte transversal e sagital de osso longo mostrando alguns sítios de implantação: A) Tubo afetando o tecido cortical (perpendicular à superfície externa do elemento ósseo) e esponjoso (perpendicular e paralelo à superfície externa do elemento ósseo). B) Estrias afetando o periosteio (i.e. tecido cortical). C) Perfuração afetando o tecido cortical; D) Bioturbação adjacente à superfície do elemento ósseo, porém não necessariamente associada à bioerosão óssea. Retirado de Pirrone, Buatois & Bromley (2014).

Pirrone, Buatois & Bromley (2014) apontam que o substrato ósseo é inconstante estruturalmente e que esta variabilidade é pouco compreendida. Recomendam, assim, evitar a utilização do substrato (no caso, os ossos) como uma icnotaxobase, reconhecendo apenas sua importância para a etologia do traço. Entretanto, muitos trabalhos (e.g. MIKULÀS *et al.*, 2006; BERTLING *et al.*, 2006; MUÑIZ, DE GIBERT, ESPERANTE, 2010; LUO; CHEN, 2014) têm reconhecido este atributo (o tecido ósseo como substrato) como importante para distinção entre

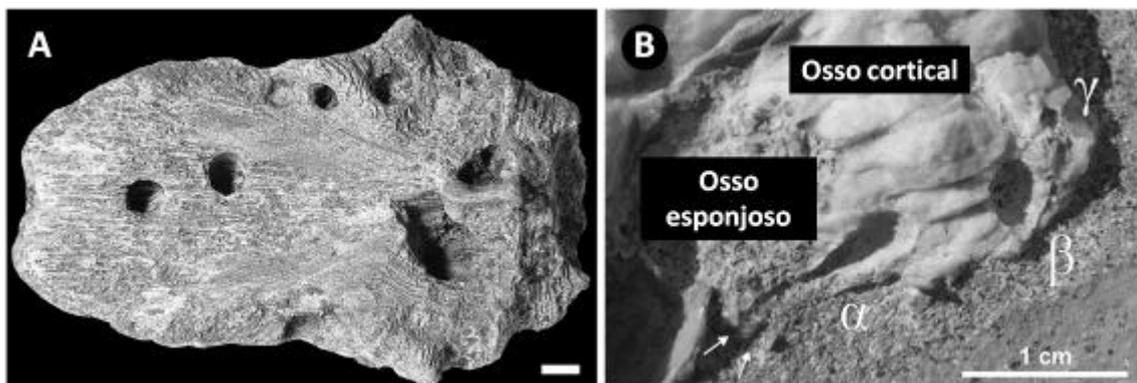
icnofósseis, pelo menos como uma icnotaxobase de menor relevância, como por exemplo, para distinção icnoespecífica. Na Tabela 03 estão sumarizados os principais aspectos destas icnotaxobases como estabelecidas por Pirrone, Buatois & Bromley (2014).

**Tabela 03.** Sumário dos principais atributos das icnotaxobases como proposto por Pirrone, Buatois & Bromley (2014), bem como atributos não indicados.

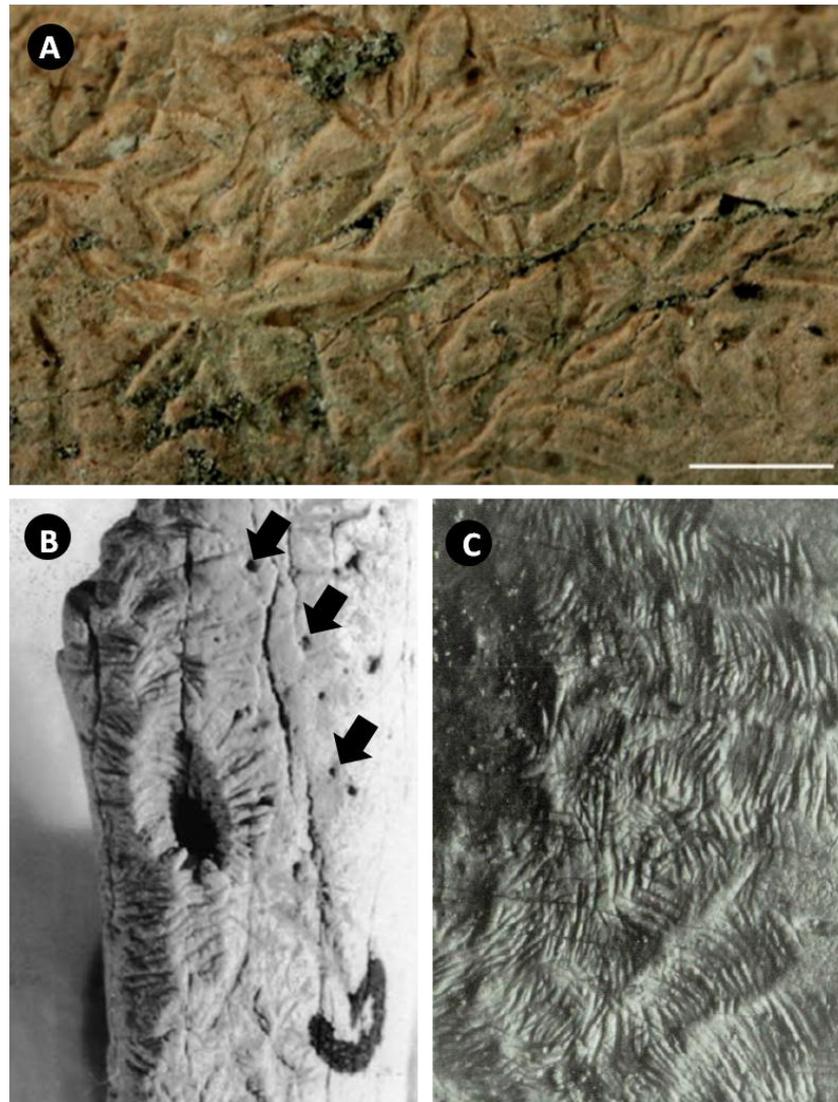
Icnotaxobase	Atributos
<b>Morfologia Geral</b> <b>Figura 03</b>	<p>São oito principais: pontuações (<i>pits</i>), entalhes (<i>grooves</i>), estrias (<i>striae</i>), perfurações (<i>holes</i>), câmaras (<i>chamber</i>), tubos (<i>tubes</i>), canais (<i>channels</i>) e sulcos (<i>furrows</i>). Variações destas ou outras morfologias podem também ocorrer. Autores como Roberts, Rogers &amp; Foreman (2007), West &amp; Hasiotis (2007) e Britt, Scheetz &amp; Dangerfield (2008) previamente haviam reunido os principais padrões de maneira similar, entretanto, os termos não eram padronizados, o que dificultava a comparação dos mesmos.</p>
<b>Bioglifos</b>	<p>Como estabelecido por Ekdale &amp; Gibert (2010), bioglifos são estruturas encontradas nas paredes de traços. Em geral são diferenciados em pareados (e opostos) ou paralelos (e arqueados). Pirrone, Buatois &amp; Bromley (2014) destacam também que estes estão condicionados muitas vezes pela preservação diferencial nos distintos substratos ósseos: o osso cortical e o osso trabecular. Ekdale &amp; Gibert (2010) distinguem algumas atividades capazes de gerar bioglifos em ossos, são elas: arranhões (<i>scratching</i>), perfurações (<i>drilling</i>), e o ato de roer (<i>gnawing</i>). Também apontam corrosão (<i>etching</i>), mas não a relacionam explicitamente para ossos. Entretanto, os bioglifos podem ser potenciais características na diferenciação de bioerosão óssea de ação química.</p>
<b>Preenchimento</b>	<p>O preenchimento das bioerosões ósseas pode revelar aspectos significativos sobre a etologia e a tafonomia envolvida, quando, por exemplo, diferenciarmos o preenchimento passivo daquele ativo. Nestes casos, a análise das inclusões é imprescindível, as quais podem conter desde preenchimento meniscado (<i>meniscate</i>), a presença de <i>pellets</i> ou de resquícios ósseos.</p>
<b>Ramificações</b>	<p>A existência ou não de ramificações pode ser uma característica diagnóstica, sendo esta influenciada pelo tipo de tecido ósseo.</p>
<b>Padrões de ocorrência</b> <b>Figura 04</b>	<p>Traços analisados em conjunto, como traços de mordida, podem apresentar padrões repetitivos. Alguns destes padrões podem ser discriminados enquanto pareados, agrupados, sobrepostos, alinhados ou arqueados entre si.</p>
<b>Sítios de Implantação</b>	<p>Refere-se à orientação e também à relação do traço com o elemento ósseo em nível dos tecidos (e.g. cortical ou trabecular) e outras estruturas.</p>
<b>Atributo não indicados como Icnotaxobases:</b>	
<b>Substrato</b>	<p>Pirrone, Buatois &amp; Bromley (2014) não indicam o tecido ósseo como uma icnotaxobase devido à instabilidade estrutural deste ao longo do tempo, principalmente no período <i>post-mortem</i>. Entretanto alguns autores utilizam os ossos como icnotaxobase, em geral na distinção icnoespecífica (e.g. BERTLING <i>et al.</i>, 2006; MIKULÁS <i>et al.</i>, 2006; MUÑIZ, DE GIBERT, ESPERANTE, 2010; HIGGS <i>et al.</i>, 2011b; PIRRONE; BUATOIS; RIGA, 2014; LUO &amp; CHEN, 2014).</p>

#### 4.4. Icnotáxons de bioerosões ósseas

A baixa quantidade de icnotáxons formalmente publicados relacionados estritamente a traços em ossos pode estar vinculada, como visto anteriormente, à histórica escassez de tratamento icnotaxonômico dado a estas bioerosões. De fato, o primeiro icnotáxon descrito especificamente para o substrato ósseo foi *Mandaodonites coxi* Cruickshank, 1986, um traço de mordida de vertebrado em um fêmur de dicinodonte do Triássico Médio da Formação Manda, na África. Entretanto, recentemente, muitos trabalhos têm reportado bioerosões em ossos fósseis, sendo identificadas como icnotáxons previamente observados em outros substratos (por exemplo, conchas e rochas entre outros). É o caso de *Gnathichnus pentax* Bromley, 1975, traços de pastejo de estrelas-do-mar (CIONE *et al.*, 2012; DANISE *et al.*, 2015), *Entobia* Bronn, 1837, traços de poríferos (CIONE *et al.*, 2012; KIEL; KAHL; GOEDERT, 2011 *sensu* HIGGS *et al.*, 2011b), *Radulichnus inopinatus* Voigt, 1977, traços de pastoreio (*grazing*) de gastrópodes (JAGT, 2003; CIONE *et al.*, 2012 – incluindo *R. inopinatus*), *Trypanites* Mägdefrau, 1932, traços de vermes (MUÑIZ; DE GIBERT; ESPERANTE, 2010) e *Gastrochaenolites* Leymerie 1842, traços de bivalves (TAPANILA *et al.*, 2004; BELAÚSTEGUI *et al.*, 2012 e referências citadas). Nas Figuras 05 e 06 alguns exemplos são mostrados, bem como na Tabela 04.



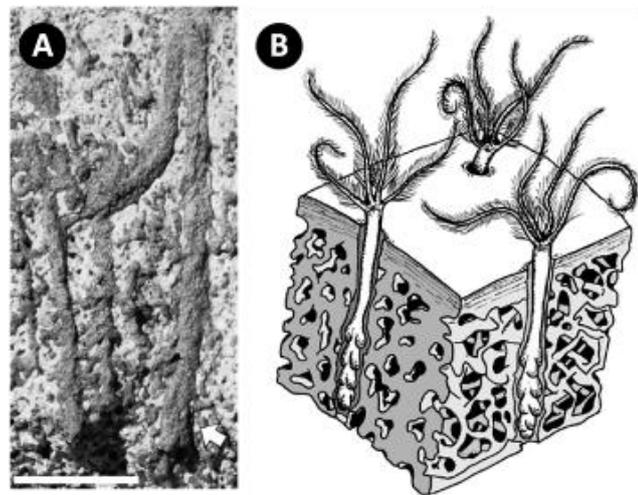
**Figura 05** – Exemplos das ocorrências de *Gastrochaenolites* em ossos. A) Do Paleógeno de Mali, África. Escala de 1 cm. Retirado de Tapanila *et al.* (2004). B) Do Mioceno da Espanha, Europa. Letras gregas indicam traços individuais e setas podem estar relacionadas a tubos de abertura. Retirado de Belaústegui *et al.* (2012).



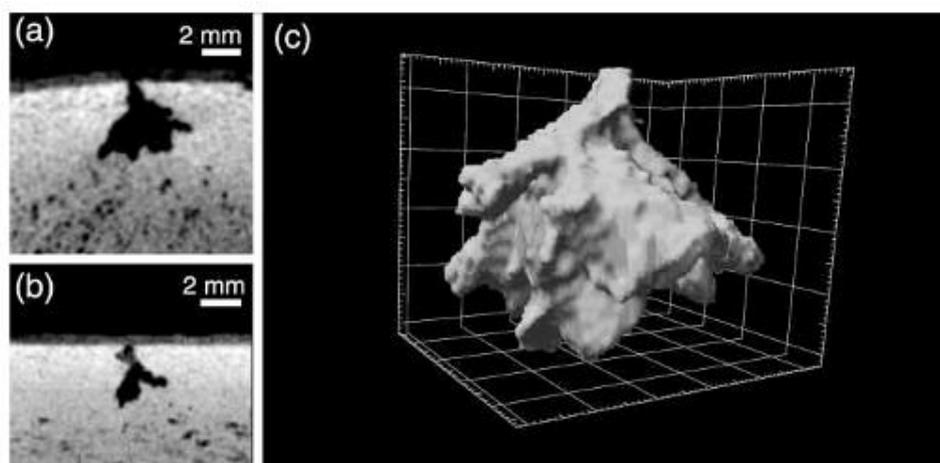
**Figura 06** – Exemplos de traços previamente conhecidos para outros substratos e agora reportados para tecidos ósseos. A) *Gnathichnus pentax*, traços de pastejo de estrelas-do-mar em ossos de ictiossauro do Jurássico. Modificado de Danise *et al.* (2015). Escala de 2 mm. B) *Entobia* (pequenas pontuações indicadas pelas setas) e *Gnathichnus pentax* (perfuração central) reportado para ossos de pinguins do Mioceno. Modificado de Cione *et al.* (2012). A largura da fotografia apresenta menos de 10 cm. C) *Radulichnus inopinatus*, interpretados como traços de gastrópodes, reportado em osso de mosassauro do Cretáceo. Sem escala. Modificado de Jagt (2003).

Utilizando o substrato e o formato terminal do traço como icnotaxobases, Muñiz, De Gibert & Esperante (2010) erigiram *Trypanites ionasi*, uma nova icnoespécie para *Trypanites* exclusiva para tecidos ósseos (Figura 07). *T. ionasi* foi encontrada em ossos de baleias do Oligoceno, sendo interpretado como traços produzidos por organismos similares ou ancestrais dos anelídeos tubícolas do gênero *Osedax* (MUÑIZ; DE GIBERT; ESPERANTE, 2010). Higgs e colaboradores (2011b) descreveram outras bioerosões em ossos de baleia desta mesma idade, porém distintas de *T. ionasi*, erigindo o icnotáxon *Osspecus tuscia* (ver Figura 08).

Tanto *T. ionasi* quanto *O. tuscia* consistem de perfurações que não apresentam internamente interconexões, o que as diferencia de bioerosões similares produzidas por esponjas (como *Entobia*). A distinção entre *Osspecus* (e traços similares àqueles produzidos por vermes *Osedax*) e *Entobia* pode ser difícil, Higgs e colaboradores (2011b), por exemplo, apontam como equivocada a interpretação de Kiel, Kahl & Goedert (2011) para bioerosões em ossos de aves marinhas do Oligoceno, indicando se tratar de traços de esponjas. Estes trabalhos demonstram um potencial ainda pouco explorado para o entendimento dos padrões evolutivos das bioerosões em ambientes marinhos.



**Figura 07** – *Trypanites ionasi*. A) Holótipo de *T. ionasi*. Retirado e modificado de Muñiz, De Gibert & Esperante (2010). Escala 10 mm. B) Desenho interpretativo. Retirado de Muñiz, De Gibert & Esperante (2010).



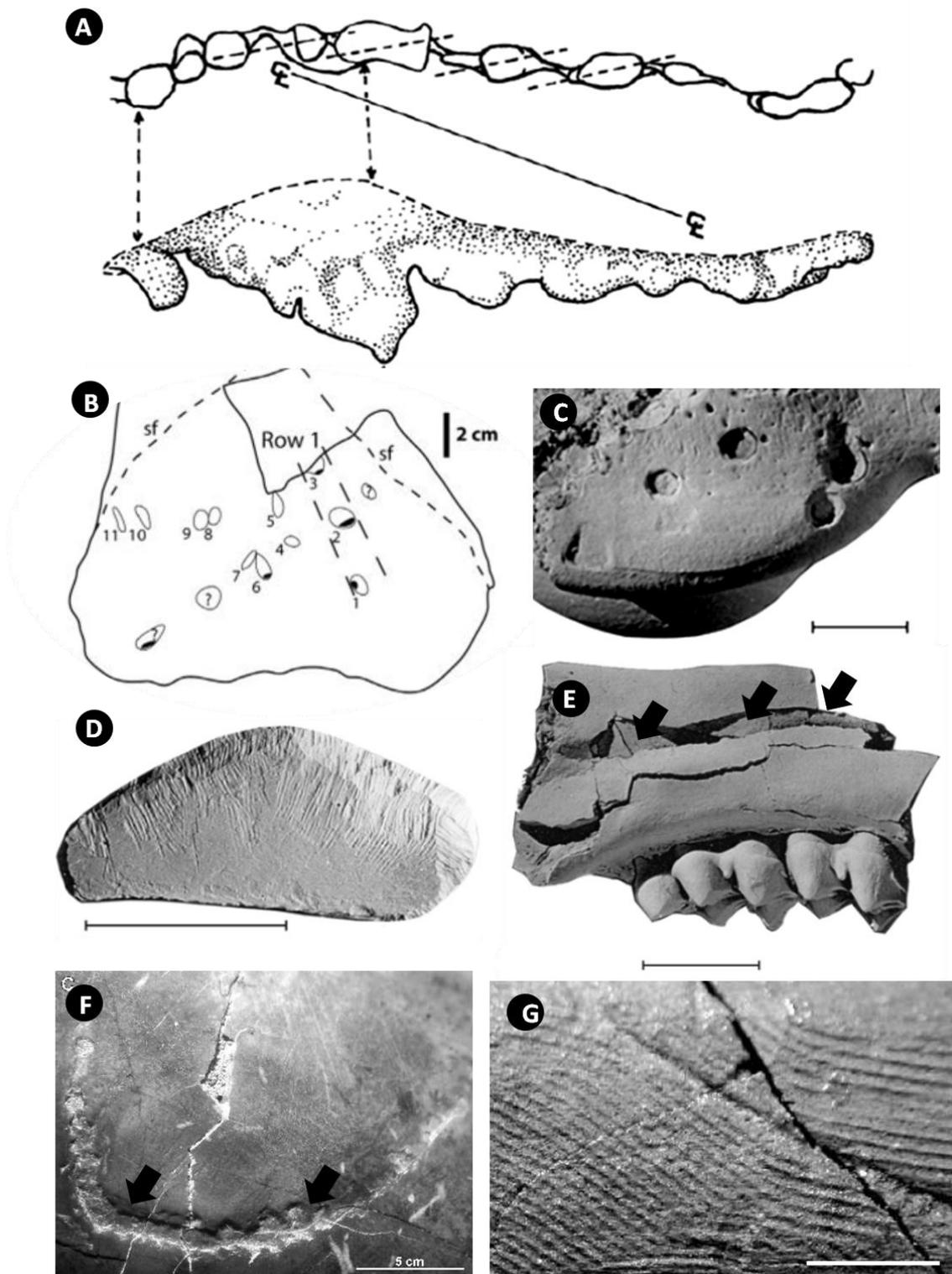
**Figura 08** – Exemplo de *Osspecus tuscia* em osso de baleia fóssil do Plioceno. A) Vista em corte transversal. B) vista em corte longitudinal. C) Reconstrução em 3D. Cada quadrado da grade apresenta 1 mm. Retirado de Higgs *et al.* 2011b.

**Tabela 04.** Icnotáxons relacionados a traços em ossos produzidos por invertebrados em ambientes marinhos. É destacada a amplitude temporal (incluindo registros atuais) e a distribuição geográfica dos icnofósseis restritos às ocorrências em tecidos ósseos.

Icnotáxon	Diagnose
<p><i>Trypanites ionasi</i>  <b>MUÑIZ, DE GIBERT &amp; ESPERANTE, 2010</b>            Oligoceno            Europa</p>	<p>Perfurações cilíndricas, orientadas em sua maioria perpendicularmente em relação à abertura, com uma parte proximal suave e uma porção terminal irregular. Ocorrendo em ossos.</p>
<p><i>Osspecus</i>  <b>HIGGS et al., 2011b</b>            Oligoceno – Recente            Europa</p>	<p>Perfurações de uma só entrada encontradas em substratos ósseos. Perfurações individuais consistem em de uma abertura circular ou subcircular, não apresentando borda ou plataforma. Esta abertura penetra no osso como um fino canal, em geral de forma perpendicular à superfície óssea, com a presença de uma câmara de formato globular ou irregular em sua base. Estas câmaras podem ou não apresentar túneis exploratórios partindo delas.</p>
<p><i>Osspecus tuscia</i>  <b>HIGGS et al., 2011b</b>            Plioceno – Recente            Europa</p>	<p>Uma perfuração <i>Osspecus</i> com aberturas de tamanho submilimétrico. A câmara da base final do canal é achatada no plano vertical. Lóbulos pequenos e globulares partem do corpo principal da câmara.</p>
<p><i>Gastrochaenolites</i>  <b>LEYMERIE, 1842</b>            Eoceno – Pleistoceno            África, Europa e América do Norte</p>	<p>Perfurações em forma de clava em substratos líticos. A região da abertura da perfuração é menor que a câmara principal podendo ser circular, ovoide ou na forma de haltere. A abertura pode ser separada da região da câmara principal por um pescoço que pode ser em alguns casos bastante alargado. A câmara principal varia de um formato subsférico até alongado, apresentando uma base truncada de forma parabólica ou arredondada, e circular ou oval quando vista em corte; modificada em algumas formas por uma linha ou por sulcos longitudinais que conferem um formato de amêndoa ou coração quando visto em corte.</p>
<p><i>Gnathichnus pentax</i>  <b>BROMLEY, 1975</b>            Jurássico – Mioceno/Eoceno            Europa e América do Sul</p>	<p>Agrupamento de cinco sulcos similares arranjados em formato estrelado regular, radiando a cerca de 72°.</p>
<p><i>Entobia</i>  <b>BRONN, 1897</b>            Plioceno – Recente (?)            Plioceno – América do Sul</p>	<p>Perfurações que compreendem câmaras individuais ou formando redes de galerias em substratos carbonáticos, conectadas à superfície por algumas ou numerosas aberturas. A morfologia muda significativamente quanto à ontogenia. As galerias apresentam aumento progressivo em diâmetro durante o crescimento. Em algumas formas, o crescimento pode produzir um sistema de câmaras interconectadas muito próximas. Em outras formas, o desenvolvimento das câmaras é restrito a um curto estágio ontogenético. Em outras formas não há desenvolvimento de câmaras. A superfície das perfurações apresenta uma microescultura com cúspides, que pode ser perdida em alguns espécimes. Emendada por Bromley e D’Alessandro (1984).</p>
<p><i>Radulichnus inopinatus</i>  <b>VOIGT, 1977</b>            Cretáceo - Plioceno</p>	<p>Caminhos meandantes formados por entalhes densamente agrupados longitudinalmente, lado a lado, com sulcos retos e paralelos no substrato.</p>

São nove os icnotáxons relacionados a mordidas de vertebrados referidos até o momento (ver Tabela 05 e Figura 09), sendo eles: *Mandaodonites coxi* Cruickshank, 1986, *Heterodontichnites hunti* Rinehart, Lucas & Spielmann, 2006, *Machichinus bohemicus* Mikulàs et al., 2006, *Machichinus multilineatus* Mikulàs et al., 2006, *Machichinus regularis* Mikulàs et al., 2006, *Nihilichnus nihilicus* Mikulàs et al., 2006, *Brutalichnus brutalis* Mikulàs et al., 2006, *Linichnus serratus* Jacobsen & Bromley, 2009 e *Knethichnus parallelum* Jacobsen & Bromley, 2009. Apenas *M. coxi*, *H. hunti*, *N. nihilicus*, *K. parallelum* e *L. serratus* foram identificadas em fósseis mesozoicos, sendo os outros restritos, até o momento, ao Cenozoico (CRUICKSHANK, 1986, RINEHART; LUCAS; SPIELMANN, 2006; JACOBSEN; BROMLEY, 2009; NIEDZWIEDZKI; GORZELAK; SULEJ, 2011).

Alguns registros de traços de mordida foram feitos para o Triássico Inicial do Brasil (LEAL; AZEVEDO; DA ROSA, 2002; VEGA-DIAS; SCHULTZ, 2007), da Polônia (BUDZISZEWSKA-KARWOWSKA et al., 2010) e dos Estados Unidos (DRUMHELLER; STOCKER; NESBITT, 2014). Os únicos traços formalmente identificados como *Nihilichnus nihilicus*, *Linichnus serratus* e *Knethichnus parallelum* para o Triássico Inicial foram feitos por Niedzwiedzki, Gorzelak & Sulej (2011) em ossos de dicinodontes da Polônia. Quanto aos demais, excetuando-se o estudo de Leal, Azevedo & Da Rosa (2002), são provavelmente atribuíveis a *Nihilichnus* ou a *Heterodontichnites*. *Nihilichnus*, *Mandaodonites* e *Heterodontichnites* apresentam semelhanças, já que se constituem em traços produzidos por pontadas de dentes perpendiculares ao elemento ósseo. Mas, uma vez que diferem entre si basicamente quanto ao padrão de ocorrência, devem, no futuro, ter suas diagnoses revisadas. *Knethichnus parallelum* e *Machichinus regularis* também são muito similares, porém o segundo parece estar associado à atividade específica de alguns mamíferos roedores em roer ossos, enquanto o primeiro parece ser produzido por dentes serrilhados de tetrápodes carnívoros ou necrófagos (JACOBSEN; BROMLEY, 2009). *Knethichnus parallelum* é o único icnotáxon registrado tanto para ossos de ambientes continentais como marinhos (JACOBSEN; BROMLEY, 2009).



**Figura 09** – A) Desenho e molde do holótipo de *Mandaodonites coxi*. Retirado de Cruickshank (1986). Comprimento do traço de aproximadamente 20 cm. B) Desenho do holótipo de *Heterodontichnes hunti*. Note a similaridade deste com *Nihilichnus* (C). Sf, fratura em espiral. Retirado de Rinehart, Lucas & Spielmann (2006). C) Exemplo de *Nihilichnus nihilicus*. Escala 10 mm. D) Exemplo de *Machichinus regularis*. Escala 10 mm. E) Holótipo de *Brutalichnus brutalis*. Escala 10 mm. C - E) Retirado de Mikulàs *et al.* (2006). F) Exemplo de *Linichnus serratus*. G) Exemplo de *Knethichnus parallelum*. F - G) Retirado e modificado de Jacobsen & Bromley (2009).

**Tabela 05.** Icnotáxons relacionados a traços de mordida de vertebrados. São destacadas a amplitude temporal e a distribuição geográfica dos icnofósseis. Referências adicionais são Niedzwiedzki, Gorzelak & Sulej (2011) e Milàn, Lindw & Lauridsen (2011).

Icnotáxon	Diagnose Original
<p><b><i>Mandaodonites coxi</i>*</b>  <b>CRUICKSHANK, 1986</b>            Triássico Médio            África</p>	<p>Uma dentição composta por dentes cônicos de diversos tamanhos, produzindo uma curva sigmoide quando impressa em substratos resistentes. Cada fileira de dentes é de até 16 cm de comprimento; cada dente apresenta um diâmetro estimado de, em média, 6,12 mm em uma fileira e de 7,47 mm em outra. O diâmetro máximo e mínimo é de 10,5 mm e 3,5 mm. Os dentes podem ocorrer em trincas, refletindo ciclos de reposição dentária.</p>
<p><b><i>Heterodontichnites hunti</i>*</b>  <b>RINEHART, LUCAS &amp; SPIELMANN, 2006</b>            Triássico Superior            América do Norte</p>	<p>Diferem de outros traços de dentes, pois ocorrem em uma fileira aproximadamente retilínea ou suavemente curva, compreendendo impressões alongadas anteroposteriormente e impressões arredondadas.</p>
<p><b><i>Brutalichnus brutalis</i>*</b>  <b>MIKULÀS, KADLECOVÁ, FEJFAR &amp; DVOŘÁK, 2006</b>            Mioceno            Europa</p>	<p>Fraturas (~linhas) retas ou arqueadas em elementos ósseos compostos por osso cortical ou esponjoso, caracterizando quebra do osso cortical e adentrando na região interna do elemento ósseo. Os fragmentos dentro da fratura podem apresentar um arranjo radial.</p>
<p><b><i>Machichinus</i></b>  <b>MIKULÀS, KADLECOVÁ, FEJFAR &amp; DVOŘÁK, 2006</b>            Mioceno            Europa</p>	<p>Entalhes com superfície suave. Normalmente aqueados quando vistos em corte (<i>cross-section</i>).</p>
<p><b><i>M. bohemicus</i></b>  <b>MIKULÀS, KADLECOVÁ, FEJFAR &amp; DVOŘÁK, 2006</b>            Paleoceno - Mioceno            Europa</p>	<p>Estrias de superfície suave rasas, finas, discretas, paralelas ou subparalelas. Ocorrem em pequenos grupos ou series de tamanho correspondente.</p>
<p><b><i>M. multilineatus</i></b>  <b>MIKULÀS, KADLECOVÁ, FEJFAR &amp; DVOŘÁK, 2006</b>            Mioceno            Europa</p>	<p><i>Machichinus</i> de entalhes longitudinalmente estriados; exceto as estriações, estes são arqueados quando vistos em corte (<i>cross-section</i>).</p>
<p><b><i>M. regularis</i></b>  <b>MIKULÀS, KADLECOVÁ, FEJFAR &amp; DVOŘÁK, 2006</b>            Mioceno            Europa</p>	<p>Entalhes de superfície suave. Arqueados normalmente quando vistos em corte (<i>cross-section</i>).</p>

***Nihlichnus nihilicus*\***

MIKULÀS,  
KADLECOVÁ, FEJFAR  
& DVOŘÁK, 2006

Cretáceo Superior -  
Mioceno

América do Norte e  
Europa

Pontuações ou perfurações triangulares, circulares ou ovoides, ocorrendo em grupos ou isoladas, podendo apresentar padrões recorrentes. Nas margens da cavidade resultante alguns pequenos chanfros (*jags*) podem ser observados resultantes da deformação óssea.

***Linichnus serratus*\***

JACOBSEN &  
BROMLEY, 2009

Cretáceo Superior

América do Norte

Entalhe alongado isolado de origem biogênica em esqueletos (e.g. ossos, dentes). O entalhe pode ser em forma de U ou V em corte transversal, podendo afetar apenas a parte superficial do osso, ou as fibras ósseas podem estar cortadas sobre ou recurvadas dentro do entalhe. O entalhe apresenta uma morfologia serrilhada.

***Knethichnus parallelum*\*\***

JACOBSEN &  
BROMLEY, 2009

Cretáceo Superior –  
Pleistoceno

América do Norte e  
Europa

Estruturas de raspagem onde traços serrilhados se estendem como entalhes paralelos distanciando-se em alguns casos de um entalhe inicial.

\* Indicam icnogêneros monoespecíficos; \*\* Encontrado em ambientes marinhos

Traços produzidos atualmente por distintas espécies de tubarões podem ser discriminados entre si, e assim podem ser reconhecidas no registro fóssil, como no estudo de CIONE *et al.* (2012). Um estudo recente feito por Wilson, Borszcz & Zatón (2015) reportou que alguns traços de mordida em equinodermos do Jurássico Médio, provavelmente produzidos por peixes, seriam atribuíveis a *Nihlichnus nihilicus* e, tentativamente, a *Machichinus* ou *Linichnus*. Estes autores, portanto, não reconheceram o substrato como uma icnotaxobase importante na identificação destes traços, indo ao encontro da recomendação de por Pirrone, Buatois & Bromley (2014).

Bioerosões linguiformes, encontradas em madeira fóssil do Neógeno da Áustria, foram inseridas por Thenius (1979) no novo icnotáxon *Asthenopodichnium xylobiontum*. Posteriormente, o mesmo autor (1988), reconheceu formas similares em ossos, e, utilizando o substrato (osso) como uma icnotaxobase, incluiu-os em uma nova icnoespécie do mesmo gênero, *A. ossibiontum*. Além disso, inferiu para esta bioerosão (*A. ossibiontum*) o mesmo produtor de *A. xylobiontum*, que segundo ele seriam traços produzidos por larvas de Ephemeroptera. Algumas linhagens deste grupo (Ephemeroidea e Leptophlebioidea) apresentam processos mandibulares

direcionados anteriormente (*tusks*) e os utilizam para cavar abrigo no fundo de corpos d'água (BAE; McCAFFERTY, 1995). Entretanto, alguns autores (e.g. BAE; McCAFFERTY, 1995) questionam a atribuição destes insetos como produtores de *Asthenopodichnium*. Inclusive, a publicação de novas icnoespécies deste gênero, como *A. lignorum* Genise *et al.*, 2012 e *A. fallax* Francischini *et al.*, 2016, interpretadas como produzidas por distintas linhagens evolutivas, incluindo fungos e bivalves, estimula uma reconsideração sobre *A. ossibiontum*. Traços similares a *A. ossibiontum* foram registrados por Mikulás & Dvorák (2009) em fósseis de tartarugas terrestres do Mioceno da República Tcheca. Embora de atribuição duvidosa, *A. ossibiontum* foi o primeiro icnofóssil relacionado à atividade bioerosiva de insetos em ossos fósseis (THENIUS, 1979). Apenas em 2007 é que Roberts, Rogers & Foreman publicam um importante trabalho com a descrição de dois novos icnotáxons, *Cubiculum ornatus* e *Osteocallis mandibulus*, bem com de outras bioerosões, para ossos do Cretáceo Superior de Madagascar (Formação Maevarano) e dos Estados Unidos (Formação Kaiparowits). Na Tabela 06 estão sumarizados os icnotáxons relativos a insetos.

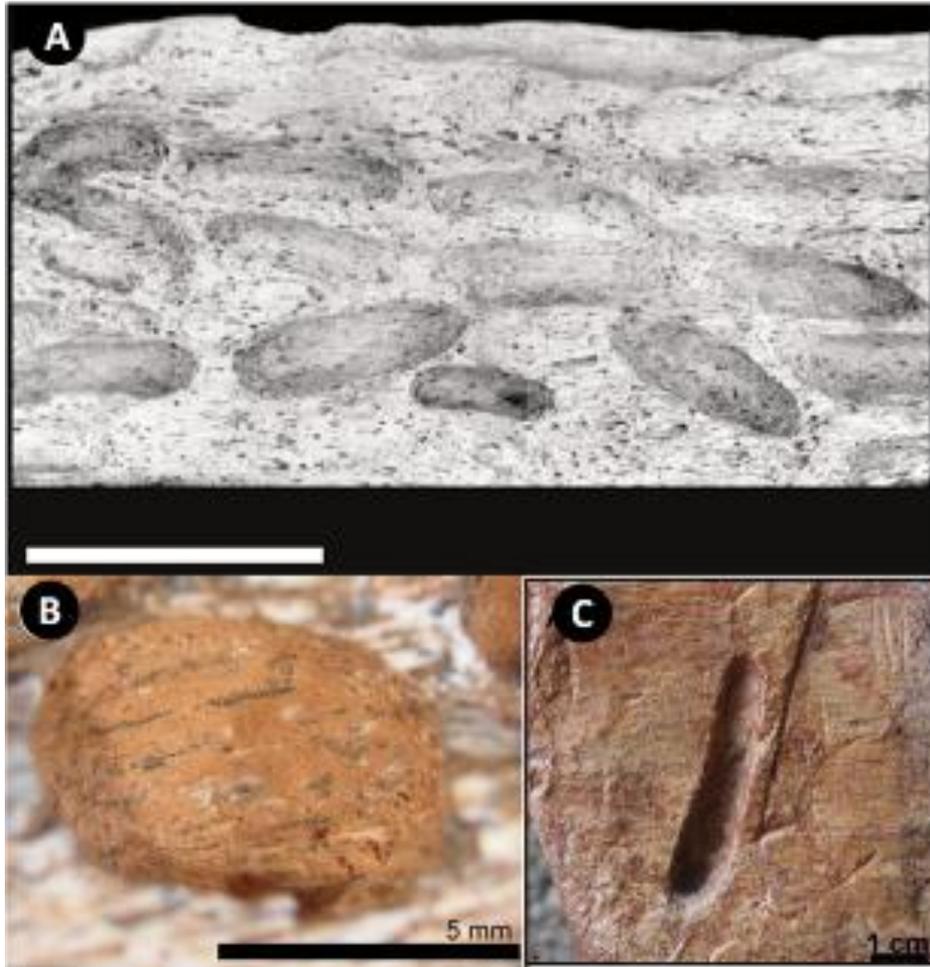
**Tabela 06.** Icnotáxons relacionados a traços de insetos em ossos de ambientes continentais.

Icnotáxon	Diagnose
<p><b><i>Asthenopodichnium ossibiontum</i></b>  <b>THENIUS, 1988</b>  <b>Mioceno</b>  <b>Europa</b></p>	<p>Estruturas em forma de U com um diâmetro de tubo de 3 a 5 mm, com um comprimento de em media 10 a 15 mm. A profundidade atinge 7 mm.</p>
<p><b><i>Cubiculum</i></b>  <b>ROBERTS, ROGERS &amp; FOREMAN, 2007</b>  <b>Jurássico Inferior – Cretáceo Superior</b>  <b>África, Ásia e América</b></p>	<p>Perfurações discretas elipsoides em ossos. Perfurações ovais ocas erodidas na superfície de tecidos ósseos corticais e esponjosos.</p> <p>Perfuração com comprimento de duas até cinco vezes o diâmetro. As estruturas podem estar isoladas, mas podem formar concentrações densas e sobrepostas. Emendada por XING <i>et al.</i> (2015).</p>
<p><b><i>C. ornatus</i></b>  <b>ROBERTS, ROGERS &amp; FOREMAN, 2007</b>  <b>Cretáceo Superior</b>  <b>África</b></p>	<p>Perfurações ocorrem isoladamente ou em concentrações densas ou sobrepostas. Paredes rugosas, comumente compostas de entalhes rasos e arqueados (aparentemente pareados). Emendada por Pirrone, Buatois &amp; Riga (2014).</p>

<p><b><i>C. levis</i></b>  <b>PIRRONE et al., 2014b</b></p> <p><b>Cretáceo Superior</b>  <b>América do Sul</b></p>	<p>Perfurações discretas em forma de vaso em ossos. Perfurações apresentam destacada concavidade nas laterais e na base, com uma proeminente constrição das paredes na região mais superior. A superfície é suave na região da abertura, das paredes e na base. Nenhum bioglifo foi observado. Nenhum preenchimento está presente. É implantado em osso cortical e esponjoso. Formam grupos de três até cinco perfurações, alinhadas paralelamente umas as outras de acordo com seu eixo maior.</p>
<p><b><i>C. inornatus</i></b>  <b>XING et al., 2015</b></p> <p><b>Jurássico Inferior</b>  <b>Ásia</b></p>	<p>Perfurações elipsoides embebidas em osso cortical, penetrando em direção ao tecido ósseo trabecular. As perfurações apresentam uma relação entre comprimento e largura variando de 2:1 até 5:1 e afunilando-se em uma das extremidades. As paredes são perpendiculares em relação à superfície óssea, enquanto que a base é arredondada. Nenhum bioglifo ou preenchimento foi observado.</p>
<p><b><i>Osteocallis mandibulus</i></b>  <b>ROBERTS, ROGERS &amp;  FOREMAN, 2007</b></p> <p><b>Cretáceo Superior</b>  <b>África</b></p>	<p>Trilhas meandranter de entalhes arqueados rasos (aparentemente pareados) erodidos em superfícies ósseas de tecido cortical. Podem consistir de uma única trilha ou de uma rede de trilhas sobrepostas sem orientação.</p>
<p><b><i>Taotieichnus orientalis</i></b>  <b>XING et al., 2013</b></p> <p><b>Jurássico Superior</b>  <b>Ásia</b></p>	<p>Epícnia composto de buracos convexos (<i>convex burrows</i>) com partes dilatadas consideradas câmaras. Traços são colunares, ramificados e com bifurcações em Y. Estão alojados adjacientemente à superfície óssea. Em junções que não aquelas em forma de Y os traços se sobrepõem ao invés de se interconectar. Superfície é rugosa. Traços com paredes construídas com lama (<i>mud</i>), originalmente ociosos, porém preenchidos.</p>

Com formato de câmaras ocas no osso esponjoso e cortical, *Cubiculum ornatus* (encontrado em Madagascar), ver Figura 10, é um traço ovoide revestido por bioglifos em forma de estrias e possuindo flancos côncavos. Este icnotáxon foi relacionado à criação de câmaras pupares por insetos, tentativamente associados a besouros (ROBERTS; ROGERS; FOREMAN, 2007). Traços referidos a *C. ornatus* foram registrados no Neógeno (Pleistoceno) do Brasil (DOMINATO et al., 2009), entretanto, carecem da mesma orientação e dos bioglifos característicos deste traço, sendo mais semelhantes aos túneis observados em associação com *C. ornatus* do que com este icnotáxon propriamente (ROBERTS; ROGERS; FOREMAN, 2007). Traços similares a *C. ornatus* foram observados em ossos fósseis do Cretáceo Tardio da Argentina (PIRRONE; BUATOIS; BROMLEY, 2014). Porém, estes diferem de *C. ornatus*, quanto à sua morfologia geral, apresentando um formato de vaso, e não ovoide (PIRRONE; BUATOIS; BROMLEY, 2014). Pirrone, Buatois & Riga (2014) vincularam estes traços a uma nova icnoespécie de *Cubiculum*, *C. levis* (Figura 10), e emendaram a diagnose do icnogênero para acomodar melhor alguns atributos exclusivos de *C. ornatus*. Mais recentemente, Xing et al. (2015) reconheceram outra icnoespécie de *Cubiculum* em ossos fósseis do Jurássico Médio da China,

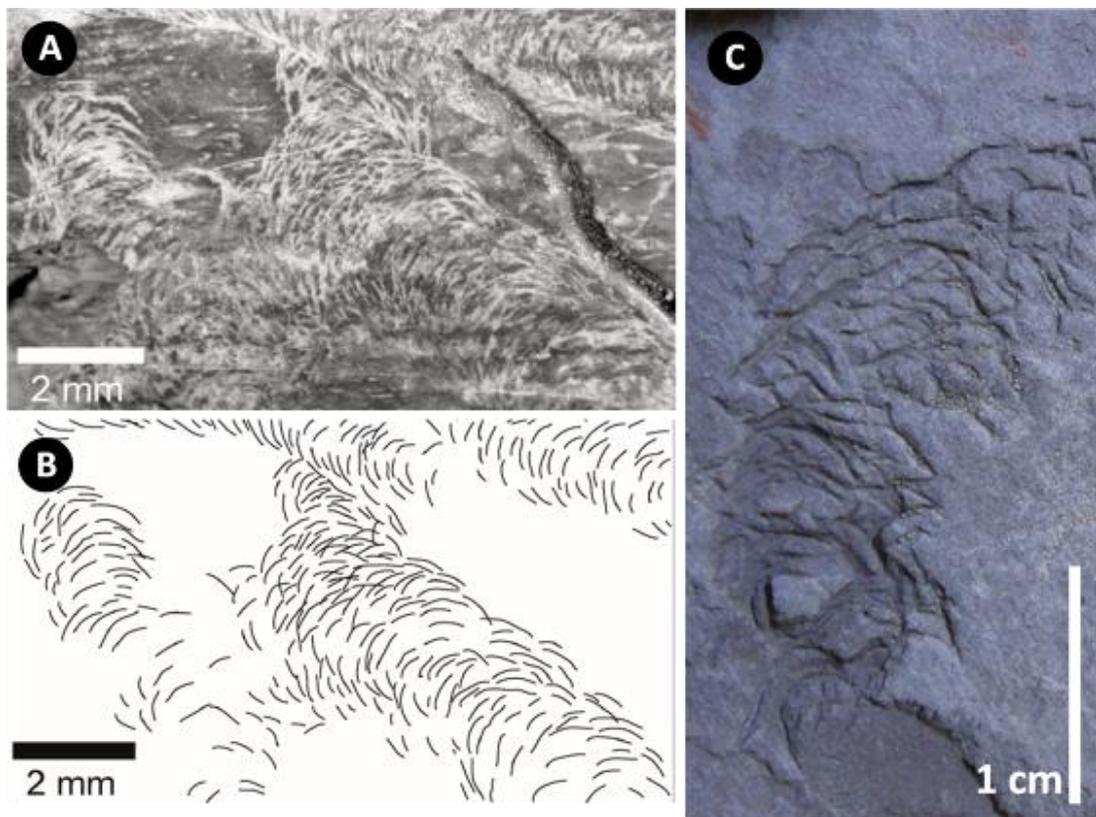
nomeando-a *C. inornatus*, e realizando uma nova emenda à diagnose do icnogênero. *C. inornatus* difere de *C. ornatus* por não apresentar bioglifos, mas também quanto à relação entre comprimento e largura, que em *C. inornatus* é de até 1:5, enquanto que em *C. ornatus* é de 1:4.



**Figura 10** – As icnoespécies de *Cubiculum*: A) Traços identificados como *C. ornatus* da Formação Maevarano de Madagascar. Escala de 5 cm. Retirado de Roberts, Rogers & Foreman (2007). B) Holótipo de *C. levis*. Retirado de Pirrone, Buatois & Riga (2014). C) Holótipo de *C. inornatus*. Retirado de Xing *et al.* (2015).

*Osteocallis mandibulus* (Figura 11 A e B) corresponde a trilhas de entalhes superficiais no perióstio de ossos registrados tanto no Cretáceo Tardio de Madagascar, como também no dos Estados Unidos (ROBERTS; ROGERS; FOREMAN, 2007). Roberts, Rogers & Foreman (2007) reconheceram a similaridade dos entalhes destes icnofósseis com o dos bioglifos de *C. ornatus*, interpretando-os como resultantes da atividade de roer provocada por aparatos mandibulares de insetos. Como *C. ornatus* e *O. mandibulus* coocorrem nos mesmos estratos em

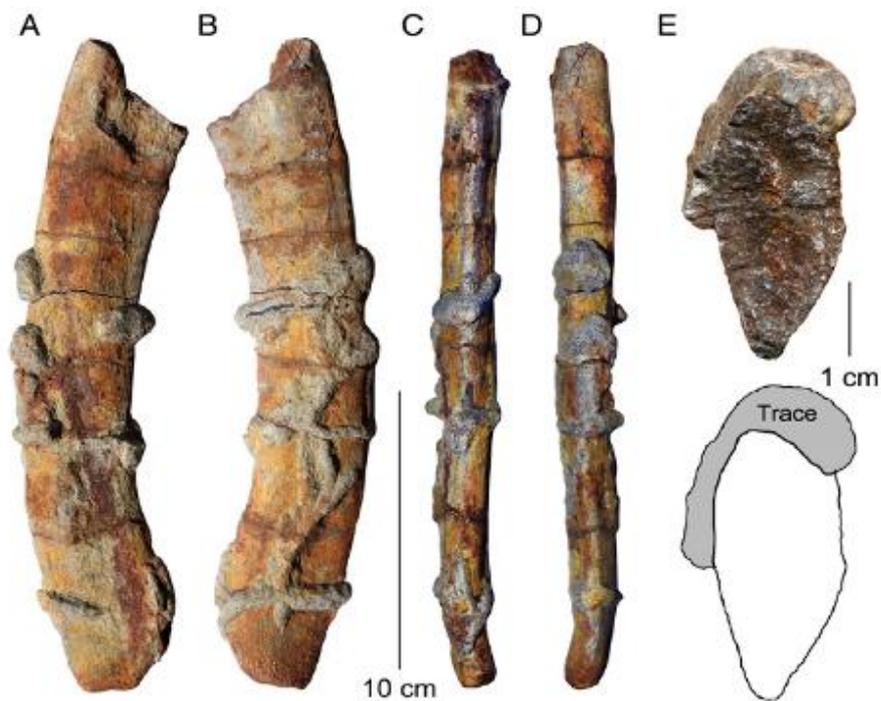
Madagascar, os autores inferiram preliminarmente um mesmo produtor para ambos: tentativamente, besouros. Assim, enquanto *C. ornatus* representaria câmaras pupares, *O. mandibulus* representaria traços de alimentação de insetos (besouros) necrófagos/osteófagos (ROBERTS; ROGERS; FOREMAN, 2007). Luo & Chen (2014) reportaram traços muito similares a *O. mandibulus*, identificados como *Scalpoichnus minchinensis*, em siltitos de ambientes continentais do Triássico Inferior da Austrália. Estes autores, portanto, reconheceram como icnotaxobase relevante o substrato, já que *Osteocallis* e *Scalpoichnus* apresentam o mesmo padrão de arranjo dos entalhes (ver Figura 11C), mas se diferenciam principalmente por ocorrerem em ossos e rochas, respectivamente.



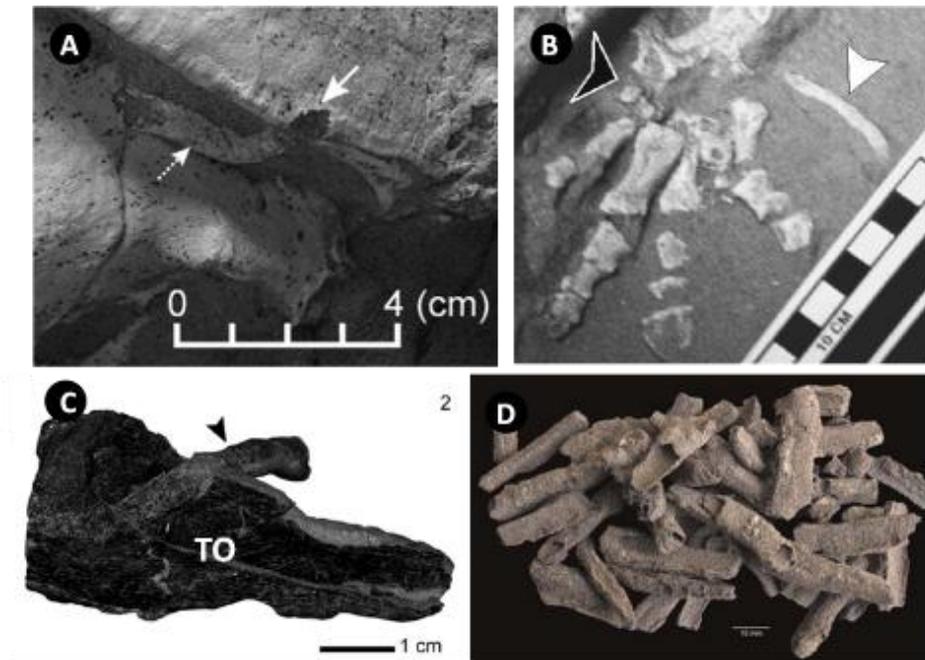
**Figura 11** – Exemplos de *Osteocallis mandibulus* (A e B) e *Scalpoichnus minchinensis* (C). (A) e (B) modificado de Roberts, Rogers & Foreman (2007). (C) modificado de Luo & Chen (2014).

Recentemente, Xing e colaboradores (2013) reportaram estruturas tubulares, originalmente ocas, e posteriormente preenchidas por calcita, posicionadas adjacientemente em ossos de dinossauro do Jurássico Médio da China (Figura 12). Erigiram, assim, *Taotieichnus orientalis*, que consiste em tubos preenchidos

justapostos aos ossos, podendo formar bifurcações em Y e pequenas câmaras. Tais traços são aqui mencionados, pois, segundo Xing *et al.* (2013), entalhes pequenos e rasos parecem ter sido escavados no perióstio dos ossos justapostos aos túneis preenchidos, apenas observados em poucos locais onde os tubos foram removidos. Estas estruturas foram interpretadas como túneis de abrigo (*schelter tubes*), similares àquelas produzidas por cupins necrófagos atuais em carcaças de vertebrados expostas subaereamente (XING *et al.*, 2013; THORNE; KIMSEY, 1983 *apud* XING *et al.*, 2013). Estruturas similares a estas foram reportadas por diversos autores nos sedimentos adjacentes a vertebrados, tanto recentes quanto fósseis (DERRY, 1911; KIRKLAND; BADER, 2010; PAIK, 2000; HUCHET *et al.*, 2011), incluindo, em alguns casos, tubos que transpassam tanto o sedimento como os tecidos ósseos (SANEYOSHI *et al.*, 2011; PIRRONE; BUATOIS; RIGA, 2014). Não há estudos adicionais que discutam a relação entre estas bioturbações e traços em ossos.



**Figura 12** – Exemplo de *Taotieichnus* sobre costela de dinossauro do Jurássico Médio da China. Retirado de Xing *et al.* (2013). *Trace* = Traço.



**Figura 13** – Exemplos de estruturas tubulares nos sedimentos circundantes à esqueletos bioerodidos. A) Estrutura que transpassam o sedimento (seta mais fina), bem como o tecido ósseo (seta mais grossa) do Cretáceo Superior da Mongólia. Retirado de Saneyoshi *et al.* (2011) B) Escavações tubulares preenchidas (seta branca) proximas a esqueleto com bioerosões (seta preta) do Cretáceo Superior da Mongólia. Retirado de Kirkland & Bader (2010). C) Estrutura tubular (seta) que transpassam o sedimento, bem como o tecido ósseo (TO) do Cretáceo Superior da Argentina. Retirado e modificado de Pirrone, Buatois & Riga (2014). D) Estruturas tubulares ocas nas proximidades de esqueleto bioerodido em sítio arqueológico no Peru. Escala de 10 mm. Retirado de Huchet *et al.* (2011).

#### 4.5. Contextualização dos traços produzidos por invertebrados em ambientes continentais

Traços produzidos por insetos constituem registros de eventos *pos-mortem* em vertebrados, tornando-os importantes agentes tafonômicos, já que influenciam as tanatocenoses e assim tendenciam o registro fóssil de vertebrados (BEHRENSMEYER, 1978; HILL, 1980; LYMAN, 1994; KAISER, 2000; ROBERTS; ROGERS; FOREMAN, 2007; BACKWELL *et al.*, 2012).

Diferentes grupos de organismos são atraídos durante a decomposição de carcaças de tetrápodes em ambientes continentais (CARTER, 2007). Grupos de necrófagos se instalam na carcaça em diferentes etapas durante a sucessão, diferindo quanto à sua diversidade e composição em carcaças soterradas ou expostas subaericamente (CARTER, 2007). O avanço da decomposição da carcaça é mediado por mudanças físicas e químicas, sendo que a velocidade destas é

dependente da temperatura, da umidade e do acesso de necrófagos à carcaça (e.g. PAYNE, 1965; ARNALDOS *et al.*, 2004; CARTER, 2007; ABALAY *et al.*, 2012). Em geral, distinguem-se cinco estágios sucessionais em carcaças expostas: fresco, inchado, decomposição ativa, decomposição avançada e esqueletonização (Figura 14) (PAYNE, 1965).

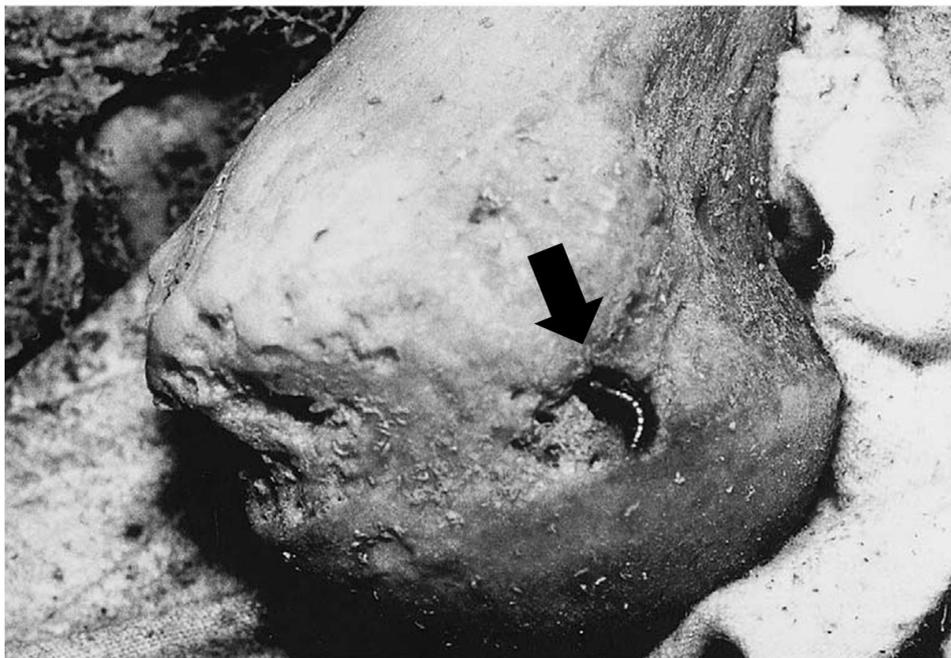


**Figura 14** – Sequência esquemática dos cinco principais estágios de decomposição de carcaças expostas subaereamente. Modificado de Carter (2007).

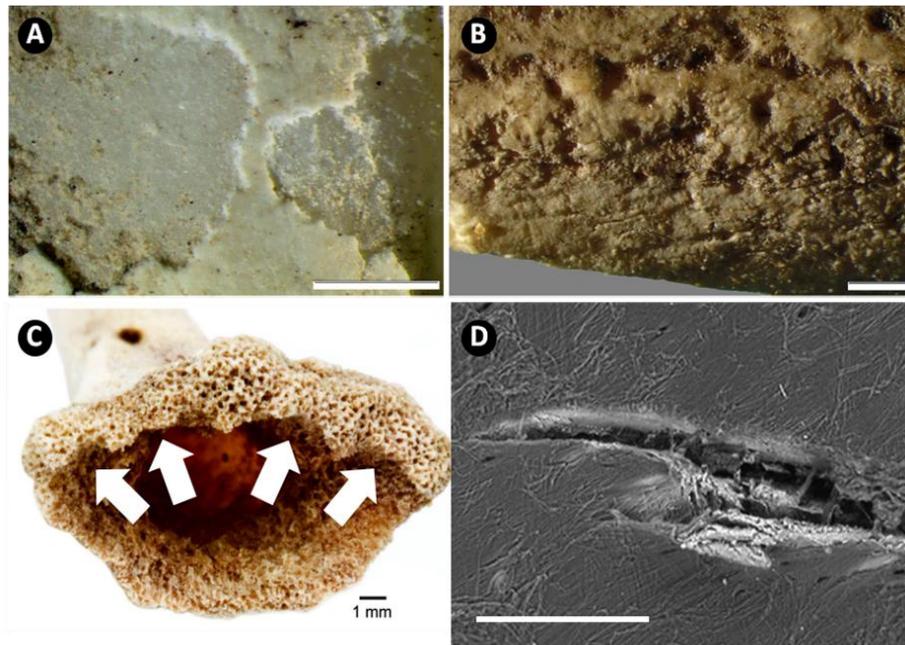
A diversidade faunística atraída pela carcaça aumenta e se altera com o tempo, e embora estas variações não sejam finamente sincronizadas com o avanço dos estágios, alguns artrópodes têm potencial como marcadores destes eventos (ARNALDOS *et al.*, 2004; CARTER, 2007). Por exemplo, utilizam-se, na perícia forense, alguns grupos de insetos para estimar o intervalo *post-mortem* (GOFF, 1993). Alguns grupos que exploram as carcaças durante os estágios finais (e.g. decomposição avançada e esqueletonização) são os besouros dermestídeos (principalmente as larvas), os tenebrionídeos, os ptinídeos e as mariposas tineídeas (mesmo após três anos da morte do vertebrado) (SMITH, 1986). Excetuando os ptinídeos, todos estes grupos são reconhecidos como osteófagos (BEHRENSMEYER, 1978; BEHRENSMEYER, 1991; SCHROEDER *et al.*, 2002; DAVIS; ROBINSON, 1999; HOLDEN; HARRIS; TIMM, 2013), bem como algumas linhagens de cupins (BACKWELL *et al.*, 2012). A seguir estão resumidas algumas informações sobre os grupos de invertebrados que bioerodem tecidos ósseos em ambientes continentais.

### 4.5.1 Dermestídeos

Os dermestídeos (Dermestidae) compreendem uma linhagem cosmopolita de besouros xerófilos necrófagos (ZHANTIEV, 2009) com sua provável origem no Cretáceo Tardio (KISELYOVA; MCHUGH, 2006). Algumas espécies deste grupo apresentam larvas (e, por vezes, adultos) especializadas no consumo de queratina e de outras fontes proteicas em carcaças esqueletonizadas ou mumificadas expostas subaereamente (BYRD; CASTNER, 2000; SCHROEDER *et al.*, 2002; GRIMALDI; ENGEL, 2005; KISELYOVA; MCHUGH, 2006; ZHANTIEV, 2009; ABDEL-MAKSOUND *et al.*, 2011). Os primeiros e escassos registros que aludem a bioerosões em tecidos ósseos por este grupo indicaram que este comportamento está associado a obtenção do alimento (SCHROEDER *et al.*, 2002; WEST; HASIOTIS, 2007; FERNÁNDEZ-JALVO; MONFORT, 2008). Recupera-se destes estudos que larvas produzem entalhes, perfurações “em forma de larva” ou dano irregular no tecido osso (Figura 15). Entretanto, estes estudos carecem de uma abordagem padronizada na descrição das marcas, bem como de um controle das variáveis ambientais.



**Figura 15** – Fotografia de larva de dermestídeo perfurando tecido ósseo (seta). Retirado de Schroeder *et al.* (2002).

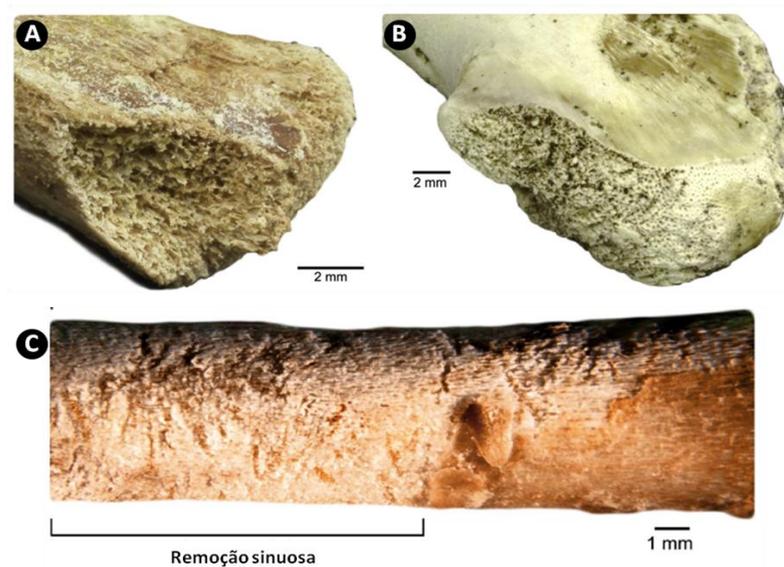


**Figura 16** – Traços observados em experimentos neicnológicos com dermestídeos. A) Remoção da superfície de dente intemperizado por larva de *Dermestes maculatus*. Escala 1 mm. Retirado de Dirk *et al.* (2015). B) Estriações provocadas por adultos de *D. maculatus* em osso longo. Escala 1 mm. Retirado de Dirk *et al.* (2015). C) Remoção ondulada (*scalloped*) realizada por dermestídeos em costela. Retirado de Holden, Harris & Timm (2013). D) Entalhe produzido por dermestídeos em tecido ósseo cortical. Escala de 500  $\mu$ m. Retirado de Fernández-Jalvo & Monfort (2008).

Recentemente, Holden, Harris & Timm (2013) e Zanetti, Visciarelli & Centeno (2014) realizaram alguns experimentos atualísticos com dermestídeos evidenciando padrões de remoção óssea superficial (com bordas sinuosas), ver Figura 16. Um estudo ainda não publicado (PARKINSON, 2013) poderá trazer luz sobre o comportamento osteofágico deste grupo. Uma extensa lista de icnofósseis foi associada diretamente à atividade de construção de câmaras pupares devido à similaridade com os traços deixados atualmente por dermestídeos em madeira e outros substratos (MARTIN; WEST, 1995). Entretanto, apesar de provável, não há registro de quaisquer câmaras pupares de dermestídeos produzidas em ossos. O ciclo de vida deste grupo é marcado pela formação da pupa, em média após um mês do nascimento, quando as larvas procuram local adequado nos arredores da carcaça. A criação de câmaras pupares em uma variedade de substratos, tais como madeira, livros, entre outros, mas não em ossos, tem sido reportada (e.g. RUSSELL, 1947 *apud* ARCHER; ELGAR, 1988; ARCHER; ELGAR, 1988; MARTIN & WEST, 1995; ARNALDOS *et al.*, 2004; HASIOTIS, 2004; HUCHET *et al.*, 2013).

#### 4.5.2 Tenebrionídeos e Clerídeos

Recentemente, Holden, Harris & Timm (2013) e Zanetti, Visciarelli & Centeno (2015) realizaram alguns experimentos atualísticos com tenebrionídeos e clerídeos, grupos com provável origem no Cretáceo (Grimaldi & Engel, 2005). Os autores demonstraram o potencial destes organismos como agentes bioerosivos de ossos, já que observaram padrões de remoção óssea superficial (principalmente de tecidos queratinizados em clerídeos), ver Figuras 17 e 18. Embora promissores, estes resultados demonstram que novos estudos serão necessários para elucidar padrões distintivos entre estes e outros grupos.



**Figura 17** – A), B) e C), exemplos de remoções superficiais em ossos causadas por tenebrionídeos. Retirado de Holden, Harris & Timm (2013).



**Figura 18** – Exemplos de remoção superficial de casco suíno por clerídeos. Escala de 1 cm. Retirado de Zanetti, Visciarelli & Centeno (2013).

### 4.5.3 Tineídeos

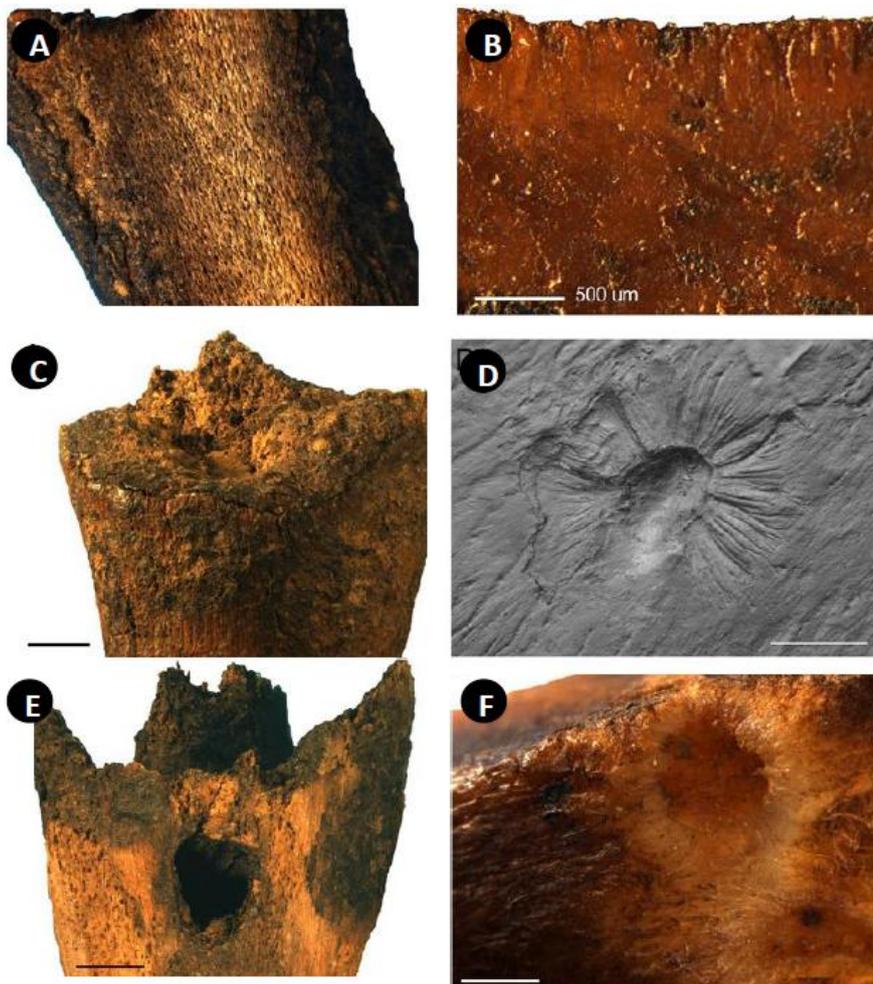
Este grupo de lepidópteras apresenta adaptações convergentes com dermestídeos, principalmente àqueles do gênero *Ceratophaga*, que são queratofágicos, *i.e.* consomem estruturas ricas em queratina (cornos, chifres, cascos, carapaças), em carcaças e fezes para este fim. Reconhecidos pela capacidade de perfurar chifres e carapaças para alimentação e formação da pupa, podem produzir perfurações rasas e em forma de canoa, com 5 mm de largura e 25 mm de comprimento na superfície do osso, além de estrias (BEHRENSMEYER, 1978; BEHRENSMEYER, 1991; DAVIS; ROBINSON, 1999; DEYRUP *et al.*, 2005).

### 4.5.4 Cupins

Vinculados à ciclagem do carbono e do solo em florestas tropicais e subtropicais, os cupins estão entre os organismos mais importantes do planeta (GRIMALDI & ENGEL, 2005). Derry, em 1911, fez alusão à capacidade de cupins em bioerodir ossos, sendo atualmente um comportamento observado em pelo menos alguns gêneros necrofágicos sazonais, entre eles *Trinervitermes*, *Odontotermes* e *Nasutitermes* (THORNE; KIMSEY, 1983 *apud* XING *et al.*, 2013; FREYMAN *et al.*, 2007; BACKWELL *et al.*, 2012). Embora alguns trabalhos tenham aludido a traços deixados por cupins em ossos (TAPPEN, 1994), incluindo pontuações e canais, foi com o trabalho de BACKWELL *et al.* (2012) que passamos a compreender melhor a dinâmica da bioerosão óssea neste grupo. Estes autores relacionaram a osteofagia em cupins tanto à procura de macronutrientes quanto de micronutrientes. Segundo BACKWELL *et al.*, 2012, a espécie sul-africana *Trinervitermes trinervoides* produz dano superficial (Figura 19), roendo a camada externa do perióstio e da cavidade medular; também produz aglomerados de estriações sub-paralelas (chegando a 889µm) e estriações paralelas (nas bordas dos ossos), dano ósseo irregular e pontuações estreladas (constituídas por estrias). Em menor número são observadas perfurações associadas à destruição óssea (BACKWELL *et al.*, 2012).

Cupins apresentam a capacidade de bioerodir restos esqueléticos já soterrados, o que os torna um importante agente tafonômico a ser considerado

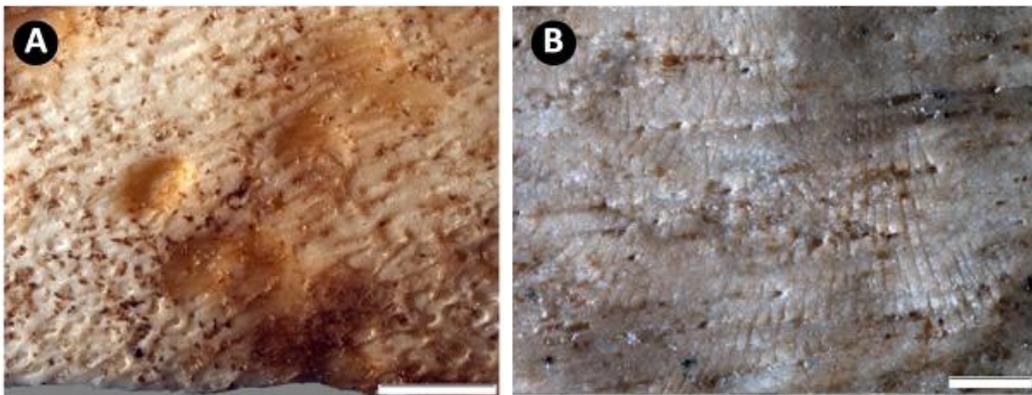
(HUCHET *et al.*, 2011; BACKWELL *et al.*, 2012). Outra característica interessante, que parece ser particular ao grupo, é a confecção de túneis de abrigo nos arredores da carcaça explorada, inclusive sobre a carcaça exposta subaereamente, como observado em alguns táxons atuais (THORNE; KIMSEY, 1983 *apud* XING *et al.*, 2013). Estruturas similares já foram reconhecidas em sítios arqueológicos (DERRY, 1911; HUCHET *et al.*, 2011) e paleontológicos (e.g. KAISER, 2000; DANGERFIELD *et al.*, 2005; XING *et al.*, 2013). Com base no seu registro fóssil, a origem do grupo é estimada para o final do Jurássico (ENGEL *et al.*, 2007; 2011). Entretanto alguns registros de icnofósseis bastante contestados (e.g. GRIMALDI; ENGEL, 2005; GENISE *et al.*, 2005) foram reportados tanto para Triássico (HASIOTIS; DUBIEL, 1995) quanto para o Jurássico (BORDY *et al.*, 2004).



**Figura 19**– Padrões bioerosivos de cupins em ossos. A) Superfície roída. B) Estrias paralelas. C) Destruição óssea. D) Pontuações em forma de estrela. E) e F) Perfurações. Escala de 1 mm, exceto em B. Retirado e modificado de Backwell *et al.* (2012).

#### 4.5.5 Gastrópodes

Recentemente, Dirks *et al.* (2015) demonstraram que alguns grupos de gastrópodes terrestres podem bioerodir ossos, inclusive padrões similares ao destas linhagens foram encontrados em fósseis de *Homo naledi*, do Plio-Pleistoceno da África do Sul. O gênero *Helix* foi observado removendo o perióstio, deixando um aspecto roído, com pequenas pontuações de fundo com ou sem estriações (Figura 20), enquanto que, o gênero *Achatina* foi observado provocando remoção óssea superficial associada à estriações paralelas (Figura 20). Estima-se que estes gastrópodes terrestres (Neogastropoda) tenham se originado durante o início do Cretáceo (CUNHA; GRANDE & ZARDOYA, 2009). Os padrões gerados por este grupo são similares, muitas vezes, àqueles produzidos por dermestídeos (DIRKS *et al.*, 2014) e tenebrionídeos.

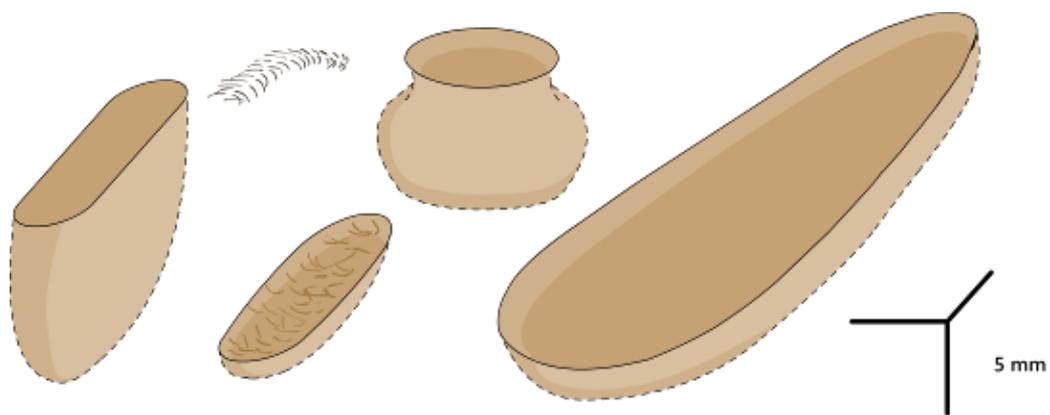


**Figura 20** – Modificações produzidas por gastrópodes terrestres em ossos. A) *Helix* (lesma de jardim) evidenciando o aspecto roído e as pequenas pontuações. B) Traços produzidos por *Achatina* evidenciando as estriações paralelas. Escala de 1 mm. Retirado de Dirks *et al.* (2015).

#### 4.6 O registro icnológico de bioerosões de invertebrados em ambientes continentais

Como visto anteriormente, poucos icnotáxons têm sido relacionados à atividade osteofágica de insetos em ossos (Figura 21). Entretanto, em termos de registro fóssil, os traços em ossos vinculados à atividade deste grupo, bem como de outros invertebrados, têm sido reportados com relativa frequência para o final do

Mesozoico e para o Cenozoico (Figura 22; Tabela 07). Poucos eram os registros destes traços no Jurássico, mas recentemente novas ocorrências foram descritas (e.g. XING *et al.*, 2013; XING *et al.*, 2015) demonstrando uma complexidade maior de padrões e comportamentos. Porém, os mais antigos registros atribuídos a insetos provem de fósseis de idade Triássica encontrados na Supersequência Santa Maria que aflora no sul do Brasil. Trabalhos recentes aludem à presença de tais marcas (RAUGUST; LACERDA; SCHULTZ, 2013; MÜLLER *et al.*, 2015), mas trabalhos específicos sobre esta temática permanecem na forma de resumos ou ainda não-publicados (SCHWANKE; KELLNER, 1999; PAES, 2013).



**Figura 21.** Representações esquemáticas dos icnotáxons atribuídos a marcas de insetos. Da esquerda para a direita: *Asthenopodichnium ossibiontum* Thenius 1988; *Osteocallis mandibulus* Roberts, Rogers e Foreman (2007); *Cubiculum ornatus* Roberts, Rogers e Foreman (2007); *Cubiculum levis* Pirrone, Buatois e Riga (2014); *Cubiculum inornatus*, Xing *et al.* (2015).

Ícnotáxon	Triássico	Jurássico	Cretáceo	Paleógeno	Neógeno	Quaternário
<i>Cubiculum</i>		1 (1)	(1)	2		
<i>C. ornatus</i>				1		
<i>C. levis</i>				1		
<i>C. inornatus</i>		1				
<i>Osteocallis</i>				2		
<i>O. mandibulus</i>				2		
<i>Taotieichnus orientalis</i>			1			
<i>A. ossibiontum</i>					1	

**Figura 22** – Distribuição temporal dos icnotáxons reconhecidos como produzidos por insetos que diretamente ou indiretamente bioerodem tecidos ósseos em ambientes continentais. Números nos círculos indicam ocorrências confirmadas dos táxons. Círculos tracejados indicam ausência de traços entre registros confirmados do icnotáxon. Os tempos de duração dos períodos não estão em escala. Referências no texto.

**Tabela 07.** Compilação dos principais registros de traços em ossos associados à atividade de invertebrados em ambientes continentais. Baseado em listagens de Britt, Scheetz e Dangerfield (2008) e Roberts, Rogers e Foreman (2007).

<b>Traços fósseis</b>	<b>Publicação</b>	<b>Idade</b>	<b>Agente provável</b>
Perfurações	Schwanke & Kellner, 1999	Triássico Médio	Coleópteros
Perfurações	Xing <i>et al.</i> , 2015	Jurássico Inicial	~Besouros
Pontuações	Dangerfield <i>et al.</i> , 2005	Jurássico Médio	Cupins
<i>Cubiculum inornatus</i>	Xing <i>et al.</i> , 2015	Jurássico Médio	~Besouros
Pontuações e câmaras	Hasiotis <i>et al.</i> , 1999	Jurássico Tardio	Dermestídeos
Pontuações e câmaras	Hasiotis, 2004	Jurássico Tardio	Dermestídeos
Tubos e câmaras (?)	Chin & Bishop, 2007;	Jurássico Tardio	Dermestídeos
Pontuações	Dangerfield <i>et al.</i> , 2005	Jurássico Tardio	Cupins
Pontuações, perfurações, tubos, canais e estrias	Britt; Scheetz & Dangerfield, 2008	Jurássico Tardio	Dermestídeos
Canais	Bader, Hasiotis & Martin, 2009	Jurássico Tardio	Indeterminado
Pontuações e câmaras	Bader, Hasiotis & Martin, 2009	Jurássico Tardio	Dermestídeos
<i>Taotieichnus orientalis</i>	Xing <i>et al.</i> , 2013	Jurássico Tardio	~Cupins
Perfurações, tubos e câmaras (?)	Paik, 2000	Cretáceo Inicial	Dermestídeos
Estrias, tubos, canais e câmaras	Nolte <i>et al.</i> , 2004;	Cretáceo Inicial	Coleópteros
Tubos, canais e câmaras (?)	Rogers, 1992	Cretáceo Tardio	Dermestídeos
Perfurações e túneis	Jerzykiewicz <i>et al.</i> , 1993	Cretáceo Tardio	Indeterminado
Câmaras e perfurações	Kirkland <i>et al.</i> , 1998	Cretáceo Tardio	Vespas?
Perfurações e câmaras (?)	Kirkland <i>et al.</i> , 1998	Cretáceo Tardio	Inseto
<i>Cubiculum ornatus</i>	Roberts, Rogers & Foreman, 2007	Cretáceo Tardio	~Coleópteros
<i>Osteocallis mandibulus</i>	Roberts, Rogers & Foreman, 2007	Cretáceo Tardio	~Coleópteros
Estrias e tubos	Roberts, Rogers & Foreman, 2007	Cretáceo Tardio	~Coleópteros
Canais e perfurações	Britt <i>et al.</i> , 2009	Cretáceo Tardio	~Inseto
Perfurações	Cabral <i>et al.</i> , 2011	Cretáceo Tardio	~Dermestídeos
Pontuações, sulcos, perfurações, tubos e canais	Saneyoshi <i>et al.</i> , 2011	Cretáceo Tardio	Insetos
Canais	De Valais <i>et al.</i> , 2012	Cretáceo Tardio	Insetos
<i>Cubiculum levis</i>	Pirrone, Buatois & Riga, 2014	Cretáceo Tardio	~ Besouros
Estrias**	Vasileiadou <i>et al.</i> , 2009	Eoceno	~Insetos
Estrias	Fejfar & Kaiser, 2005	Oligoceno	Cupins
Pontuações e câmaras	Laudet & Antoine,	Oligoceno/Mioceno	Dermestídeos

	2004		
Perfurações	Mikulás & Dvorák 2009	Mioceno	Larva de insetos
<i>A. ossibiontum</i>	Thenius, 1988	Mioceno	~Larva de Efeméride
Perfurações e câmaras	Kitching, 1980	Plioceno	Dermeštídeos
Canal*	Hendey, 1981	Plioceno	Insetos
Pontuações estriadas	Denys, 1986	Plioceno	Insetos
Canais*	Gentry, 1987	Plioceno	Tineídeos
Pontuações e câmaras	Martin & West, 1995	Plioceno	Dermeštídeos
Estrias, pontuações e câmaras (?)	Kaiser, 2000	Plioceno	Cupins
Pontuações estriadas	Fejfar & Kaiser, 2005	Plioceno	Cupins
Trilhas de estrias e pontuações	Dirks <i>et al.</i> , 2015	Plioceno	Gastrópodes
Remoção superficial e entalhes	Dirks <i>et al.</i> , 2015	Plioceno	Dermeštídeos
Pontuações e canal	Tobien, 1965	Plio/Pleistoceno	Coleópteros
Perfurações e câmaras	Hill, 1987	Plio/Pleistoceno	Tineídeos
Pontuações	Hill, 1987	Plio/Pleistoceno	Cupins
Pontuações estriadas	Hill, 1987	Plio/Pleistoceno	~Formigas
Pontuações estreladas	Backwell <i>et al.</i> , 2012	Plio-Pleistoceno	Cupins
Estrias e pontuações estreladas	Pomi & Tonni, 2011	Pleistoceno	Cupins
Câmaras e perfurações	Martin & West, 1995	Pleistoceno	Dermeštídeos
Perfurações ~ <i>C. ornatus</i>	Dominato <i>et al.</i> , 2009	Pleistoceno	~Dermeštídeos
Remoção superficial	Holden, Harris & Timm, 2013	Pleistoceno	Tenebrionídeos
Remoção superficial	Holden, Harris & Timm, 2013	Pleistoceno	Dermeštídeos
Irregular	Derry, 1911	Holoceno	Cupins
Pontuações, perfurações, tubos, canais, estrias e sulcos	West & Hasiotis, 2007	Holoceno	Dermeštídeos
Irregular	Huchet <i>et al.</i> , 2011	Holeceno	Cupins
Câmaras	Huchet <i>et al.</i> , 2013	Holoceno	Dermeštídeos

\* O substrato ósseo relacionado a estruturas queratinizadas; \*\* Traços produzidos em dentes; (?) Inconsistências na terminologia da descrição dos traços;

Em geral, os padrões vinculados à atividade de insetos incluem principalmente pontuações, entalhes, sulcos, perfurações, câmaras, tubos e canais (e.g. ROBERTS; ROGERS; FOREMAN, 2007). Na Tabela 07, estão compilados os registros paleoicnológicos e icnológicos de traços vinculados à atividade de insetos e outros prováveis produtores invertebrados, em ambiente continental. Como observado por Pirrone, Buatois & Bromley (2014), Pirrone, Buatois & Riga (2014) e Genise *et al.* (2005), não há base neoicnológica suficiente para atribuição de muitos

traços fósseis em ossos como produtos da atividade de grupos atuais (excetuando-se talvez o grupo dos cupins), bem como, para a sustentação de muitas inferências paleoecológicas, tafonômicas e paleobiológicas advindas do reconhecimento do produtor. Mesmo assim, muitos traços fósseis foram apontados por diversos autores como evidências da atividade de dermestídeos, por exemplo, inclusive em casos com datações mais antigas que a provável origem do grupo no Cretáceo Tardio (e.g. HASIOTIS *et al.*, 1999; CHIN; BISCHOP, 2007; HASIOTIS, 2004; DANGERFIELD *et al.*, 2005; BRITT; SCHEETZ; DANGERFIELD, 2008; BADER; HASIOTIS; MARTIN, 2009). Britt, Scheetz & Dangerfield (2008) reconheceram diversas morfologias (canais, tubos, perfurações, entre outros) em mais de cem ossos do ornitópode *Camptosaurus*, do Jurássico Superior da Formação Morrison, Estados Unidos. Entre elas, perfurações arredondadas (aproximadamente 3 mm de diâmetro e 1 mm de profundidade), muitas destas apresentando entalhes (~120 µm) pareados e opostos. Estas estruturas foram apontadas pelos autores como tendo sido produzidas por mandíbulas didentadas de dermestídeos. Entretanto, Holden, Harris & Timm (2013) apontam que tenebrionídeos poderiam também ser autores de tais traços, sendo difícil a atribuição do produtor observando-se apenas os traços produzidos pela ação de mandíbulas. Muitos autores associaram a presença de câmaras, perfurações e tubos em ossos fósseis com as câmaras pupares de dermestídeos (e.g. MARTIN; WEST, 1995). Entretanto, como visto anteriormente, não há registro atual desta atividade em ossos, sendo apenas similares àquelas produzidas por dermestídeos observadas em outros substratos (MARTIN; WEST, 1995; WEST; HASIOTIS, 2007; HUCHET *et al.*, 2013). Em alguns casos, entretanto, o conhecimento neoicnológico parece ser suficiente para atribuições mais diretas, como nas pontuações estreladas produzidas por cupins atuais, encontradas em ossos fósseis do Plioceno e do Pleistoceno (KAISER, 2000; POMI & TONI, 2011; BACKWELL *et al.*, 2012).

A compreensão deste tipo de interação entre invertebrados e vertebrados ao longo do registro fóssil é ainda um tópico recente na icnologia. Um maior entendimento sobre estes padrões será obtido na medida em que o comportamento bioerosivo de grupos atuais, principalmente aqueles negligenciados, se torne melhor compreendido. Espera-se, que, em um futuro próximo, os registros sem tratamento icnotaxonômico sejam reavaliados e tenham suas interpretações reconsideradas à luz das novas descobertas (tanto paleoicnológicas quanto ou neoicnológicas), para que possamos esclarecer melhor o contexto evolutivo em que estes traços foram

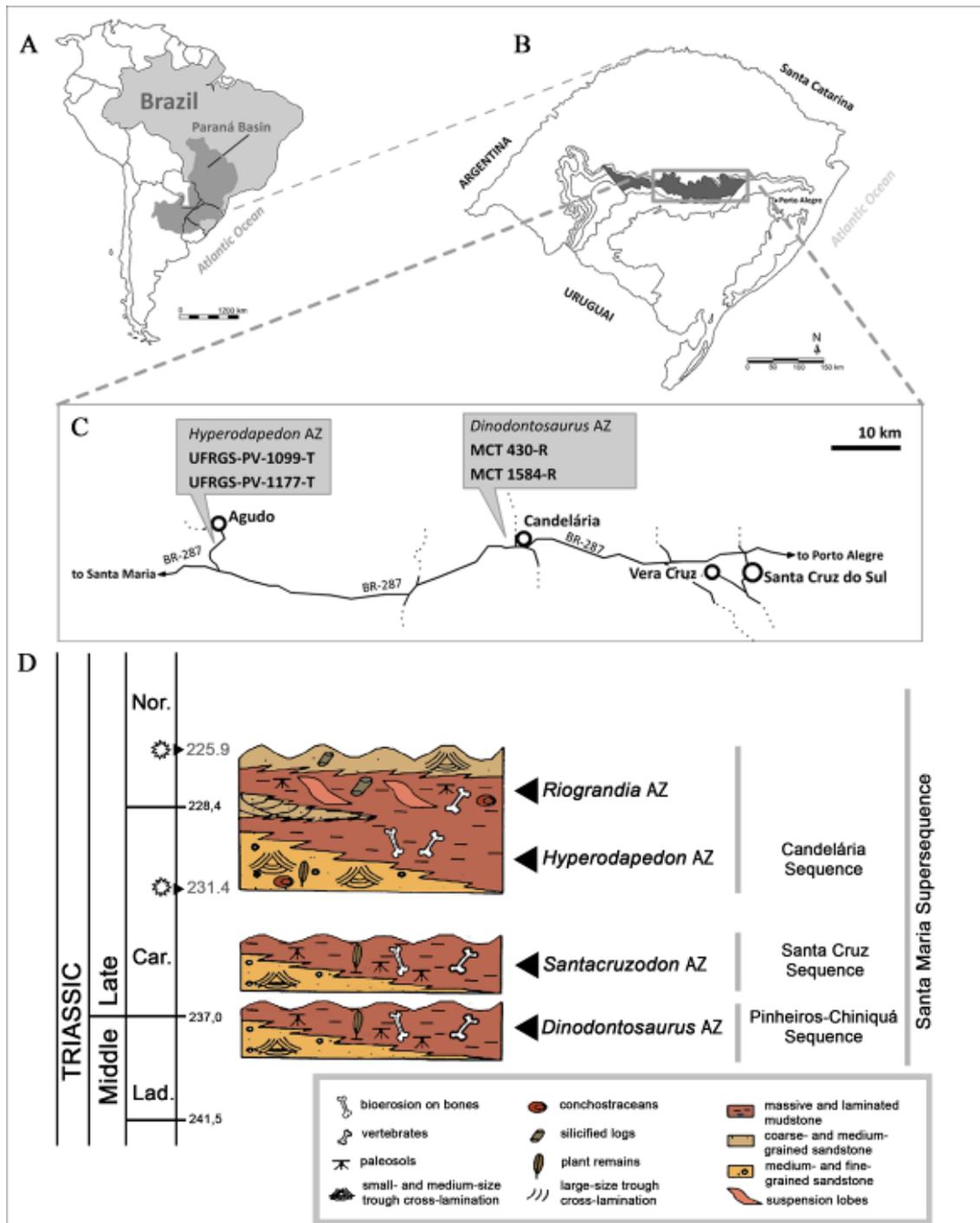
produzidos. É provável que após esta reavaliação, bem como com a descrição de novos registros fósseis, se amplie a ocorrência estratigráfica e geográfica dos cinco icnotáxons já descritos (ver Figura 22), mas que também se reconheça novos icnotáxons.

## 5. CONTEXTUALIZAÇÃO DOS MATERIAIS ANALISADOS

Face à problemática apresentada nas seções anteriores, o reconhecimento e o tratamento icnológico dos traços em ossos recuperados em fósseis de vertebrados de estratos Triássicos mostram-se de fundamental importância. Esta seção traz uma breve contextualização dos materiais estudados e apresentados no artigo “*Oldest evidences of osteophagic behavior of insects from the Triassic of Brazil*”.

### 5.1 Contexto Bioestratigráfico

A Bacia do Paraná abrange mais de 1.700.000 km<sup>2</sup>, se estendendo pela Argentina, Brasil, Paraguai e Uruguai. Esta bacia compreende um registro do Ordoviciano Superior até o Cretáceo Superior (MILANI; RAMOS, 1998; HORN *et al.*, 2014). Rochas de idade triássica se restringem basicamente à porção mais ao sul desta bacia, aflorando no Rio Grande do Sul (Figura 23). Estas rochas compreendem aquelas do Triássico Médio e Superior da Supersequência Santa Maria, que aflora na região central deste estado (HORN *et al.*, 2014), consistindo em uma série de depósitos fluviais e lacustres. Horn *et al.* (2014), em estudo recente sobre o contexto estratigráfico da Supersequência Santa Maria reconheceram quatro sequências de terceira ordem, da base para o topo: a Sequência Pinheiros-Chiniquá, a Sequência Santa Cruz, a Sequência Candelária e a Sequência Mata. Apenas as três primeiras sequências são conhecidas por apresentarem fósseis de vertebrados (HORN *et al.*, 2014), arranjados bioestratigraficamente em quatro Zonas de Associação (ZAs) (LANGER *et al.*, 2007; SOARES *et al.*, 2011;). Sendo elas, da mais antiga para a mais recente: ZA de *Dinodontosaurus* (fim do Ladiniano), ZA de *Santacruzodon* (início do Carniano), ZA de *Hyperodapedon* (Carniano) e ZA de *Riograndia* (Noriano). Traços fósseis foram reconhecidos em dois espécimes de tetrápodes da ZA de *Dinodontosaurus* e em outros dois espécimes da ZA de *Hyperodapedon*.



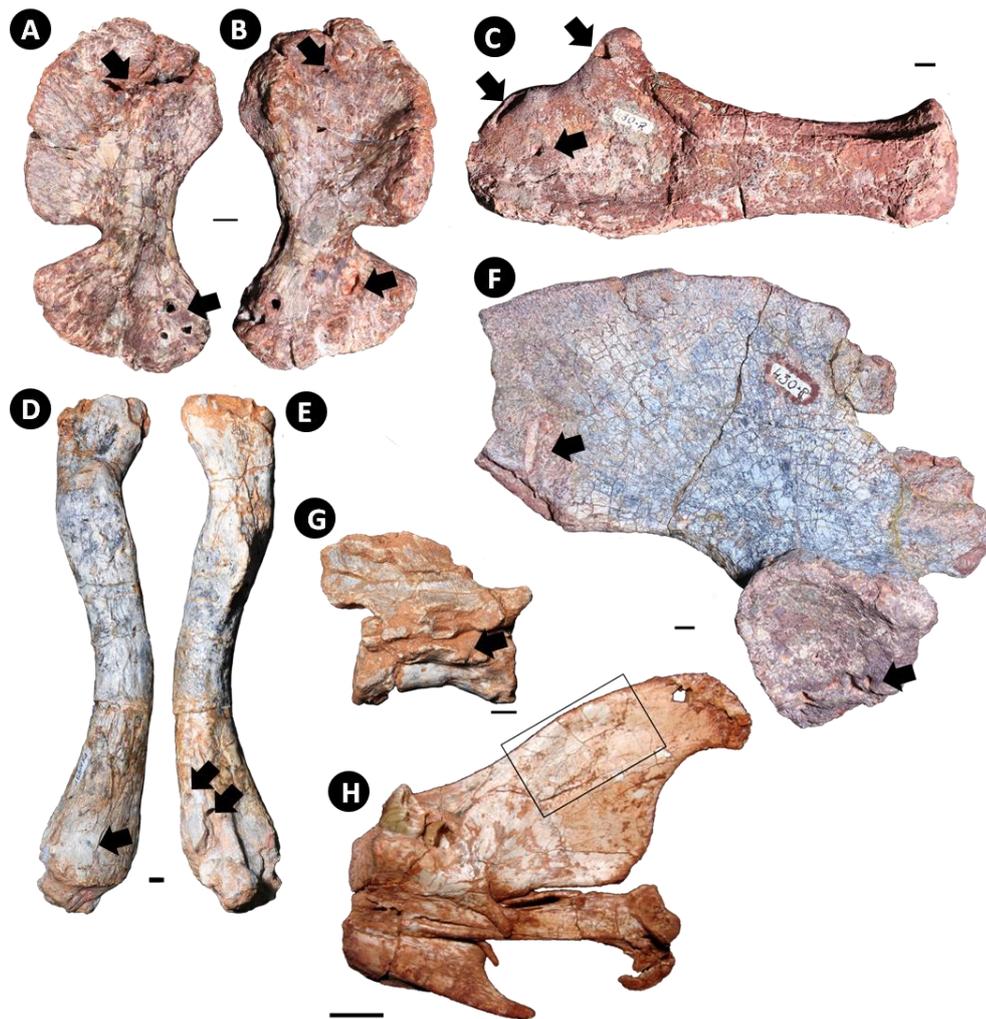
**Figura 23** – Contexto geológico e geográfico. A) Localização da Bacia do Paraná na América do Sul. B) Limites geográficos da faixa aflorante da Supersequência Santa Maria no Rio Grande do Sul, Brasil. C) Localidades de proveniência dos espécimes estudados. D) Crono e bioestratigrafia das unidades triássicas sul-brasileiras, modificado de Horn *et al.* (2014). Idades em milhões de anos, segundo Gradstein *et al.* (2012). Datações absolutas foram obtidas de formações correlatas da Argentina, a de 231,4 milhões de anos está relacionada com a base da Formação Ischigualasto e a de 225,9 milhões com a base da Formação Los Colorados (MARTINEZ *et al.*, 2012). (AZ = Assemblage Zone). A sequencia Mata não está mostrada. Lad = Ladiniano; Car = Carniano; Nor = Noriano.

## 5.2 Material e Métodos

Schwanke & Kellner (1999) reportaram preliminarmente, em um resumo, a presença de um úmero isolado de um sinápsido indeterminado, apresentando algumas perfurações de origem *post-mortem*, coletado no Sítio “Sanga do Moreira”, nas proximidades de Candelária, relacionado à ZA de *Dinodontosaurus*. Este material, tombado na coleção do Museu de Ciências da Terra do Serviço Geológico do Brasil (Rio de Janeiro - Brasil), sob o número MCT 1584-R, foi revisado durante o curso deste mestrado. Além deste material, foram avaliados três elementos ósseos de outro espécime da mesma coleção, o MCT 430-R (ulna, ílio e tíbia) coletado no Sítio “Sanga do Ribeiro”, da mesma cenozona. Pelas suas características anatômicas, tanto o material MCT 1584-T quanto o MCT 430-R foram aqui identificados como sendo de dicinodontes, c.f. *Dinodontosaurus*. Outros dois espécimes provenientes de estratos mais jovens, relacionados à ZA de *Hyperodapedon*, também foram avaliados. Ambos tombados na coleção do Laboratório de Paleontologia de Vertebrados do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (Porto Alegre – Brasil) consistem em: UFRGS-PV-1177-T, uma hemimandíbula de *Exaeretodon riograndensis* (LIPARINI *et al.*, 2013); e UFRGS-PV-1099-T, um esqueleto quase completo de um dinossauro ainda não descrito, em que apenas o fêmur direito e duas vértebras apresentam traços. Na Figura 24 mostra-se uma visão geral dos espécimes.

Todos os traços observados estavam originalmente preenchidos pela mesma matriz sedimentar que envolvia os elementos ósseos, e esta foi removida mecanicamente. Nenhuma inclusão ou padrões de preenchimento foram observados durante a preparação dos espécimes, também não foi identificada a presença de bioglifos em nenhum dos traços avaliados. Os traços foram observados usando um microscópio estereoscópio Zeiss Stemi DV4, sob diversos aumentos, bem como, intensidades luminosas e ângulos de incidência variados. Os traços foram descritos seguindo as icnotaxobases propostas por Pirrone, Buatois & Bromley (2014). Devido à alteração diagenética dos materiais atribuídos ao dicinodonte *Dinodontosaurus*, apenas os espécimes UFRGS-PV-1177-T e UFRGS-PV-1099-T foram classificados nos estágios propostos por Behrensmeyer (1978). Além de fotografias de alta qualidade dos traços, uma das vértebras e o fêmur do espécime UFRGS-PV-1099-T foram escaneados em um tomógrafo médico Phillips© Brilliance CT 16 slice, do Hospital de Clínicas de Porto Alegre, e as imagens obtidas foram renderizadas

utilizando os softwares Amira 5 e Mimics 10.01. Além disso, um pequeno traço encontrado neste espécime foi submetido a fotografias obtidas por Z-stack, usando uma Nikon AZ100M do Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Medidas dos traços foram obtidas utilizando um paquímetro digital, sendo confirmadas digitalmente utilizando o software ImageJ©. Descrições estatísticas das medidas dos traços foram obtidas utilizando uma IBM SPSS versão 20.



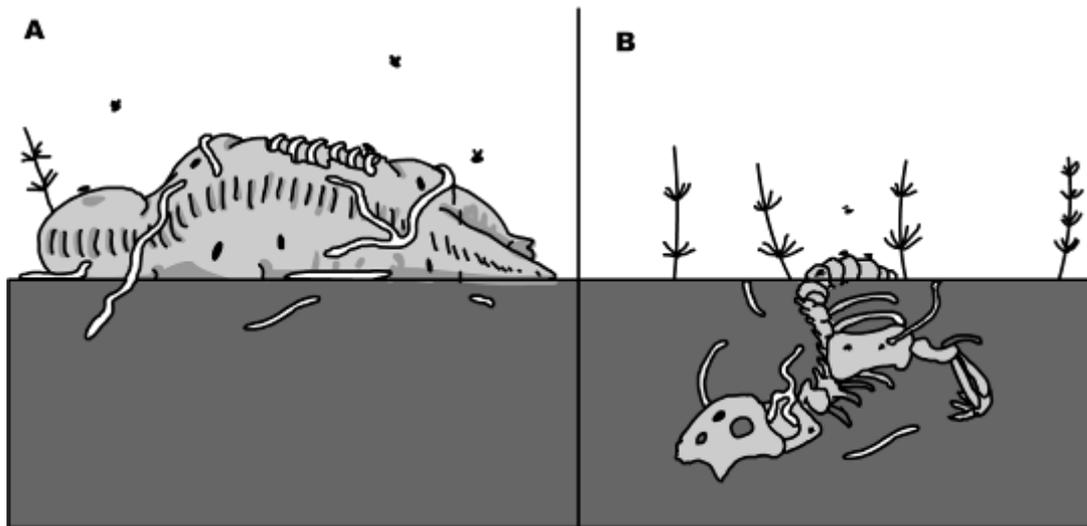
**Figura 24** – Materiais de estudo. As setas evidenciam os principais traços reconhecidos. A e B) Úmero de c.f. *Dinodontosaurus* (MCT 1584-R) da ZA de *Dinodontosaurus* (Triássico Médio). C) Ulna de c.f. *Dinodontosaurus* (MCT 430-R) da ZA de *Dinodontosaurus* (Triássico Médio). D e E) Fêmur de um novo dinossauro ainda não descrito (UFRGS-PV-1099-T) da ZA de *Hyperodapedon* (Triássico Tardio). F) Ílio de (MCT 430-R). G) Vértebra de UFRGS-PV-1099-T. H) Porção final da hemimandíbula de *Exaeretodon riograndensis* (UFRGS-PV-1177-T) da ZA de *Hyperodapedon* (Triássico Tardio). Escala de 10 mm em A – F; 5 mm em G; 20 mm em H.

## 6. ANÁLISE INTEGRADORA

Na Parte II desta dissertação serão mostrados novos traços associados a vertebrados da ZA de *Dinodontosaurus*, final do Triássico Médio (incluindo a revisão de SCHWANKE; KELLNER, 1999) e da ZA de *Hyperodapedon*, do Triássico Superior (incluindo revisão de PAES, 2013), do Rio Grande do Sul. Estes estão reportados no manuscrito “**Oldest evidences of osteophagic behavior of insects from the Triassic of Brazil**”, o qual foi submetido para o periódico “*Paleoecology, Paleoclimatology and Paleogeography*” da Editora Elsevier.

O manuscrito aborda registros inéditos de bioerosões nos fósseis dos vertebrados mencionados acima, sendo estes relacionados à atividade osteofágica de insetos. O trabalho enfoca, de forma objetiva, uma compreensão integrada da relação destes traços com outros previamente publicados para o restante do Mesozoico mundial. Como resultado, duas icnoespécies foram identificadas entre os traços, bem como, elegeu-se uma nova icnoespécie para o icnogênero *Osteocallis*. Questões sobre a etologia destes traços, bem como sobre o período de sua gênese são discutidas. Os traços identificados, em geral, foram atribuídos ou à atividade alimentar ou à construção de câmaras pupares. Além disso, algumas implicações tafonômicas (estágios iniciais de intemperismo e grau de articulação dos elementos preservados) sugerem que certas associações de traços poderiam ter sido produzidas em carcaças já soterradas. Isto contrasta com o que previamente foi interpretado em outros casos em que se observam marcas em vertebrados (ver Figura 25). Outra questão relevante é a presença de bioturbações adjacentes aos elementos ósseos, incluindo algumas associadas diretamente a perfurações nos tecidos ósseos, como alguns casos comentados na seção 4.4 e na Figura 13.

Embora a relação entre as bioturbações e as bioerosões ainda não seja clara, reforça-se aqui que mais estudos sobre estes dois traços devem esclarecer quais foram as mudanças paleobiológicas que permearam a evolução do comportamento osteofágico dos insetos durante o Mesozoico e o Cenozoico.



**Figura 25** – Modelos tafonômicos viáveis. A) Invertebrados osteófagos atuam em carcaças expostas subaereamente, o que é suportado pela maioria dos estudos. B) Invertebrados osteófagos atuam em carcaças soterradas – poucos são os estudos atuais relacionados aos organismos envolvidos na exploração de carcaças soterradas.

Todas estas particularidades demonstram uma complexa história evolutiva para o comportamento osteofágico em insetos, já que distintos grupos exploram carcaças expostas e carcaças já soterradas, bem como, devem ser distintos aqueles organismos bioturbadores associados a elas. Devido à carência de correlatos atuais, nenhum grupo específico de insetos foi associado como produtor destes traços, entretanto besouros parecem ser os candidatos mais plausíveis, grupo que apenas recentemente teve somatofósseis reportados para o Triássico do Rio Grande do Sul (CORRÊA *et al.*, 2012).

## 6.1 Resultados e conclusões

Os resultados principais desta pesquisa são:

- A identificação de perfurações e canais em espécimes do Triássico Médio, incluindo câmaras associadas ao icnotáxon *Cubiculum inornatus*;
- O registro de tubos, canais e de entalhes isolados, bem como trilhas de entalhes, associados ao icnogênero *Osteocallis*, incluindo *O. mandibulus*;
- O reconhecimento de uma nova icnoespécie do gênero *Osteocallis*;

Como principais conclusões do estudo estão:

- Em ecossistemas triássicos do Gondwana, ao final do Ladiniano (242 - 235 Ma), alguns insetos já apresentariam adaptações para a modificação óssea, o que é corroborado principalmente pela associação de traços alimentares ou de prospecção alimentar nos ossos analisados (perfurações, tubos, canais e *Osteocallis*);

- A identificação de *Cubiculum inornatus* para o final do Triássico Médio indica também que, já naquele tempo, alguns grupos de insetos estavam utilizando carcaças de vertebrados para construção de câmaras pupares, fenômeno registrado anteriormente apenas para o Cretáceo, e apenas recentemente para o Jurássico Médio;

- A presença destes traços (perfurações, tubos, canais), bem como de *Cubiculum* e *Osteocallis*, atestam a crescente e franca diversificação do comportamento osteofágico dos insetos já no início do Mesozoico.

## 7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABDEL-MAKSOUND, G., AL-SHAZLY, E.E.A., EL-AMIN, A. Damage caused by insects during the mummification process: an experimental study. **Archaeological and Anthropological Sciences**, n. 3, p. 291-308. 2011. [doi:] 10.1007/s12520-011-0069-9.

ARCHER, M.S., ELGAR, M.A. Cannibalism and delayed pupation in hide beetles, *Dermestes maculates* DeGeer (Coleoptera: Dermestidae). **Australian Journal of Entomology**, n. 37, p. 158-161. 1998.

ARNALDOS M.I., ROMERA E., PRESA J.J., LUNA A., GARCÍA M.D. Studies on seasonal arthropod succession on carrion in the southeastern Iberian Peninsula. **International Journal of Legal Medicine**, n. 118, p. 197-205. 2004. [doi:] 10.1007/s00414-004-0446-3

AVILLA, L.L., FERNANDES, R., RAMOS, D.F.B. Bite marks on a crocodylomorph from the upper cretaceous of Brazil: Evidence of social behavior? **Journal of Vertebrate Paleontology**, n.24(4), p. 971-973. 2004.

BACKWELL L.R., PARKINSON A.H., ROBERTS E.M., D'ERRICO F., HUCHET J.B. Criteria for identifying bone modification by termites in the fossil record. **Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology**, n337–338, p. 72–87. 2012.

BADER K., HASIOTIS S., MARTIN L. Application of Forensic Science Techniques to Trace Fossils on Dinosaur Bones from a Quarry in the Upper Jurassic Morrison Formation, Northeastern Wyoming, **Palaios**, n24 (3), p. 140-158. 2009. [doi:] 10.2110/palo.2008.p08-058r

BAE, Y.J., MCCAFFERTY, W.P. Ephemeroptera tusks and their evolution. In: CORKUM, L.D. & CIBOROWSKI, J.J.H. (Ed). **Current directions in research on Ephemeroptera**. Canadian Scholars' Press, Toronto, Canada. 1995. p. 377-403.

BAQUEDANO E., DOMÍNGUEZ-RODRIGO M., MUSIBA C. An experimental study of large mammal bone modification by crocodiles and its bearing on the interpretation of crocodile predation at FLK Zinj and FLK NN3. **Journal of Archaeological Science**, n. 39, p. 1728-1737. 2012.

BELAÚSTEGUI Z., DE GIBERT J. M., DOMÈNECH R., MUÑIZ F., MARTINELL J. Clavate borings in a Miocene cetacean skeleton from Tarragona (NE Spain) and

the fossil record of marine bone bioerosion. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, n. 323–325, p. 68–74. 2009.

BEHRENSMEYER A.K. Taphonomic and Ecologic Information from Bone Weathering. **Paleobiology**, n. 4(2), p. 150-162. 1978.

BEHRENSMEYER, A.K., GORDON, K.D., YANAGI, G.T. Trampling as a cause of bone surface damage and pseudo-cutmarks. **Nature**. n.319, p.768–771. 1986.

BEHRENSMEYER, A.K.. Terrestrial Vertebrate Accumulations. In: ALLISON, P.A. & BRIGGS, D.E.G. **Taphonomy – Releasing the Data Locked in the Fossil Record**. Springer London. 1991.

BERTLING M, BRADDY S.J., BROMLEY R.G., DEMATHIEU G.R., GENISE J., MIJULÁS R., NIELSEN J.K., NIELSEN K.S.S., RINDSBERG A.K., SCHLIRF M., UCHMAN A. Names for trace fossils: a uniform approach. **Lethaia**, n. 39, p. 265-286. 2006. [doi:] 10.1080/00241160600787890

BLUMENSCHINE, R.J., PRASSACK, K.A., KREGER, C.D., PANTE, M.C. Carnivore tooth-marks, microbial bioerosion, and the invalidation of Domínguez-Rodrigo and Barba's (2006) test of Oldowan hominin scavenging behavior. **Journal of Human Evolution**, n. 53, p. 420-426. 2007.

BORDY, E.M., BUMBY, A.J., CATUNEANU, O., and ERIKSSON, P.G., Advanced early Jurassic termite (Insecta: Isoptera) nests: evidence from the Clarens Formation in the Tuli Basin, Southern Africa. **PALAIOS**, n. 19, p. 68–78. 2004.

BRITT B.B., SCHEETZ R.D., DANGERFIELD A. A Suite of Dermestid Beetle Traces on Dinosaur Bone from the Upper Jurassic Morrison Formation, Wyoming, USA, **Ichnos**, n. 15(2), p. 59-71. 2008. [doi:] 10.1080/10420940701193284

BRITT B.B., EBERTH D.A., SCHEETZ R.D., GREENHALGH B.W., STADTMAN K.L. Taphonomy of debris-flow hosted dinosaur bonebeds at Dalton Wells, Utah (Lower Cretaceous, Cedar Mountain Formation, USA). **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, n. 280, p. 1–22. 2009.

BROMLEY R.G., D'ALESSANGRO A. The ichnogenus *Entobia* from the Miocene, Pliocene and Pleistocene of southern Italy. **Riv. It. Paleont. Strat.**, n. 90, p. 227-296. 1984.

BYRD, J.H., CASTNER, J.L. Insects of Forensic Importance. In: BYRD, J.H., CASTNER, J.L. **Forensic Entomology – The Utility of Arthropods in Legal Investigations**. CRC Press. 2000. 43 - 80.

CABRAL U.G., RIFF D., KELLNER A.W.A., HENRIQUES D.D.R. Pathological features and insect boring marks in a crocodyliform from the Bauru Basin, Cretaceous of Brazil, **Zoological Journal of the Linnean Society**, n. 163, p. 140-151. 2011. [doi:] 10.1111/j.1096-3642.2011.00715.x

CÁCERES I., ESTEBAN-NADAL M., BENNÀSAR M., FERNÁNDEZ-JALVO. Was it the deer or the fox? **Journal of Archaeological Science**, n. 38, p. 2767-2774. 2011.

CÁCERES I., ESTEBAN-NADAL M., BENNÀSAR M., MONFORT M.D.M., PESQUERO M.D., FERNÁNDEZ-JALVO. Osteophagia and dental wear in herbivores: actualistic data and archaeological evidence. **Journal of Archaeological Science**, n. 40, p. 3105-3116. 2013.

CARPENTER K. History, sedimentology, and taphonomy of the Carnegie Quarry, Dinosaur National Monument, Utah, **Annals of Carnegie Museum**, n. 81(3), p. 153-232. 2013.

CARTER, D.O., YELLOWLEES, D., TIBBETT, M. Cadaver decomposition in terrestrial ecosystems. *Naturwissenschaften*. 94:12-24. 2007.

CIONE, A.L., HOSPITALECHE, C.A., PÉREZ, L.M., LAZA, J.H., CÉSAR, I. Trace fossils on penguin bones from the Miocene of Chubut, southern Argentina. **Alcheringa: An Australasian Journal of Paleontology**, n. 34(4), p. 433-454. 2012.

CHIN K., BISHOP J.R. Exploited twice: bored bone in a theropod coprolite from the Jurassic Morrison Formation of Utah, USA. IN: BROMLEY R.G., BUATOIS L.A, MÁGNANO M.G., GENISE J.F., MELCHOR R.N. (Ed.), **Sediment-Organism Interactions: A multifaceted ichnology**. Special Publications-SEPM. 2006; n. 88, p. 379.

CORRÊA, G.R., RODRIGUES, K.A., CENCI, R., BARBONI, R., DUTRA, T.L. Novos registros de insetos no Triássico (Formação Santa Maria) da Bacia do Paraná, RS. In: Da ROSA, A.A., ITAQUI, J., FORTIER, D.C. Livro de Resumos – Reunião Annual Regional da Sociedade Brasileira de Paleontologia. Paleo RS 2012. CAPPA – São João do Polêsine. Rio Grande do Sul. p.13. 2012.

CRUICKSHANK A.R.I. Archosaur predation on an east African Middle Triassic dicynodont. **Paleontology**, n. 29(2): p. 415-422. 1986.

DANGERFIELD A., BRITT B., SCHEETZ R., PICKARD M. Jurassic dinosaurs and insects: the paleoecological role of termites as carrion feeders. **Salt Lake City Annual Meeting**. 2005;

DANISE S, TWITCHETT R.J., MATTS K. Ecological succession of a Jurassic shallow-water ichthyosaur fall. **Nature communications**, n.5 (4789) 2014. [doi:]10.1038/ncomms5789. Acessado em: 10 de novembro de 2015.

DAVIS, D.R., ROBSON, G.S. The Tineoidea and Gracillarioidea. In: KRISTENSEN, N.P. (Ed) **Lepidoptera, Moths and Butterflies, Vol. 1: Evolution, Systematics, and Biogeography**. Handbook of Zoology, 35. Walter de Gruyter, New York. 1999. p. 91-117.

De GIBERT J.M., DOMÈNECH R., MARTINELL J. An ethological framework for animal bioerosion trace fossils upon mineral substrates with proposal of a new class, fixichnia. **Lethaia**, n. 37: 429 -37. 2004.

DE VALAIS S., APESTEGUÍA S., GARRIDO A.C. Cretaceous Small Scavengers: Feeding Traces in Tetrapod Bones from Patagonia, Argentina, **PloS ONE**, n.7(1):e29841. [doi:]10.1371/journal.pone.002984. 2012. Acessado em: 10 de novembro de 2015.

DEMATHIEU G., DEMATHIEU P. Concerning the erection of Ichnogenera and Ichnospecies in Vertebrate Ichnotaxonomy. **Ichnos**, n. 9, p. 117–121. 2002. [doi:] 10.1080/10420940290208153

DENYS, C. Le gisement Pliocene de Laetoli (Tanzanie Afrique de l'Est): Analyse taphonomique des assemblages de micro-vertebrate. **Paleontographica A**, n. 194, p. 69-98. 1986.

DENTON D.A., BLAIR-WEST J.R., MCKINLEY M.J., NELSON J.F. Problems and paradigms: Physiological analysis of bone appetite (Osteophagia). **BioEssays**, n. 4(1), p. 40-43. 1986. [doi:]10.1002/bies.950040112.

DERRY, D.E., Damage done to skulls and bones by termites. **Nature**, n. 86, p. 245–246. 1911.

DEYRUP M., DEYRUP N., EISNER M., EISNER T. A caterpillar that eats tortoise shells. **American Entomologist**, n. 51(4), p. 245–248. 2005.

DIRKS, P.H.G.M., BERGER, L.R., ROBERTS, E.M., KRAMERS, J.D., HAWKS, J., RANDOLPH-QUINNEY, P.S., ELLIOTT, M., MUSIBA, C.M., CHURCHILL, S.E., DE RUITER, D.J., SCHMID, P., BACKWELL, L.R., BELYANIN, G.A., BOSHOFF, P., HUNTER, K.L., FEUERRIEGEL, E.M., GURTOV, A., HARRISON, J.G., HUNTER, R., KRUGER, A., MORRIS, H., MAKHUBELA, T.V., PEIXOTTO, B., TUCKER, S. Geological and taphonomic context for the new hominin species *Homo naledi* from the Dinaledi Chamber, South Africa. **eLIFE**, n. 4 (e09561). 2015. [doi:] 10.7554/eLife.09561.

DRUMHELLER S.K., STOCKER M.R., NESBITT S.J. Direct evidence of trophic interactions among apex predators in the Late Triassic of western North America. *Naturwissenschaften*, n.101, p. 975-987. 2014. [doi:] 10.1007/s00114-014-1238-3

DOMINATO, V.H., MOTHÉ, D., AVILLA, L.S., BERTONI-MACHADO, C.B. Ação de insetos em vértebras de *Stegomastodon waringi* (Mammalia, Gomphoteriidae) do Pleistoceno de Águas de Araxá, Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*. 12: 77-82. 2009. [doi:] 10.4072/rbp.2009.1.07

DOMÍNGUEZ-RODRIGO M., MARTÍNEZ-NAVARRO B. Taphonomic analysis of the early Pleistocene (2.4 Ma) faunal assemblage from A.L. 894 (Hadar, Ethiopia). **Journal of Human Evolution**, n. 62, p 315-327. 2012.

DUNSTAN B. Mesozoic Insects of Queensland. Part I. Introduction and Coleoptera, **Queensland Geological Survey Publication**, n. 273, p. 1-88. 1923.

ENGEL, M.S., DAVID, A.G., KRISHNA, K. Primitive termites from the Early Cretaceous of Asia (Isoptera). **Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Serie B (Geologie und Paläontologie)**. 371: 1-32. 2007.

ENGEL, M.S., NEL, A., AZAR, D., SORIANO, C., TAFFOREAU, P., NERAUDEAU, D., COLIN, J., PERRICHOT, V. New, primitive termites (Isoptera) from Early Cretaceous ambers of France and Lebanon. **Paleodiversity** 4:39-49. 2011.

FANTI F., CAU A., CANTELLI L., HASSINE M., AUDITORE M. New information on *Tataouinea hannibalis* from the Early Cretaceous and Implications for the Tempo and Mode of Rebbachisaurid Sauropod Evolution. **PLoS One**, n. 10(4):e0123475. 2015. [doi:] 10.1371/journal.pone.0123475.

FEJFAR O., KAISER T.M. Insect Bone-Modification and Paleoecology of Oligocene Mammal-Bearing Sites In The Doupov Mountains, Northwestern Bohemia. **Paleontologia Electronica**, n. 8(1). 2005. Acessado em: Novembro de 2015.

FERNÁNDEZ-JALVO Y., MONFORT M.D.M. Experimental taphonomy in museums: Preparation protocols for skeletons and fossil vertebrates under the scanning electron microscopy. **Geobios**, n.41, p. 157-181. 2008.

FERNÁNDEZ-JALVO Y., ANDREWS P. When humans chew bones. **Journal of Human Evolution**. n. 60, p. 117-123. 2011.

FRANCISCHINI H., PAES NETO V.D., MARTINELLI A.G., PEREIRA V.P., MARINHO T.S., TEIXEIRA V.P.A, FERRAZ M.LF., SOARES M.B., SCHULTZ C.L. Invertebrate traces in pseudoecoprolites from the upper Cretaceous Marília

Formation (Bauru Group), Minas Gerais State, Brazil. **Cretaceous Research**, n. 57, p. 29-39. 2016.

FRASER NC, SUES HD. The beginning of the 'Age of Dinosaurs': a brief overview of terrestrial biotic changes during the Triassic. **Earth Environ Sci Trans R Soc Edinb.** n. 101, p. 189–200. 2011. [doi:]10.1017/S1755691011020019

FREYMANN B.P., DE VISSER S.N., MAYEMBA E.P., OLFF H. Termites of the genus *Odontotermes* are optionally keratophagous. **Ecotropica**, n. 13, p. 143–147. 2007.

GAUDRY E. The Insects Colonisation of Buried Remains. In: AMENDT J., GOFF M.L., CAMPOBASSO C.P., GRASSBERGER M. (Ed.) **Current Concepts in Forensic Entomology**. Springer, 2010. p. 273-311. [doi:] 10.1007/978-1-4020-9684-6\_13

GETTY M, ROBERTS E, LOWEN M. Taphonomy of a chasmosaurine ceratopsian skeleton from the Campanian Kaiparowits Formation, Grand Staircase-Escalante National Monument, Utah. **Journal of Vertebrate Paleontology**. 2003; 23(3):54A.

GENISE, J.F., BELLOSI, E.S., MELCHOR, R.N., COSARINSKY, M.I. Comment: Advanced Early Jurassic Termite (Insecta: Isoptera) Nests: Evidence from the Clarens Formation in the Tuli Basin, Southern Africa (Bordy *et al*, 2004). **PALAIOS**, n.20. p. 303-308. 2005. [doi:] 10.2110/palo.2004.p05-C01

GENISE, J.F., GARROUSTE R., NEL P., GRANDCOLAS P., MAURIZOT P., CLUZEL D., CORNETTE R., FABRE A., NEL A. *Asthenopodichnium* in fossil wood: Different trace makers as indicators of different terrestrial palaeoenvironments. **Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology**, n. 365, p. 184-191. 2015. [doi:] 10.1016/j.palaeo.2012.09.025

GENTRY, A.W. Pliocene Bovidae from Laetoli. IN: LEAKY, M.D., HARRIS, J.M. (eds.) **Laetoli: A Pliocene site in northern Tanzania**. Claredon Press, Oxford. 1987. 378-408.

GLOVER A.G., KÄLLSTRÖM B., SMITH C.R., DAHLGREN T.G. World-wide whale worms? A new species of *Osedax* from the shallow north Atlantic. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, n. 272(1581), p. 2587–2592. 2005. [doi:]10.1098/rspb.2005.3275.

GLOVER A.G., KEMP K.M., SMITH C.R., DAHLGREN T.G. On the role of bone-eating worms in the degradation of marine vertebrate remains. **Proceedings of**

the **Royal Society of London B**, n. 275, p. 1959-1961. 2008. [doi:]10.1098/rspb.2008.0177

GRADSTEIN F.M., JAMES G.O., SCHMITZ M.D., OGG G.M. **The Geologic Time Scale**. Elsevier, 2012.

GOFF, M. L. Estimation of postmortem interval using arthropod development and successional patterns. **Forensic Science Review**, n. 5(2), p. 81-94. 1993.

GRIMALDI, D. & ENGEL, M. S. **Evolution of the Insects**. Cambridge (Cambridge University Press). 755 pp. 2005.

GOFFREDI S.K., ORPHAN V.J., ROUSE G.W., JAHNKE L., EMBAYE T., TURK K., LEE R., VRIJENHOEK R.C. Evolutionary innovation: a bone-eating marine symbiosis. **Environmental Microbiology**, n. 7(6), p. 1369-78. 2005.

HAGLUND, L. An **archaeological analysis of the Broadbeach Aboriginal burial ground**. University of Queensland Press. 1976. p.118.

HASIOTIS, S.T., DUBIEL, R.F. Termite (Insecta: Isoptera) nest ichnofossils from the Upper Triassic Chinle Formation, Petrified Forest National Park, Arizona. **Ichnos**, n. 4, p. 119-130. 1995.

HASIOTIS S.T., FIORILLO A.R., HANNA R.R. Preliminary report on borings in Jurassic dinosaur bones: Evidence for invertebrate-vertebrate interactions. In: Gillette D.D (Ed.). **Vertebrate Paleontology in Utah**. Miscellaneous Publication 99-1 Utah Geological Survey; 1999. p.193-200.

HASIOTIS S.T. Reconnaissance of Upper Jurassic Morrison Formation ichnofossils, Rocky Mountain Region, USA: paleoenvironmental, stratigraphic, and paleoclimatic significance of terrestrial and freshwater ichnocoenoses, **Sedimentary Geology**, n. 167(3-4), p. 177-268. 2004. [doi:] 10.1016/j.sedgeo.2004.01.006

HAYNES, G. Evidence of Carnivore Gnawing on Pleistocene and Recent Mammalian Bones. **Paleobiology**, n. 6(3), p. 341-351. 1980.

HAYNES, G. A guide for differentiating mammalian carnivore taxa responsible for gnaw damage to herbivore limb bones. **Paleobiology**, n. 9(2), p. 164-172. 1983.

HENDEY, Q. B. Palaeoecology of the Late Tertiary fossil occurrences in "E" Quarry, Langebaanewg, South Africa and a reinterpretation of their geological context. **Annals of the South Africa Museum**, n. 84, p. 1-104. 1981.

HIGGS N.D., LITTLE C.T.S., GLOVER A.G. Bones as biofuel: a review of whale bone composition with implications for deep-sea biology and palaeoanthropology. **Proceedings of the Royal Society of London B**, n. 278, p. 9-17. 2011. [doi: 10.1098/rspb.2010.1267]

HIGGS N.D., GLOVER A. G., DAHLGREN T.G. LITTLE C.T.S. Bone-boring worms: characterizing the morphology, rate and method of bioerosion by *Osedax mucofloris* (Annelida, Siboglinidae). **The Biological Bulletin**, n. 221, p. 307–316. 2011a.

HIGGS N.D., LITTLE C.T.S., GLOVER A.G., DAHLGREN T.G., SMITHD C.R, DOMINICIE, S. Evidence of *Osedax* worm borings in Pliocene (3 Ma) whale bone from the Mediterranean. **Historical Biology**, p. 1-9. iFirst article. 2011b.

HILL A. Damage to some fossil bones from Laetoli. IN: LEAKEY, M.D., HARRIS, J.M. **Laetoli: A Pliocene site in northern Tanzania**. Clarendon, Oxford. p.543-545. 1987

HORN B.L.D, MELO T.P., SCHULTZ C.L., PHILIPP R.P., KLOSS H.P., GOLDBERG K. A new third-order sequence stratigraphic framework applied to the Triassic of the Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil, based on structural, stratigraphic and paleontological data. **Journal of South American Earth Sciences**, n. 55, p. 123-32. 2014. [doi:] 10.1016/j.jsames.2014.07.007

HOLDEN A.R., HARRIS J.M., TIMM R.M., Paleoecological and Taphonomic Implications of Insect-Damaged Pleistocene Vertebrate Remains from Rancho La Brea, Southern California. **PLoS ONE**, n. 8(7):e67119. 2013. [doi:]10.1371/journal.pone.0067119

HUCHET JB, DEVERLY D, GUTIERREZ B, CHAUCHAT C. Taphonomic Evidence of a Human Skeleton Gnawed by Termites in a Moche-Civilisation Grave at Huaca de la Luna, Peru. **International Journal of Osteoarchaeology**, n. 21, p. 92–102. 2011. [doi:] 10.1002/oa.1110.

HUCHET J.B., LE MORT F., RABINOVICH R., BLAU S., COQUEUGNIOT H., ARENSBURG B. Identification of dermestid pupal chambers on Southern Levant human bones: inference for reconstruction of Middle Bronze Age mortuary practices. **Journal of Archaeological Science**, n. 40, p. 3793-3803. 2013. [doi:]10.1016/j.jas.2013.04.025

HUTSON J.M., BURKE C.C., HAYNES G. Osteophagia and bone modifications by giraffe and other large ungulates. **Journal of Archaeological Science**, n. 40, p. 4139-4149. 2013.

INWARD D.J., VOGLER A.P., EGGLETON P. A comprehensive phylogenetic analysis of termites (Isoptera) illuminates key aspects of their evolutionary biology. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, n. 44 (3), p. 953-967. 2007.

JACOBSEN A.R., BROMLEY R.G. New ichnotaxa based on tooth impressions on dinosaur and whale bones. **Geological Quarterly**, n. 53 (4), p. 373-82. 2009.

JAGT J.W.M. The ichnofossil genera *Radulichnus* and *Renichnus* in the Maastrichtian of The Netherlands and Belgium. Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, **Sciences de la Terre**, n. 73, p. 175-184. 2003.

JANS M.M.E. Microbial bioerosion of bone – a review. In: WISSHAK M; TAPANILA L. **Current Developments in Bioerosion**. Springer Science & Business Media. 2008.

JERZYKIEWICZ T., CURRIE P.J., EBERTH D.A., JOHNSTON P.A., KOSTER E.H., ZHENG J. Djadokhta Formation correlative strata in Chinese Inner Mongolia: an overview of the stratigraphy, sedimentary geology, and paleontology and comparisons with the type locality in the pre-Altai Gobi. **Canadian Journal of Earth Sciences**, n. 30(10), p. 2180-2195. 1993 [doi:] 10.1139/e93-190

JONES W.J., JOHNSON S.B., ROUSE G.W. VRIJENHOEK. Marine worms (genus *Osedax*) colonize cow bones. **Proceedings of the Royal Society B**, n. 275, p. 387–391. 2008 [doi:] 10.1098/rspb.2007.1437

KADEJ M, HÁVA J. First record of a fossil *Trinodes* larva from Baltic amber (Coleoptera: Dermestidae: Trinodinae). **Genus, International Journal of Invertebrate Taxonomy**, 22(1):17-22. 2011

KAISER, T.M. 2000. Proposed Fossil Insect Modification to Fossil Mammalian Bone from Plio-Pleistocene Hominid-Bearing Deposits of Laetoli (Northern Tanzania). **Annals Of The Entomological Society Of America Vol. 93**, No. 4.

KIEL, S., GOEDERT, J.L., KAHL, W.-A., ROUSE, G.W., Fossil traces of the bone-eating worm *Osedax* in early Oligocene whale bones. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, n. 107, p. 8656–8659. 2010.

KIEL S., KAHL W., GOEDERT J.L. *Osedax* borings in fossil marine bird bones. **Naturwissenschaften**, n. 98, p.51–55. 2011. [doi:]10.1007/s00114-010-0740-5

KIRKLAND, J.I. DELGADO, C.R., CHIMEDTSEREN, A., HASIOTIS, S.T. Insect? Bored dinosaur skeletons and associated pupae from the Djadokhta Formation (Cretaceous, Campanian). **Journal of Vertebrate Paleontology**, Supplement 3, n. 18, p. 56A. 1998.

KIRKLAND J.I., BADER K. Insect trace fossils associated with *Protoceratops* carcasses in the Djadokhta Formation (Upper Cretaceous), Mongolia. In: Ryan MJ, Chinnery-Allgeier BJ, Eberth D.A. (Ed.). **New Perspectives on Horned Dinosaurs:**

**The Royal Tyrell Museum Ceratopsian Symposium**, *Bloomington, Indiana University Press*. 2010; pp. 509–519.

KISELYOVA T., MCHUGH J.V. A phylogenetic study of Dermestidae (Coleoptera) based on larval morphology. **Systematic Entomology**, n. 31(3), p. 469-507. 2006 [doi:] 10.1111/j.1365-3113.2006.00335.x

KITCHING, J.W. On some fossil arthropoda from the Limeworks, Makapansgat, Potgietersrus. **Paleontologia Africana**, n. 23, p. 63-68. 1980.

KLIPPEL W.E., SYNSTELIEN J.A. Rodents as Taphonomic Agents: Bone Gnawing by Brown Rats and Gray Squirrels. **Journal of Forensic Sciences**, n. 52(4), p. 765-773. [doi:] 10.1111/j.1556-4029.2007.00467.x

KRISHNA K., GRIMALDI D.A., KRISHNA V., ENGEL M.S. Treatise on the Isoptera of the World: Introduction. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, n. 377(1), p. 1-202. 2013.

LANGER M.C., RIBEIRO A.M., SCHULTZ C.L., FERIGOLO J. The Continental Tetrapod-Bearing Triassic of South Brazil. In: LUCAS S.G., SPIELMANN J.A. (Ed.). **The Global Triassic**. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin 41. 2007; pp. 201-18.

LAUDET F., ANTOINE P.O. Des chambres de pupation de Dermestidae (Insecta: Coleoptera) sur un os de mammifère Tertiaire (phosphorites du Quercy): implications taphonomiques et paleoenvironnementales. **Geobios**, n. 37(3), p. 376–381. 2004

LEAL, L.A., AZEVEDO, S.A.K., DA ROSA, A.A.S. Icnofósseis do Sítio Fossilífero de Água Negra, Formação Caturrita, Neotriássico do Sul do Brasil. **Arquivos do Museu Nacional**, n.60(3), p. 217-222. 2002.

LEGENDRE F., WHITING M.F., BORDEREAU C., CANCELLO E.M., EVANS T.A., GRANDCOLAS P. The phylogeny of termites (Dictyoptera: Isoptera) based on mitochondrial and nuclear markers: Implications for the evolution of the worker and pseudergate castes, and foraging behaviors. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, n. 48 (2), p. 615-627. 2008.

LIPARINI A., OLIVEIRA T.V., PRETTO F.A., SOARES M.B., SCHULTZ CL. The lower jaw and dentition of the traversodontid *Exaeretodon riograndensis* Abdala, Barberena & Dornelles, from the Brazilian Triassic (Santa Maria 2 Sequence, *Hyperodapedon* Assemblage Zone) Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology, p. 1 – 7. 2013. [doi:] 10.1080/03115518.2013.752607

LO N., TOKUDA G., WATANABE H., ROSE H., SLAYTOR M., MAEKAWA K., BANDI C., NODA H. Evidence from multiple gene sequences indicates that termites evolved from wood-feeding cockroaches. **Currently Biology**, n. 10 (13), p. 801-804. 2000. [doi:] 10.1016/S0960-9822(00)00561-3

LUO M., CHEN Z. New arthropod traces from the Lower Triassic Kockatea Shale Formation, northern Perth Basin, Western Australia: ichnology, taphonomy and palaeoecology. **Geological Journal**, n. 49, p. 163–176. 2014. [doi:] 10.1002/gj.2506

LYMAN R.E. **Vertebrate Taphonomy**. Cambridge Manuals in Archaeology. University Press, Cambridge. 1996.

MANFRIM, A.M., CURY, A., DEMENEGBI, P., JOTZ, G., ROITHMANN, R. Miíase Nasal: Relato de Caso e Revisão da Literatura. Nasal Myiasis: Case Report and Literature Review. **International Archives of Otorhinolaryngology**, n. 11(1), p. 74-79. 2007.

MAKOVICKY P.J., APESTEGUÍA S., AGNOLÍN F.L. The earliest dromaeosaurid theropod from South America, **Nature**, n. 437(7061), p.1007-11. 2005. [doi:] 10.1038/nature03996.

MARTIN, L. D., WEST, D.L. The recognition and use of dermestid (Insecta, Coleoptera) pupation chambers in paleoecology. **Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology**, n. 113, p. 303-310. 1995.

MARTÍNEZ R.N., APALDETTI C., ALCOBER O.A., COLOMBI C.E., SERENO P.C., FERNANDEZ E, MALNIS P.S., CORREA G.A., ABELIN D. Vertebrate Succession in the Ischigualasto Formation. *Journal of Vertebrate Paleontology*. n. 32(1), p. 10-30. 2012. [doi:] 10.1080/02724634.2013.818546

McFARLANE, J.A. The carnivorous Beetles of the Ithundu caves, Kenya. **Study of Speleology**, n. 2, p. 149 – 158. 1971.

MIKULÁŠ R., KADLECOVÁ E., FEJFAR O., DVOŘÁK, Z. Three new ichnogenera of biting and gnawing traces on reptilian and mammalian bones: a case study from the Miocene of the Czech Republic. **Ichnos**, n. 13(3), p. 113-127. 2006. [doi:] 10.1080/10420940600850729

MYKULÁS, R., DVORÁK, Z. Vrtavé stopy v kostech krunru schozemských zelv (miocén mostecké pánve). Boring trace fossils in carapaces of terrestrial turtles (Miocene, Most Basin, Czech Republic). **Geoscience Research Reports for 2008**. Czeq Geological Survey, Prague. 2009.

MILANI E.J., RAMOS V.A. Orogenias Paleozóicas No Domínio Sul-Occidental Do Gondwana E Os Ciclos De Subsidiência Da Bacia Do Paraná. **Revista Brasileira de Geociências**, n. 28(4), p. 473-484. 1998.

MILÀN J., LINDW B.E.K., LAURIDSEN B.W. Bite traces in a turtle carapace fragment from the middle Danian (Lower Paleocene) bryozoan limestone, Faxø, Denmark. **Geological Society of Denmark Bulletin**, n. 59, p. 61-67. 2011.

MISOF B., LIU S., MEUSEMANN K., PETERS R.S., DONATH A., MAYER C., FRANSEN P.B., WARE J., FLOURI T., BEUTEL R.G., NIEHUIS O., PETERSEN M., IZQUIERDO-CARRASCO F., WAPPLER T., RUST J., ABERER A.J., ASPÖCK U., ASPÖCK H., BARTEL D., BLANKE A., BERGER S., BÖHM, A., BUCKLEY, T.R., CALCOTT B., CHEN J., FRIEDRICH F., FUKUI M., FUJITA M., GREVE C., GROBE P., GU S., HUANG Y., JERMIIN L.S., KAWAHARA A.Y., KROGMANN L., KUBIAK M., LANFEAR R., LETSCH H., LI Y., LI Z., LI J., LU H., MACHIDA R., MASHIMO Y., KAPLI P., MCKENNA D.D., MENG G., NAKAGAKI Y., NAVARRETE-HEREDIA J.L., OTT, M., OU Y., PASS G., PODSIADLOWSKI L., POHL H., VON REUMONT B.M., SCHÜTTE K., SEKIYA K., SHIMIZU S., SLIPINSKI A., STAMATAKIS A., SONG W., SU X., SZUCSICH N., TAN M., TAN X., TANG M., TANG J., TIMELTHALER G., TOMIZUKA S., TRAUTWEIN M., TONG X., UCHIFUNE T., WALZL M.G., WIEGMANN B., WILBRANDT J., WIPFLER B., WONG T.K.F, WU Q., WU G., XIE Y., YANG S., YANG Q., YEATES D.K., YOSHIZAWA K., ZHANG Q., ZHANG R., ZHANG W., ZHANG Y., ZHAO J., ZHOU C., ZHOU L., ZIESMANN T., ZOU S., LI Y., XU X., ZHANG Y., YANG H., WANG J., WANG J., KJER K., ZHOU X. Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. **Science**, n. 346 (6210), p. 763-67. 2014. [doi:] 10.1126/science.1257570

MÜLLER R.T., ARAÚJO-JÚNIOR H.I., AIRES A.S., SILVA L.R., DIAS-DA-SILVA S. Biogenic control on the origin of a vertebrate monotypic accumulation from the Late Triassic of southern Brazil. **Geobios**, n. 48(4), p. 331-340. 2015. [doi:] 10.1016/j.geobios.2015.05.001

MUÑIZ F., DE GIBERT J.M., ESPERANTE R. First trace-fossil evidence of bone-eating worms in whale carcasses. **Palaios**, n. 25(4), p. 269-273. 2010. [doi:] 10.2110/palo.2009.p09-112r

NIEDZWIEDZKI G., GORZELAK P., SULEJ T. Bite traces on dicynodont bones and the early evolution of large terrestrial predators. **Lethaia**, n. 44(1), p. 87-92. DOI 10.1111/j.1502-3931.2010.00227.x. 2011.

NJAU, J.K., BLUMENSCHINE, R.J. Crocodylian and mammalian carnivore feeding traces on hominid fossils from FLK 22 and FLK NN 3, Plio-Pleistocene, Olduvai Gorge, Tanzania. **Journal of Human Evolution**, n. 63, p. 408 – 417. 2012.

NOLTE M.J., GREENHALGH B.W., DANGERFIELD A., SCHEETZ R.D., BRITT B.B. Invertebrate burrows on dinosaur bones from the Lower Cretaceous Cedar Mountain Formation near Moab, Utah, USA. **Geological Society of America Abstracts with Programs** (36). 2004; 36(5): 379.

OLSEN, S.L., SHIPMAN, P. Surface modification on Bone: Trampling versus Butchery. **Journal of Archaeological Science**, n.15, p. 535-553. 1988.

PAES, V.D.P. **Marcas De Insetos Em Vertebrados Do Triássico Do Rio Grande Do Sul**. 2013. 98 f. Trabalho de Conclusão de Curso (Bacharelado em Biologia) - Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2013.

PAIK I.S. Bone chip-filled burrows associated with bored dinosaur bone in floodplain paleosols of the Cretaceous Hasandong Formation, Korea. **Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology**. n. 157(3), p. 213-25. 2000. [doi:]10.1016/S0031-0182(99)00166-2

PARKINSON A.H. ***Dermestes maculatus* and *Periplaneta americana*: bone modification criteria and establishing their potential as climatic indicators**. Master of Science Dissertation. Johannesburg: University of the Witwatersrand. 2013. 204 páginas.

PIRRONE C.A., BUATOIS L.A., BROMLEY R.G. Ichnotaxobases for Bioerosion Trace Fossils in Bones. **Journal of Paleontology**, n. 88 (1), p. 195-203. 2014a. [doi:] 10.1666/11-058

PIRRONE C.A., BUATOIS L.A., RIGA B.G. A New Ichnospecies of *Cubiculum* from Upper Cretaceous Dinosaur Bones in Western Argentina. **Ichnos**, n. 21(4), p. 251-260. 2014b [doi:] 10.1080/10420940.2014.958225

POMI, L.H., TONNI, E.P. Termite traces on Bones from the Late Pleistocene of Argentina. **Ichnos: An International Journal for Plant and Animal Traces**, n. 18(3), p. 166-171. 2011.

RAUGUST T., LACERDA M., SCHULTZ C.L. The first occurrence of *Chanaresuchus bonapartei* (Archosauriformes, Proterochampsia) of the Middle Triassic of Brazil from the *Santacruzodon* Assemblage Zone, Santa Maria Formation (Paraná Basin). 2013. **Geological Society London Special Publications**, n. 379, p. 303-318. [doi:] 10.1144/SP379.22

RINEHART L.F., LUCAS S.G., SPIELMANN J. Bite marks on tetrapod bones from the Upper Triassic Chinle Group Representing a new ichnogenus. In: Harris *et al.* (Ed.) The Triassic-Jurassic Terrestrial Transition. **New Mexico of Natural History and Science Bulletin** 37. 2006. p. 160-163.

ROBERTS, E.M., ROGERS, R.R., FOREMAN, B.Z. An experimental approach to identifying and interpreting dermestid (Insecta, Coleoptera) bone modification. **Journal of Vertebrate Paleontology**, n.23, p. 89. 2003.

ROBERTS E.M., ROGERS R.R., FOREMAN B.Z. Continental insect borings in dinosaur bone: Examples from the late Cretaceous of Madagascar and Utah. **Journal of Paleontology**, n. 81 (1), p. 201-208. 2007

ROGERS R.R. Non-Marine Borings in Dinosaur Bones from the Upper Cretaceous Two Medicine Formation, Northwestern Montana. **Journal of Paleontology**, n. 12 (4), p. 528-531. 1992.

ROTHSCHILD, B.M., MARTIN, L.D. **Skeletal Impact of Disease. A Division of the Department of Cultural Affairs.** New Mexico Museum of Natural History & Science. Albuquerque. Bulletin 33. 2006.

ROUSE G.W., GOFFREDI S.K., VRIJENHOEK. *Osedax*: Bone-Eating Marine Worms with Dwarf Males. **Science**, n. 30, p. 668-671.

RUSSELL, W.C. Biology of the dermestid beetle with reference to skull cleaning. **Journal of Mammology**, n. 28, p. 284 – 287. 1947.

SANEYOSHI M., WATABE M., SUZUKI S., TSOGTBAATAR K. Trace fossils on dinosaur bones from Upper Cretaceous eolian deposits in Mongolia: Taphonomic interpretation of paleoecosystems in ancient desert environments. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, n. 311 (1-2), p. 38-47. 2011. [doi:]10.1016/j.palaeo.2011.07.024

SARJEANT W.A.S. Plant trace fossils. In: FREY R.W. **The Study of Trace Fossils: A Synthesis of Principles, Problems and Procedures in Ichnology.** 1975. Springer-Verlag. p.163-179.

SCHROEDER, H., KLOTZBACH, H., OESTERHELWEG, L., PÜSCHEL. Larder Beetles (Coleoptera, Dermestidae) as an accelerating factor for decomposition of a human corpse. **Forensic Science International**, n. 127, p. 231-236. 2002.

SCHWANKE C, KELLNER AW. Presence of insect? borings in synapsid bones from the terrestrial Triassic Santa Maria Formation, southern Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, n. 19 (741999).

SHARMA, H., DAYAL, D., AGRAWAL, S.P. Nasal myiasis: Review of 10 years experience. **The Journal of Laryngology and Otology**. 103: 489-491. 1989.

SMITH, G.V. A manual of forensic entomology. **The Trustees of the British Museum** (Natural History), London. 1986.

SOARES MB, SCHULTZ CL, HORN BLD. New information on *Riograndia guaibensis* Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 2001 (Eucynodontia, Tritheledontidae) from the Late Triassic of southern Brazil: anatomical and biostratigraphic implications. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, n. 83(1), p. 329-354. 2011.

TAPANILA L., ROBERTS E.M., BOUARÉ M.L., SISSOKO F., O'LEARY M.A. Bivalve Borings in Phosphatic Coprolites and Bone, Cretaceous-Paleogene, Northeastern Mali. **PALAIOS**, n. 19(6), p. 565-573. 2004.

TAPPEN, M. Bone Weathering in the Tropical Rain Forest. **Journal of Archaeological Science**, n. 21, p. 667-673. 1994.

THENIUS E. Lebensspuren von Ephemeropteran-Larven aus dem Jung-Tertiär des Wiener Beckens. **Ann. Naturhist. Mus. Wien**, 82: 177-188. 1979,

THENIUS E. Lebensspuren von aquatischen Insektenlarven aus dem Jungtertiär Niederösterreichs. **Beiträge zur Paläontologie von Österreich**, n. 14, p. 1-17. 1988.

THORNE, B.L., KIMSEY, R.B., 1983. Attraction of neotropical *Nasutitermes* termites to carrion. **Biotropica**, n. 15(4), p. 295-296. 1983.

TOBIEN, H. Insecten-Frasspuren an tertian und pleistozanen Saugertier-Knochen. *Senckenbergiana*. **Lethaea**, n. 46, p. 441-451. 1965

TRESGUERRES M., KATZ S., ROUSE G.W. How to get into bones: proton pump and carbonic anhydrase in *Osedax* boneworms. **Proceedings of the Royal Society of London B**, n. 280 (20130625), p. 1 – 8. 2013. Doi: <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.0625>

UCHMAN A., GAIGALAS A., MELEŠYT M., KAZAKAUSKAS V.. The trace fossil *Asthenopodichnium lithuanicum* isp. nov. from Late Neogene brown-coal deposits, Lithuania. **Geological Quarterly**, n. 51(3), p. 329–336. 2007.

VASILEIADOU, K., HOOKER, J.J., COLLINSON, M.E. Paleocommunity reconstruction and accumulation of micromammalian remains (late Eocene, southern England). **PALAIOS**, n. 24(9), p. 533-567. 2009.

VEGA-DIAS, C., SCHULTZ, C. L. 2007. Evidence of archosauriform feeding on dicynodonts in the Late Triassic of southern Brazil. **PaleoBios**, n. 27(2), p. 62–67, 2007.

XING L., ROBERTS E.M., HARRIS J.D., GINGRAS M.K., RAN H., ZHANGA J., XU X., BURNS M.E., DONG Z. Novel insect traces on a dinosaur skeleton from the Lower Jurassic Lufeng Formation of China. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, n. 388, p. 58–68. 2013.

XING L., PARKINSON A., RAN H., PIRRONE C., ROBERTS E., ZHANG J. The earliest fossil evidence of bone boring by terrestrial invertebrates, examples from China and South Africa. **Historical Biology**, p. 1-10. [doi:] 10.1080/08912963.2015.1111884

WALD, E.J. Osteophagy by the Grizzly Bear, *Ursus arctos*. **Northwest Science**, n. 85(3), p. 491-496. 2011. [doi:] 10.3955/046.085.0307

WALDE A.D., DELANEY D.K., HARLESS M.L., PATER L.L. Osteophagy by the Desert Tortoise (*Gopherus agassizii*). **The Southwestern Naturalist**, n. 52 (1), p. 147-149. 2007.

WARME J.E. Borings as trace fossils, and the Process of Marine Bioerosion. In: FREY R.W. **The Study of Trace Fossils: A synthesis of Principles, Problems and Procedures in Ichnology**. Springer-Verlag. 1975. p. 181-228.

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. 2007

WILSON M.A., BORSZCZ T., ZATÓN M. Bitten spines reveal unique evidence for fish predation on Middle Jurassic echinoids. **Lethaia Focus**, n. 48, p. 4–9. 2015.

ZANETTI N.I., VISCIARELLI E.C., CENTENO N.D. Taphonomic marks on pig tissue due to cadaveric coleoptera activity under controlled conditions. **Journal of Forensic Sciences**, n. 59(4), p. 997–1001. 2014.

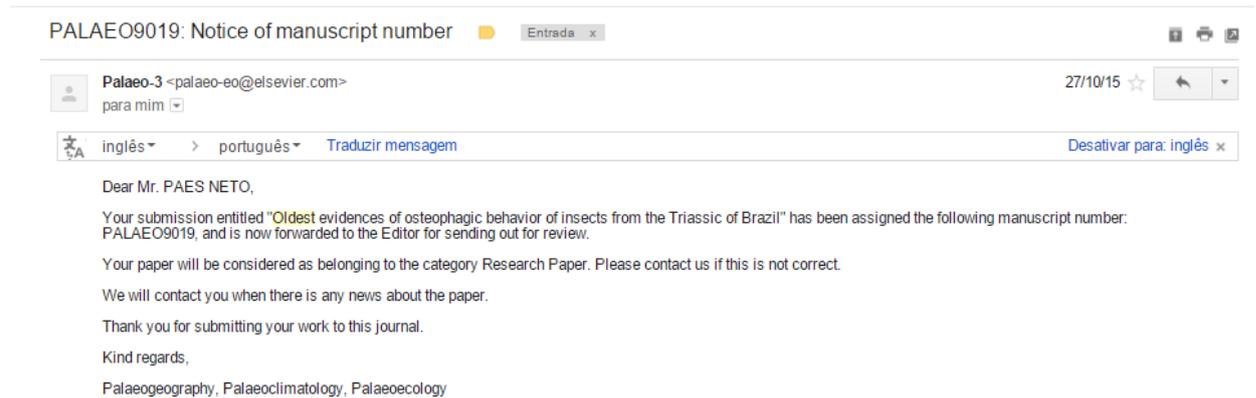
ZANETTI N.I., VISCIARELLI E.C., CENTENO N.D. Marks caused by the scavenging activity of *Necrobia rufipes* (Coleoptera: Cleridae) under laboratory conditions. **Journal of Forensic and Legal Medicine**, n. 33, p. 116–120. 2015.

ZHANTIEV R. D. Ecology and Classification of Dermestid Beetles (Coleoptera, Dermestidae) of the Palaeartic Fauna. **Entomological Review**, n. 89 (2), pp. 157–174. 2009.

## PARTE II

### Anexo I

Manuscrito submetido ao periódico “*Paleoecology, Paleoclimatology and Paleogeography*” da Editora Elsevier, sob o número PALAEO9019. Abaixo está um *print-screen* do e-mail de confirmação recebido.



# **Oldest evidences of osteophagic behavior of insects from the Triassic of Brazil**

Voltaire D. Paes Neto<sup>a\*</sup>, Alexander H. Parkinson<sup>b</sup>, Flávio A. Pretto<sup>a</sup>, Marina B. Soares<sup>a</sup>, Cibele Schwanke<sup>c</sup>, Cesar L. Schultz<sup>a</sup> and Alexander W. Kellner<sup>d</sup>

<sup>a</sup> Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Rio Grande do Sul State, Brazil.

<sup>b</sup> School of Geosciences, University of the Witwatersrand, Private Bag 3, Wits, 2050, South Africa & Evolutionary Studies Institute and DST-NRF Centre of Excellence in Palaeosciences, University of the Witwatersrand, Private Bag 3, Wits, 2050, South Africa.

<sup>c</sup> Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Rio Grande do Sul, Campus Porto Alegre, Porto Alegre, Rio Grande do Sul State, Brazil.

<sup>d</sup> Laboratory of Systematics and Taphonomy of Fossil Vertebrates, Department of Geology and Paleontology, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brazil.

\* Correspondent author at Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Rio Grande do Sul State, Brazil.

E-mail address: [voltairearts@gmail.com](mailto:voltairearts@gmail.com)

## Abstract

This study reports the earliest known evidence of osteophagy by invertebrates in a continental setting from the Middle and Late Triassic Santa Maria Supersequence, Paraná Basin, Brazil. Samples from the *Dinodontosaurus* Assemblage Zone (Pinheiros-Chiniquá Sequence – Middle Triassic) and the *Hyperodapedon* Assemblage Zone (Candelária Sequence – Late Triassic) are analyzed and a number of trace morphologies are described, including tubes, holes and channels. We report the occurrence of *Cubiculum inornatus* to the Middle Triassic, and *Osteocallis mandibulus* to the Late Triassic, including a new ichnospecies for this ichnogenus. The occurrence of these trace morphologies suggest that the origin of the insect bone-modification behavior arose on Triassic gondwanic environments, and dispersed during the Mesozoic achieving a more cosmopolitan distribution during the Cretaceous.

### Keywords

*Bone bioerosion*; *Cubiculum inornatus*; *Osteocallis infestans*; *Middle Triassic*; *Late Triassic*; *ichnofossil*;

## 1. Introduction

Osteophagic behavior by terrestrial invertebrates appears to have originated in the Triassic (Schwanke and Kellner, 1999; Raugust et al., 2013; Müller et al., 2015), increasing in frequency during the Jurassic (Hasiotis et al., 1999; Hasiotis, 2004; Dangerfield et al., 2005; Chin and Bishop, 2006; Britt et al., 2008; Bader et al., 2009; Carpenter, 2013) and Cretaceous (Rogers, 1992; Jerzykiewicz et al., 1993; Paik, 2000; Getty et al., 2003; Genise et al., 2004; Nolte et al., 2004; Makovicky et al.,

2005; Roberts et al., 2007; Kirkland and Bader, 2010; Cabral et al., 2011; Saneyoshi et al., 2011; De Valais et al., 2012; Carpenter, 2013; Pirrone et al., 2014b). The first report of osteophagy by terrestrial invertebrates from the Middle Triassic was a brief conference abstract presented by Schwanke and Kellner (1999), followed by a few reports that have also alluded to this behavior on Late Triassic (Raugust et al., 2013; Müller et al., 2015). Although these studies hint to a rich record of insect traces left on bones at the beginning of the Mesozoic, ichnological descriptions of the Triassic traces are rare.

The research of bone-modification in general is still quite new (Pirrone et al., 2014a), especially within a continental setting. There are currently thirteen recognized ichnotaxa based on marks left on bones, eight of which related to teeth marks (Cruickshank, 1986; Mikuláš et al., 2006; Jacobsen and Bromley, 2009) and one associated to invertebrates in marine settings (Muñiz et al., 2010). The four remaining ones are attributed to terrestrial invertebrates (Thenius, 1988; Roberts et al., 2007; Pirrone et al., 2014b). The first ichnogenus assigned to marks produced by insects was *Asthenopodichnium ossibiontum*, based on Miocene specimens (Thenius, 1988). Posteriorly, *Cubiculum ornatus* and *Osteocallis mandibulus* were erected, representing bioerosions found in Upper Cretaceous bones also attributed to insects (Roberts et al., 2007). Subsequently, the ichnogenus *Cubiculum* has been re-diagnosed to allow the inclusion of a number of ichnotaxa: *C. inornatus* from the Middle Jurassic of China (Xing et al., 2015), *C. levis* from the Late Cretaceous of Argentina (Pirrone et al., 2014b), and lastly a new ichnospecies from the Pleistocene of South Africa (Parkinson et al., in press). The current diagnosis for these ichnotaxa is summarized in Table 1 and their general shapes are showed on Fig 1.

Table 1. Taxonomic diagnosis and description of the seven ichnotaxa found on bone elements of continental settings, attributed to terrestrial invertebrates. Ichnogenera are detached in blue, and species schematic drawings are depicted in Fig 1.

Ichnotaxon	Diagnosis/Description
<b><i>Asthenopodichnium</i> Thenius 1979</b>	Small, U-shaped <i>spreiten</i> or pouch-like structures in wooden, organic-rich or bone substrates, after Uchman et al. (2007).
<b><i>A. ossibiontum</i> Thenius 1988 (Fig 1A)</b>	U-shaped buildings with a tube diameter of 3-5 mm, with a notch length of an average of 10-15 mm. Depth of the underground buildings up to 7mm (Thenius, 1988)
<b><i>Osteocallis</i> Roberts et al., 2007</b>	Shallow, meandering trail of arcuate grooves (apparently paired) bored into external (cortical) bone surfaces. May consist of a single trail or a network of randomly overlapping trails (Roberts et al., 2007).
<b><i>O. mandibulus</i> Roberts et al., 2007 (Fig 1B)</b>	A shallow trail of grooves or scratches bored into outer surface of bone, from 1.1 to 12.9 mm wide and may extend for many tens of mm in length. Trail width between 1.0 and 3.5 mm most commonly. Penetration of the borings extremely shallow, from 0.5 to 1.9 mm deep, and composed of commonly paired, arcuate scratches <1 mm wide. Locally develops into deeper excavations, pits, or furrows (Roberts et al., 2007).
<b><i>Cubiculum</i> Roberts et al., 2007</b>	Discrete ellipsoidal borings in bone. Hollow, oval borings with concave flanks bored into inner spongy and outer cortical bone surfaces. Boring length three to four times greater than its diameter. Structures may be isolated but more commonly form dense, locally overlapping concentrations, after Pirrone et al. (2014b).
<b><i>C. ornatus</i> Roberts et al., 2007 (Fig 1C)</b>	Borings occurring in isolated, dense or overlapping concentrations. Walls roughened commonly composed of shallow, arcuate (apparently paired) grooves. After Pirrone et al. (2014b).

---

<b>C. <i>levis</i> Pirrone et al. 2014b</b> <b>(Fig 1D)</b>	Discrete, bowl-shaped borings in bone. Borings display marked concavity of flanks and bottom and marked constriction of walls in the upper area. Boring boundaries, walls and bottom are sharp and smooth; no bioglyphs are observed. No filling is present. Placed in cortical and cancellous bone. Borings are arranged in groups of three to five and parallel to each other, according to its major axis (Pirrone et al., 2014).
<b>C. <i>inornatus</i> Xing et al., 2015</b> <b>(Fig 1E)</b>	Ellipsoidal borings embedded in cortical bone penetrating into the trabecular bone. The borings display a length width ratio ranging from between 2:1 to 5:1 and slightly tapers towards one end. The walls run perpendicular to the bone surface, whilst the base of the boring is rounded. No filling or bioglyphs are present (Xing et al., 2015)

---

**Fig 1. Schematic drawing of the purported ichnotaxa attributed to terrestrial invertebrates placed on the surface of bone elements found on continental deposits. Scale bar = 5 mm.**

(A) *Asthenopodichnium ossibiontum* Thenius (1988). (B) *Osteocallis mandibulus* Roberts et al. (2007). (C) *Cubiculum ornatus* Roberts et al. (2007). (D) *C. levis* Pirrone et al. (2014b). (E) *C. inornatus* Xing et al. (2015). (F) New *Cubiculum* ichnospecies (Parkinson et al., In Press). (G) New southafrican ichnotaxon (Parkinson et al., In Press).

The aims of this study are to report the oldest evidence for osteophagy among terrestrial invertebrates, revise the ichnogenus *Osteocallis* and erect a new species of this genus (*O. infestans* isp. nov.). The present study expands on previous works by conclusively reporting evidence of osteophagy among Middle and Late Triassic terrestrial invertebrates and by providing a comprehensive description of these traces.

## 2. Geological Context

The Paraná Basin extends over at least 1,700,000 km<sup>2</sup> along Argentina, Brazil, Paraguay and Uruguay (Fig 2A). The basin contains deposits dating from the Late Ordovician to Late Cretaceous [Milani and Ramos, 1998; Horn et al., 2014]. Middle and Late Triassic beds are mostly restricted to the southernmost portion of the basin, in the State of Rio Grande do Sul, with limited exposure (Fig 2B). These beds are comprised in the Middle-Upper Triassic Santa Maria Supersequence, which crops out in a narrow E-W belt in the center of the State (Horn et al., 2014). The deposits of this Supersequence consist of a series of fluvial and lacustrine red beds. Recent reassessments of the stratigraphic framework of the Santa Maria Supersequence (Horn et al., 2014) have recognized four third-order sequences within it (Fig 2D), from bottom to top: the Pinheiros-Chiniquá Sequence, the Santa Cruz Sequence, the Candelária Sequence, and the Mata Sequence. The first three of these sequences are known to yield vertebrate fossils (Horn et al., 2014), biostratigraphically arranged in four Assemblage Zones (AZs) (Soares et al., 2011; Langer et al., 2007) (Fig 2D).

### Fig 2. Geological and geographic context.

(A) Location map of the Paraná Basin in South America. (B) Outcropping limits of the Santa Maria Supersequence in Rio Grande do Sul State, Brazil. (C) Geographical provenance of the studied specimens. (D) Chrono- and biostratigraphy of Southern Brazil Triassic units modified from Horn et al. (2014). Ages (in million years) following Gradstein et al. (2012). Absolute dating of 231.4 related to the base of the Ischigualasto Formation and 225.9 million years related to the base of the Los Colorados Formation both from Argentina (Martinez et al., 2012). The local faunas from these formations are respectively correlated with the Brazilian *Hyperodapedon* and *Riograndia* AZ (Langer et al., 2007;

Soares et al., 2011). (AZ = Assemblage Zone). The youngest Mata Sequence, devoid of fossil bones, is not shown on this figure. Lad = Ladinian; Car = Carnian; Nor = Norian.

### 3. Materials and Methods

Our material consists of two specimens (MCT 430-R and MCT 1584-R) assigned to the Middle Triassic *Dinodontosaurus* Assemblage Zone and two (UFRGS-PV-1099-T and UFRGS-PV-1177-T) from the Late Triassic *Hyperodapedon* Assemblage Zone. MCT 430-R represents a semi-articulated skeleton with three bone elements bearing traces (ulna, ilium and tibia). MCT 1584-R consists of an isolated bioeroded humerus. Both specimens are ascribed to a dicynodont c.f. *Dinodontosaurus*. MCT 430-R and MCT 1584-R were both collected in the vicinity of the municipality of Candelária (Fig 2C), respectively at Sanga do Ribeiro Site and Sanga do Moreira Site. UFRGS-PV-1099-T consists of a semi-articulated skeleton of a yet indeterminate sauropodomorph dinosaur, bearing bone alterations in one femur and two vertebrae. UFRGS-PV-1177-T is a partial skull and mandible of *Exaeretodon riograndensis*, of which the dentary bears ichnological traces. UFRGS-PV-1099-T and UFRGS-PV-1177-T were both collected at the Janner Site, from Agudo municipality (Fig 2C). Specimen MCT 430-R and MCT 1584-R are housed at Museu de Ciências da Terra (MCT), Serviço Geológico do Brasil, Av. Pasteur, 404, Urca, Rio de Janeiro, Brazil. Specimens UFRGS-PV-1099-T and UFRGS-PV-1177-T are deposited at Laboratório de Paleontologia de Vertebrados, Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências (UFRGS-PV), Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves, 9500, Agronomia, Porto Alegre, Brazil. MCT and UFRGS-PV are both public domain permanent collections, and both allowed us to describe the previously mentioned specimens.

All traces were originally filled with sedimentary matrix and underwent mechanical preparation. No inclusions or fill patterns were observed during the mechanical preparation, nor were bioglyphs associated to any traces. The specimens were subsequently observed using a Zeiss Stemi DV4 stereoscopic microscope at magnifications from 4 to 25x. Traces were described in terms of proposed ichnotaxobases for bioerosional traces in bone following Pirrone et al., (2014a). The following taphonomic variables were recorded for each of the specimens: degree of articulation with other elements (isolated or articulated), physical element integrity (complete {>90% of skeletal element preserved} or partially preserved {<90% of skeletal element preserved}) and weathering stage (*sensu* Behrensmeyer, 1978).

The specimens from the Pinheiros-Chiniquá Sequence (MCT 430-R and MCT 1584-R) have suffered a significant diagenetic alteration, being covered by concretionary calcitic material that precludes a precise evaluation of their weathering stages. All observations were summarized in Table 2. UFRGS-PV-1099-T (vertebrae and femur) were scanned using medical grade computed tomography using a Phillips© Brilliance CT 16 slice model (HCPA), whilst digital segmentation and visual rendering was done using Amira 5 and Mimics 10.01 software. Detailed images of a trail of grooves (UFRGS-PV-1099-T) were acquired using a Nikon AZ100M with Z-stack (Departamento de Zoologia of the Instituto de Biociências, UFRGS). Lastly, silicon casts were confected over the trail of UFRGS-PV-1177-T.

External measurements were obtained using a digital caliper, and digitally confirmed using ImageJ ©. Diameter measurements were taken on circular traces; for ovoid traces the larger and smaller diameters were measured. Length was only recorded for grooves, chambers and channels. Depth was measured perpendicular to the bone surface for all traces. Descriptive statistics of measurements were obtained using IBM SPSS version 20.

## 4. Results

A total of seven morphotypes were recorded (Fig 3). Traces are primarily concentrated on or near the articular regions, and they display relatively smooth walls with no observable evidence of bioglyphs. Tubes perforating the bone occur on specimens of both Assemblage Zones (see Table 02).

Chambers, of the ichnospecies *Cubiculum inornatus*, were found on Middle Triassic specimens (see section 4.1.). Trails of grooves were exclusively recognized in the Late Triassic specimens (see section 4.2.), and among these, we identified the ichnotaxon *Osteocallis mandibulus* and also a new ichnospecies belonging to this ichnogenus, which are described on section 4.2.3.2.

Table 02 – Specimens overview with summarized taphonomic and trace information.

AZ	Specimen	Modified Elements (number of traces)	Physical Element Integrity	Weathering stages	Type of Traces
Dinodontosaurus AZ	MCT 1584-R				
	c.f. <i>Dinodontosaurus</i> (isolated humerus)	Humerus (08)	Complete	?	Hole (n=1), tubes (n=5), <i>Cubiculum inornatus</i> (n=1) and a sinuous channel (n=1)
	MCT 430-R				
Dinodontosaurus AZ	c.f. <i>Dinodontosaurus</i> (semi-articulated skeleton)	Ulna (3) Ilium (4) Tibia (1)	Complete	?	Holes (n=8) and <i>Cubiculum inornatus</i> (n=2)
	UFRGS-PV-1099-T	Femur (04)			
Hyperodapedon AZ	Not described dinosaur (semi-articulated skeleton)	Vertebra (01) Vertebra (01)	Complete	1	<i>Osteocallis mandibulus</i> (n=1), tubes (n=4), channel (n=1)
	UFRGS-PV-1177-T				
	<i>Exaeretodon riograndensis</i> (partially preserved articulated skull)	Dentary (01)	Complete	0	<i>Osteocallis</i> isp. nov. (n=01) and isolated grooves

**Fig 3. Overview of trace morphologies from bones of Middle Triassic *Dinodontosaurus* Assemblage Zone and Late Triassic *Hyperodapedon* Assemblage Zone. Scale bar = 5mm.**

## 4.1 Middle Triassic Traces (*Dinodontosaurus* Assemblage Zone)

Holes and tubes are a recurrent trace recorded on bones from this assemblage zone (descriptive statistics on Table 03). Trace morphologies are mostly circular, but occasionally ovoid. These bone alterations are primarily concentrated on articular regions, epiphyses or close to the epiphysis-diaphysis junctions, most likely due to the softer bone tissue of these regions.

Table 03. Descriptive statistics obtained from the Middle Triassic traces

	Trace morphology	Lesser diameter	Greater diameter	Depth
<b>MCT 1584-R</b>	Borings	Min: 3 mm	Min: 3.8 mm	Min: 15 mm
	(hole and tubes)	Max: 4.8 mm	Max: 6.30 mm	Max: 20 mm
	(n=6)	Mean: 4.21 mm	Mean: 5.11 mm	Mean: 17.66 mm
		Std. Deviation: 0.52 mm	Std. Deviation: 0.73 mm	Std. Deviation: 2.25 mm
<b>MCT 430-R</b>		Min: 2 mm	Min: 5.75 mm	Min: 2 mm
	Holes (n=7)	Max: 6mm	Max: 8 mm	Max: 8.5 mm
		Mean: 3.95 mm	Mean: 6.70 mm	Mean: 4.48 mm
		Std. Deviation: 1.59 mm	Std. Deviation: 0.85 mm	Std. Deviation: 2.40 mm

Min = Minimum; Max = Maximum;

#### 4.1.1 MCT 1584-R c.f. *Dinodontosaurus* (humerus)

This element (Fig 4A) was not found in direct association with other skeletal elements. It bears a total of five tubes, one hole, one chamber and one channel-like trace. Three of those tubes (Fig 4B) are clustered in the ectepicondilar region, the other two are embedded in a sinuous channel-like trace located on the proximal epiphysis. The sinuous channel-like trace (Fig 4D) is 6 mm wide, 30 mm long and ranges from 2 – 7 mm in depth. The hole is located on the anterior distal portion of the bone, in close proximity to an ellipsoidal chamber (Fig 4C) which measures 3.8 mm wide, 10 mm long and 3 mm deep. The chamber has slightly concave walls, and is located on the cortical bone.

#### 4.1.2 MCT 430-R c.f. *Dinodontosaurus* (ulna, tibia and ilium)

The specimen consists of an articulated partial post-cranium of a mature dicynodont of which the left ilium (Fig 4E), one ulna (Fig 4H) and a tibia bear bioerosional traces. On the lateral surface of the ilium a chamber measuring 29.7 mm in length and 5 mm wide was recorded (Fig 4F), along with five oblique holes near the articular surface (Fig 4G). Another chamber (Fig 4I) measuring 23.1 mm in length and 3.85 mm wide was recorded on the proximal articulation of the ulna along with two other holes. Lastly, a single hole was recorded on the posterior rim of the distal articulation of the tibia. None of the holes recorded in MCT 430-R trespass the bone, unlike some of the borings on MCT 1584-R.

**Fig 04. Trace morphology from the Middle Triassic *Dinodontosaurus* Assemblage Zone.**

(A) MCT 1584-R juvenile dicynodont humerus on which tubes (B) a *Cubiculum inornatus* chamber (C) and a channel-like structure (D) were identified. (E) Lateral view of the adult dicynodont MCT 430-R

left ilium on which *Cubiculum inornatus* and holes were identified. (F) Detail of the chamber on MCT 430-R left ilium. (G) Detail of the distinct holes found on the pubis articulation area of the MCT 430-R left ilium. (H) General view of MCT 430-R ulna. (I) Detail of the chamber found on the proximal portion of the ulna of MCT 430-R. Scale bar in A, D - H = 10mm and B, C and I = 5mm.

### 4.1.3 SYSTEMATIC ICHNOLOGY

**Ichnogenus CUBICULUM** Roberts et al., 2007

**Type ichnospecies** *Cubiculum ornatus* Roberts et al., 2007

**Diagnosis (after Xing et al., 2015)** – Discrete ellipsoidal borings in bone. Hollow, oval borings bored into inner spongy and outer cortical bone surfaces. Boring length two to five times greater than its diameter. Structures may be isolated but may form dense, locally overlapping concentrations.

***C. inornatus*** Xing et al., 2015

**Diagnosis** - Ellipsoidal borings embedded in cortical bone penetrating into the trabecular bone. The borings display a length width ratio ranging from between 2:1 to 5:1 and slightly tapers towards one end. The walls run perpendicular to the bone surface, whilst the base of the boring is rounded. No filling or bioglyphs are present.

**Material** – Ellipsoid chambers found on MCT 1584-R (one chamber, Fig 4C) and MCT 430-R (two chambers, Fig 4E and 4I).

**Comments** – The three chambers found on the Middle Triassic specimens can be assigned to *C. inornatus* based on the morphology of the walls, those being almost perpendicular to the bone surface, rounded at the base and lacking bioglyphs and filling. Notwithstanding, the two chambers found on MCT 1584-R (Fig 3E and 3I) fall out of the expected length width ratio that diagnoses the species (2:1 to 5:1),

reaching a ratio of up to 6:1. We suggest that this difference may be a local variation, not sufficient to exclude the Middle Triassic chambers from *C. inornatus* ichnospecies.

## **4.2 Late Triassic Traces (*Hyperodapedon* Assemblage Zone)**

Circular to ovoid holes and channels are among the patterns observed in the two evaluated specimens of this assemblage zone. Both specimens present trails of grooves related to the ichnogenus *Osteocallis*, a feature not observed on the remainder of the sample.

### **4.2.1 UFRGS-PV-1099-T indeterminate dinosaur (femur and two vertebrae)**

The material consists of a semi-articulated dinosaur skeleton with four tubes on the distal articulation area of the right femur (Fig 5A-C). Three with external openings in close proximity to a channel and one located internally with an opening to the medullar cavity (Fig 5E). They were found in association with a single trail of grooves assign to *O. mandibulus* (Fig 5D), see below. The proximal and distal portions of the femur are damaged and this could potentially be related to the surface traces. Two vertebrae are associated to the femur; one of which recorded a single hole (Fig 5F and 5G) on the ventral portion of the centrum. The specimen was subsequently scanned using medical grade computed tomography revealing that this hole was actually the external opening of a tube that runs through the vertebral centrum, connecting to a second opening close to the neurocentral junction (Fig 5G).

The remaining vertebra associated to the femur also presents a short tube with 3 mm of diameter in direct association with a tube-like structure on the surrounding matrix. This structure emerges from the short tube, situated on the neurocentral junction, and passes through the neural canal. With almost 4mm of diameter this burrowing-structure (Fig 5H) has a different sedimentary composition than the rock, resembling calcrite filled rhyolithes found in the same outcrop from where the bones were recovered.

**Fig 5. Trace morphology found on UFRGS-PV-1099-T from the Late Triassic *Hyperodapedon* Assemblage Zone.**

(A) Overview of the right femur. (B) CT-Scan image of the same femur showing digital casts of the tubes. (C) External tubes. (D) *Osteocallis mandibulus*. (E) Detail of the morphology of the tubes shown in (B). (F) Ventral view of the centrum of a trunk vertebra showing a matrix-filled tube. (G) CT-Scan image showing the internal structure tube shown in (F). (H) Photo and schematic drawing of another trunk vertebra showing a sectioned hole filled with matrix that forms a burrow-like tube, which cross the bone on the border of the neurocentral suture of the centrum through the neural canal. Scale bar in A = 10mm, B and C = 5mm, D = 1mm, F and G = 2mm and in H = 5mm.

#### **4.2.2 UFRGS-PV-1177-T *Exaeretodon riograndensis* (dentary)**

The specimen consists of the posterior portion of the skull of a cynodont, with the right mandibular ramus in full articulation (Fig 6A) bearing a marked trail (Fig 6B), previously mentioned by Liparini et al. (2013). Situated on the medial portion of the coronoid process of the dentary, the trail is comprised by expressively etched grooves (Fig 6B-C). The distinctive morphology of this trace has prompted the establishment of a new ichnospecies belonging to the genus *Osteocallis*, see below. Similar to what occurs with UFRGS-PV-1099-T tube-like structures were observed in the sediment adjacent to the bone surface (Fig 6D).

**Fig 6. *Osteocallis infestans* isp. nov and burrowing traces found on UFRGS-PV-1177-T from the Late Triassic *Hyperodapedon* Assemblage Zone.**

(A) Lingual view of the mandible. (B) Silicon cast of the larger trail of *O. infestans* isp. nov. showing details of the groove pattern. (C) Detail of the dentary showing the holotype of *Osteocallis infestans* isp. nov. (D) Detail of the burrow structures found adjacent to the skull surface. Scale bar on A= 20mm, B= 5mm, C and D = 10mm.

### 4.2.3 Systematic Ichnology

**Ichnogenus OSTEOCALLIS Roberts et al., 2007**

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

**Type Horizon and Locality** – As for the type species.

**Diagnosis (Emended after Roberts et al., 2007)** – Shallow trail of mandibular grooves bored into external (cortical) bone surfaces. It may be presented as a single trail or a network of randomly overlapping trails.

**Remarks** - We dissociate the meandering nature, arcuate shape of isolated grooves as well as the apparently paired nature of the grooves from the diagnosis of the genus, and refer these as particular features of the type ichnospecies *O. mandibulus*. Thus, the genus *Osteocallis* can properly accommodate the new trace described below (UFRGS-PV-1177-T). We suggest the general use of this ichnogenus to accommodate all shallow trails of grooves/mandibular striae attributable to terrestrial invertebrates on cortical bone tissue.

#### **4.2.3.1 *Osteocallis mandibulus* Roberts et al., 2007**

**Material** – A small trail on the anterior distal portion of the right femur of the previously mentioned UFRGS-PV-1099-T.

**Description** – A small trail of 4mm of length formed by successive small (Fig 5D), shallow, and mainly paired grooves (single scratch mean length of less than 0.5 mm) on the bone surface. Forming a small cluster on one extremity, the trail does not exceed 2 mm in width.

**Comments** – Despite been extremely small, this specimen falls within the range observed by Roberts et al. (2007), and represents the earliest known occurrence of *O. mandibulus* (pushing back its occurrence by more than 150 million years). In the type material of Maevarano Formation, Late Cretaceous of Madagascar, *O. mandibulus* was found associated with *C. ornatus* (chamber) and tubes. No chamber-like traces were observed during this study in any Late Triassic bone elements, but tubes and channels were recorded on skeletal elements associated to the femur which recorded *O. mandibulus*. No burrows were recorded on the sediment close to *O. mandibulus*, but a burrow/bioerosion association is present on a trunk vertebra from the same specimen (Fig 5H).

#### **4.2.3.2 *Osteocallis infestans* new ichnospecies**

**Holotype** – The traversodontid cynodont *Exaeretodon riograndensis* UFRGS-PV-1177-T presents a trail located on the dentary.

**Type locality and stratigraphic level** – Janner outcrop, Agudo municipality, Rio Grande do Sul, Brazil, Late Triassic (Carnian), Candelária Sequence of the Santa Maria Supersequence.

**Etymology** – Variation of *infestantibus* (Latin), meaning aggressive;

**Diagnosis** – Shallow to moderately deep, meandering trail of generally straight overlapping thick grooves excavated into the cortical bone surfaces. Grooves are randomly orientated, often overlapping other grooves which are either perpendicular or parallel to one another. The intensity of the grooves culminates in an irregular furrow-like morphology.

**Description** – The recorded specimen represent an expressively excavated trail of straight grooves situated over the lingual side of the coronoid process of the dentary (Fig 6A). The trail is divided by a non-excavated region that only presents isolated grooves. The short continuous section measures 13mm in length and 3.6mm wide, whilst the longest section of the trail measures 31mm in length and 5.9mm wide (Fig 6B). The individual grooves have a size range of between 2 – 5mm in length, with a width of groove ranging from 0.55 – 0.65mm. The longer trail is deeper, and displays an irregular furrow-like morphology, which is less than 1.2 mm deep. The excavation pattern is more evident on the shorter trail that does not show marked overlapping of the individual grooves. The two trails are separated by a less modified region which only displays three small striae (~2mm of length).

**Comments** – *O. infestans* isp. nov. differs from *O. mandibulus* by its roughly etched furrow-like morphology, with no regular separation between isolated grooves. The type ichnospecies (*O. mandibulus*) displays a serial, regular and consistent distribution of paired grooves. Thus the morphology of *O. infestans* is differentiated from *O. mandibulus* by the occurrence of non-paired, non-arcuate grooves which display randomly orientated and overlapping grooves. The highly overlapped and deeper groove pattern reinforce the validity of *O. infestans* isp. nov. as a new ichnospecies and suggest it was produced by a more aggressive mandible apparatus or by a more aggressive agent. The previously mentioned specimen (UFRGS-PV-

1099-T) which recorded the presence of *O. mandibulus* was found on the same outcrop of the specimen displaying *O. infestans* isp. nov. (UFRGS-PV-1177-T). This suggests that it is possible in the future to find *O. infestans* in association with other trace morphologies including tubes, holes and channels. Burrowing structures were found adjacent to the bone tissue of UFRGS-PV-1177-T, but located closer to the skull and not in direct association with *O. infestans* isp. nov. These burrowing traces are larger than the burrows recorded in UFRGS-PV-1099-T, and present two different morphotypes: ellipsoid and rod-shaped burrows (Fig 6D).

The trace morphology recorded is unique to this sample since *O. infestans* was not found in association with any other bone surface traces. However, the identification of burrows in the surrounding sediments, again rekindles the hypothesis of a soil dwelling maker of *O. infestans*. Unlike UFRGS-PV-1099-T the burrows were not found in intimate association with bioerosions on the bone, and no other trace were found on other bone elements. Due to uncertainty, we consider this association occasional, but further research may reveal the true relationship among burrowing traces and bone borings.

## 5. Discussion

All traces described above indicate that the osteophagic behavior by invertebrates in the continental environments originated before the end of the Ladinian (242 – 235 Mya). This raises the question of which invertebrate group was responsible for the production of the traces. The most commonly inferred extant causal agents in the literature are either dermestid beetles (e.g. *Dermestes*) or termites (e.g. Termitidae).

The oldest supposedly recognized dermestid comes from the Late Triassic of Australia (Dunstan, 1923) but this assignment is a matter of contentious debate (Kiselyova and McHugh, 2006; Kadej and Háva, 2011). The oldest undisputed dermestids are known from Cretaceous aged Burmese ambers (Kiselyova and McHugh, 2006). The earliest records of termites also come from the Cretaceous (Krishna et al., 2013) and are phylogenetically related to the wood-feeding cockroach genus *Cryptocercus* (Lo et al., 2000; Inward et al., 2007, Legendre et al., 2008). Therefore the most commonly inferred agents postdate the invertebrate osteophagic behavior reported here. However, recent gene-sequence work (e.g. Misof et al., 2014) provides a key resource which could be utilized to address the question of agency in the Middle Triassic, since molecular data points out that many groups of insects seem to have radiated during the beginning of the Triassic, including stem-termite lineages.

Insects persisted as a diverse group during major ecological changes that permeate the Triassic (Fraser and Sues, 2011), and are good candidates to be the producers of these traces. Nonetheless, in the following section we do not attempt to attribute a causal agent, we focus our discussion on taphonomical, ethological and paleoecological interpretation of these traces.

## **5.1 Taphonomy and Ethology of Middle Triassic traces**

Trace morphologies such as holes and chambers were found on both Middle Triassic samples (MCT 430-R and 1584-R). A non-parametric Wilcoxon signed rank test was conducted using the greater and lesser diameter measurements of the borings (holes and tubes). The results ( $P = 0.184$ ) show that there is no statistical difference in the size of the boring entrance between the two samples, which

suggests that the same agent may have been responsible for the traces in both samples. The primary difference between the borings in the two specimens is the lack of tubes on MCT 430-R. This may be related to differences in bone-modification conditions, but these are difficult to infer due to the lack of weathering stage information for the samples.

The channel-like trace on the humerus (MCT 1548-R) may prove difficult to attribute its creation to an insect damage. However, the occurrence of two tubes at the base of the channel suggests that the modifications are contemporaneous, alluding to a feeding trace (Fodinichnia) interpretation. Although experimental observations (e.g. Backwell et al., 2012) support tubes (and holes) as feeding traces (e.g. seeking lipid rich bone marrow) they are regularly interpreted as pupation chambers (e.g. Huchet et al., 2013). The morphological simplicity of these traces, as well as the limited sample size, restrains the interpretation of this behavior, and both scenarios seem equally parsimonious.

Another possibility remains that traces may have been produced post burial. The degree of articulation of MCT 430-R suggests rapid burial and also that cartilage and ligaments were in place at the point of deposition and burial (Lyman, 1996). Traces that damage bone as a result of activities of a subsurface post burial insect agent may be incidental and have been proposed for other similar cases (e.g. Kirkland and Bader, 2010; Huchet et al., 2011). Nonetheless, considering that tubes are concentrated on less dense regions of the bone (e.g. epiphyses), in association with other trace morphologies, the total evidence amount makes incidental modification unlikely.

*Cubiculum inornatus* was interpreted by Xing et al. (2015) as a pupation chamber trace (Pupichinia), likewise other *Cubiculum* ichnospecies (Roberts et al., 2007; Pirrone et al., 2014b), probably related to insects activity. The three availed *C.*

*inornatus* were found in association with feeding traces. Thus, we consider plausible the possibility that the same osteophagic group may have bioeroded the bone tissue for both feeding and pupation purposes.

## 5.2 Taphonomy and Ethology of Late Triassic traces

The analyzed skeletal elements (UFRGS-PV-1099-T and UFRGS-1177-T) display low weathering stage values, indicating that the carcasses must have been exposed to weathering processes (assumably subaerial conditions) for a short period of time. This is also supported because ligaments must have still been present to allow the bones to remain in articulation at the point of deposition and burial. The short period of subaerial exposure prior to burial may explain why both specimens present a low frequency of modifications per element. Borings and channels are consistent morphologies with those found on the Middle Triassic bones and are as well interpreted as feeding traces (Fodinichnia). The most significant traces identified in this sample are those refereed as *Osteocallis*.

Concerning *O. mandibulus* temporal and biogeographical occurrence it is possible that their restriction to Late Triassic assemblages of Brazil may be an artefact of preservation rather than a precise record of these behaviour on the Mesozoic. It is plausible to assume that delicate traces such as these should be destroyed during fossil diagenesis, as could have happened with the diagenesis that affected the specimens of the Middle Triassic.

*O. infestans* isp nov. was not found in association with any other bone surface traces, but burrowing structures were found on the surrounding sedimentary matrix of the skull UFRGS-PV-1177-T. Burrowing structures as the tube-like structure of UFRGS-PV-1099-T (Fig 5H) and the above mentioned on UFRGS-PV-1177-T (Fig

6D) launches questioning whether the associated agents responsible for the bioerosional traces were soil burying insects, like some extant beetles from the families Staphilinidae, Silphidae and Histeridae (Gaudry, 2010), pointing to an underground scenario for the trace production. Tube-like burrowing structures showed here are unlikely to be related to root erosion, once the small size and regular shape differ from the “rhyzolithes” found in the same outcrop of both specimens (Janner Site), but also from the expected pattern of root etching. Similar direct association of burrow and boring traces was documented on dinosaur bones from the Jurassic (Xing et al. 2013) and from Cretaceous (Saneyoshi et al., 2011; Pirrone et al. 2014b), as well as other cases where tunneling structures were found on the vicinities of bored bones, of Cretaceous (Kirkland and Bader, 2010; Paik, 2000) and Holocene (Huchet et al., 2011) age.

### **5.3 Paleoeological Approaches and Final Remarks**

The traces recovered in bones from Middle and Late Triassic deposits of Brazil represent, for the time being, the oldest record of osteophagy by insects in a continental setting. This implies that the niche of osteophagy was already occupied at the end of the Ladinian (242 – 235 Mya) on gondwanic terrestrial ecosystems. The trace relation to feeding (tubes, holes, channels and *Osteocallis* ichnospecies) and pupation (*Cubiculum inornatus*) strategies means that by the Middle Triassic insects have developed mouth parts capable of modifying the less dense region of the bones (based on the distribution of bone modifications). The presence of pupation chambers in the Middle Triassic also suggests that the carcass usage by insects was also as complex as most of other younger Mesozoic occurrences. Moreover, the identification and description of a new ichnospecies of *Osteocallis* highlights the

growing diversification of osteophagic behavior by insects during the Late Triassic, what may imply that by the Late Triassic more than one agent was able to modify bones using their mandibles.

Our study provides evidence that insects became a major contender in the carrion reduction process at that time. The beginning of the Mesozoic is marked by great ecological changes (Fraser and Sues, 2011) that may have influenced the evolution and the exploration of this niche by some insect groups that only reached global distribution later. It may be of interest in the future to examine the Triassic aged deposits of the Karoo Super group of South Africa, or other Mesozoic deposits of India, Antarctica and Australia to further evaluate the biogeographic history of *Osteocallis*.

## **Acknowledgements**

We thank Dr. Raymond R. Rogers & Dr. Eric Roberts for supplying us with further information on *O. mandibulus* as well as images from the original materials. Paula D. Dias, Heitor Francischini, Cristina B. Machado, Ana E. Quezado, Agustin G. Martinelli and Tomaz P. Melo provided helpful discussion during the writing of this work. The use of equipments was facilitated by Marcelo Vieira (HCPA), Márcio B. Martins and Renata Perez (IBIO-UFRGS) and their research teams. We thank also Luís Flávio Lopes by the high quality photographs.

## References

- Backwell LR, Parkinson AH, Roberts EM, d'Errico F, Huchet JB. Criteria for identifying bone modification by termites in the fossil record. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol.* 2012; 337–338:72–87
- Bader K, Hasiotis S, Martin L. Application of Forensic Science Techniques to Trace Fossils on Dinosaur Bones from a Quarry in the Upper Jurassic Morrison Formation, Northeastern Wyoming, *Palaios.* 2009; 24 (3): 140-58. [doi:] 10.2110/palo.2008.p08-058r
- Behrensmeyer AK. Taphonomic and Ecologic Information from Bone Weathering. *Paleobiology.* 1978; 4(2): pp.150-162.
- Britt BB, Scheetz RD, Dangerfield A. A Suite of Dermestid Beetle Traces on Dinosaur Bone from the Upper Jurassic Morrison Formation, Wyoming, USA, *Ichnos* 2008; 15(2): 59-71. [doi:] 10.1080/10420940701193284
- Cabral UG, Riff D, Kellner AWA, Henriques DDR. Pathological features and insect boring marks in a crocodyliform from the Bauru Basin, Cretaceous of Brazil, *Zool J Linn Soc.* 2011; 163:140-51. [doi:] 10.1111/j.1096-3642.2011.00715.x
- Carpenter K. History, sedimentology, and taphonomy of the Carnegie Quarry, Dinosaur National Monument, Utah, *Annals of Carnegie Museum.* 2013; 81(3):153-232.
- Chin K, Bishop JR. Exploited twice: bored bone in a theropod coprolite from the Jurassic Morrison Formation of Utah, USA, *Special Publications-SEPM.* 2006; 88, 379.
- Cruickshank ARI. Archosaur predation on an east African Middle Triassic dicynodont. *Paleontology.* 1986; 29(2):415-22.
- Dangerfield A, Britt B, Scheetz R, Pickard M. Jurassic dinosaurs and insects: the paleoecological role of termites as carrion feeders. *Salt Lake City Annual Meeting.* 2005;
- De Valais S, Apesteguía S, Garrido AC. Cretaceous Small Scavengers: Feeding Traces in Tetrapod Bones from Patagonia, Argentina, *PLoS ONE.* 2012; 7(1):e29841. [doi:]10.1371/journal.pone.0029841
- Dunstan B. Mesozoic Insects of Queensland. Part I. Introduction and Coleoptera, *Queensland Geological Survey Publication.* 1923; 273, 1-88.

Fraser NC, Sues HD. The beginning of the 'Age of Dinosaurs': a brief overview of terrestrial biotic changes during the Triassic. *Earth Environ Sci Trans R Soc Edinb.* 2011; 101:189–200. [doi:]10.1017/S1755691011020019

Gaudry E. The Insects Colonisation of Buried Remains. In: Amendt J, Goff ML, Campobasso CP, Grassberger M., editors. *Current Concepts in Forensic Entomology.* 2010; pp.273-311. [doi:] 10.1007/978-1-4020-9684-6\_13

Genise JF, de Valais S, Apesteguía S, Novas FE. A trace fossil association in bones from the Later Cretaceous of Patagonia, Argentina. In: Buatois LA, Mangano GM, editors. *Ichnia 2004 First International Congress on Ichnology Abstract Book* (Trelew, Argentina: Museum Palaeotologico Egidio Feruglio). 2004; pp.37-38

Getty M, Roberts E, Lowen M. Taphonomy of a chasmosaurine ceratopsian skeleton from the Campanian Kaiparowits Formation, Grand Staircase-Escalante National Monument, Utah. *J Vert Paleontol.* 2003; 23(3):54A.

Gradstein FM, James GO, Schmitz MD, Ogg GM. The Geologic Time Scale. *Elsevier BV*; 2012.

Hasiotis ST, Fiorillo AR, Hanna RR. Preliminary report on borings in Jurassic dinosaur bones: Evidence for invertebrate-vertebrate interactions. In: Gillette DD editor. *Vertebrate Paleontology in Utah. Miscellaneous Publication 99-1 Utah Geological Survey*; 1999. pp.193-200.

Hasiotis ST. Reconnaissance of Upper Jurassic Morrison Formation ichnofossils, Rocky Mountain Region, USA: paleoenvironmental, stratigraphic, and paleoclimatic significance of terrestrial and freshwater ichnocoenoses, *Sediment Geol.* 2004; 167(3-4):177-268. [doi:] 10.1016/j.sedgeo.2004.01.006

Horn BLD, Melo TP, Schultz CL, Philipp RP, Kloss HP, Goldberg K. A new third-order sequence stratigraphic framework applied to the Triassic of the Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil, based on structural, stratigraphic and paleontological data. *Journal of South American Earth Sciences.* 2014; 55:123-32. [doi:] 10.1016/j.jsames.2014.07.007

Huchet JB, Deverly D, Gutierrez B, Chauchat C. Taphonomic Evidence of a Human Skeleton Gnawed by Termites in a Moche-Civilisation Grave at Huaca de la Luna, Peru. *Int. J. Osteoarchaeol.* 2011; 21: 92–102. [doi:] 10.1002/oa.1110

Huchet JB, Le Mort F, Rabinovich R, Blau S, Coqueugniot, Arensburg B. Identification of dermestid pupal chambers on Southern Levant human bones: inference for reconstruction of Middle Bronze Age mortuary practices. *J Archaeol Sci* 2013; 40:3793-3803. [doi:] dx.doi.org/10.1016/j.jas.2013.04.025

Inward DJ, Vogler AP, Eggleton P. A comprehensive phylogenetic analysis of termites (Isoptera) illuminates key aspects of their evolutionary biology. *Mol Phylogenet Evol.* 2007; 44 (3): 953-67.

Jacobsen AR, Bromley RG. New ichnotaxa based on tooth impressions on dinosaur and whale bones. *Geological Quarterly.* 2009; 53 (4), 373-82.

Jerzykiewicz T, Currie PJ, Eberth DA, Johnston PA, Koster EH, Zheng J. Djadokhta Formation correlative strata in Chinese Inner Mongolia: an overview of the stratigraphy, sedimentary geology, and paleontology and comparisons with the type locality in the pre-Altai Gobi. *Can J Earth Sci.* 1993; 30(10):2180-95. [doi:] 10.1139/e93-190

Kadej M, Háva J. First record of a fossil *Trinodes* larva from Baltic amber (Coleoptera: Dermestidae: Trinodinae). *Genus, International Journal of Invertebrate Taxonomy.* 2011; 22(1):17-22.

Kirkland JI, Bader K. Insect trace fossils associated with *Protoceratops* carcasses in the Djadokhta Formation (Upper Cretaceous), Mongolia. In: Ryan MJ, Chinnery-Allgeier BJ, Eberth DA, editors. *New Perspectives on Horned Dinosaurs: The Royal Tyrell Museum Ceratopsian Symposium, Bloomington, Indiana University Press.* 2010; pp. 509–519.

Kiselyova T, McHugh JV. A phylogenetic study of Dermestidae (Coleoptera) based on larval morphology. *Syst Entomol.* 2006; 31(3):469-507. [doi:] 10.1111/j.1365-3113.2006.00335.x

Krishna K, Grimaldi DA, Krishna V, Engel MS. Treatise on the Isoptera of the World: Introduction. *Bulletin of the American Museum of Natural History.* 2013; 377(1):1-202.

Langer MC, Ribeiro AM, Schultz CI, Ferigolo J. The Continental Tetrapod-Bearing Triassic of South Brazil. In: Lucas SG, Spielmann JA, editors. *The Global Triassic. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin 41.* 2007; pp. 201-18.

Legendre F, Whiting MF, Bordereau C, Canello EM, Evans TA, Grandcolas P. The phylogeny of termites (Dictyoptera: Isoptera) based on mitochondrial and nuclear markers: Implications for the

evolution of the worker and pseudergate castes, and foraging behaviors. *Mol Phylogenet Evol.* 2008; 48 (2), 615-627.

Liparini A, Oliveira TV, Pretto FA, Soares MB, Schultz CL. The lower jaw and dentition of the traversodontid *Exaeretodon riograndensis* Abdala, Barberena & Dornelles, from the Brazilian Triassic (Santa Maria 2 Sequence, *Hyperodapedon* Assemblage Zone). *Alcheringa.* 2013: 1-7. [doi:] 10.1080/03115518.2013.752607

Lo N, Tokuda G, Watanabe H, Rose H, Slaytor M, Maekawa K, et al. Evidence from multiple gene sequences indicates that termites evolved from wood-feeding cockroaches. *Curr Bio.* 2000; 10 (13):801-04.

Lyman RE. Vertebrate Taphonomy. Cambridge Manuals in Archaeology. *University Press, Cambridge.* 1996.

Makovicky PJ, Apesteguía S, Agnolín FL. The earliest dromaeosaurid theropod from South America, *Nature.* 2005; 437(7061):1007-11.

Martínez RN, Apaldetti C, Alcober OA, Colombi CE, Sereno PC, Fernandez E, et al. Vertebrate Succession in the Ischigualasto Formation. *J Vert Paleontol.* 2012; 32(1):10-30. [doi:] 10.1080/02724634.2013.818546

Mikuláš R, Kadlecová E, Fejfar O, Dvořák, Z. Three new ichnogenera of biting and gnawing traces on reptilian and mammalian bones: a case study from the Miocene of the Czech Republic. *Ichnos.* 2006; 13(3):113-27. [doi:] 10.1080/10420940600850729

Milani EJ, Ramos VA. Orogenias Paleozóicas No Domínio Sul-Occidental Do Gondwana E Os Ciclos De Subsidiência Da Bacia Do Paraná. *Revista Brasileira de Geociências.* 1998; 28(4):473-84.

Misof B, Liu S, Meusemann K, Peters RS, Mayer AC, Fradsen PB, et al. Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. *Science.* 2014; 346 (6210):763-67. [doi:] 10.1126/science.1257570

Müller RT, Araújo-Júnior HI, Aires AS, Silva LR, Dias-da-Silva S. Biogenic control on the origin of a vertebrate monotypic accumulation from the Late Triassic of southern Brazil. *Geobios.* 2015; 48(4):331-340. [doi:] 10.1016/j.geobios.2015.05.001

Muñiz F, De Gibert JM, Esperante R. First trace-fossil evidence of bone-eating worms in whale carcasses. *Palaio.* 2010; 25(4):269-73. [doi:] 10.2110/palo.2009.p09-112r

Nolte MJ, Greenhalgh BW, Dangerfield A, Scheetz RD, Britt BB. Invertebrate burrows on dinosaur bones from the Lower Cretaceous Cedar Mountain Formation near Moab, Utah, USA. *Geological Society of America Abstracts with Programs* (36). 2004; 36(5): 379.

Paik IS. Bone chip-filled burrows associated with bored dinosaur bone in floodplain paleosols of the Cretaceous Hasandong Formation, Korea. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol.* 2000; 157(3):213-25. [doi:]10.1016/S0031-0182(99)00166-2

Pirrone CA, Buatois LA, Riga BG A New Ichnospecies of *Cubiculum* from Upper Cretaceous Dinosaur Bones in Western Argentina. *Ichnos.* 2014; 21(4): 251-60. [doi:] 10.1080/10420940.2014.958225

Pirrone CA, Buatois LA., Bromley RG. Ichnotaxobases for Bioerosion Trace Fossils in Bones. *J Paleont.* 2014; 88 (1):195-203. [doi:] 10.1666/11-058

Raugust T, Lacerda M, and Schultz CL. The first occurrence of *Chanaresuchus bonapartei* (Archosauriformes, Proterochampsia) of the Middle Triassic of Brazil from the *Santacruzodon* Assemblage Zone, Santa Maria Formation (Paraná Basin). 2013. *Geol Soc Spec Publ*, 379: 303-18. [doi:] 10.1144/SP379.22

Roberts EM, Rogers RR, Foreman, BZ. Continental insect borings in dinosaur bone: Examples from the late Cretaceous of Madagascar and Utah. *J Paleont.* 2007; 81 (1): 201-08.

Rogers RR. Non-Marine Borings in Dinosaur Bones from the Upper Cretaceous Two Medicine Formation, Northwestern Montana. *J Vert Paleontol.* 1992; 12 (4):528-31.

Saneyoshi M, Watabe M, Suzuki, S, Tsogtbaatar, K. Trace fossils on dinosaur bones from Upper Cretaceous eolian deposits in Mongolia: Taphonomic interpretation of paleoecosystems in ancient desert environments. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol.* 2011; 311 (1-2):38-47. [doi:]10.1016/j.palaeo.2011.07.024

Schwanke C, Kellner AW. Presence of insect? borings in synapsid bones from the terrestrial Triassic Santa Maria Formation, southern Brazil. *J Vert Paleontol.* 1999; 19:74.

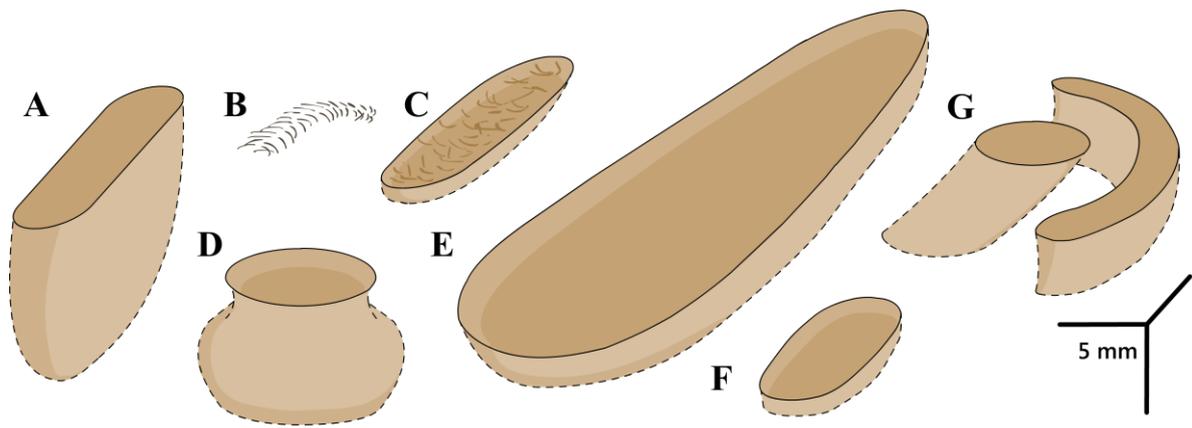
Soares MB, Schultz CL, Horn BLD. New information on *Riograndia guaibensis* Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 2001 (Eucynodontia, Trithelodontidae) from the Late Triassic of southern Brazil: anatomical and biostratigraphic implications. *An Acad Bras Cienc.* 2011; 83(1):329-354.

Thenius E. Lebensspuren von aquatischen Insektenlarven aus dem Jungtertiär Niederösterreichs. *Beiträge zur Paläontologie von Österreich*. 1988; 14:1-17.

Uchman A, Gaigalas A, Melešyt M, Kazakauskas V. The trace fossil *Asthenopodichnium lithuanicum* isp. nov. from Late Neogene brown-coal deposits, Lithuania. *Geological Quarterly*. 2007; 51(3):329–336.

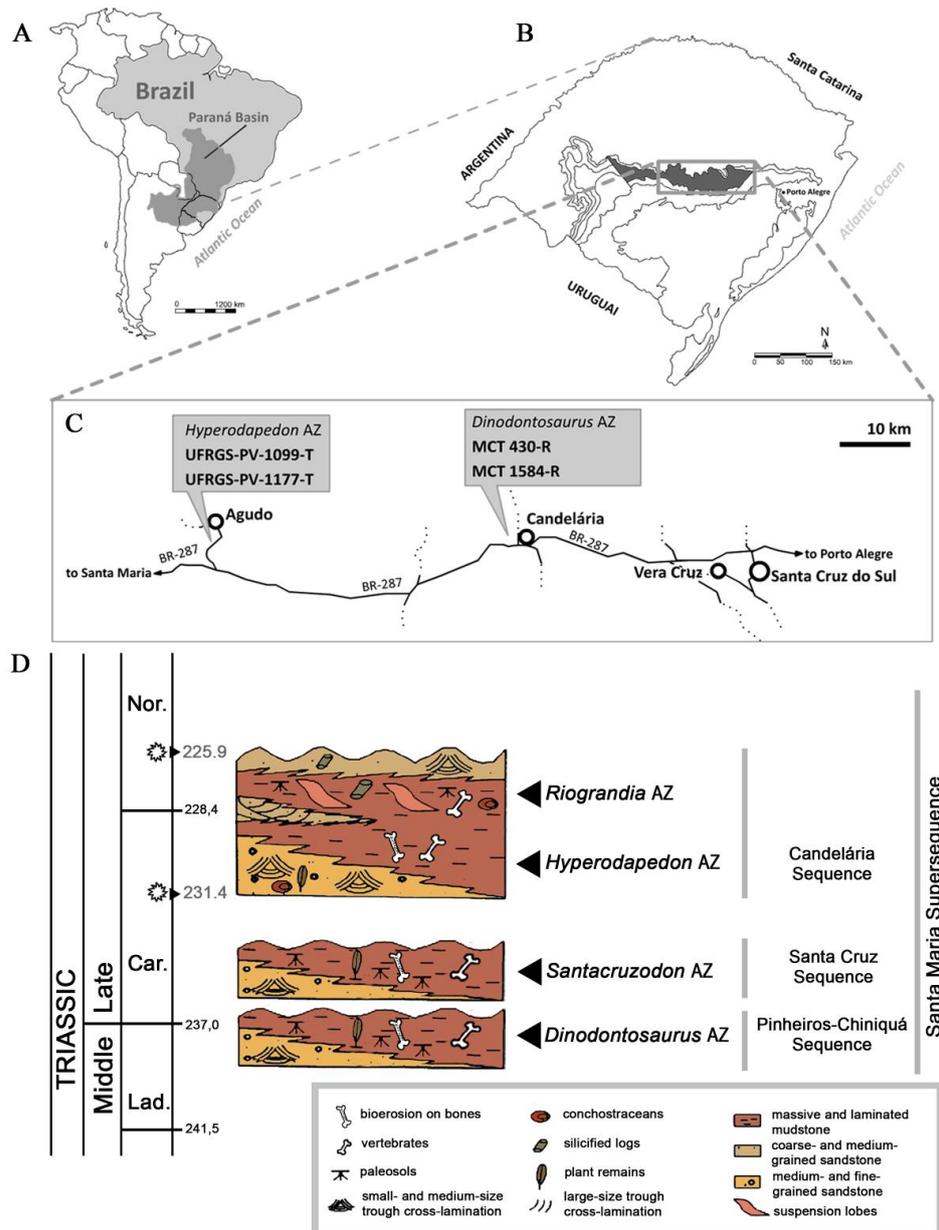
Xing L, Roberts E, Harris JD, Gingras MK, Ran H, Zhanga J, et al. Novel insect traces on a dinosaur skeleton from the Lower Jurassic Lufeng Formation of China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2013; 388:58–68.

Xing L, Parkinson A, Ran H, Pirrone C, Roberts E, Zhang J, et al. The earliest fossil evidence of bone boring by terrestrial invertebrates, examples from China and South Africa. *Historical Biology*. 2015. doi 10.1080/08912963.2015.1111884



**Fig 1. Schematic drawing of the purported ichnotaxa attributed to terrestrial invertebrates placed on the surface of bone elements found on continental deposits. Scale bar = 5 mm.**

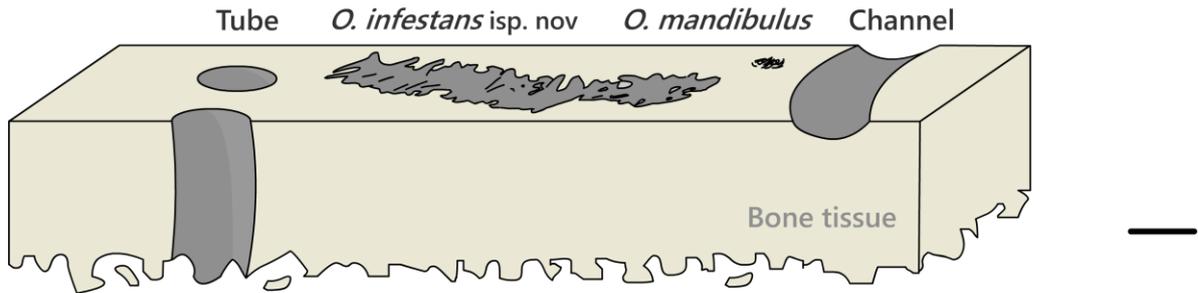
(A) *Asthenopodichnium ossibiontum* Thenius (1988). (B) *Osteocallis mandibulus* Roberts et al. (2007). (C) *Cubiculum ornatus* Roberts et al. (2007). (D) *C. levis* Pirrone et al. (2014b). (E) *C. inornatus* Xing et al. (2015). (F) New *Cubiculum* ichnospecies (Parkinson et al., In Press). (G) New southafrican ichnotaxon (Parkinson et al., In Press).



**Fig 2. Geological and geographic context.**

(A) Location map of the Paraná Basin in South America. (B) Outcropping limits of the Santa Maria Supersequence in Rio Grande do Sul State, Brazil. (C) Geographical provenance of the studied specimens. (D) Chrono- and biostratigraphy of Southern Brazil Triassic units modified from Horn et al. (2014). Ages (in million years) following Gradstein et al. (2012). Absolute dating of 231.4 related to the base of the Ischigualasto Formation and 225.9 million years related to the base of the Los Colorados Formation both from Argentina (Martinez et al., 2012). The local faunas from these formations are respectively correlated with the Brazilian *Hyperodapedon* and *Riograndia* AZ (Langer et al., 2007; Soares et al., 2011). (AZ = Assemblage Zone). The youngest Mata Sequence, devoid of fossil bones, is not shown on this figure. Lad = Ladinian; Car = Carnian; Nor = Norian.

### Late Triassic Traces



### Middle Triassic Traces

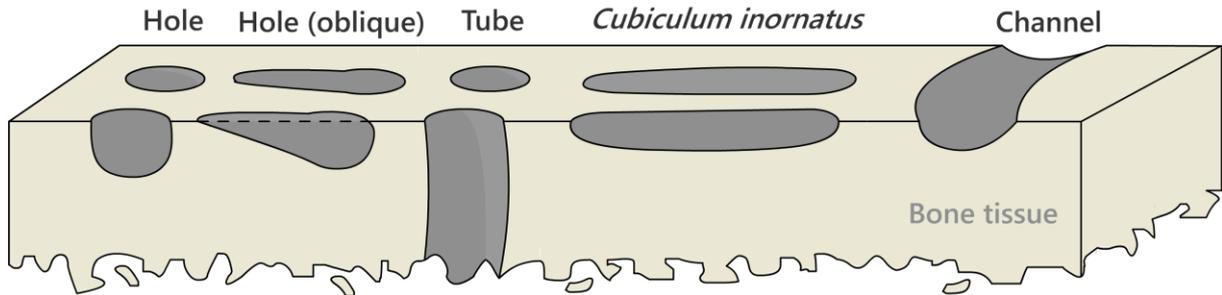
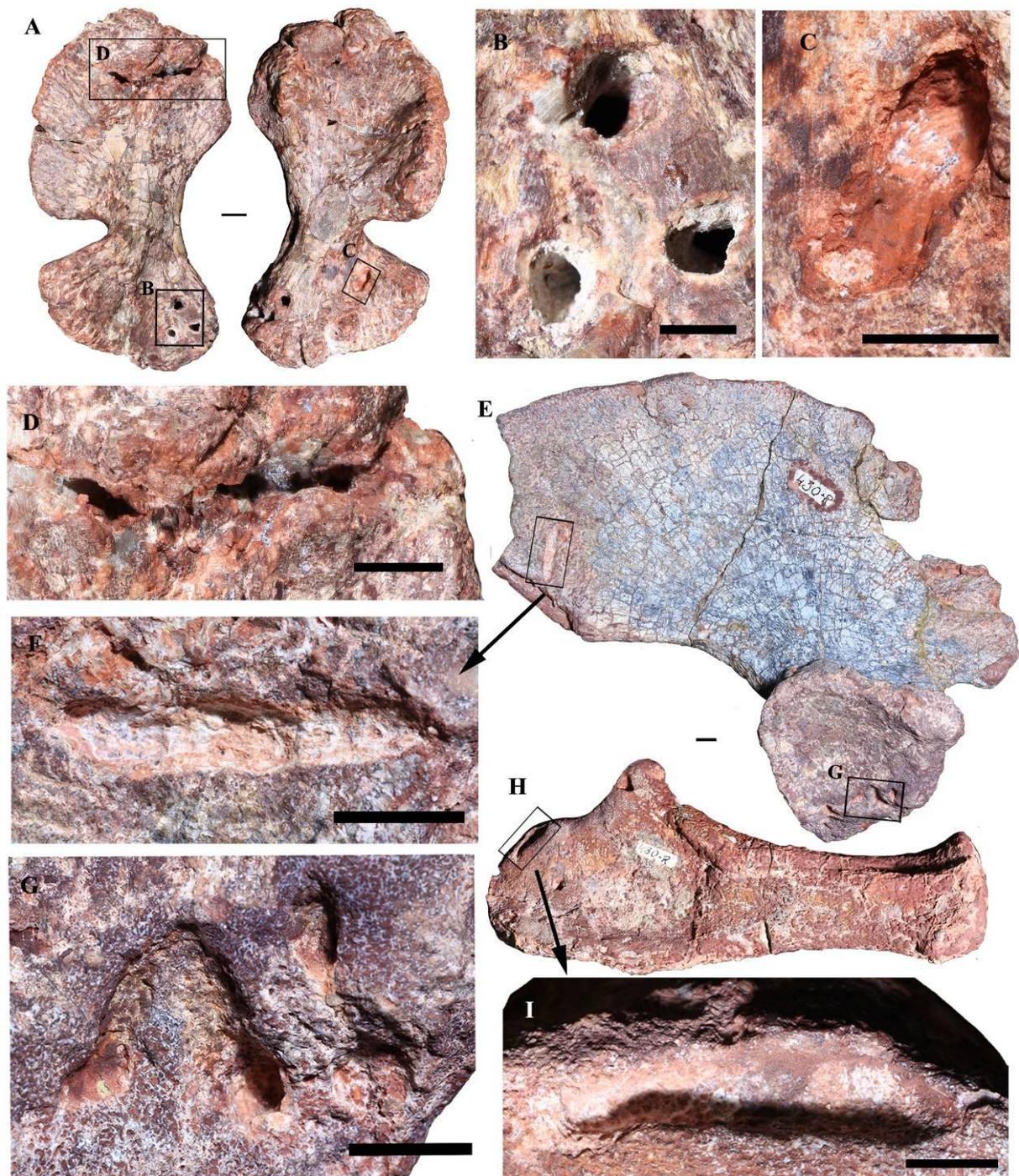
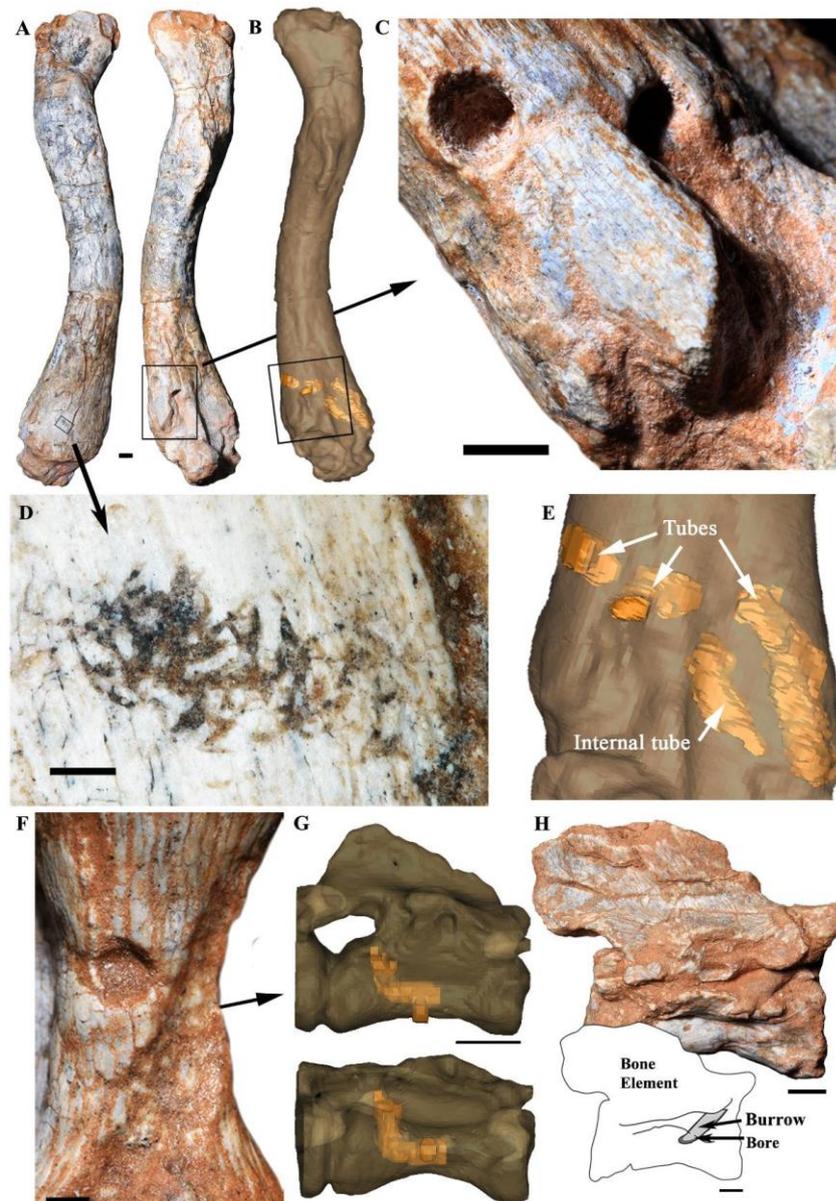


Fig 3. Overview of trace morphologies from bones of Middle Triassic *Dinodontosaurus* Assemblage Zone and Late Triassic *Hyperodapedon* Assemblage Zone. Scale bar = 5mm.



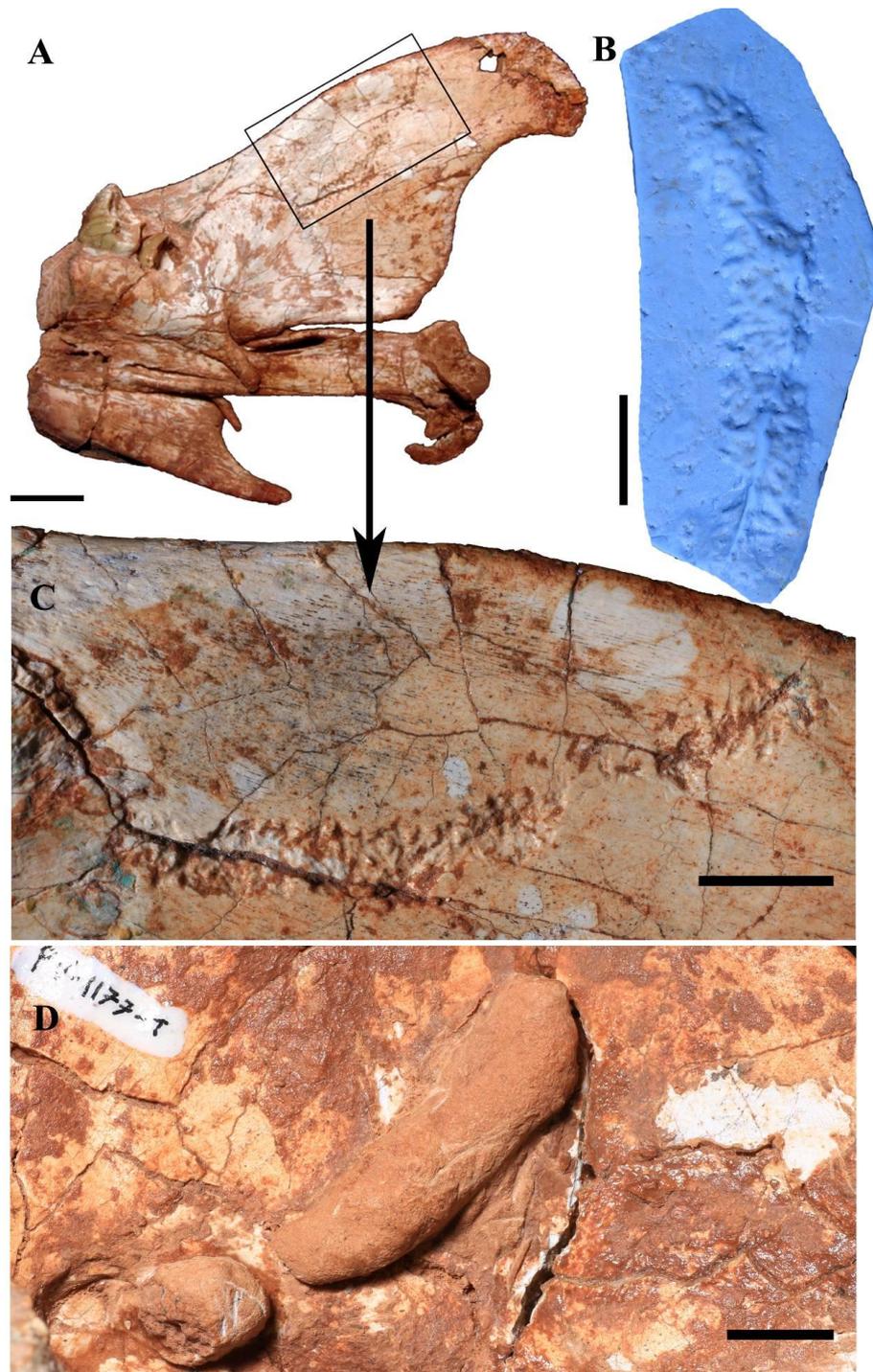
**Fig 04. Trace morphology from the Middle Triassic *Dinodontosaurus* Assemblage Zone.**

(A) MCT 1584-R juvenile dicynodont humerus on which tubes (B) a *Cubiculum inornatus* chamber (C) and a channel –like structure (D) were identified. (E) Lateral view of the adult dicynodont MCT 430-R left ilium on which *Cubiculum inornatus* and holes were identified. (F) Detail of the chamber on MCT 430-R left ilium. (G) Detail of the distinct holes found on the pubis articulation area of the MCT 430-R left ilium. (H) General view of MCT 430-R ulna. (I) Detail of the chamber found on the proximal portion of the ulna of MCT 430-R. Scale bar in A, D - H = 10mm and B, C and I = 5mm.



**Fig 5. Trace morphology found on UFRGS-PV-1099-T from the Late Triassic *Hyperodapedon* Assemblage Zone.**

(A) Overview of the right femur. (B) CT-Scan image of the same femur showing digital casts of the tubes. (C) External tubes. (D) *Osteocallis mandibulus*. (E) Detail of the morphology of the tubes shown in (B). (F) Ventral view of the centrum of a trunk vertebra showing a matrix-filled tube. (G) CT-Scan image showing the internal structure tube shown in (F). (H) Photo and schematic drawing of another trunk vertebra showing a sectioned hole filled with matrix that forms a burrow-like tube, which cross the bone on the border of the neurocentral suture of the centrum through the neural canal. Scale bar in A = 10mm, B and C = 5mm, D = 1mm, F and G = 2mm and in H = 5mm.



**Fig 6. *Osteocallis infestans* isp. nov and burrowing traces found on UFRGS-PV-1177-T from the Late Triassic *Hyperodapedon* Assemblage Zone.**

(A) Lingual view of the mandible. (B) Silicon cast of the larger trail of *O. infestans* isp. nov. showing details of the groove pattern. (C) Detail of the dentary showing the holotype of *Osteocallis infestans* isp. nov. (D) Detail of the burrow structures found adjacent to the skull surface. Scale bar on A= 20mm, B= 5mm, C and D = 10mm.