

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS**

Voltaire Dutra Paes Neto

MARCAS DE INSETOS EM VERTEBRADOS DO TRIÁSSICO DO RIO GRANDE DO SUL

Porto Alegre - 2013

Voltaire Dutra Paes Neto

MARCAS DE INSETOS EM VERTEBRADOS DO TRIÁSSICO DO RIO GRANDE DO SUL

Trabalho de Conclusão de Curso na
forma de monografia como requisito para obtenção
de Grau em Bacharel em Ciências Biológicas

Orientadora: Prof^a Dr^a Marina Bento Soares

Banca Examinadora

Dra. Cristina Bertoni-Machado

Dra. Paula Dentzien-Dias

Porto Alegre, julho de 2013

*“Nada vive muito tempo,
Só a terra e as montanhas.”*

Antílope Branco chefe cheyenne.

Agradecimentos

Aos meus pais que sempre acreditaram e por me apoiarem em minhas escolhas por toda essa jornada até aqui.

Aos meus avós e a todos que, como eles, ao seu modo, sempre me motivaram.

A Marcela P. Borba por todo o apoio, companheirismo e incentivo em todos os momentos.

A minha família, especialmente a Clarice Oliveira e Sandra Paes pelo apoio e pelas correrias, sem vocês este trabalho não seria possível.

A todos os amigos que conquistei ao longo do melhor curso de graduação! E são muitos!

Aos amigos de laboratório, principalmente a Ana Emilia Quezado e ao Flávio Augusto Pretto, pelas incontáveis discussões, trabalhos a campo, leitura de resumos, textos, apresentações e pela paciência neste trabalho. Aos colegas Marcel Lacerda, Bruno Horn, Felipe Pinheiro, Adriana Strapasson, Heitor Francischini, Tiago Raugust, Andressa Paim e Tomaz Mello pela troca de material e a todos os integrantes das salas 114 e 118 pelos constantes debates sobre paleontologia e pelo ambiente de trabalho mais bacana que já vi.

A minha orientadora, por confiar a mim um trabalho que gerou tantos resultados inesperados, e acreditar no meu empenho como bolsista de iniciação científica. Ao co-orientador Cesar L. Schultz que, não fosse um acaso há bastante tempo, não teria me convidado, ainda um aluno do ensino médio, a desenhar rincossauros (portanto, culpado por eu querer estudar paleontologia hoje). Agradeço aos dois pela paciência e orientação.

Aos membros do Museu Carlos A. Rodrigues do Município de Candelária, em especial aos seus mais entusiastas fundadores Carlos Rodrigues Jr e Belarmino por seu empenho e dedicação, e pelo contínuo trabalho monitorando diversos afloramentos, incluindo, o de um dos espécimes do estudo.

Agradeço ao Prof. Alexander Kellner, por ceder as imagens do mais antigo registro de atividade de insetos osteófagos e por contribuir com este trabalho. Ao Flavio Luiz Lopes, pelas fotografias aqui apresentadas e ao Dr. Marcelo Vieira, do Hospital de Clínicas de Porto Alegre, por possibilitar as imagens das tomografias computadorizadas. Agradeço aos membros da banca por aceitarem avaliar este trabalho.

Agradeço os contatos e a troca de preciosa informação com os professores Anna K. Behrensmeyer (Smithsonian Institution – NMNH), Raymond R. Rogers (Macalester College), Nestor Centeno (Universidad Nacional de Quilmes, Argentina), Sebastián Apesteguía (Universidad Maimónides, Argentina), Cristina Vega (Universidade Federal do Paraná), Richard Fariña (Universidad de La República, Uruguai) e Prof. Átila da Rosa (Universidade Federal de Santa Maria).

Resumo

Iconofósseis em tecidos ósseos provocados pela ação de insetos são comumente registrados em vertebrados do final da Era Mesozoica e da Era Cenozoica. Até o momento o mais antigo registro deste tipo de atividade data do Triássico Médio (Cenozona de *Dinodontosaurus*) em um úmero de *Dinodontosaurus* da Sequência Santa Maria 1 da Bacia do Paraná. No presente trabalho registra-se novos traços produzidos por insetos em seis espécimes de vertebrados procedentes das Sequências Santa Maria 1 e 2. Uma perfuração ovóide, de 3mm de diâmetro, na epífise distal do fêmur de *Chanaresuchus bonapartei* (UFRGS-PV-0087-T), um proterocampsídio do Triássico Médio (Cenozona de *Santacruzodon*, Sequência Santa Maria 1). Na Cenozona de *Hyperodapedon*, 4 espécimes com traços foram coletados no afloramento "Sítio Janer", na cidade de Agudo. Uma mandíbula articulada de um indivíduo adulto de *Exaeretodon riograndensis* (UFRGS-PV-1177-T), apresentando dois canais irregulares com algumas estrias isoladas. Uma tíbia isolada de um indivíduo jovem de *Exaeretodon riograndensis* (UFRGS-PV-1194-T), que apresenta dois sulcos de até 7,7mm de largura e estrias pontuadas. Um dinossauro ainda não identificado (UFRGS-PV-1099-T) que apresenta o maior número de morfótipos de iconofósseis: uma vértebra com uma perfuração circular de 3mm de diâmetro e um sulco de até 3,81mm; o fêmur direito com perfurações e canais variando entre 4 e 6mm; um metatarsal apresentando um sulco de até 7,2mm; e trilhas de estrias arqueadas. Outro dinossauro ainda não identificado (UFRGS-PV-1240-T) apresenta uma perfuração circular 4mm associada destruição óssea. Na Cenozona de *Riograndia*, do topo desta mesma sequência, um material composto por diversos fragmentos, possivelmente um arcossauro (MMACR- PV- 012 – T), coletados próximo ao município de Candelária apresenta perfurações de até 4,3 mm de largura. Os morfótipos recorrentes observados nestes espécimes são estrias de diferentes padrões; perfurações rasas ovóides, com aproximadamente 3mm de maior eixo e menos de 1,5mm de profundidade; e perfurações de até 6mm largura. Tais traços evidenciam uma interação inseto/vertebrado para o Triássico Médio e Superior além da presença de um ou mais grupos de insetos osteófagos ainda sem registro de fósseis corpóreos para a Sequência Santa Maria 1 e 2. Atualmente cupins e besouros dermestídeos são os principais agentes de modificação óssea e atingem as carcaças nos últimos estágios de decomposição. Os agentes produtores das marcas analisadas podem ser caracterizados como dermestídeos, do grupo Dermestini, e com padrões ainda indeterminados, alguns semelhantes a cupins. A hipótese de que dermestídeos primitivos sejam os verdadeiros autores destas marcas é corroborada pela proposta da origem do grupo durante o início do Mesozoico e pela presença de iconofósseis do grupo em ossos de dinossauros do Jurássico Superior.

ÍNDICE

1 INTRODUÇÃO	8
2 OBJETIVOS	8
3 CONTEXTO SEDIMENTAR, PALEOCLIMÁTICO E PALEOAMBIENTAL	9
4 MATERIAIS E MÉTODOS	11
5 CONTEXTUALIZAÇÃO DOS TEMAS ABORDADOS.....	14
5.1 Tafonomia e Modificação Óssea	14
5.2 Sucessão Ecológica na Decomposição de Carcaças	15
5.3 Utilização de Carcaças por Insetos.....	17
5.4 Modificações Ósseas pela Ação do Ambiente	18
5.5 Modificações Ósseas Biogênicas em Ambientes Terrestres	20
5.5.1 Marcas de Micro-organismos, Raízes e Fungos	21
5.5.2 Marcas de Pisoteio	22
5.5.3 Marcas de Dentes de Vertebrados.....	22
5.5.4 Marcas de Insetos	23
5.6 Padrões de Marcas de Insetos	32
5.6.1 Mariposas (Tineidae).....	33
5.6.2 Efemérides.....	33
5.6.3 Besouros (Coleoptera).....	34
5.6.4 Cupins (Isoptera)	41
6 DESCRIÇÃO	45
6.1 Espécime 01	45
6.2 Espécime 02	46
6.3 Espécime 03	50
6.4. Espécime 04	51
6.5 Espécime 05	59
6.6. Espécime 06	60
7 DISCUSSÃO	67
7.1 Interpretação das marcas.....	67
8 CONCLUSÃO	87
9 REFERÊNCIAS.....	88

1 INTRODUÇÃO

O comportamento e a atividade de organismos extintos pode, muitas vezes, deixar sinais e traços no ambiente em que viveram. Estas marcas são conhecidas como icnofósseis, objeto de estudo da Icnologia (FERNANDES *et al.*, 2007). Dentre os diversos tipos de icnitos produzidos, alguns podem modificar a estrutura dos tecidos ósseos de vertebrados, compondo uma importante fonte de evidência da interação ecológica entre organismos extintos (HILL, 1980; LYMAN, 1994; KAISER, 2000; ROGERS *et al.*, 2003), e muitas vezes sendo o único registro da presença de determinado grupo taxonômico (HASIOTIS & DUBIEL, 1995). Embora a modificação óssea possa ter diversas origens, quando produzida por insetos pode fornecer informações relativas à história *post-mortem* de uma carcaça já que influencia os processos tafonômicos envolvidos (BEHRENSMEYER, 1978; HILL, 1980; LYMAN, 1994; ROBERTS *et al.*, 2007). Determinados grupos de insetos são importantes marcadores de estágios específicos de decomposição (SCHOENLY *et al.*, 2006) podendo indicar indiretamente fatores ambientais e tempo de exposição antes do soterramento (HASIOTIS *et al.*, 1999; BADER *et al.*, 2009).

A paleoicnologia de insetos é uma disciplina nova e necessita ganhar aceitação e reconhecimento e sua análise deve ser feita com extremo cuidado (GENISE *et al.*, 2005). O registro desta atividade é observado em fósseis de vertebrados do final da Era Mesozoica e da Era Cenozoica. Há apenas dois registros mais antigos que isso. O primeiro data do Triássico Médio da Sequência Santa Maria 1 (Bacia do Paraná do Rio Grande do Sul) onde perfurações foram observadas em um úmero de dicinodonte da Cenozona de *Dinodontosaurus* (SCHWANKE & KELLNER, 1999). Em um trabalho mais recente, Raugust *et al.* (2013) indicou uma perfuração rasa em um espécime de *Chanaresuchus bonapartei* (UFRGS- PV-0087-T) o que interpretou como uma marca de inseto. Outros espécimes fósseis recentemente coletados apresentando traços com possível origem biostratinômica foram depositados na Coleção do Laboratório do Setor de Paleovertebrados do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (sigla UFRGS-PV-T), em Porto Alegre e no Museu Municipal Aristides Carlos Rodrigues de Candelária, em Candelária (sigla MMACR-PV-T). Também foram observados icnofósseis em vertebrados triássicos depositados outras coleções do Rio Grande do Sul (e.g. UFRGS, UFSM, MCN-FZB, ULBRA) que sugerem atividade biológica, o que demonstra que estas marcas são mais frequentes do que até então estimado. Ao longo de 2010 e 2012 buscou-se a preparação de alguns destes espécimes, bem como, a análise de seus icnofósseis o que, preliminarmente, indicou a atividade de insetos osteófagos (PAES *et al.*, 2010; PAES *et al.* 2011a, PAES *et al.* 2011b, PAES *et al.* 2012). O resultado destes estudos preliminares bem como a interpretação das marcas será apresentado neste trabalho.

2 OBJETIVOS

Assim, este trabalho tem por objetivo identificar os icnofósseis e alterações ósseas encontrados em alguns fósseis de vertebrados da Supersequência Santa Maria (*sensu* ZERFASS *et al.*, 2003) relativos às Sequências Santa Maria 1 e 2. Mais especificamente:

- Descrever e diagnosticar os icnofósseis, principalmente aqueles produzidos por insetos;
- Realizar uma discussão integrando as implicações tafonômicas, paleoecológicas e paleoambientais advindas das análises dos icnofósseis;

3 CONTEXTO SEDIMENTAR, PALEOCLIMÁTICO E PALEOAMBIENTAL

A Supersequência Santa Maria (*sensu* ZERFASS *et al.*, 2003) localizada no centro do Rio Grande do Sul é um sistema continental que data do Triássico Médio e Superior. É composta de três sequências sedimentares (Figura 01): A Sequência Santa Maria 1, que é interpretada como uma transição de um sistema fluvial anastomosado/meandrante para um depósito lacustre de águas rasas (HORN *et al.*, 2013). Nesta sequência são encontradas as cenozonas de *Dinodontosaurus* e de *Santacruzodon* (SCHULTZ & LANGER, 2007; SOARES *et al.* 2011). A primeira é marcada pela presença dos dicinodontes de grande porte *Dinodontosaurus* e *Stahleckeria*; o “Rincossauro de Mariante”; os grandes arcossauros raiusúquios, *Prestosuchus* e *Decuriasuchus*, e os cinodontes *Massetognathus ochagaviae*, *Chiniquodon theotonicus*, *Traversodon*, *Luangwa sudamericana*, *Protuberon* e *Protheriodon* (SCHULTZ & LANGER, 2007; FRANÇA *et al.*, 2013). Na Cenozona de *Santacruzodon*, são encontrados os cinodontes traversodontídeos *Santacruzodon* (SCHULTZ & LANGER, 2007) e *Menadon* (MELO *et al.*, 2009) e o proterocampsídeo *Chanaresuchus* (RAUGUST *et al.*, 2013).

A Sequência Santa Maria 2 é interpretada em sua base como uma planície de inundação com rios sinuosos de e em seu topo como um ambiente de deposição lacustre-deltaico (HORN *et al.*, 2013). Nesta sequência são encontradas as cenozonas de *Hyperodapedon* e de *Riograndia*. Na Cenozona de *Hyperodapedon*, além da presença dos rincossauros (*Hyperodapedon*, *Teyumbaita*), são encontrados: aetossauros (*Aetosauroides* e *Aetobarbakinoides*), cinodontes (*Therioherpeton*, *Prozostrodon*, *Gomphodontosuchus*, *Exaeretodon* e *Charruodon*), dinossauros (*Staurikosaurus*, *Saturnalia* e *Pampadromaeus*) entre outros táxons (SCHULTZ & LANGER, 2007; MOLTEFELTRO *et al.*, 2010). Na Cenozona de *Riograndia* são encontrados os pequenos cinodontes não-mamaliaformes (e.g. *Riograndia*, *Brasilodon*, *Brasilitherium*, *Irajatherium* e *Minicynodon*), o bem representado esfenodontídeo *Clevosaurus brasiliensis*, o procolofonídeo *Soturnia*, o dinossauriforme *Sacisaurus*, os dinossauros *Unaysaurus* e *Guaibasaurus*, o dicinodonte *Jachaleria candelariensis* e um fitossauro indeterminado (SCHULTZ & LANGER, 2007; SOARES *et al.* 2011) entre outros. A Sequência Santa Maria 3 não apresenta associações de vertebrados.

Poucos insetos são descritos para a Supersequência Santa Maria, sendo os registros principais documentados, o da cigarra *Sanctipaulus mendesi* Pinto 1965 (Homoptera: Fulgoroidea: Derbidae) e de uma barata *Triassoblatta cargini* Pinto 1974 (Blattoptera: Poroblattinidae?) para o Triássico Superior (PINTO, 2000). Recentemente novos achados foram reportados em congressos regionais, tais como o de uma galha (CENCI *et al.*, 2012), e diversas impressões de asas: descritas preliminarmente como Grylloblattodea, Coleoptera, Orthoptera e Blattoptera (CORRÊA *et al.*, 2012). Estes últimos registros mostram o quão subestimado pode ser o registro de insetos para os ecossistemas do Triássico brasileiro.

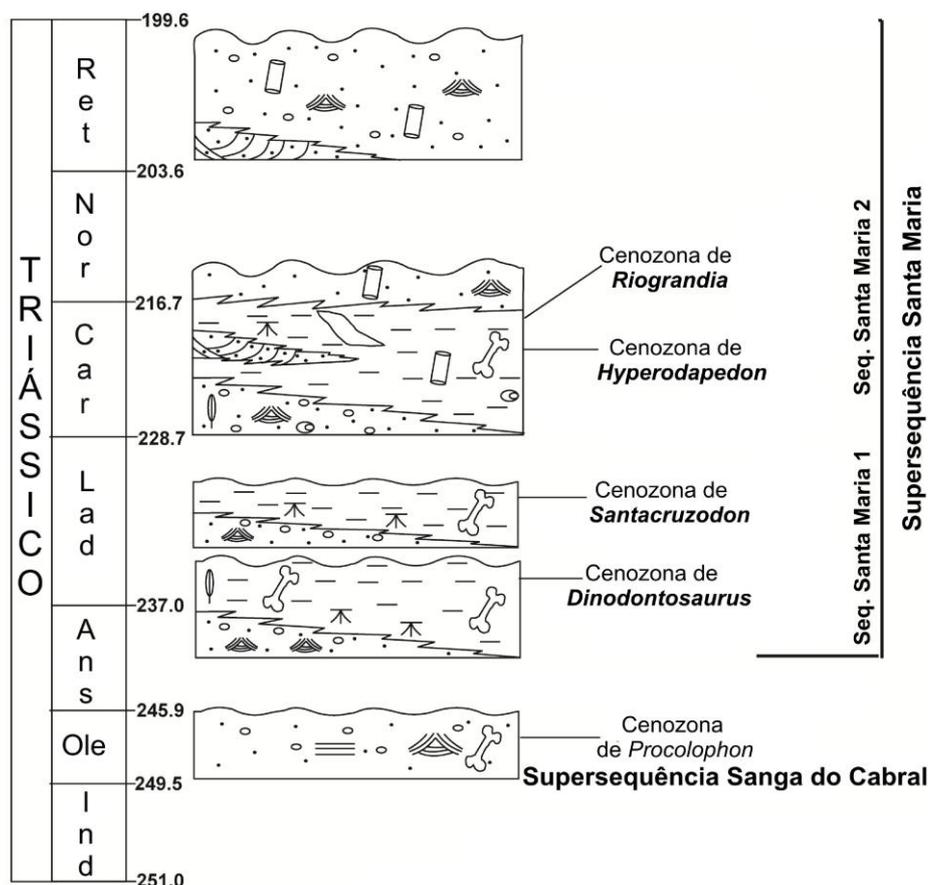


Figura 01. Cronostratigrafia e Bioestratigrafia do Triássico Sul Brasileiro. Modificado de Zerfass *et al.* (2003) e Soares *et al.* (2011).

Situado no Gondwana, estas sequências são interpretadas como pertencentes a ambientes sazonalmente úmidos com influencia de clima árido, sendo, segundo Scherer & Holz (1995), as mais jovens sucessivamente mais úmidas se comparadas as mais antigas. Assim, as cenozonas referidas estariam em uma faixa de transição entre o clima predominantemente árido do interior do supercontinente e o clima úmido das bordas. A existência de concreções carbonáticas, comuns em todo o pacote, corrobora a ideia de um clima mais semi-árido, pois estas se originam pelas oscilações do lençol freático. Concreções com precipitação de óxidos de ferro indicam a alternância de estações secas e úmidas e concreções nodulares com barita representam períodos de estações anormalmente secas (HORN *et al.*, 2013). Entretanto, algumas associações fossilíferas parecem refletir condições mais particulares dentro deste contexto, como no caso do afloramento “*Schoenstatt*” (Cenozona de *Santacruzodon*), mais úmido devido à proximidade com um lago efêmero (BERTONI-MACHADO & HOLZ 2006). Taxas de chuvas esperadas para estes ambientes são de aproximadamente 100 e 500 mm/ano (HORN *et al.*, 2013).

4 MATERIAIS E MÉTODOS

4.1 Materiais

Foram analisados 06 espécimes fósseis coletados em diferentes afloramentos da Supersequência Santa Maria no Estado do Rio Grande do Sul, sul do Brasil, que apresentam modificação óssea. Estes espécimes estão depositados em duas diferentes instituições: Coleção do Laboratório do Setor de Paleovertebrados do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (sigla UFRGS-PV-T), em Porto Alegre; e Museu Municipal Aristides Carlos Rodrigues de Candelária, em Candelária (MMACR-PV-T).

Um espécime provem da Cenozona de *Santacruzodon*, Sequência Santa Maria 1:

Espécime 01 – Um fêmur do proterocâmpio, *Chanaresucus bonapartei* (UFRGS-PV-0087-T), coletado na região de Santa Cruz do Sul, afloramento “*Schoenstatt*” previamente estudado por Raugust *et al.* (2013).

Quatro espécimes contendo traços são provenientes da Cenozona de *Hyperodapedon*, base da Sequência Santa Maria 2, todos coletados no afloramento “*Sítio Janner*”, no município de Agudo:

Espécime 02 - Uma mandíbula isolada de um indivíduo adulto de *Exaeretodon riograndensis* (UFRGS-PV-1177-T).

Espécime 03 - Uma tíbia isolada de um indivíduo jovem de *Exaeretodon riograndensis* (UFRGS-PV-1194-T).

Espécime 04 - Quatro elementos (uma vértebra, o fêmur direito, o íleo esquerdo, e um metatarsal) pertencentes a um dinossauro ainda não identificado (UFRGS-PV-1099-T).

Espécime 05 - Uma vértebra de uma sequência articulada pertencente a um dinossauro ainda não identificado (UFRGS-PV-1240-T).

Da Cenozona de *Riograndia*, do topo desta mesma sequência, é proveniente um espécime:

Espécime 06 - Material composto por diversos fragmentos (MMACR- PV- 012 – T) coletados próximo ao município de Candelária no afloramento “*Sesmaria do Pinhal 2*”. Cinco fragmentos com cavidade medular oca (possivelmente partes de cintura e membros) apresentam icnofósseis. Este material se encontra associado a outros fragmentos indeterminados, além de partes de um dente, cinturas, costelas, *gastralia* articuladas ou isoladas. Infere-se que ao menos parte deste material pertença a um mesmo espécime, possivelmente um arcossauro.

4.2 Métodos

Os espécimes 01 e 02, já haviam sido previamente estudados e preparados sem que análises mais aprofundadas dos icnofósseis tivessem sido feitas. Os demais materiais foram preparados utilizando-se agulhas histológicas e entomológicas, broca de dentista e martelos pneumáticos para remoção cuidadosa da matriz sedimentar. Esta variedade de técnicas serviu para resguardar qualquer dano aos fósseis ou alteração/modificação dos icnofósseis. Nos espécimes 05, 06 e 07 foi utilizado, adicionalmente, ácido acético para auxiliar na remoção da matriz sedimentar.

Os traços foram localizados examinando-se os elementos ósseos com fontes de luz de alta intensidade incidindo em ângulos pequenos e alternados depois e durante a preparação (baseado em BLUMENSCHINE *et al.*, 1996).

Moldes de borracha de silicone foram confeccionados para demonstrar com mais clareza as feições das marcas no espécime 03. Tomografia computadorizada dos espécimes 03, 04 (apenas o fêmur) e 06 foi realizada em parceria com o Hospital de Clínicas de Porto Alegre. A análise das imagens foi feita com a utilização do programa Mimics 10.01. Medições externas foram feitas com auxílio de um paquímetro eletrônico e, internas, com auxílio do software Mimics 10.01. As medidas, quando possível, foram feitas segundo o modelo da Figura 02, sendo o diâmetro atribuído a traços circulares (Figura A); eixo maior e menor quando o traço for ovoide (Figura B); comprimento (Figura C) e profundidade (Figura D).

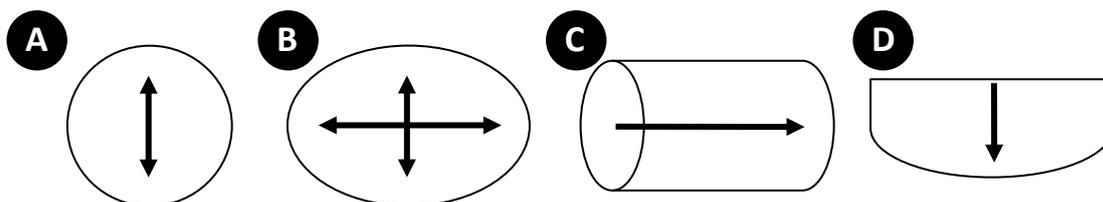


Figura 02. Gráficos mostrando: A) diâmetro; B) eixo maior e eixo menor; C) comprimento e D) profundidade.

Os espécimes foram avaliados quanto ao seu **grau de articulação** (articulado ou não); sua **integridade física**, seguindo Lopes (2009): completo ou incompleto - quando menos de 50% do osso foi destruído ou fragmento - quando mais de 50% do elemento ósseo foi destruído; **abrasão** (extremidades com ou sem abrasão); **grau de intemperismo**, utilizando os padrões estabelecidos por Behrensmeyer (1978). A interpretação dos traços baseou-se na comparação com estudos experimentais e atuais, bem como com outros icnofósseis de ambientes continentais já descritos (Tabela 1).

Uma lista de termos (abaixo) foi elaborada para facilitar a compreensão dos traços produzidos por insetos (Figura 03), as definições adotadas seguem trabalho de Britt *et al.* (2008) e West & Hasiotis (2007). Vale ressaltar que muitos traços em um mesmo espécime podem representar etapas de um mesmo processo bioerosivo ou a ação de organismos produtores diferentes, sendo assim, muitas dessas definições e agrupamentos devem ser artificiais.

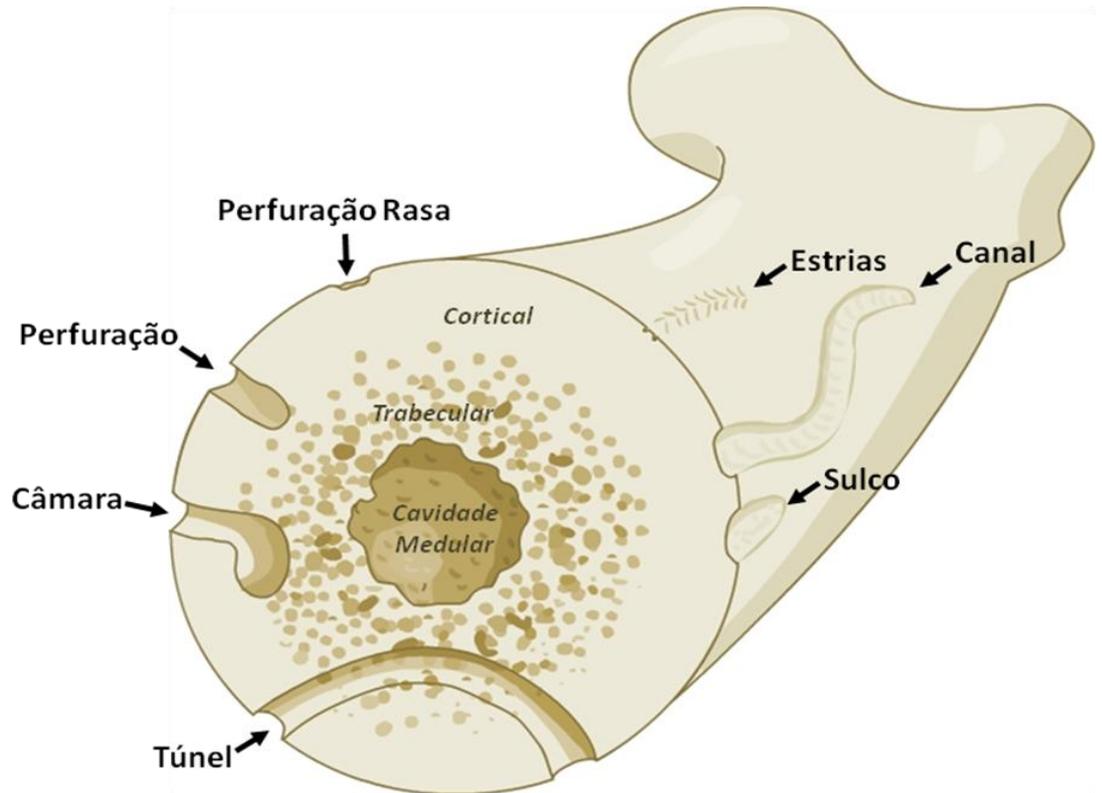


Figura 03. Esquema de osso longo visto em corte transversal exemplificando os termos adotados neste trabalho.

Estrias (*Grooves e Scratches*) – Pequenos arranhões finos na superfície óssea. Podem formar trilhas, aglomerados ou apresentar-se isoladas.

Perfuração rasa (*Shallow Pit e Pit*) – Pequenas depressões (menores que 1 mm de profundidade). Podem ou não apresentar estrias em suas bordas.

Perfuração (*Shallow Bore e Bore*) – Perfurações que podem chegar à parte trabecular e medular do osso. Podem ter profundidades superiores a 1 mm. Normalmente mantêm-se o mesmo diâmetro ao longo da perfuração.

Túnel (*Bore*) – Perfurações que percorrem o osso internamente a grandes distâncias com variação de direção, muitas vezes atravessando de uma superfície a outra.

Câmara (*Pupal chamber, Subcortical cavities e Bore*) – Perfurações com formato de balão onde a profundidade varia drasticamente ao longo da perfuração. Pode estar na porção superficial do osso e perfurá-lo de um lado a outro.

Canal ou Estrada (*Furrow e Scallops*) – Escavação superficial de grande comprimento que pode ser sinuosa e, normalmente, com profundidade menor que 1 mm.

Sulco (*Notches*) – Escavação superficial com pequeno comprimento e, muitas vezes, com terminações mais estreitas.

5 CONTEXTUALIZAÇÃO DOS TEMAS ABORDADOS

Abaixo é apresentada uma breve contextualização dos diferentes temas relacionados à modificação óssea e a ação de insetos nas carcaças de vertebrados.

5.1 Tafonomia e Modificação Óssea

O entendimento dos processos e padrões que formam uma assembleia fossilífera é a chave para a reconstrução paleológica de comunidades extintas (HILL, 1980). A Tafonomia, cunhada por Efremov (1940), como a “ciência do soterramento”, detém as ferramentas necessárias para este fim, e, no caso dos vertebrados aborda o potencial de preservação e de modificação óssea, entre outros aspectos. Os processos de concentração e diagênese dos elementos ósseos envolvidos na formação de uma assembleia fóssil podem interferir na representação dos indivíduos, das partes corpóreas a serem amostradas e, até mesmo, das espécies presentes. Isto acaba por influenciar interpretações paleoecológicas, bioestratigráficas e macroevolutivas da tanatocenose. Estudos atualísticos auxiliam na geração de hipóteses e na falseabilidade de interpretações tafonômicas, a experimentação e observação destes dos processos de concentração e diagênese em ambientes atuais é uma importante ferramenta na arqueologia e, nos últimos anos, metodologia padrão para estudos de tafonomia de vertebrados fósseis (BEHRENSMEYER, 1991).

Um esqueleto de vertebrado é composto por numerosos elementos dissimilares mineralizados que facilmente são modificados em termos de estrutura e organização assim que o animal morre (BEHRENSMEYER, 1991). Para que permaneça articulado durante o processo de fossilização, necessita de algumas circunstâncias específicas como: soterramento rápido, deposição em corpos de água pouco energéticos, mumificação, entre outros processos. A desarticulação da carcaça é um processo ordenado e está vinculado ao tipo de articulação de cada elemento ósseo ocorrendo em vertebrados terrestres principalmente no último estágio de decomposição da carcaça (HILL, 1979; HOLZ & SIMÕES 2002). Em geral o crânio, a mandíbula e os membros são as primeiras partes a se desarticularem (HILL, 1979). A presença de água e umidade é um fator que pode modificar a velocidade e a sequência de desarticulação e decomposição da carcaça, sendo a mumificação um exemplo de processo que é influenciado por estas condições (HILL, 1979). Quando um animal morre, por exemplo, com os membros locomotores estendidos a dessecação será nestas extremidades. Animais que morrem com o corpo sobre os membros demorarão mais tempo para que estes se tornem secos (WEST & HASIOTIS, 2007).

Os tecidos ósseos, devido a sua maior propensão à fossilização, comparados a outros tecidos, podem fornecer importantes detalhes sobre a vida e a história *peri* e *post-mortem* dos animais (LYMAN, 1994; ROBERTS *et al.*, 2007). Diversos processos físicos, químicos e biológicos podem provocar modificação óssea após a morte de um vertebrado (HILL, 1980). São consideradas modificações ósseas: craquelamento, marcas na superfície, bioerosões, abrasão, polimento e fraturas (BONNICHSEN & SORG, 1989), todas estas contendo evidências de processos tafonômicos, podendo inclusive revelar o tipo de processo ou agente envolvido na sua gênese (TAPPEN, 1994) e se corretamente avaliados fornecer informações paleoecológicas (HILL, 1980).

Alterações biostratinômicas e fossildiagnéticas de diferentes origens são comumente chamadas de pseudopaleopatologias, quando comparadas a modificação de origem patológica (ROTHSCHILD & MARTIN, 2006). A distinção entre assinaturas tafonômicas e paleopatologias é fundamental neste tipo de estudo, já que muitas vezes alterações *post-mortem* podem mimetizar certas doenças, levando a interpretações errôneas (CABRAL *et al.*, 2011). Patologias ósseas podem ser identificadas por anormalidades na formação, destruição e densidade óssea, pelo tamanho ou formato anormal de um elemento ósseo (ORTNER, 2003), e podem ser diagnosticadas por evidências de reações inflamatórias ou por processos de cicatrizações que indicam a sobrevivência do espécime após o trauma (ROTHSCHILD & MARTIN, 2006; BUIKSTRA & UBELAKER, 1994).

5.2 Sucessão Ecológica na Decomposição de Carcaças

A decomposição da carcaça de um vertebrado é um processo contínuo que segue um padrão sigmoide diferente da decomposição de material vegetal ou fecal, e é distinto entre carcaças soterradas ou em exposição (Figura 04) (CARTER, 2007). Diferentes comunidades de organismos se instalam e atuam em diferentes estágios desta decomposição (SCHOENLY *et al.*, 2006). O ordenamento das mudanças químicas e físicas marcam os estágios de sucessão de uma carcaça.

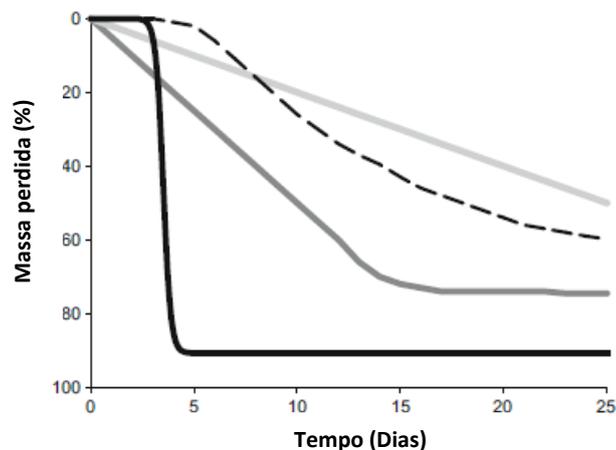


Figura 04 - Perda de massa associada à decomposição de carcaças expostas (preto), carcaças soterradas (tracejado), material vegetal (cinza claro) e fezes (cinza escuro) durante 25 dias. Modificado de Carter (2007), baseado em diversas fontes.

Podemos diferenciar, de acordo com o ambiente, cinco estágios sucessionais de decomposição de uma carcaça dependentes de temperatura: fresco, inchado, decomposição ativa, decomposição avançada e esqueletonização (Figura 05) (PAYNE, 1965). Isto implica que o avanço nestes estágios é dependente da intensidade da temperatura de um ambiente. Por exemplo, um corpo humano de 68 kg chega ao estágio avançado a uma temperatura média de 25° em 16 dias, mas em 80 dias se a média for 5° (CARTER, 2007). Outras variáveis são: a exposição à luz solar, soterramento, ataque de carniceiros, influência da água, acessibilidade de insetos e de seus predadores (SCHOENLY *et al.*, 2006).

Micróbios (bactérias e fungos), insetos e vertebrados necrófagos são os maiores competidores pelos recursos de uma carcaça (CARTER, 2007). Vertebrados podem ser

importantes agentes de consumo de carcaças em ambientes onde micróbios e insetos são pouco ativos (CARTER, 2007) e podem alterar a velocidade da decomposição em um mesmo ambiente (DENYS, 2002).



Figura 05. Alguns dos estágios de sucessão de uma carcaça: A) Inchada (48 horas após a morte), B) Decomposição ativa C) Decomposição avançada. D) Esqueletonização. Retirado de Carter, 2007.

De acordo com Smith (1986), são encontrados em carcaças de vertebrados: organismos necrófagos (consumidores dos restos em decomposição), necrófilos (que não se alimentam dos restos em decomposição, mas sim de organismos necrófagos), omnívoros (consumidores dos restos e de insetos) e acidentais (que aparecem ao acaso). A diversidade de grupos de organismos aumenta gradualmente com o tempo e não necessariamente marca os limites entre estes estágios não sendo, portanto, seres discretas (ARNALDOS *et al.*, 2004; SCHOENLY *et al.*, 2006; CARTER, 2007). Entretanto, alguns artrópodes têm potencial como marcadores destes estágios, são eles: alguns dípteros (Calliphoridae, Sarcophagidae, Muscidae, Piophilidae, Stratiomyidae, Phoridae, Sphaeroceridae), coleópteros (Dermestidae, Staphylinidae, Histeridae, Cleridae, Scarabaeidae), mariposas (Tineidae), entre outros (SCHOENLY *et al.*, 2006). Os besouros dermestídeos são conhecidos por frequentarem as carcaças em estágios tardios (decomposição avançada ou esqueletonização) e até meses após a morte do animal (SMITH, 1986). Artrópodes associados a carcaças contribuem para determinar o intervalo *post-mortem* (em inglês *PMI*) por um período longo de tempo, desde semanas, meses e até anos após a morte (SCHOENLY *et al.*, 2005). O *PMI* pode ser estimado quando determinado o grau de desenvolvimento dos espécimes presentes na carcaça (GOFF, 1993). Estes estudos são fundamentais em ciências forenses, especificamente na entomologia forense, hoje com mais de 150 anos (SCHOENLY *et al.*, 2006).

Durante a fase de esqueletonização, entre 1 e 3 anos após a morte do vertebrado são agentes necrófagos importantes os dermestídeos e os tineídeos, após este período tenebrionídeos e ptinídeos desempenham papel mais relevante (SMITH 1986).

As condições ambientais (estações do ano, temperatura, modo de exposição, entre outros) e biogeográficas influenciam na composição e na dinâmica da fauna necrófaga presente (SCHROEDER *et al.*, 2002; SCHOENLY *et al.*, 2006), bem como na velocidade de decomposição. Quanto mais quente, mais rápida é a decomposição de uma carcaça (ARNALDOS *et al.*, 2004). Em ambientes áridos, por exemplo, como o de San Juan (Argentina), com 37.5°C e 44.1% RH (umidade), o estágio final (restos secos) é atingido em apenas 8 dias, muito menos do que o estimado (~20 dias) para ambientes mais úmidos. Isto pode decorrer em função da rápida dessecação da carcaça, o que impede a utilização da mesma por certas moscas (*blowflies*) e adianta a invasão por dermestídeos (ABALAY *et al.*, 2012).

5.3 Utilização de Carcaças por Insetos

O papel dos insetos perante a decomposição das carcaças de vertebrados é bem documentado pela entomologia forense (SCHOENLY *et al.*, 2005). A contribuição destes processos na tafonomia é ainda pouco entendida (LYMAN, 1996), e apenas atualmente estudos arqueológicos, paleontológicos e atualísticos têm demonstrado interesse neste aspecto (*e.g.* CARTER *et al.*, 2007). Sabe-se, por exemplo, que insetos podem acelerar os processos de decomposição da carcaça (*e.g.* WEIGELT 1989; SCHROEDER *et al.*, 2002) visto que a ação das moscas inicia a liquefação dos tecidos, sem elas o processo é desacelerado e sua velocidade passa a depender das condições de umidade (WEIGELT, 1989). Em casos onde ocorre mumificação, besouros são os insetos responsáveis pela degradação dos tecidos (SCHROEDER *et al.*, 2002). Dermestídeos podem, em situações favoráveis, alterar a velocidade de decomposição das carcaças e acelerar o avanço dos estágios (BYRD & CASTNER, 2000; SCHROEDER *et al.* 2002).

Formigas também são conhecidas pela capacidade de reduzir a carcaça a apenas o esqueleto (WEIGELT, 1989) e por ocasionar o transporte de alguns ossos (LYMAN, 1996). Alguns besouros da família Silphidae, do gênero *Nicrophorus*, são conhecidos pelo comportamento de soterrar carcaças de pequenos vertebrados, como pássaros e roedores (RATCLIFFE, 1996). Inclusive, tais besouros podem transportar estas carcaças para locais específicos, onde removem os pelos ou penas, e secretam substâncias que modificam a decomposição, bem como fazem a carcaça assumir um formato de “vaso” (Figura 06). No final, apenas os ossos são deixados (RATCLIFFE, 1996).

Informações paleoambientais podem ser obtidas pelo estudo da sucessão ecológica e dos processos de degradação de carcaças de vertebrados (KAISER, 2000). Insetos são ótimos indicadores do estágio de decomposição da carcaça antes do soterramento, isto permite estabelecer o tempo de exposição da carcaça, além de alguns fatores ambientais (LYMAN, 1996), já que insetos são sensíveis às condições locais, como umidade, temperatura e, luminosidade (SMITH, 1986). Embora, no caso dos fósseis de vertebrados, estas informações estejam restritas a insetos osteofágicos, a análise da modificação óssea pode refletir estágios específicos da sucessão da carcaça bem como trazer informações paleoecológicas e tafonômicas importantes (KAISER, 2000).

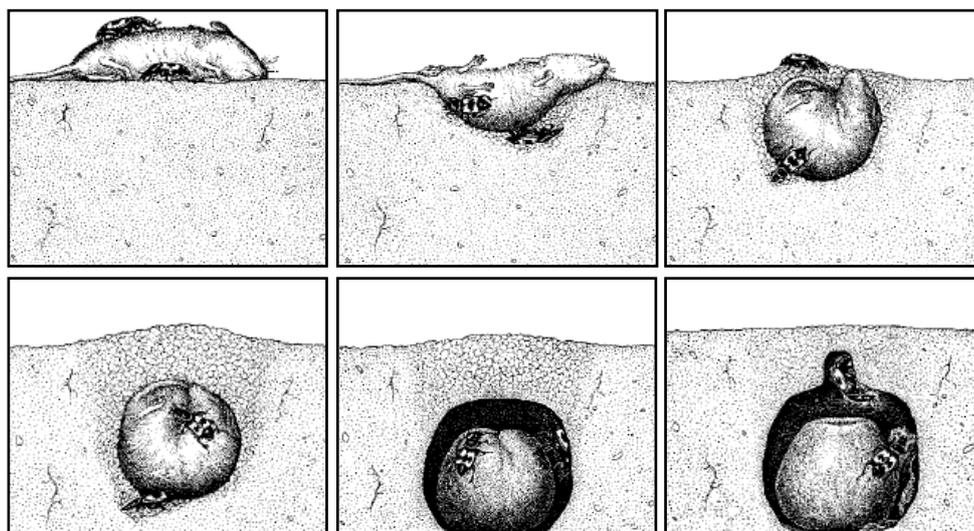


Figura 06. Comportamento dos besouros do gênero *Nicrophorus* (Silphidae) para postura dos ovos. Pequenas carcaças de vertebrados, como este roedor, são enterradas, e modeladas com enzimas para apresentar formato de vaso. Modificado de Ratcliffe (1996).

5.4 Modificações Ósseas pela Ação do Ambiente

Ossos de vertebrados decompõem-se quando em condições subaéreas e integram uma parte do processo de reciclagem de nutrientes nos solos. Portanto a modificação óssea é um processo importante e bem estabelecido nos ecossistemas. Para se tornar um fóssil, um osso depende da intensidade e da frequência de determinados padrões destrutivos, além do soterramento final (BEHRENSMEYER, 1978). Por exemplo, ossos podem ser transportados por água, permanecer expostos por longos períodos após a morte do animal, sendo alterados por animais necrófagos, ou simplesmente sofrerem pisoteio (“trampling”) de outros animais. Todos estes processos predispõem os tecidos a considerável modificação física e biológica, resultando normalmente em perda óssea e produção de fraturas (BEHRENSMEYER, 1991). Fraturas pré-diagnéticas, que ocorram quando o osso ainda está fresco, podem apresentar padrão espiralado, e quando o osso está intemperizado, podem apresentar padrão dentado ou irregular (HAYNES, 1980; HOLZ & SIMÕES, 2002). Isto contrasta com o padrão regular, transversal e de coloração diferente de fraturas pós-diagnéticas (HOLZ & SIMÕES, 2002).

Modificações superficiais dos ossos por agentes químicos e físicos normalmente são decorrentes dos efeitos do intemperismo já que quando expostos, ocorre à dessecação do colágeno e tendem a se fragmentar seguindo a estrutura original do tecido ósseo (BEHRENSMEYER, 1991). A progressão deste efeito ao longo do tempo é a base da definição dos estágios de intemperismo propostos por Behrensmeyer (1978). Segundo a autora, tais estágios são melhor observados em ossos longos, onde os padrões devem ocupar mais de 1 cm² da superfície óssea. Estes efeitos foram observados em ossos de mamíferos maiores do que 5 kg no Parque Amboseli, no Quênia, porém, adverte-se que em animais menores parecem seguir padrões distintos. Os estágios de ação do intemperismo podem avançar mais rapidamente em porções ósseas expostas, do que naquelas em contato ou envolvidas pelo solo. Condições microambientais (como o pH do solo, quantidade de sombra, etc.) também influenciam no avanço da degradação óssea (BEHRENSMEYER, 1978). Embora a

sequência de degradação óssea via intemperismo seja previsível, a sua velocidade parece estar ligada ao ressecamento (influenciado pela umidade), já que ossos observados por Tappen (1994) em florestas tropicais africanas apresentavam poucas rachaduras mesmo após 10-15 anos da morte do animal. Para dentes, parece não haver um padrão reconhecível de modificação por intemperismo (BEHRENSMEYER, 1978). A compactação dos sedimentos durante o soterramento e a diagênese pode ocasionar a compressão dos ossos e a intensidade desse efeito é estritamente relacionada à composição das partículas dos sedimentos (ROTHSCHILD & MARTIN, 2006).

A ação do intemperismo, do pisoteio, da ação de roedores e da erosão pela digestão podem produzir certa abrasão óssea (BEHRENSMEYER, 1991). Entretanto, a perda das superfícies externas e de projeções/ornamentações normalmente é relacionada à ação de transporte fluvial ou retrabalhamento. O transporte dos ossos também pode ser influenciado pela condição destes, pois ossos intemperizados-isolados e secos-articulados podem apresentar diferente potencial de transporte (COARD, 1999).

1.2.1 Estágios de Intemperismo (Bone Weathering Stages)

A seguir é apresentado o protocolo de Behrensmeyer (1978) para estabelecer o estágio de intemperismo em que um osso se encontra (ver Figura 07). Os períodos de tempo estimados foram baseados no ambiente de savana do Parque Amboseli, Quênia.

Estágio 0 – Superfície do osso não apresenta qualquer marca e este padrão pode perdurar por até um ano.

Estágio 1 – Superfície apresenta fraturas (*cracking*) 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.

Estágio 2 – Porções mais externas apresentam descamação (*flaking*), usualmente associadas com fraturas (*cracks*). As fraturas ao longo das extremidades tendem a descamar primeiro. Escamações de osso ainda unido são comuns no início do estágio 02. 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.

Estágio 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 as outras. Fraturas nas extremidades possuem forma arredondada (*rounded*) em seção transversal. Tecidos moles são quase inexistentes neste estágio. Equivale de quatro até 15 anos ou mais de exposição.

Estágio 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.

Estágio 5 – Os tecidos estão se desintegrando, 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.

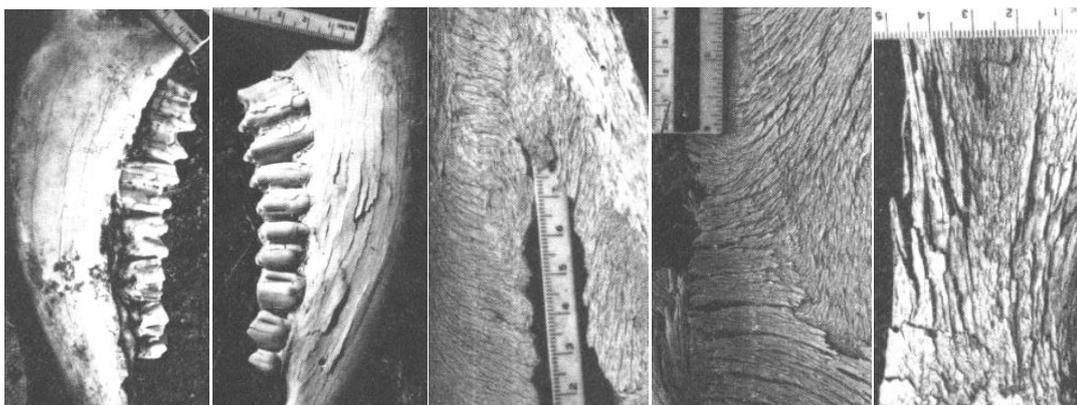


Figura 07. Estágios de intemperismo propostos em sequência do estágio 01 ao 05. Modificado de Behrensmeyer (1978).

5.5 Modificações Ósseas Biogênicas em Ambientes Terrestres

Vários organismos são capazes de gerar marcas em tecidos ósseos. Esta atividade é uma evidência da alteração de um substrato por um organismo, se enquadrando no objeto de estudo da icnologia (BERTLING *et al.*, 2006). Os traços da atividade e comportamento dos organismos são chamados icnitos, sendo aqueles produzidos por organismos fósseis, denominados, traços fósseis ou icnofósseis (FERNANDES *et al.*, 2007). A interpretação dos icnofósseis é baseada em estudos atualísticos ou experimentais onde se caracteriza os agentes produtores das marcas, muitas vezes demonstrando mimetismo de marcas por diferentes agentes (BEHRENSMEYER *et al.*, 1986; BLUMENSCHINE *et al.*, 1996; BACKWELL *et al.*, 2012;). Estruturas nas paredes de perfurações são conhecidas como bioglífos, e sua identificação e interpretação pode ser um aspecto importante no entendimento do mecanismo de escavação de um icnofóssil (ECKDALE & DE GIBERT, 2010).

Em ossos de vertebrados de ambientes terrestres são comuns (Figura 08): marcas de mordidas (*e.g.* HAYNES, 1983; CRUICKSHANK, 1986; ROGERS *et al.*, 2003; VEGADIAS & SCHULTZ, 2007; BADER *et al.*, 2009; BUDZISZEWSKA-KARWOWSKA *et al.*, 2010), marcas de raízes e fungos (*e.g.* BEHRENSMEYER 1991; BADER *et al.*, 2009), marcas de insetos (*e.g.* BEHRENSMEYER, 1978; MARTIN AND WEST, 1995; KAISER, 2000; ROBERTS *et al.*, 2007) e marcas de pisoteio (*e.g.* BEHRENSMEYER *et al.*, 1986; OLSEN & SHIPMAN, 1988). Tais padrões evidenciam o comportamento e, muitas vezes, as interações tróficas de uma comunidade extinta (*e.g.* HILL, 1980; ROGERS *et al.*, 2003).

Estes traços estão sujeitos a diversos fatores ambientais destrutivos, como o intemperismo dos tecidos ósseos (BEHRENSMEYER, 1991). Por este motivo, seu potencial de preservação muitas vezes é diferente das partes corpóreas de seus construtores (HASIOTIS & DUBIEL, 1995).

Ambientes marinhos e de água doce possuem casos bem documentados de bioerosão óssea (BEHRENSMEYER, 1991; MERRITT & WALLACE, 2000). Contudo, em ambientes terrestres estes estudos são ainda escassos. Desconhecemos por trabalhos atualísticos, por exemplo, possíveis modificações causadas por formigas, lesmas, baratas ou outros invertebrados, restando poucos estudos demonstrando empiricamente a ação de insetos para comparação neste trabalho (BACKWELL *et al.*, 2012).

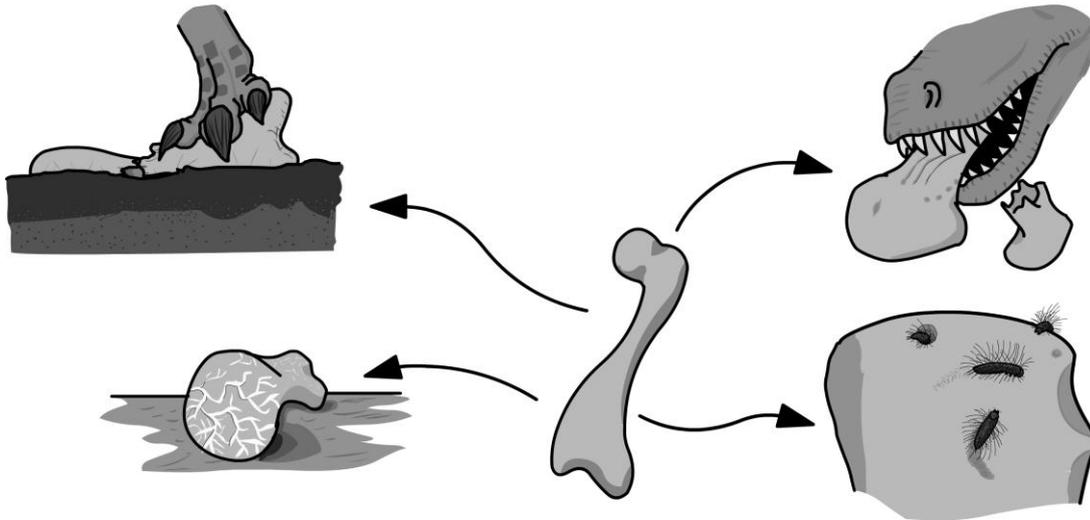


Figura 08. Esquema mostrando as principais modificações ósseas produzidas por ação de organismos em ambientes terrestres. No topo pisoteio (esquerda), ação de dentes (direita), abaixo a ação de micro-organismos ou plantas (esquerda) e insetos (direita).

5.5.1 Marcas de Micro-organismos, Raízes e Fungos

A superfície óssea pode ser local de crescimento para alguns organismos (Figura 09 A) como, musgos, bactérias, algas e fungos, os quais parecem ser importantes agentes modificadores dos tecidos ósseos. Porém existem poucos estudos sobre os padrões deste tipo de interação sendo o mais comum uma “rede” (ver Figura 09 B) por onde ocorre a bioerosão (TAPPEN, 1994). Perfurações e canais microscópicos são associados a atividades de micro-organismos (BLUMENSCHINE *et al.*, 2007) (Figura 09 A e B). Padrões dendríticos de pequenas estrias são associados à ação de dissolução ácida de raízes de plantas e alguns fungos. Estas marcas podem fragmentar o osso (Figura 09 C), ocorrendo antes e após a fossilização (BEHRENSMEYER, 1991). Marcas de raízes foram descritas para espécimes pleistocênicos do Rio Grande do Sul coletados no Arroio Touro Passo (Tardigrada) e Arroio Chuí (fragmentos indeterminados) por Lopes (2009).

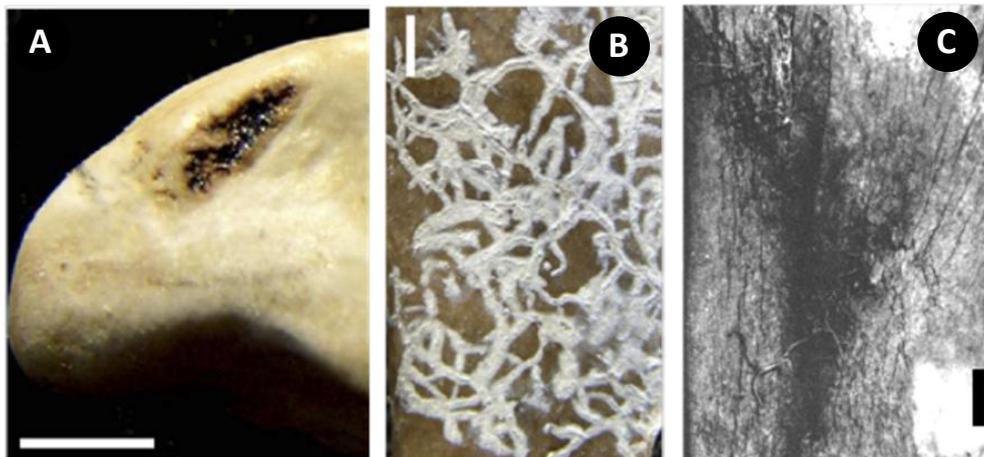


Figura 09. A) Bioerosão microbiana em ulna de galinha. B) “Rede” de ramificações provavelmente de origem microbiana osso de bovino. Escala de 2 mm. Retirado de Blumenschine *et al.*, 2007. C) Mandíbula de zebra fraturada e expandida por ação de raízes. Escala 1 cm. Retirado de Behrensmeyer 1978.

5.5.2 Marcas de Pisoteio

Fraturas podem ser produzidas pela ação da alta energia de pisoteio de manadas ou grupos de animais (HAYNES, 1980). Muitos estudos evidenciam que este tipo de atividade provoca a produção de arranhões e estrias na superfície dos ossos pelo contato destes com sedimentos ou outros materiais duros. Tais marcas normalmente se apresentam solitárias ou em grupos paralelos e observa-se, com técnicas de microscopia eletrônica de varredura, que internamente possuem micro-estriações, que podem ter formato em V ou em U quando vistas em corte (BEHRENSMEYER *et al.*, 1986; OLSEN & SHIPMAN, 1988; BEHRENSMEYER, 1991;). Extremidades de fraturas podem também ser polidas por ação pouco energética de pisoteio (HAYNES, 1980).

5.5.3 Marcas de Dentes de Vertebrados

A distinção entre marcas de predação ou necrofagia por vertebrados pode, muitas vezes, ser pouco evidente (AVILLA *et al.*, 2004). O estudo de marcas de dentes de carnívoros trazem informações sobre comportamento alimentar, relações tróficas e processos que podem tendenciar uma tanatocenose (BUDZISZEWSKA-KARWOWSKA *et al.*, 2010). Normalmente a ação de dentes está associada a fraturas e podem produzir arranhões e perfurações, muitas vezes, com características bastante diagnósticas (como representando a forma do dente). Entretanto, outras vezes apenas são reconhecidas pelo padrão de estilhaço da camada óssea nas bordas da perfuração ou por pequenos fragmentos no interior do osso (HAYNES, 1980; HILL, 1980; BRITT *et al.*, 2007). A atividade de “roer” (*gnawing* e *chewing*) o osso é mais comumente localizada nas extremidades (ROTHSCHILD & MARTIN, 2006). Perfurações e arranhões paralelos em formato de U (quando vistos em corte) são indicativos de dentes de carnívoros (Figura 10) (HAYNES, 1980; BLUMENSCHINE *et al.*, 1996), sendo muitas delas apenas perfurações ovoides rasas. Depressões circulares com fraturas podem ser provocadas pela ação de dentes, normalmente de pequeno tamanho (HILL, 1980). O espaçamento entre as marcas também pode ser importante no diagnóstico do agente produtor (VEGA-DIAS & SCHULTZ, 2007; BUDZISZEWSKA-KARWOWSKA *et al.*, 2010). É bem conhecido que roedores ativamente busquem os ossos para o desgaste de seus dentes, podendo, muitas vezes, consumir quase totalmente um osso (TAPPEN, 1994). Estes mamíferos, comuns em diversos ambientes, são importantes agentes em ambientes florestais (TAPPEN, 1994).

Marcas de dentes são observadas em fósseis de vertebrados desde o final da Era Paleozoica (REIZ & TSUJI, 2006) até o Cenozoico (*e.g.* MIKULÁS *et al.*, 2006; DOMINATO *et al.*, 2011; CIONE *et al.*, 2012; NJAU & BLUMENSCHINE, 2012). Durante o Mesozoico destacam-se as marcas produzidas por arcossauros (VASCONCELLOS & CARVALHO, 2007), crocodilianos (AVILLA *et al.*, 2004; NOTO *et al.*, 2012) e dinossauros terópodes (ROGERS *et al.*, 2003; PETERSON *et al.*, 2009; PAIK *et al.*, 2011; RIVERA-SYLVA *et al.*, 2012). Poucos estudos descrevem marcas de dentes para vertebrados fósseis triássicos, sendo *Mandaodonites coxi* (CRUICKSHANK, 1986) o único icnotáxon formalmente descrito. Outros trabalhos descrevem algumas marcas como o de Budziszewska-Karwowska *et al.* (2010) que reporta uma tíbia de dicinodonte proveniente do sul da Polônia, do Triássico Superior (Noriano), que apresenta arranhões longitudinais (em forma de U com 0,5-2mm de

profundidade), perfurações rasas subovoides (~1mm de profundidade) e perdas ósseas. Marcas de dentes de vertebrados foram descritas para a Cenozona de *Riograndia* por Leal *et al.* (2002), sobre estrias de pequeno tamanho, apontadas como a atividade de pequenos cinodontes, em vários ossos de *Unaysaurus toletinoi*. Outro registro, foi feito por Vega-Dias & Schultz em 2003, para uma escápula de *Jachaleria candelariensis* com ranhuras e perfurações circulares (com 5mm de largura e 2mm de profundidade) condizentes com marcas de dentes de arcossauros. A possibilidade que outras perfurações menos características fossem produzidas por insetos foi levantada pelos autores.



Figura 10. A) Perfurações provocadas por dentes de crocodilos em estudos atualísticos. Escala 1cm. Modificado de Baquedano *et al.*, 2011. B) Arranhões provocados por dentes em fósseis de gonfotérios. Escala de 1cm. Modificado de Dominato *et al.* (2011).

5.5.4 Marcas de Insetos

A paleoicnologia de insetos é uma disciplina nova e necessita ganhar aceitação e reconhecimento como área de conhecimento da paleoentomologia e entomologia (GENISE *et al.*, 2005). Em geral icnofósseis de insetos têm um maior potencial de preservação do que seus construtores em muitos ambientes sedimentares continentais, porém as análises destas marcas devem ser feitas com extremo cuidado (HASIOTIS & DUBIEL, 1995; GENISE *et al.*, 2005). Embora reconhecidos, o papel dos insetos frente a outros processos bioestratinômicos é ainda pouco estudado e subestimado, inclusive por estudos atualísticos (HUCHET *et al.* 2011; BACKWELL *et al.* 2012). Em 1911, Derry discutiu uma série de marcas e destruição ósseas em múmias atribuindo-as a ação de cupins e não de besouros, ideia recorrente na época. Estudos posteriores apontaram diversas marcas de insetos, principalmente para espécimes cenozoicos fósseis e atuais (ver Tabela 1).

Nas últimas décadas, novas publicações (ver Figura 11) demonstraram, além de registros cenozoicos, diversos registros para a Era Mesozoica, principalmente de fósseis do Cretáceo e do Jurássico Superior. A maior parte das publicações descrevem poucos morfótipos de icnofósseis, e isso muitas vezes dificulta a identificação do produtor das marcas (BRITT *et al.*, 2008). Registros excepcionais de marcas em grande número podem ser observados em materiais do Jurássico Superior (BRITT *et al.*, 2008; BADER *et al.*, 2009), Cretáceo Superior (ROBERTS *et al.*, 2007; SANEYOSHI *et al.*, 2011; VALAIS *et al.*, 2012), Oligoceno (FEFJAR & KAISER, 2005), Plio-Pleistoceno (MARTIN & WEST, 1995; Kaiser, 2000) e Holoceno (West & HASIOTIS, 2007; HUCHET *et al.*, 2011; HUCHET *et al.*, 2013). A distribuição temporal e geográfica destas marcas está mostrada na Figura 12.

Tabela 1 – Algumas das principais publicações com menção a traços de insetos em ossos atuais e fósseis. Quando mais de um registro é descrito em uma mesma publicação, esta é listada mais de uma vez. A interpretação dos agentes produtores é aquela feita pelos autores originais, dadas como incertas quando seguido por (*). Modificado de Britt *et al.* (2008) e Roberts *et al.* (2007), com adição de algumas informações pelo autor (em azul).

Publicação	Idade	Características	Interpretação
Derry, 1911	Holoceno	Destruição óssea	Cupins
Tobien, 1965;	Plio/Pleistoceno	Perf. rasa e canal	Coleópteros
Behrensmeyer, 1978;	Atual	Perfurações	Cupins*
Behrensmeyer, 1978;	Atual	Estrias em chifres	Tineídeos
Kitching, 1980;	Plioceno	Perfurações e câmaras pupares	Dermestídeos
Hendey, 1981;	Plioceno	Canal em chifre	Insetos
Denys, 1986;	Plioceno	Perf. rasas com estrias	Insetos
Gentry, 1987	Plioceno	Canais em chifre	Tineídeos
Hill, 1987;	Plio/Pleistoceno	Perfurações e câmaras pupares	Tineídeos
Hill, 1987;	Plio/Pleistoceno	Perf. Rasas	Cupins
Hill, 1987;	Plio/Pleistoceno	Perf. rasas e estrias	Formigas*
Thenius, 1988	Mioceno	Perfurações linguiformes (<i>Asthenopodichnium ossibiontum</i>)	Larva de Efeméride*
Rogers, 1992;	Cretáceo Superior	Túneis, canais e cavidades sub-corticais	Dermestídeos
Jerzykiewicz <i>et al.</i> , 1993	Cretáceo Superior	Perfurações e túneis.	Indeterminado
Tappen, 1994;	Atual	Perf. rasas e trilhas lineares	Cupins
Martin and West, 1995;	Plioceno	Perf. rasas e câmaras pupares	Dermestídeos
Martin and West, 1995;	Pleistoceno	Câmaras pupares e perfurações	Dermestídeos
Kirkland <i>et al.</i> 1998;	Cretáceo Superior	Câmaras e perfurações	Vespas?
Kirkland <i>et al.</i> 1998;	Cretáceo Superior	Perfurações, câmaras pupares e cavidade sub-cortical	Inseto
Hasiotis <i>et al.</i> , 1999;	Jurássico Superior	Perf. Rasas ovoides e elípticas; câmaras pupares	Dermestídeos
Schwanke & Kellner, 1999;	Triássico Médio	Perfurações	Coleópteros*
Kaiser, 2000;	Plioceno	Estrias, Perf. Rasas estreladas e cavidade sub-corticais.	Cupins
Paik, 2000;	Cretáceo Inferior	Perfurações, túneis e cavidades sub-corticais	Dermestídeos
Kaiser & Katterwee, 2001;	Plioceno	Estrias de grande tamanho	Inseto
Schroeder <i>et al.</i> , 2002;	Atual	Estrias e perfurações	Dermestídeos
Chin & Bischof, 2004;	Jurássico Superior	Túneis e cavidades sub-corticais, câmaras pupares	Dermestídeos
Hasiotis, 2004;	Jurássico Superior	Perf. rasas ovoides e elípticas e câmaras pupares	Dermestídeos
Laudet & Antoine, 2004;	Oligoceno/Mioceno	Perf. Rasas e câmaras pupares	Dermestídeos
Nolte <i>et al.</i> , 2004;	Cretáceo Inferior	Estrias, túneis, canais e cavidades sub-corticais	Coleópteros
Dangerfield <i>et al.</i> , 2005;	Jurássico Médio	Perfurações rasas?	Cupins
Dangerfield <i>et al.</i> , 2005;	Jurássico Superior	Perfurações rasas ovoides	Cupins
Fejfar & Kaiser, 2005;	Plioceno	Perf. rasas e estrias	Cupins
Fejfar & Kaiser, 2005;	Oligoceno	Estrias	Cupins
Makovicky <i>et al.</i> , 2005	Cretáceo Superior	Perfurações e canais	Indeterminado
Roberts <i>et al.</i> , 2007;	Cretáceo Superior	Câmaras pupares (<i>Cubiculum ornatus</i>), estrias (<i>Osteocallis mandibulus</i>) e túneis	Coleópteros*
West & Hasiotis, 2007;	Holoceno	Perfurações rasas, perfurações, túneis, canais, estrias, trilhas de estrias, sulcos.	Insetos* e Dermestídeos
Britt <i>et al.</i> , 2008;	Jurássico Superior	Perfurações rasas, perfurações, túneis, canais e estrias	Dermestídeos
Bader <i>et al.</i> , 2009;	Jurássico Superior	Canais	Indeterminado
Bader <i>et al.</i> , 2009;	Jurássico Superior	Perf. Rasas, câmaras pupares	Dermestídeos
Britt <i>et al.</i> , 2009;	Cretáceo Superior	Canais e perfurações sinuosas. Dano ósseo.	Inseto*
Dominato <i>et al.</i> , 2009, 2012;	Pleistoceno	Perfurações e <i>C. ornatus</i> .	Dermestídeos*
Lopes, 2009;	Pleistoceno	Perfurações	Coleópteros*
Mikulás & Dvorák 2009 ;	Mioceno	Perfurações linguiformes e canais em forma de U	Larva de insetos
Vasileiadou <i>et al.</i> , 2009 ;	Eoceno	Estrias isoladas ou em aglomerados sobre dentes.	Insetos*
Cabral <i>et al.</i> , 2011 ;	Cretáceo Superior	Perfurações	Dermestídeos*
Huchet <i>et al.</i> , 2011	Holoceno	Destruição óssea	Cupins
Pomi & Tonni, 2011	Pleistoceno	Estrias e perfurações rasas estreladas	Cupins
Saneyoshi <i>et al.</i> , 2011 ;	Cretáceo Superior	Perfurações rasas, sulcos, perfurações, túneis e canais	Insetos
Backwell <i>et al.</i> , 2012;	Plio-Pleistoceno	Perfurações rasas estreladas	Cupins
Backwell <i>et al.</i> , 2012;	Atual	Perfurações rasas estreladas, perfurações e estrias	Cupins
Valais <i>et al.</i> , 2012;	Cretáceo Superior	Canais	Insetos
Huchet <i>et al.</i> , 2013	Holoceno	Câmaras pupares	Dermestídeos

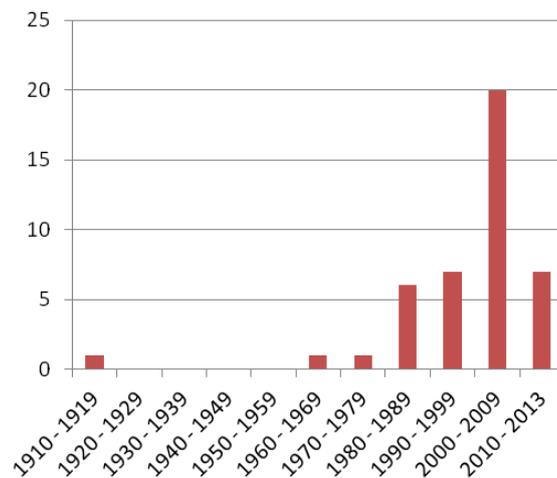
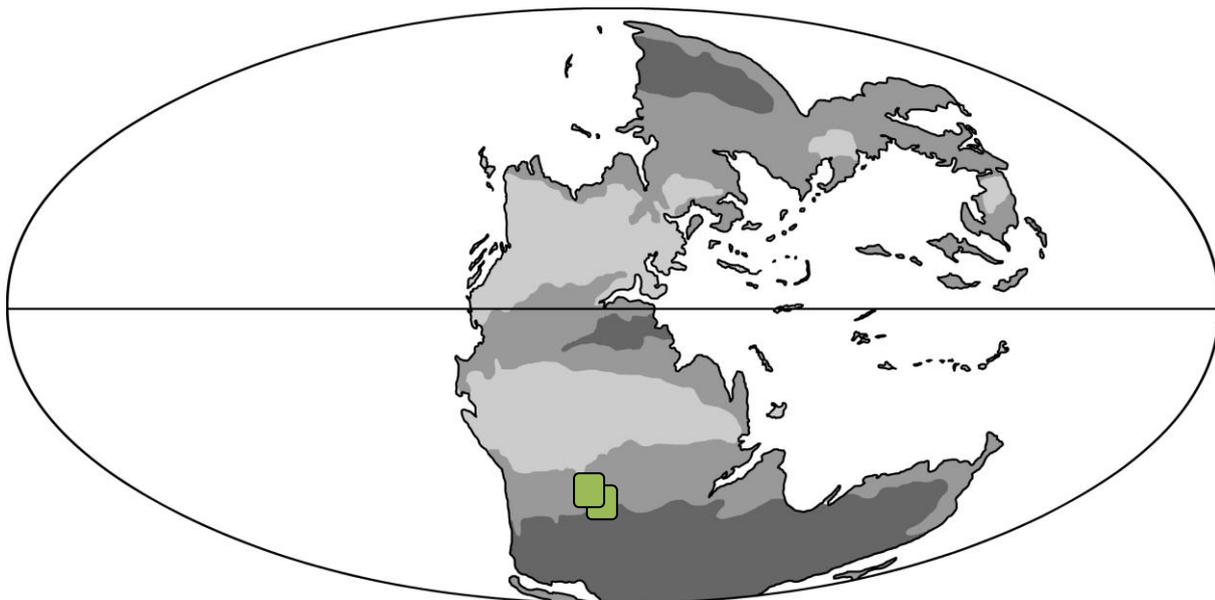


Figura 11. Publicações entre 1910 e 2013, com descrição de icnofósseis ou trabalhos atualísticos listados na Tabela 1.

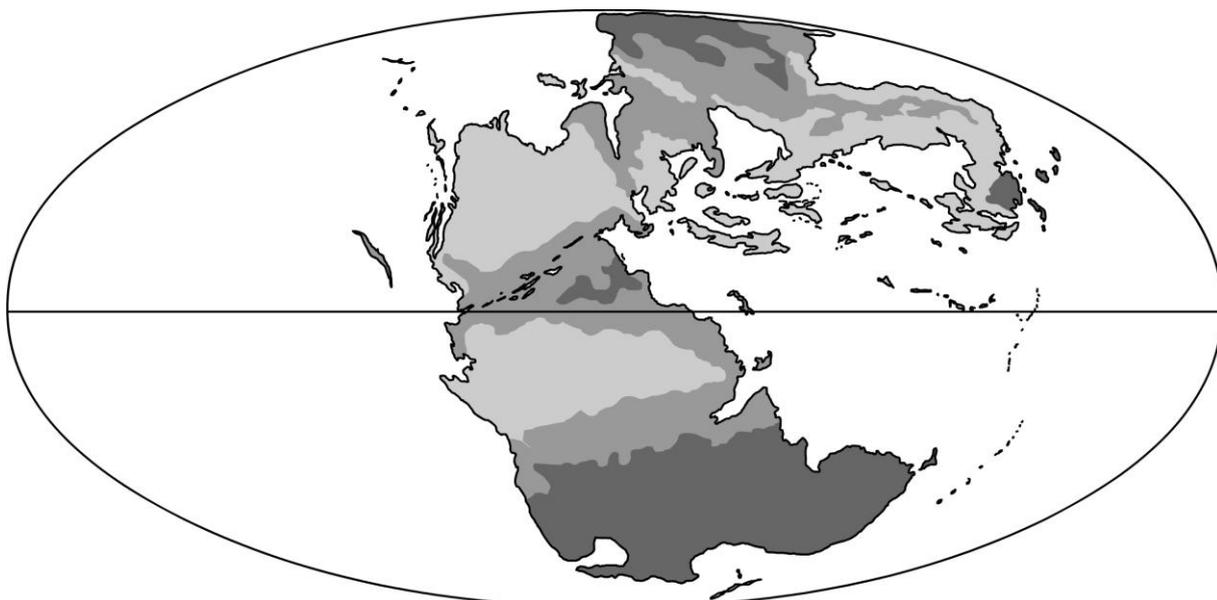
Comportamentos de alimentação e formação de pupa de insetos podem provocar traços distinguíveis de outros danos aos tecidos ósseos, sendo a comparação com marcas produzidas por insetos atuais o método usual de identificação (KAISER, 2000; WEST & HASIOTIS, 2007; BADER *et al.*, 2009). A escassez de trabalhos atualísticos é um limitante para este tipo de estudo, já que a interpretação comportamental e ecológica produzida deve, para ser confiável, ser baseada em estudos específicos (BLUMENSCHINE *et al.*, 1996). Muitos grupos de insetos foram reportados, ou sugeridos, como agentes de modificação óssea na literatura. Os registros recorrentes, e mais bem documentados, são atribuídos aos coleópteros da família Dermestidae (*e.g.* SCHROEDER *et al.*, 2002), mariposas da família Tineidae (BEHRENSMEYER, 1978) e isópteras das famílias Termitidae, Mastotermitidae, Rhinotermitidae (BACKWELL *et al.*, 2012). Registros esparsos e sem observação direta mencionam: larvas de efemerópteras (Polymitarcyidae) (THENIUS, 1988) e besouros das famílias Tenebrionidae, Silphididae (MCFARLANE, 1971 *apud* BACKWELL *et al.*, 2012) e Scarabaeoidea (HAGLUND, 1976 *apud* BADER *et al.*, 2009). Dípteros podem causar miíases com danos ósseos de grandes proporções, como observado em casos médicos raros (SHARMA *et al.*, 1989; MANFRIM *et al.* 2007), mas são consideradas patologias por definição, e, provavelmente são causadas por espécies vinculadas às famílias Calliphoridae ou Oestridae.

No registro fóssil e atual, diversos padrões foram reconhecidos (ver Tabela 1) atribuídos a insetos: perfurações rasas ovóides ou circulares, perfurações rasas com formato de estrela, estrias, túneis, sulcos e canais (BADER *et al.*, 2009) incluindo em dentes fossilizados (VASILEIADOU *et al.*, 2009). Até o momento, para ambientes continentais poucos icnotáxons foram descritos: *Asthenopodichnium ossibiontum* (Thenius 1988), perfurações linguiformes do Neógeno; *Cubiculum ornatus* e *Osteocallis mandibulus* (ROBERTS *et al.*, 2007), cavidades subcorticais ovóides e trilhas de estrias, respectivamente, em ossos do Cretáceo Superior e do Pleistoceno (DOMINATO *et al.*, 2009) sendo possivelmente resultado da atividade de besouros dermestídeos.



Triássico Médio (240 milhões de anos)

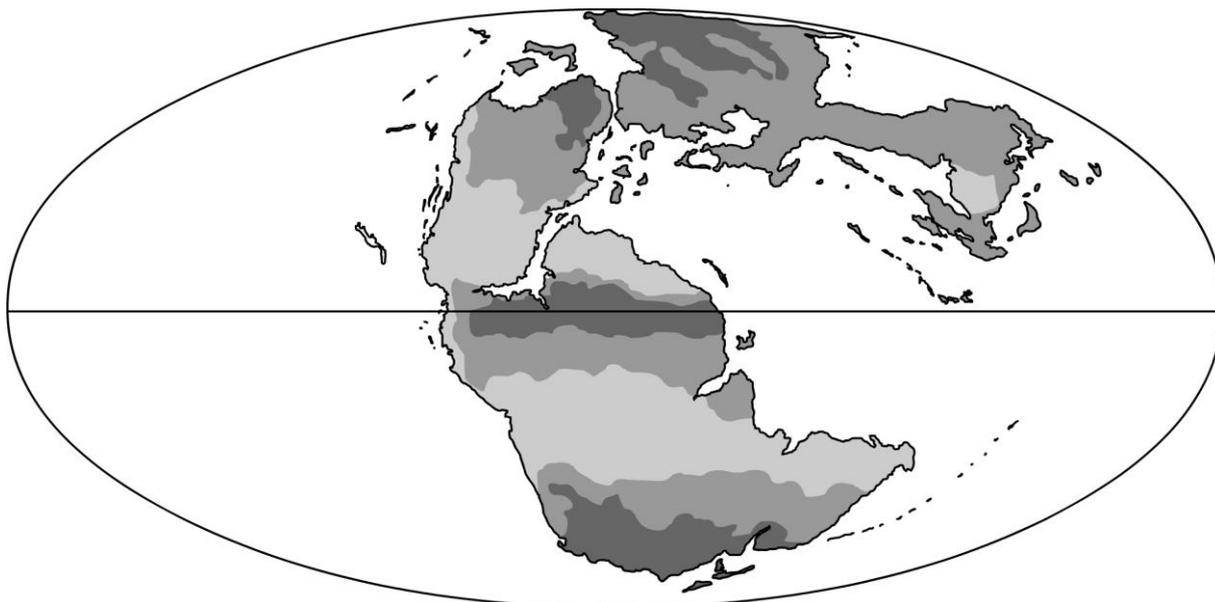
Apenas Schwanke & Kellner (1999) e Raugust *et al.* (2013).



Triássico Superior (220 milhões de anos)

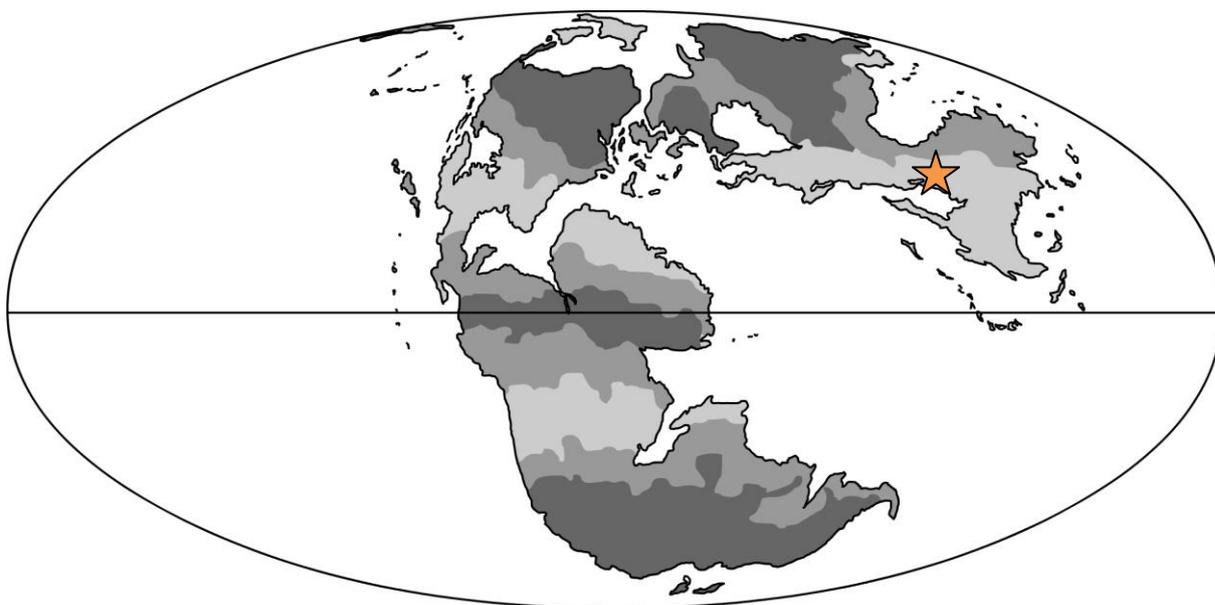
Nenhum icnofóssil atribuído a insetos.

Figura 12 (continua) – Distribuição temporal e geográfica dos icnofósseis em ossos de vertebrados atribuídos a insetos (■), dermestídeos (●) e cupins (★). Cores identificam padrões climáticos, cinza escuro (mais úmido), cinza (influenciado por clima úmido) e cinza claro (árido). Mapas modificados de Blakey (2006).



Jurássico Inferior (200 milhões de anos)

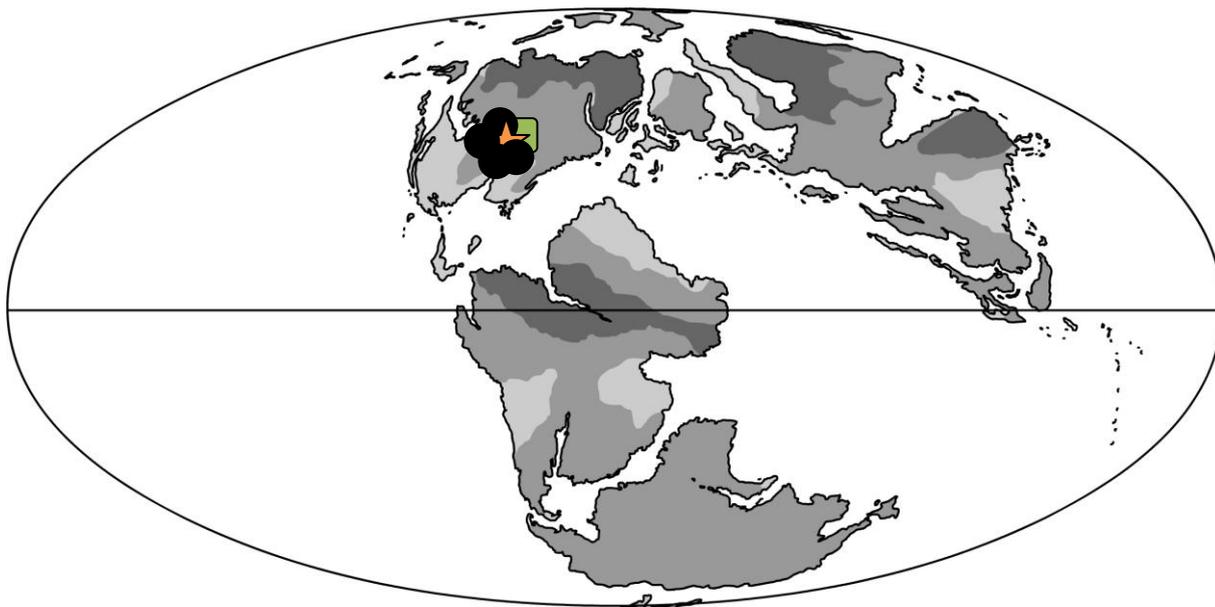
Nenhum icnofóssil atribuído a insetos.



Jurássico Médio (170 milhões de anos)

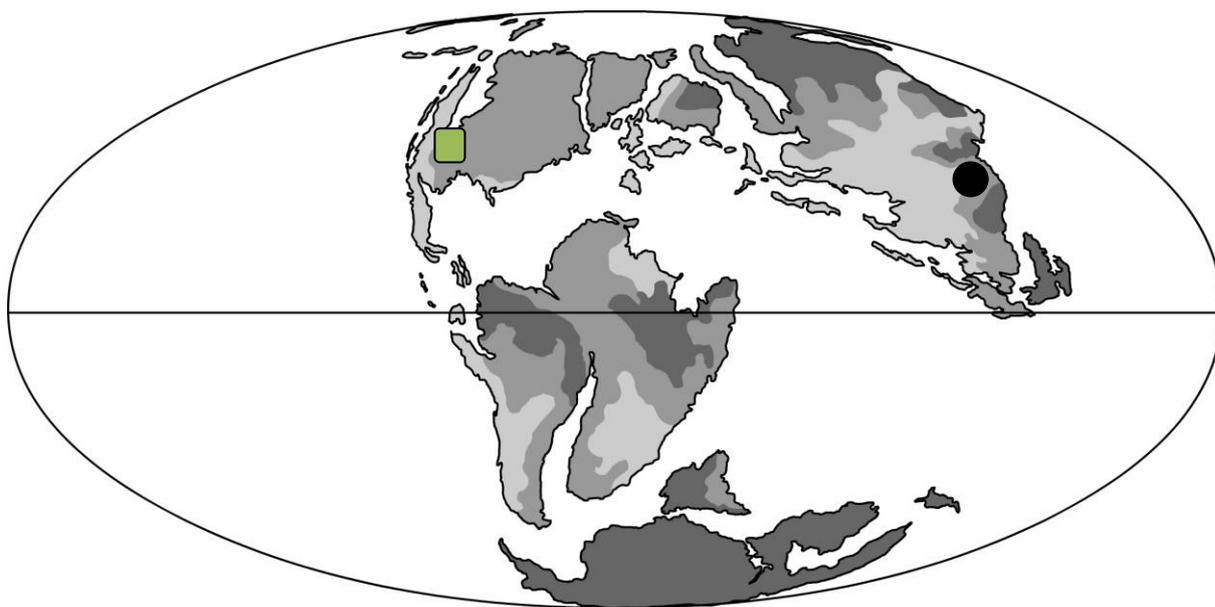
Dangerfield *et al.*, 2005.

Figura 12 (continua) – Distribuição temporal e geográfica dos icnofósseis em ossos de vertebrados atribuídos a insetos (■), dermestídeos (●) e cupins (★). Cores identificam padrões climáticos, cinza escuro (mais úmido), cinza (influenciado por clima úmido) e cinza claro (árido). Mapas modificados de Blakey (2006).



Jurássico Superior (150 milhões de anos)

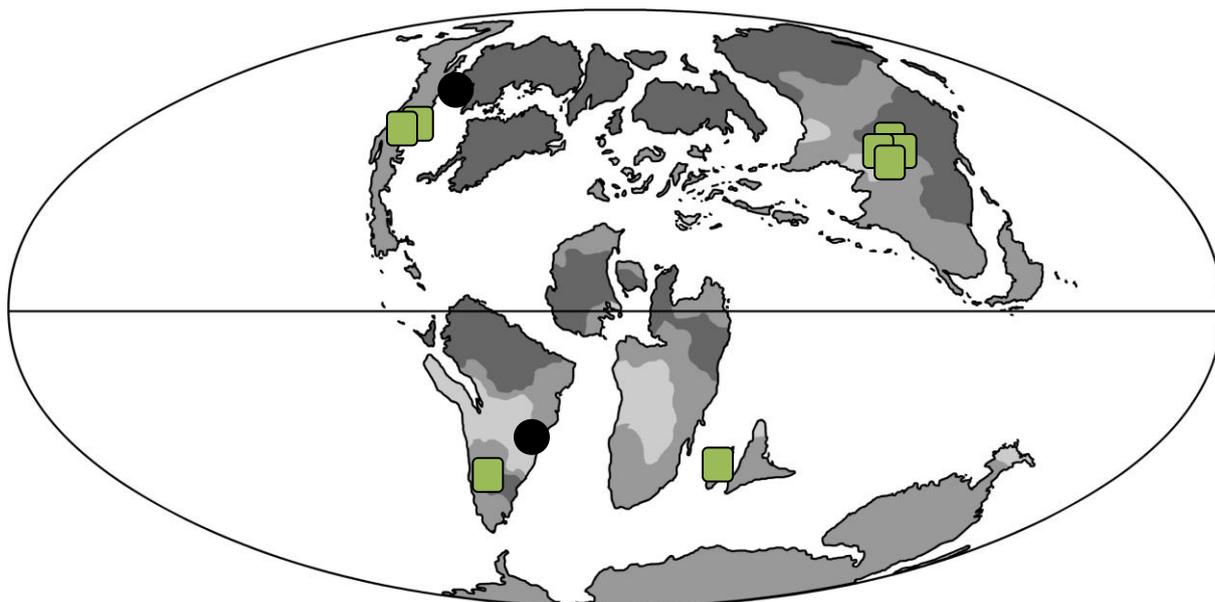
Hasiotis *et al.*, 1999; Chin & Bishop, 2004; Hasiotis, 2004; Dangerfield *et al.*, 2005; Britt *et al.*, 2008; Bader *et al.*, 2009; Bader *et al.*, 2009.



Cretáceo Inferior (120 milhões de anos)

Paik, 2000; Nolte *et al.*, 2004.

Figura 12 (continua) – Distribuição temporal e geográfica dos icnofósseis em ossos de vertebrados atribuídos a insetos (■), dermatídeos (●) e cupins (★). Cores identificam padrões climáticos, cinza escuro (mais úmido), cinza (influenciado por clima úmido) e cinza claro (árido). Mapas modificados de Blakey (2006).



Cretáceo Superior (90 milhões de anos atrás)

Rogers, 1992; Jerzykiewicz *et al.*, 1993; Kirkland *et al.*, 1998; Kirkland *et al.*, 1998; Roberts *et al.*, 2007; Britt *et al.*, 2009; Cabral *et al.*, 2011; Saneyoshi *et al.*, 2011; Valais *et al.*, 2012.



Eoceno (50 milhões de anos atrás)

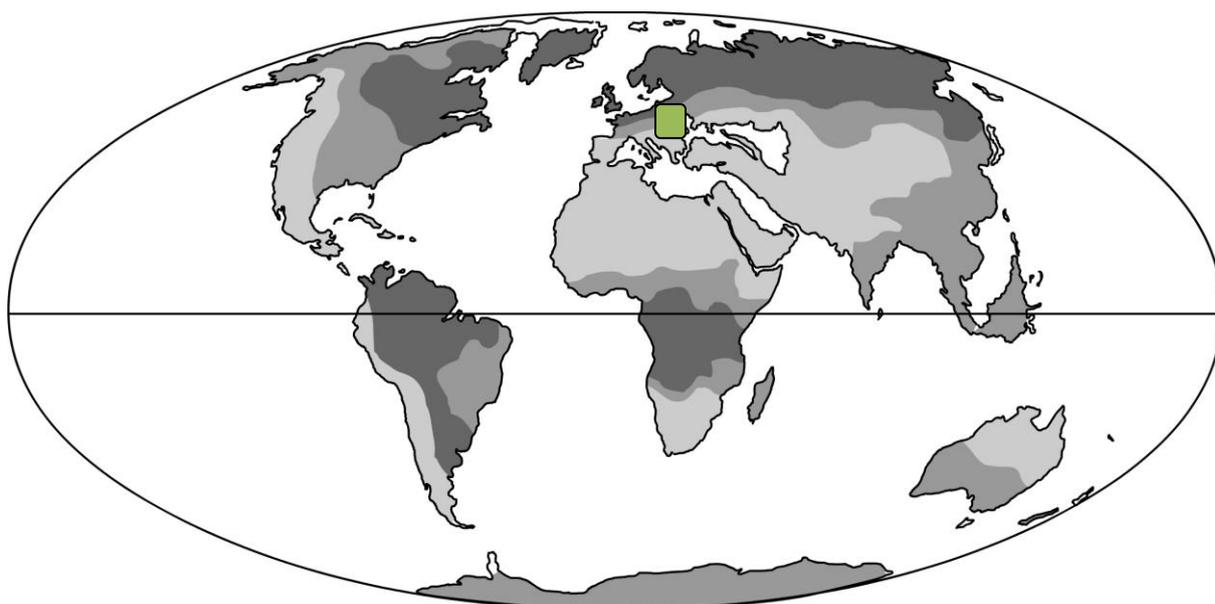
Vasileiadou *et al.*, 2009.

Figura 12 (continua) – Distribuição temporal e geográfica dos icnofósseis em ossos de vertebrados atribuídos a insetos (■), dermestídeos (●) e cupins (★). Cores identificam padrões climáticos, cinza escuro (mais úmido), cinza (influenciado por clima úmido) e cinza claro (árido). Mapas modificados de Blakey (2006).



Oligoceno (35 milhões de anos)

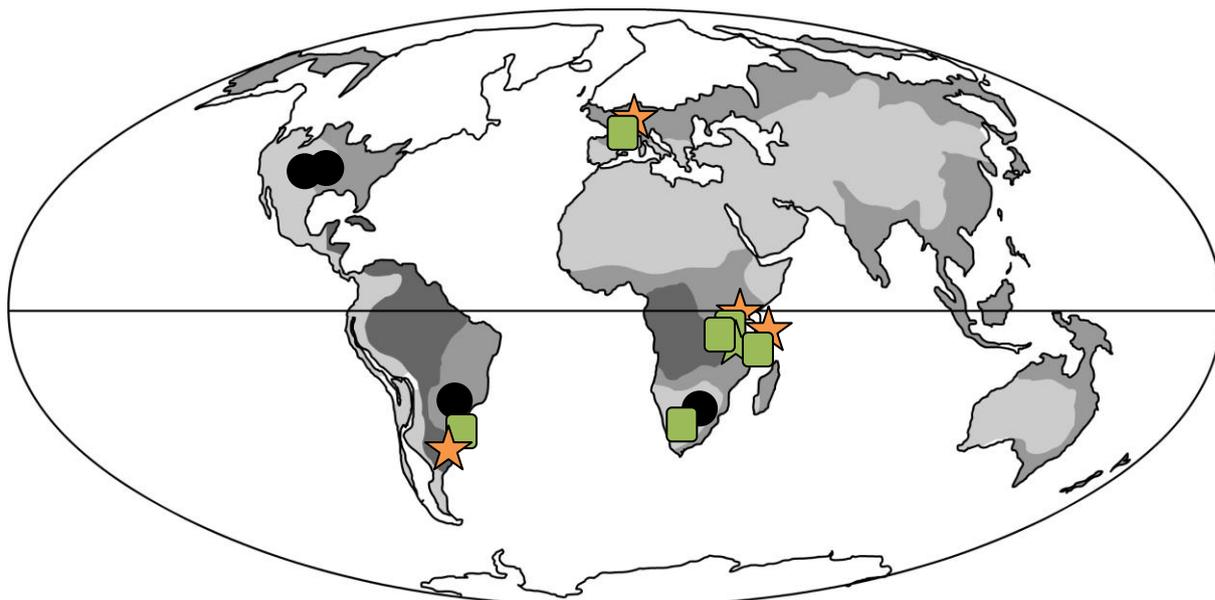
Fefjar & Kaiser, 2005.



Mioceno (20 milhões de anos)

Mikulás & Dvorák, 2009.

Figura 12 (continua) – Distribuição temporal e geográfica dos icnofósseis em ossos de vertebrados atribuídos a insetos (■), dermestídeos (●) e cupins (★). Cores identificam padrões climáticos, cinza escuro (mais úmido), cinza (influenciado por clima úmido) e cinza claro (árido). Mapas modificados de Blakey (2006).



Plio-Pleistoceno (10-5 milhões de anos)

Tobien, 1965; Kitching, 1980; Hendey, 1981; Denys, 1986; Gentry, 1987; Hill, 1987; Hill, 1987; Hill, 1987; Martin & West, 1995; Martin & West, 1995; Fefjar & Kaiser, 2005; Dominato *et al.*, 2009; Lopes, 2009; Backwell *et al.*, 2011.

Figura 12 – Distribuição temporal e geográfica dos icnofósseis em ossos de vertebrados atribuídos a insetos (■), dermestídeos (●) e cupins (★). Cores identificam padrões climáticos, cinza escuro (mais úmido), cinza (influenciado por clima úmido) e cinza claro (árido). Mapas modificados de Blakey (2006).

Para o Triássico apenas dois estudos apontam marcas de insetos. Um estudo preliminar realizado em 1999 por Schwanke & Kellner apontou perfurações em um úmero de *Dinodontosaurus turpior* procedente da Sequência Santa Maria 1, pertencente a Cenozona de *Dinodontosaurus*, coletado em Candelária, na Sanga do Moreira. Diversas perfurações chegam até 6mm de diâmetro (Figura 13) e podem atravessar o osso. Não possuem uma orientação evidente, mas se concentram na região epifisária. Este material é o registro terrestre mais antigo com evidências de marcas de insetos em tecidos ósseos. Recentemente o estudo de Raugust *et al.*, (2013) sobre um espécime de *Chanaresuchus bonapartei* (UFRGS-PV-0087-T) encontrado no afloramento “*Schoenstatt*”, Santa Cruz do Sul, uma sequência mais jovem que a anterior (Cnz. de *Santacruzodon*), reportou uma perfuração rasa o qual o autor interpretou como um traço produzidos por insetos. Este último espécime foi reavaliado por Paes *et al.* (2012) e integra os espécimes analisados no presente estudo. São estes os únicos registros de vertebrados do Triássico que apresentam tais icnofósseis.



Figura 13. Úmero de dicinodonte apresentado por Schwanke & Kellner (1999). Este é o mais antigo registro de marcas de insetos osteofágicos. Perfurações possuem em média 6mm. (Imagem cedida por A. Kellner).

5.6 Padrões de Marcas de Insetos

Marcas de insetos ocorrem, principalmente, em fósseis relacionados a ambientes de planície de inundação (*e.g.* PAIK, 1999; BRITT *et al.*, 2008) e, em alguns casos, ambientes de deposição eólica (SANEYOSHI *et al.*, 2011). Muitos traços atribuídos a insetos não apresentam estruturas diagnósticas suficientes para permitir sua associação a um grupo particular dentro deste clado, recorrendo-se, assim, a exclusão de padrões bem estabelecidos como, por exemplo, os produzidos por dentes. Apenas quatro grupos de insetos são bem documentados e discutidos na literatura.

Antes de iniciar a discussão e a interpretação das marcas observadas nos espécimes do Triássico do Rio Grande do Sul, foco desta investigação, fazem-se necessárias considerações acerca das características e validação das marcas atribuídas a estes quatro grupos. Um resumo destes padrões pode ser visto na Tabela 2.

Tabela 2 – Padrões de modificação óssea estabelecidos para insetos

Grupo/Icnotáxon	Padrão das Marcas
Mariposas (Tineidae)	Perfurações rasas, Estrias e Perfurações em forma de canoa em estruturas queratinizadas (ex: chifres).
<i>Asthenopodichnium ossibiontum</i> (Icnotáxon)	Perfuração linguiforme em formato de U quando em corte.
<i>Cubiculum ornatus</i> (Icnotáxon)	Perfuração em formato de “cápsula”, revestida por estrias arqueadas, com comprimento de duas vezes o diâmetro. Ocorre em osso esponjoso e cortical.
<i>Osteocallis mandibulus</i> (Icnotáxon)	Trilha meandranes de estrias arqueadas produzidas na superfície de osso cortical.
Dermeštídeos	Perfurações em forma de larva, estrias, destruição óssea superficial, perfurações rasas. Sendo câmaras pupares, túneis, canais e sulcos apenas indicadas no registro cfóssil.
Cupins	Túneis, destruição óssea superficial, estrias, perfuração em forma de estrela, perfuração, perfuração rasa.

5.6.1 Mariposas (Tineidae)

Alguns tineídeos são queratofágicos, *i.e.* consomem pelos e chifres, e utilizam carcaças e fezes para este fim. Eles podem perfurar os chifres (Figura 14 A-B) até a porção intermediária (entre o chifre e o osso) onde se alimentam (DAVIS & ROBINSON, 1999) (Figura 14 C). Algumas espécies, como *Tinea deperdella*, podem produzir perfurações rasas e em forma de canoa com 5mm de largura e 25mm de comprimento na superfície do osso, além de estrias (BEHRENSMEYER, 1978; BEHRENSMEYER, 1991). Nos espécimes analisados neste estudo as marcas diferem destas e nenhuma delas esta associada a chifres ou falanges ungueais o que permite a exclusão deste grupo.

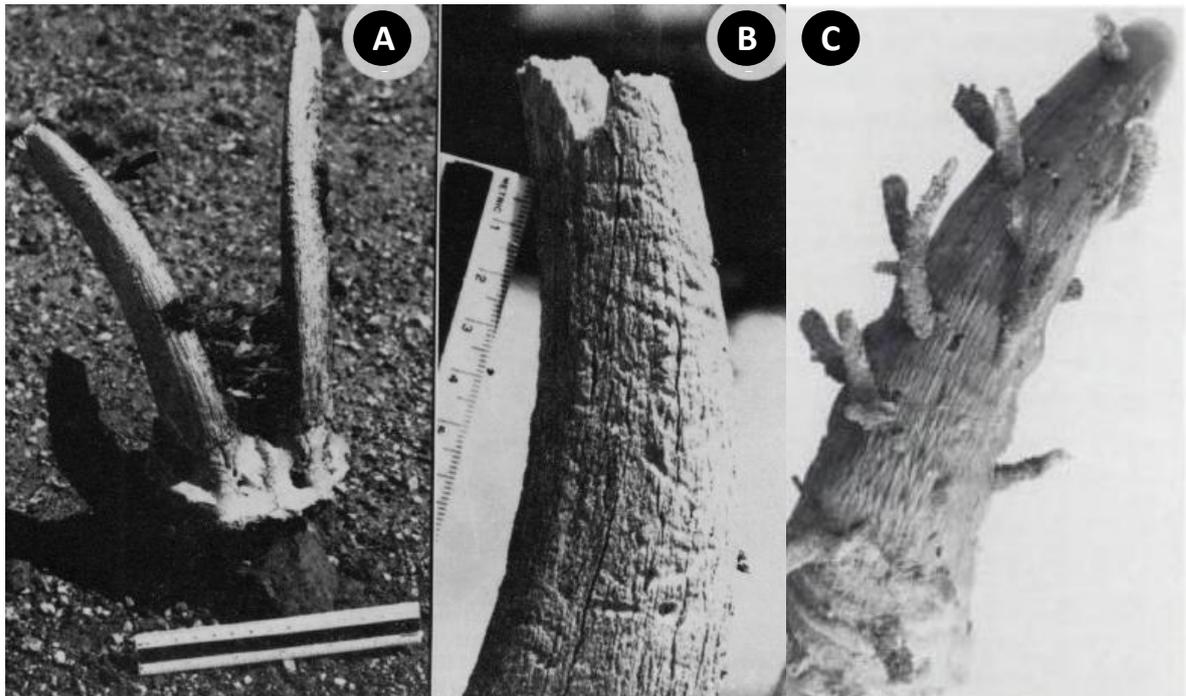


Figura 14. A-B) Estrias e perfurações em chifres de gazela. Modificado de Behrensmeyer (1978). C) Pupas de *Ceratophaga vastella* aderidas ao chifre de um antílope. Note as perfurações isoladas. Modificado de Davis & Robinson (1999).

5.6.2 Efemérides

Muitas larvas de Ephemeroptera (Ephemeroidea e algumas espécies da superfamília Leptophlebioidea) apresentam processos mandibulares direcionados anteriormente chamados de presas (“tusks”) (ver Figura 15), fósseis mais antigos de efemérides contendo presas datam do Cretáceo Inferior (BAE & MCCAFFERTY 1995 e referências citadas). Esta é uma condição provavelmente primitiva nestes grupos, mas não necessariamente está associada ao comportamento de perfuração das larvas (BAE & MCCAFFERTY, 1995). Este grupo foi apontado por Thenius (1988) como possível agente produtor de perfurações linguiformes com secção em formato de U, encontradas em ossos. Foram descritas como *Asthenopodichnium ossibiontum*, similares a icnoespécie *A. xylobiontum* encontrada em madeira (THENIUS, 1979). Entretanto Bae & McCafferty (1995) contestam a validade deste icnotáxon, mesmo quanto a ser relacionado à atividade de

insetos. Marcas em tartarugas terrestres do Mioceno, similares a estas, foram encontradas na República Tcheca (MYKULÁS & DVORÁK, 2009). Recentemente descrita, uma nova icnoespécie, *A. lignorum*, provavelmente representa atividade de fungos, o que sugere que dentro do icnogênero *Asthenopodichnium* diferentes grupos podem ser responsáveis por determinada icnoespécie (GENISE *et al.*, 2012). Nos espécimes analisados neste estudo nenhuma das marcas apresenta similaridade com *A. ossibiontum*.

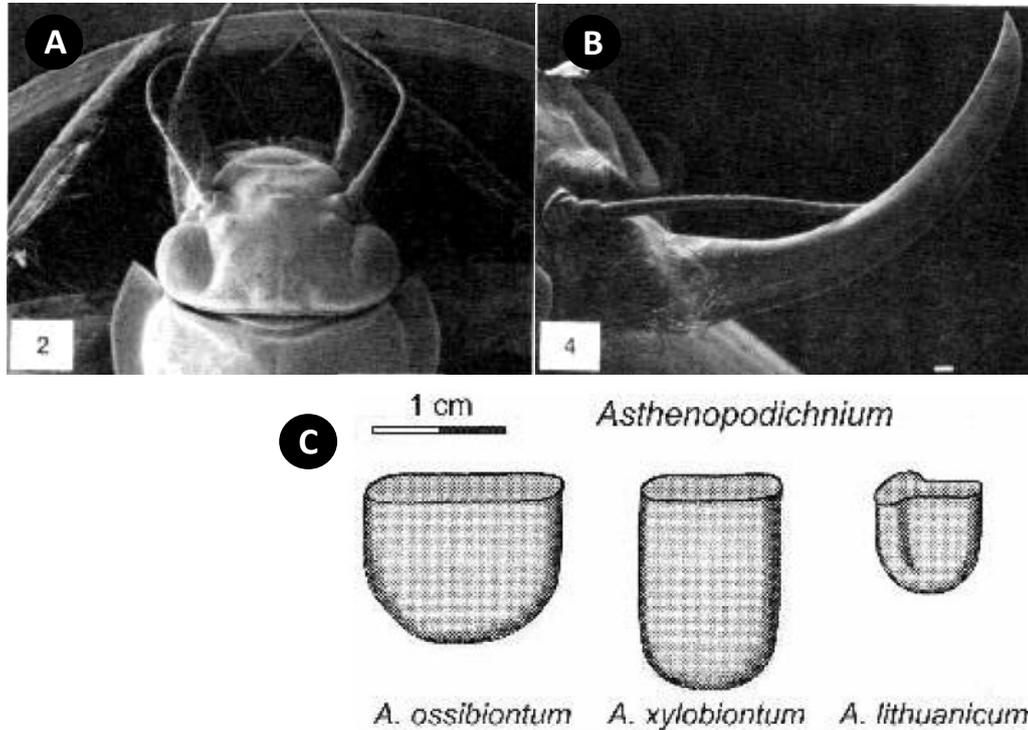


Figura 15. A) Vista dorsal da cabeça de *Anthopotamus distinctus*. B) Detalhe da presa de *Paralptophlebia bicornuta* em vista lateral. Escala em 1mm. Modificado de Bae & McCafferty (1995). C) Formato das icnoespécies de *Asthenopodichnium*. Modificado de Uchman *et al.* (2007).

5.6.3 Besouros (Coleoptera)

Besouros constituem a maior e mais ecologicamente diversa ordem entre os insetos (GRIMALDI & ENGEL, 2005). Os mais antigos besouros datam do Permiano Inferior (268 – 263 milhões de anos atrás) (GRATSHEV & ZHERIKHIN, 2003). Há um registro fantasma do grupo durante o Triássico Inferior e Médio (GRATSHEV & ZHERIKHIN, 2003), mas irradiaram-se, de fato, durante o final do Triássico e Jurássico (LABANDEIRA & SEPKOSK, 1993; GRATSHEV & ZHERIKHIN, 2003; PONOMARENKO, 2004). Recentemente impressões de asas de besouros foram reportadas para o Triássico do Rio Grande do Sul e estão ainda em estudo para melhor diagnóstico taxonômico (CORRÊA *et al.*, 2012).

A ideia de que certos besouros podem causar dano aos tecidos ósseos é bastante antiga (DERRY, 1911) e, basicamente, vinculada aos grupos especialistas na degradação da carcaça nos estágios finais de decomposição, principalmente os dermestídeos. Apenas duas icnoespécies foram descritas e, tentativamente, associadas a besouros para fósseis do Cretáceo Superior, associadas a tuneis (ROBERTS *et al.*, 2007).

Cubiculum ornatus Roberts et al. 2007

Com formato de câmaras ocas, é revestido por bioglifos em forma de estrias e possui flancos côncavos podendo ocorrer em osso esponjoso e cortical. O comprimento é de até quatro vezes o diâmetro (2 a 6mm) e é registrado desde o Cretáceo Superior até o Pleistoceno (ROBERTS *et al.* 2007; DOMINATO *et al.*, 2009). É considerado como um icnofóssil de abrigo/reprodução (Cubichnia), relacionado à formação da pupa muito similar com a descrição das câmaras de dermestídeos (Figura 16 A).

Osteocallis mandibulus Roberts et al 2007

O icnogênero é definido por trilhas meandранtes de estrias arqueadas rasas, possivelmente pareadas, produzidas na superfície externa do osso cortical. Podem estar isoladas ou em redes de trilhas sobrepostas. A única icnoespécie, *O. mandibulus*, possui largura variando em média de 1.0 a 3.5mm e chegando a dezenas de mm em comprimento. São danos ósseos pouco profundos, entre 0,5 – 1,9 mm, feitos por estrias (menores que 1mm) arqueadas e pareadas (Figura 16 B). É interpretada como um icnito de alimentação (Fodinichnia).

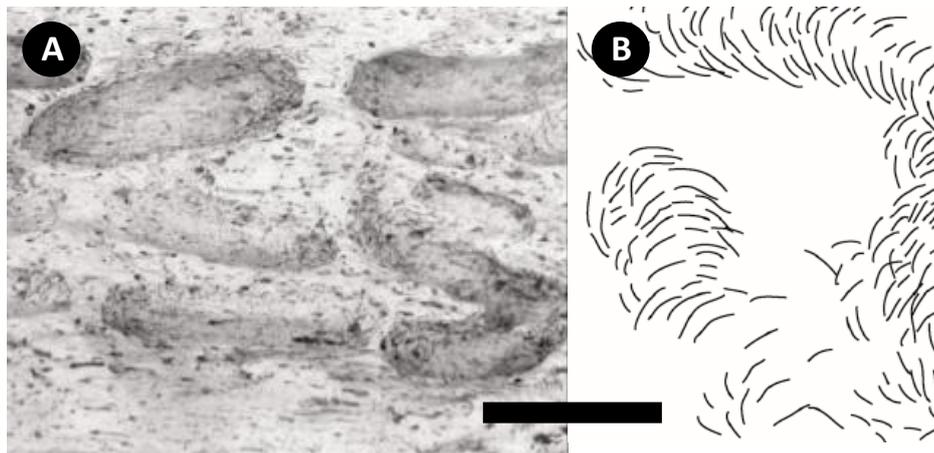


Figura 16. A) Morfologia de *Cubiculum ornatus*. B) Morfologia de *Osteocallis mandibulus*. Escala de 2,5mm. Retirado de Roberts *et al.* (2007).

5.6.3.1 Dermestidae

A família Dermestidae forma um grupo cosmopolita de besouros que abrange mais de 880 espécies atuais considerados, em sua maioria, como organismos xerófilos necrófagos (ZHANTIEV, 2009). Desenvolvem-se em seu estágio larval em carcaças de invertebrados e vertebrados, sendo comumente antófagos, ou sem alimentação no estágio adulto (KISELYOVA & MCHUGH, 2006). Em algumas espécies, tanto os adultos quanto as larvas, se alimentam da carcaça, visto que ambos apresentam fortes peças bucais (Figura 17 A) (SCHROEDER *et al.* 2002). Uma característica do grupo é que suas fezes são revestidas por uma membrana, formando uma corrente filamentosa marrom (BYRD & CASTNER, 2000). Os adultos podem ter de 2 até 12mm de comprimento, com forma ovalada ou circular; as larvas normalmente atingem entre 5 até 15mm (BYRD & CASTNER, 2000). As larvas são fototróficas negativas (Figura 17 B), sendo sua atividade mais observada sob a pele ressecada ou em áreas sombreadas da carcaça (MARTIN & WEST, 1995).

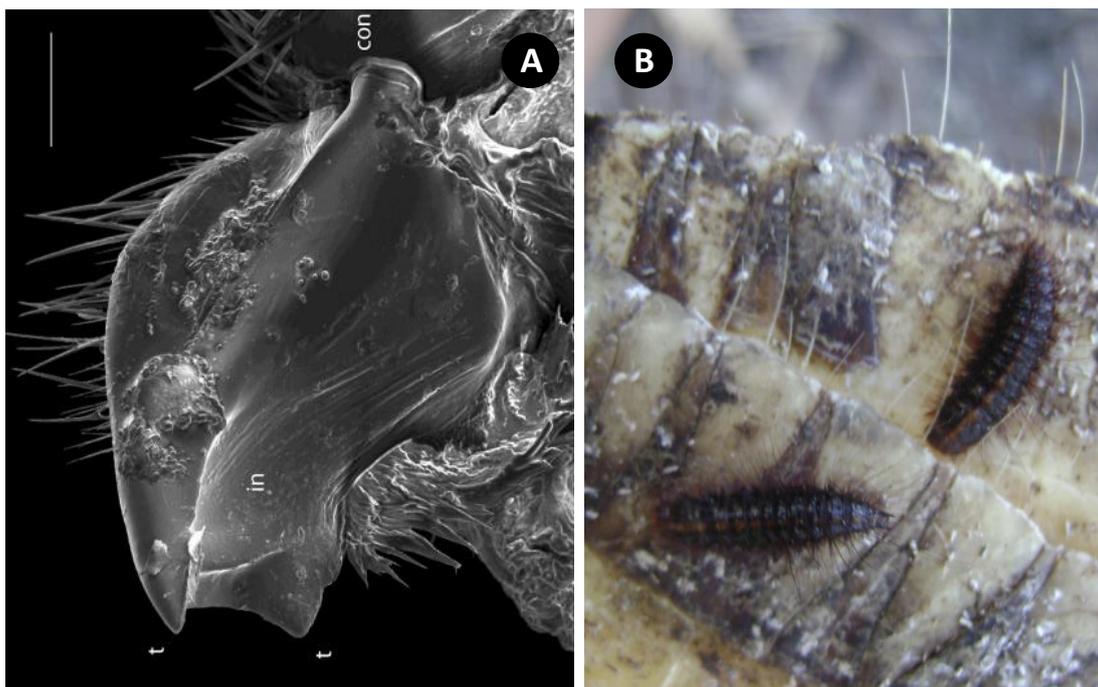


Figura 17. A) Mandíbula esquerda de *Dermestes maculatus* adulto, mostrando os dois denticulos apicais. Escala 100µm. Modificado de Britt *et al.* (2008). B) Larvas de dermestídeos em restos esqueléticos de tatu (*Dasypodidae indet.*) encontrado em afloramento próximo ao município de Aceguá, Rio Grande do Sul. As larvas estavam sob a carcaça, não expostas à luz. Fotografia do autor.

Os dermestídeos buscam tecidos ou com queratina ou ressecados com proteína disponível (GRIMALDI & ENGEL, 2005), não ocorrendo em carcaças submersas ou soterradas (MARTIN & WEST, 1995). Por este motivo, são agentes necrófagos importantes em carcaças mumificadas (ABDEL-MAKSOUND *et al.*, 2011) ou em estágio de esqueletonização, podendo inclusive ser encontrados em até 10 anos após a morte do animal (BYRD & CASTNER, 2000) (ver Tabela 3). Isto reflete as grandes adaptações destes besouros, em se desenvolver em ambientes com pouco conteúdo de água, sendo apenas as mariposas da família Tineidae com características ecológicas similares a este grupo de besouros (ZHANTIEV, 2009).

Tabela 3 – Estágios de decomposição das carcaças onde larvas ou adultos de dermestídeos são encontrados em ambientes áridos (*) e mais úmidos ().**

Estado da carcaça / Ambiente	Fresco	Inchado	Decomposição Ativa	Decomposição Avançada	Esqueletonização
Abalay <i>et al.</i> 2012*	-	Adultos	Adultos	Adultos e larvas	Adultos e larvas
Arnaldos <i>et al.</i> 2004**	-	-	Adultos	Adultos	Adultos e larvas
Valdes-Perezgasga <i>et al.</i> 2010*	-	Adultos	Adultos (larvas?)	Adultos e larvas	Adultos e larvas

Os dermestídeos são comumente usados em preparação de material osteológico (FERNÁNDEZ-JALVO & MONFORT, 2008) e são bastante conhecidos como pestes domésticas e de coleções de museus (KISELYOVA & MCHUGH, 2006). Em condições ótimas e em grande número, podem reduzir um cadáver humano a ossos em até 24 horas (BYRD & CASTNER, 2000).

As larvas só são observadas nas carcaças nos últimos estágios de decomposição, embora adultos possam chegar antes (MARTIN & WEST, 1995), isto pode estar relacionado à competição com larvas de moscas em estágios mais úmidos (SMITH, 1986). Em média, o tempo de incubação é de 3 até 12 dias, dependente da temperatura (mais rápido quando mais quente). A larva demora 35 dias para empupar, tendo o ciclo total, em média, de 42 a 45 dias sob condições ótimas (MARTIN & WEST, 1995). Em ambientes ou estações mais quentes, o ciclo de vida dos dermestídeos pode ser mais rápido, como observado em *Dermestes frischii* no verão (ARNALDOS *et al.*, 2004).

No último instar larval, as larvas procuram um local adequado para a formação da pupa (RUSSELL, 1947 *apud* ARCHER & ELGAR, 1988), normalmente em áreas próximas à carcaça (WEST & HASIOTIS, 2007), provavelmente evitando a predação (ARCHER & ELGAR, 1998). Podem utilizar tecidos moles da carcaça para este fim (HASIOTIS, 2004) (Figura 18), ou como observado em larvas de *Dermestes maculatus*, perfurar madeira (ARCHER & ELGAR, 1998) (Figura 19 A) ou livros (HUCHET *et al.* 2013) (Figura 19 B). Nos últimos dois casos, as peças bucais são utilizadas para a formação de câmaras que possuem entre 2,10 e 3,75mm de largura (WEST & HASIOTIS, 2007; HUCHET *et al.* 2013), chegando até 5mm em madeira (MARTIN & WEST, 1995) e 3,84mm em livros. Martin & West (1995) afirmam que o formato das câmaras pupares deve variar pouco em tamanho, restringindo-se ao formato da pupa, se distribuir próximas umas às outras, usualmente ter formato de canoa, pois podem a ser produzidas sobre tecidos que tendem a desaparecer durante a decomposição, e tendem a ser revestidas de estrias provocadas pelas mandíbulas. Esta classificação é bastante similar a icnoespécie *C. ornatus*, sendo assim considerada por Dominato *et al.*, (2009).

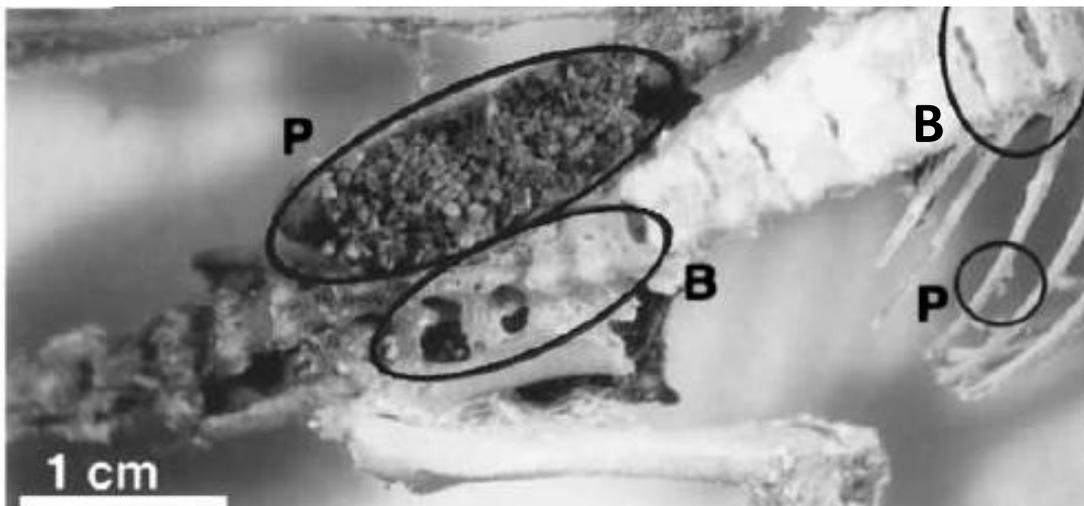


Figura 18. Perfurações (B) e pupas (P) de dermestídeos em carcaça de rato. Modificado de Hasiotis (2004).

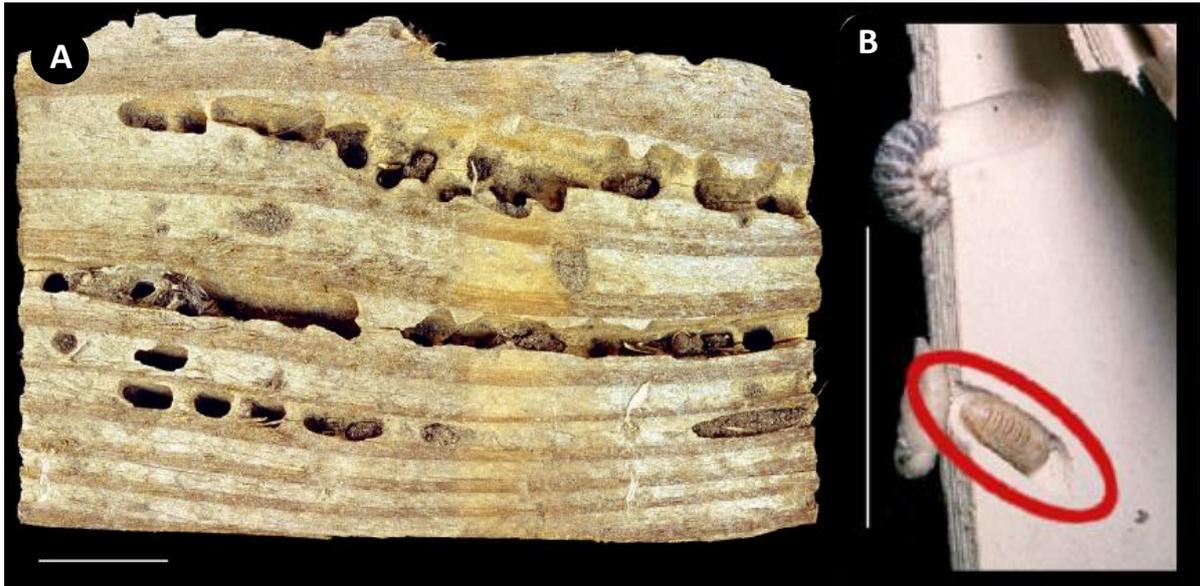


Figura 19. A) Câmaras pupares produzidas por dermestídeos em madeira. B) Larva e pupa (em perfurações feitas em um livro. Escala 10mm. Modificado de Huchet *et al.* (2013).

Marcas de dermestídeos em ossos são bastante conhecidas, mas pouco documentadas. Suas mandíbulas podem produzir marcas de prospecção alimentar (*e.g.* SCHROEDER *et al.*, 2002) e, possivelmente, perfurar tecidos ósseos para produção de câmaras pupares; estas últimas somente observadas, até o momento, em fósseis (MARTIN & WEST, 1995). Martin & West (1995) afirmaram que os padrões recorrentes de dermestídeos seriam câmaras pupares e perfurações rasas, sendo os túneis e as perfurações em ossos, traços raros para o grupo. Roberts *et al.* (2003), preliminarmente, corroboraram esta ideia, demonstrando que perfurações rasas e escavações irregulares no tecido ósseo trabecular são comuns. Tais marcas devem variar quanto ao seu tamanho, formato e tipo de traço em relação à temperatura, abundância de luz, quantidade de alimento disponível, nível de umidade da carcaça e o tempo de exposição da mesma (ROBERTS *et al.*, 2003; BADER, 2005). Schroeder *et al.* (2002) descreveu um cadáver humano mumificado com menos de 5 meses, já em fase de esqueletização, contendo adultos e larvas de dermestídeos. As larvas produziram estrias e perfurações “em formato de larva” (Figura 20 A), principalmente na parte mais superficial e nutritiva dos ossos (rica em lipídios). Outro caso demonstrando perfurações produzidas por larvas em ossos foi o estudo de Hasiotis (2004), onde a carcaça de um rato teve porções perfuradas (Figura 18 acima); e West & Hasiotis (2007) onde dano ósseo irregular foi observado em um fêmur de antílope (Figura 20 B). Um estudo feito para avaliar modificações ósseas na preparação de espécimes vertebrados, demonstrou a produção de estrias (Figura 20 C), perfurações (Figura 20 D) e superfícies roídas (FERNÁNDEZ-JALVO & MONFORT, 2008).

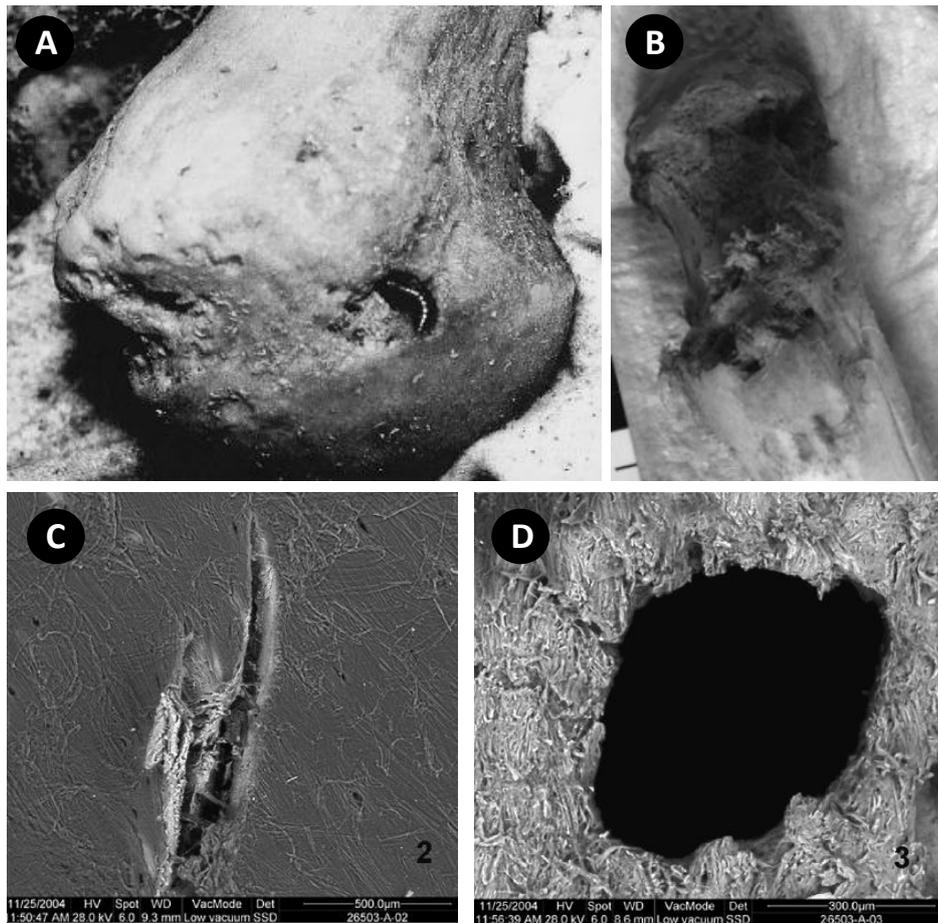


Figura 20. A) Perfurações produzidas por larvas em ossos humanos. Modificado de Schroeder *et al.*, 2002. B) Dano ósseo irregular em fêmur de antílope atual. Retirado de West & Hasiotis, 2007 C) Marca de Mandíbula de *Dermestes*. D) Perfuração feita por *Dermestes*. Figuras C e D modificado de Fernández-Jalvo & Monfort, 2008.

O registro fóssil do grupo é esparsos (KISELYOVA & MCHUGH, 2006), sendo raro para o Mesozoico e mais recorrente em depósitos Cenozoicos. O mais antigo registro seguramente atribuído a um dermestídeo é uma larva preservada em âmbar do final do Cretáceo de Myanmar (ROSS & YORK, 2000), *Dermestes larvalis* Cockerell 1917, única espécie fóssil de dermestídeo, com um gênero recente (KISELYOVA & MCHUGH, 2006) (Figura 21). Registros duvidosos foram feitos para élitros fósseis do Triássico de Queensland (DUSTAN, 1923 *apud* KISELYOVA & MCHUGH, 2006) e não são considerados dermestídeos pela definição atual (KISELYOVA & MCHUGH, 2006). Estima-se, conservadoramente, uma origem e diversificação para o grupo no Cretáceo, visto que todos os adultos (exceto em *Dermestes* e táxons secundariamente áfagos) se alimentam de néctar ou pólen de angiospermas, como Asteraceae e Rosaceae (KISELYOVA & MCHUGH, 2006). Segundo Zhantiev (2009), provavelmente este grupo surgiu de ancestrais mais florestais, visto seu hábito de perfurar cascas de árvores; posteriormente, distribuíram-se por ambientes mais áridos (como desertos e estepes), utilizando, talvez, carcaças de pequenos vertebrados e, mais tarde, passaram a explorar grandes carcaças de vertebrados, incluindo, atualmente, especificidade entre espécie e grupo de vertebrado (ZHANTIEV, 2009). Aparentemente *D. larvalis* se alimentava de carcaças de dinossauros do final do Mesozoico (KISELYOVA & MCHUGH, 2006) e pode ser um representante deste último estágio, contrariando uma origem tardia durante o Mesozoico.



Figura 21 - Larva da família Dermestidae do final do Cretáceo, encontrada em Myanmar, sendo este o registro mais antigo considerado. Modificado de Grimaldi & Engel (2005).

Outros indicativos levaram Beal & Zanthiev (2001) a proporem uma origem mais antiga para o grupo, anterior à fragmentação do Pangea. Marcas foram atribuídas a dermestídeos por Britt *et al.* (2008) em 117 ossos associados de *Camptosaurus* do Jurássico Superior, da Formação Morrison, Estados Unidos. O material apresenta perfurações rasas ovoides ou arredondadas que podem formar aglomerados, com em média 2,9mm e 2,3mm de maior e menor eixo, e até 1mm de profundidade. Estas marcas aparentemente estão associadas à face oposta ao substrato onde o osso se apoiara, sugerindo uma certa preferência. Muitas destas perfurações apresentam estrias (em média com 120 μ m), bem como algumas estrias podem se apresentar isoladas ou em aglomerados. Neste registro, estrias pareadas e opostas foram associadas às mandíbulas didentadas de *Dermestes maculatus* (Figura 17 A). Perfurações e túneis penetram os ossos via superfícies articulares e também possuem os mesmos diâmetros que as perfurações rasas. Canais são evidentes em superfícies articulares em elementos apendiculares e podem ser contíguos com perfurações, apresentando largura de 1,8 a 8mm, e, muitas vezes, perfurações rasas associadas ao seu fundo. Os autores ainda associaram microfragmentos de osso, presentes na matriz sedimentar de alguns traços, e nos arredores, ao característico excremento dos dermestídeos. Este caso talvez seja o mais bem documentado registro da atividade modificadora de dermestídeos no Mesozoico e corrobora a hipótese de origem do grupo mais para o início do Mesozoico, já que provocam um registro fantasma ao grupo de 50 milhões de anos.

5.6.4 Cupins (Isoptera)

Os cupins, ou térmitas, são um grupo de significativa importância ecológica, já que são processadores de madeira, gramíneas, húmus, fezes e micélios em florestas tropicais e subtropicais, o que os torna agentes importantes da ciclagem de carbono e do solo (GRIMALDI & ENGEL, 2005). Cupins parecem ser importantes agentes modificadores em ambientes mais florestais do que abertos (TAPPEN, 1994). Apresentam provavelmente comportamentos sazonais de atividade necrofágica, o que pode ser exemplificado por *Trinervitermes trinervoides* que desempenha atividade durante o outono e primavera, a uma temperatura de 13°C e 25°C, evitando estações extremas (BACKWELL *et al.*, 2012).

Mesmo que pouco conhecidos como necrófagos opcionais, o registro de tal atividade foi feito por Thorne & Kimsey 1983 (*apud* Backwell *et al.*, 2012), com o gênero *Nasutitermes*, utilizando deliberadamente como fonte de alimento uma carcaça. A modificação óssea feita por cupins (ver Figura 22 A e B) foi primeiramente descrita em 1911, por Derry, em crânios de múmias núbias e egípcias preenchidos por matriz apresentando túneis e destruição de tecido ósseo, bem como, túneis escavados nos sedimentos próximos (característica observada também em THORNE & KIMSEY, 1983 *apud* Backwell *et al.*, 2012; DANGERFIELD *et al.*, 2005; HUCHET *et al.*, 2011). Em um contexto arqueológico, estes organismos são importantes agentes pós-soterramento, visto que muitas vezes, deliberadamente corpos humanos foram enterrados sob cupinzeiros (HUCHET *et al.*, 2011). Diferente de dermestídeos, os cupins podem atacar tanto ossos frescos quanto intemperizados e, em menor frequência, até fósseis. Outra característica importante é que podem atacar restos esqueléticos já soterrados e podem estar associados a túneis nos sedimentos próximos (HUCHET *et al.*, 2011; BACKWELL *et al.*, 2012).

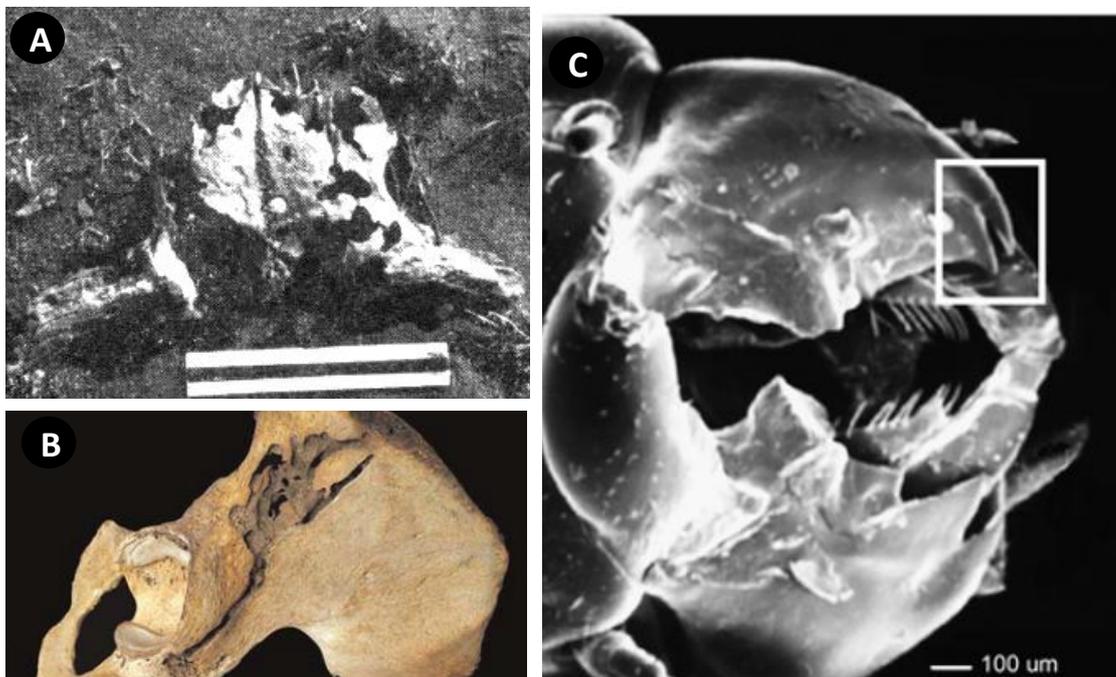


Figura 22. A) Crânio com perfurações atribuídas a cupins. Retirado de Behrensmeyer 1978. B) Dano em ílio humano. Retirado de Huchet *et al.*, 2011. C) Peças bucais de *Trinervitermes trinervoides*, espécie conhecida por bioerodir tecidos ósseos. Modificado de Backwell *et al.*, 2012.

Recentemente, Freyman *et al.* (2007) demonstraram que espécies do gênero *Odontotermes* são queratofágicas, *i.e.* consumidoras de cascos, sendo esta uma importante fonte alimentar. Possivelmente a atividade osteofágica está associada à procura de diferentes fontes lipídicas, proteicas e de elementos traço (BACKWELL *et al.*, 2012). Cupins africanos podem produzir pequenas perfurações rasas, com profundidade moderada de alguns milímetros e canais lineares (TAPPEN, 1994). A espécie sul-africana *Trinervitermes trinervoides* produz dano superficial (Figura 22 C), roendo a camada externa do perióstio e da cavidade medular (Figura 23 A); também produz aglomerados de estriações sub-paralelas (chegando a 889 μ m) e estriações paralelas (nas bordas dos ossos) (Figura 23 B); dano ósseo irregular (Figura 23 C); perfurações rasas estreladas (constituídas por estrias) (Figura 23 D) (BACKWELL *et al.*, 2012). Estas são as morfologias características da modificação óssea desta espécie, que ataca principalmente ossos recentes (e em menor frequência elementos já fossilizados) (BACKWELL *et al.*, 2012). Em menor número são observadas perfurações (de 3,41 a 4,20mm de comprimento e 2,83 a 2,64 de largura) associadas à destruição óssea (Figura 23 E), perfurações rasas (com 1,97 a 3,63mm de comprimento e 1,54 a 3,09mm de largura) (Figura 23 F) (BACKWELL *et al.*, 2012).

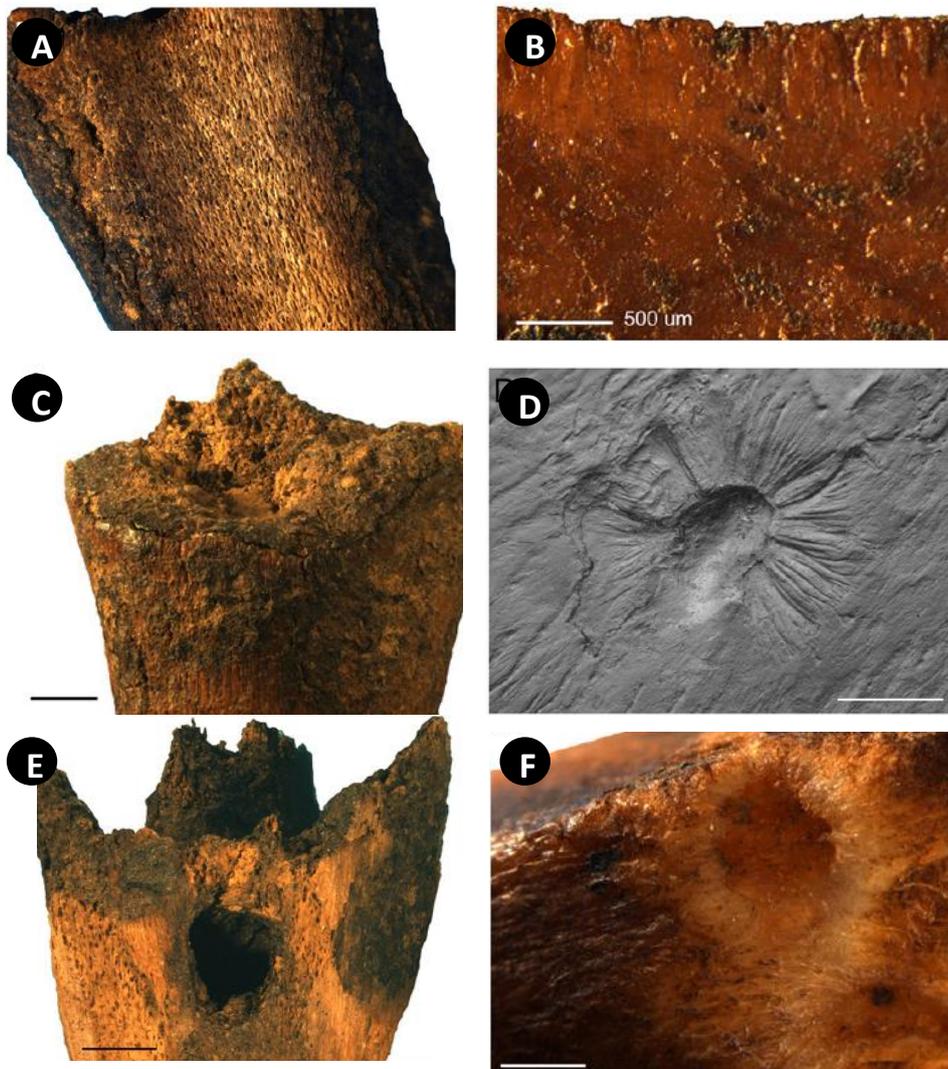


Figura 23. Modificações provocadas por cupins na ordem da frequência observada por Backwell *et al.*, 2012 (*continua*).

Figura 23 continuação. A) Superfície roída. B) Estrias paralelas. C) Destruição óssea. D) Perfurações em forma de estrela. E) Perfuração. F) Perfuração rasa. Escala de 1mm, exceto em B. Modificado de Backwell *et al.* 2012.

As marcas tendem a aumentar após 20 meses de exposição (BACKWELL *et al.*, 2012), e possivelmente os ossos se mantêm atrativos por anos ou séculos (HUCHET *et al.*, 2007). Cupins têm grande potencial de alterar os processos tafonômicos já que selecionam e causam dano em ossos de diferentes estágios diagenéticos (BACKWELL *et al.*, 2012).

Nenhum Isoptera foi descrito para sedimentos triássicos ou jurássicos. A origem do grupo é colocada putativamente em torno de 150 a 160 milhões de anos atrás durante o Jurássico Superior, sendo esta a teoria mais aceita atualmente (Figura 24). Isso decorre, basicamente, do fato de que os mais antigos cupins descritos (que somam mais de 20 espécies) pertencem a famílias basais que datam do Cretáceo (ENGEL *et al.*, 2007).

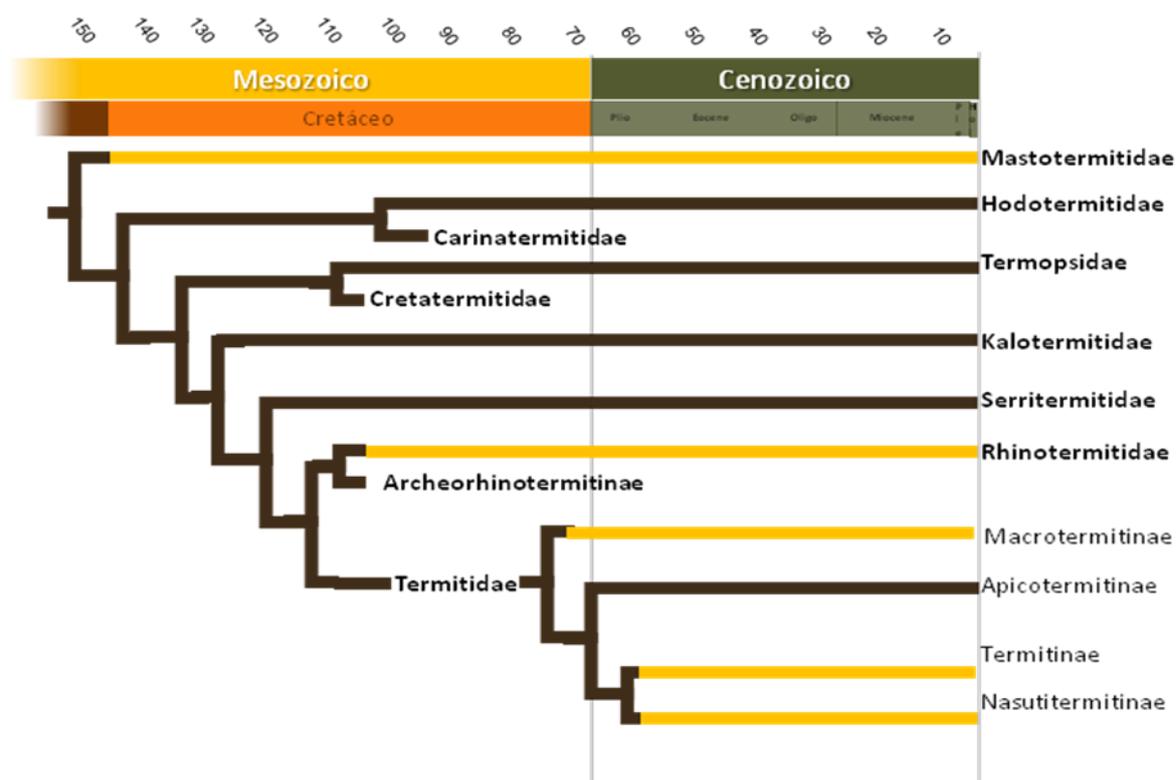


Figura 24. Atual interpretação da evolução dos cupins por diversos estudos filogenéticos. Modificado de Grimaldi & Engel, 2005, p.251 e citações. Números equivalem a caracteres importantes dentro de Isoptera e letras, representantes fósseis dos grupos (ver trabalho op. cit.). Famílias e subfamílias destacadas em amarelo são conhecidas por causar dano ósseo (Huchet *et al.* 2011; Backwell *et al.* 2012).

Entretanto, o registro dos icnofósseis atribuídos a cupins data tanto do Triássico quanto do Jurássico. A icnoespécie *Archaeoentomichnus metapolypholeos* (HASIOTIS & DUBIEL, 1995) é descrita como um ninho produzido por cupins, devido a similaridades morfológicas com edificações atuais de espécies amazônicas como *Procornitermes* e *Cyranotermes* (Termitidae) e de famílias mais primitivas, como Hodotermitidae e Mastotermitidae. Este registro foi feito para o *Petrified Forest Member* da Formação Chinle, no Arizona, com idade de aproximadamente 220 milhões de anos atrás (HASIOTIS & DUBIEL, 1995). Em 2004, Bordy e colaboradores descrevem o que interpretaram como ninhos de cupins avançados do início do Jurássico em paleodunas eólicas na Bacia Tuli, África do Sul

(Figura 25). Marcas em ossos de dinossauros do Jurássico foram atribuídas a cupins e estavam associadas a túneis nos substratos próximos, característica exclusiva do grupo (DANGERFIELD *et al.*, 2005). Estes estudos parecem apoiar teorias mais antigas de vicariância sobre a origem dos cupins, que sugerem para muitas famílias, uma origem no Permiano ou no Triássico antes da ruptura do Pangea no Mesozoico (EMERSON, 1955).

Grimaldi & Engel, em 2005, indicam que se isso fosse correto, teríamos de assumir que os cupins possuem um registro fantasma corpóreo de aproximadamente 100 milhões de anos e consideram o trabalho de Hasiotis & Dubiel (1995) como uma superinterpretação dos dados. Porém os primeiros autores, ao fazerem esta crítica, confundem o registro de ninhos com perfurações em troncos, o que atribuem a besouros. Genise *et al.* 2005 também contesta o registro dos ninhos sul-africanos pela carência de estruturas internas seguramente feitas por cupins e pelo paleoambiente, muito árido para o grupo. Afirma também que o registro fantasma de fósseis corpóreos vai contra o conhecimento da história evolutiva dos cupins e de organismos associados como fungos basidiomycotinas e gramíneas.



Figura 25. Estruturas interpretadas como cupinzeiros da Formação Clarens, Jurássico Inferior da Bacia Tuli, África do Sul. A) Aparência interna de uma das estruturas. B) Aparência externa. Modificado de Bordy *et al.*, 2004. Escala: Lente de 5,8 cm.

6 DESCRIÇÃO DOS ICNOFÓSSEIS

6.1 Espécime 01

Fêmur direito de *Chanaresuchus bonapartei* (UFRGS-PV-0087-T)

Descrito por Raugust *et al.* (2013) este material apresenta uma perfuração na fossa popliteal atribuída pelo autor a uma marca produzida por insetos (Figura 26 A). Os elementos ósseos associados incluem material craniano, fragmentos de costelas, uma tíbia e o fêmur do lado esquerdo. Os ossos dos membros, embora bastante completos, estão achatados látero-medialmente. O fêmur direito apresenta diversas fraturas (regulares e transversais) devido ao maior achatamento diagenético. Seu estágio de intemperismo foi identificado como 1 pelas linhas de fraturas ao longo da superfície óssea. O fêmur esquerdo, melhor preservado, apresenta estágio de intemperismo variando de 0 à 1. Extremidades apresentam pouca ou nenhuma abrasão, exceto nas áreas das epífises onde não há tecido ósseo. A perfuração rasa apresenta um formato ovoide com 3 mm de maior eixo. É mais profunda em uma extremidade (0,8mm) e possui estrias em sua margem de até 1mm (Figura 26 B e C).

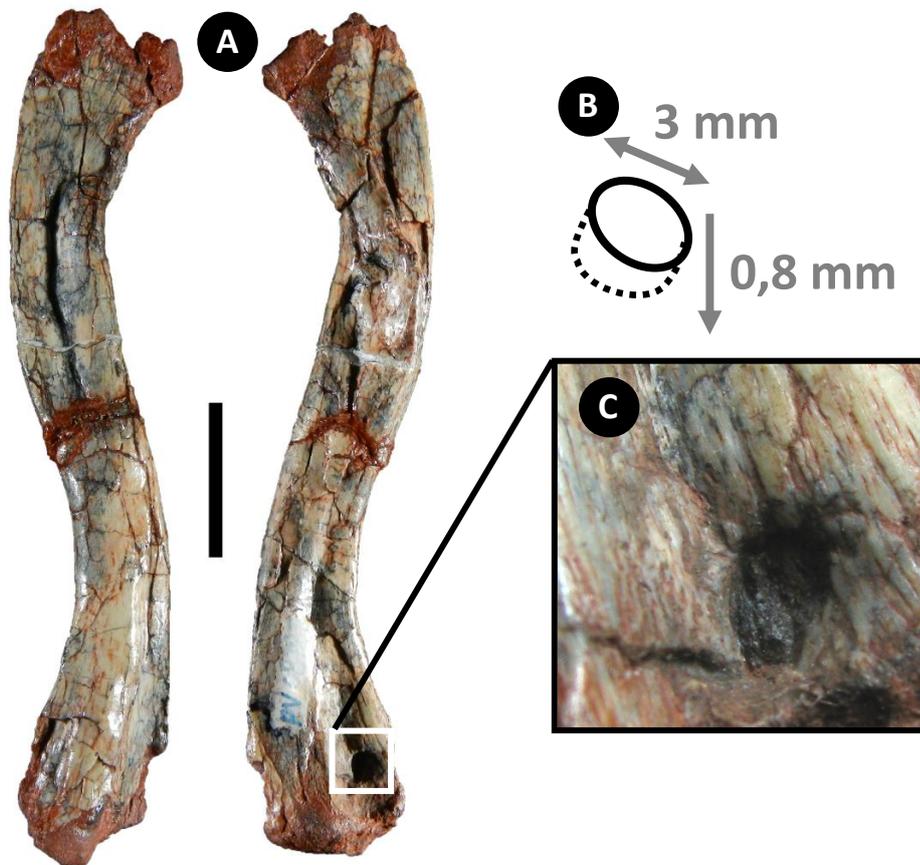


Figura 26 – A) Fotografia do fêmur de UFRGS-PV-0087-T em vista dorsal e ventral. B) Esquema demonstrando as medidas de maior eixo e profundidade. C) Detalhe do icnofóssil.

6.2 Espécime 02

Ramo mandibular direito de *Exaeretodon riograndensis* (UFRGS-PV-1177-T)

O espécime foi descrito por Liparini *et al.* (2013), como um dos exemplares mandibulares mais bem preservados para esta espécie. Os ossos pós-dentários estão presentes e articulados ao crânio (Figura 27 e 28). Crânio e mandíbula estão parcialmente completos faltando à porção anterior em virtude de uma falha pós-diagenética (Flávio Pretto, observação pessoal). Os elementos estão pouco abradidos e seu estágio de intemperismo é identificado como 1 pelas linhas de fraturas ao longo da superfície óssea.

Duas marcas, em forma de canais, foram identificadas (Figura 28 B e 29), uma com aproximadamente 13 mm de comprimento e outra, maior, com aproximadamente 31 mm de comprimento. A largura mínima no maior canal é de 3,6mm e a largura máxima é de 5,9mm (Figura 30). O padrão deste é irregular, formando depressões de até 1 mm de profundidade, com vales e carenas alternados, o que causou maior dano à superfície óssea, melhor observado no molde de silicone (Figura 31). A largura no canal menor varia de 2,3 mm a 2,6 mm, e este apresenta menos dano ósseo, sendo mais detalhado e mostrando estrias. Uma fratura atinge a porção inferior do canal, não estando esta associada à bioerosão. Pequenas estrias de aproximadamente 2 mm de comprimento são encontradas entre os canais, retilíneas com até 3,1mm de comprimento (Figura 32 A).

Na face lateral da mandíbula uma perfuração rasa ovoide de 3mm de maior eixo apresenta microfraturas concêntricas à marca (Figura 33). Proximamente a esta perfuração, estrias diferentes das da vista lingual apresentam uma pequena perfuração seguida por um pequeno arranhão (Figura 32 B). Estas estrias possuem entre 1,5 e- 2,1mm de comprimento.



Figura 27. Foto da preparação do espécime ainda no bloco mostrando a área de articulação. (Fotografia de: Alexandre Liparini).

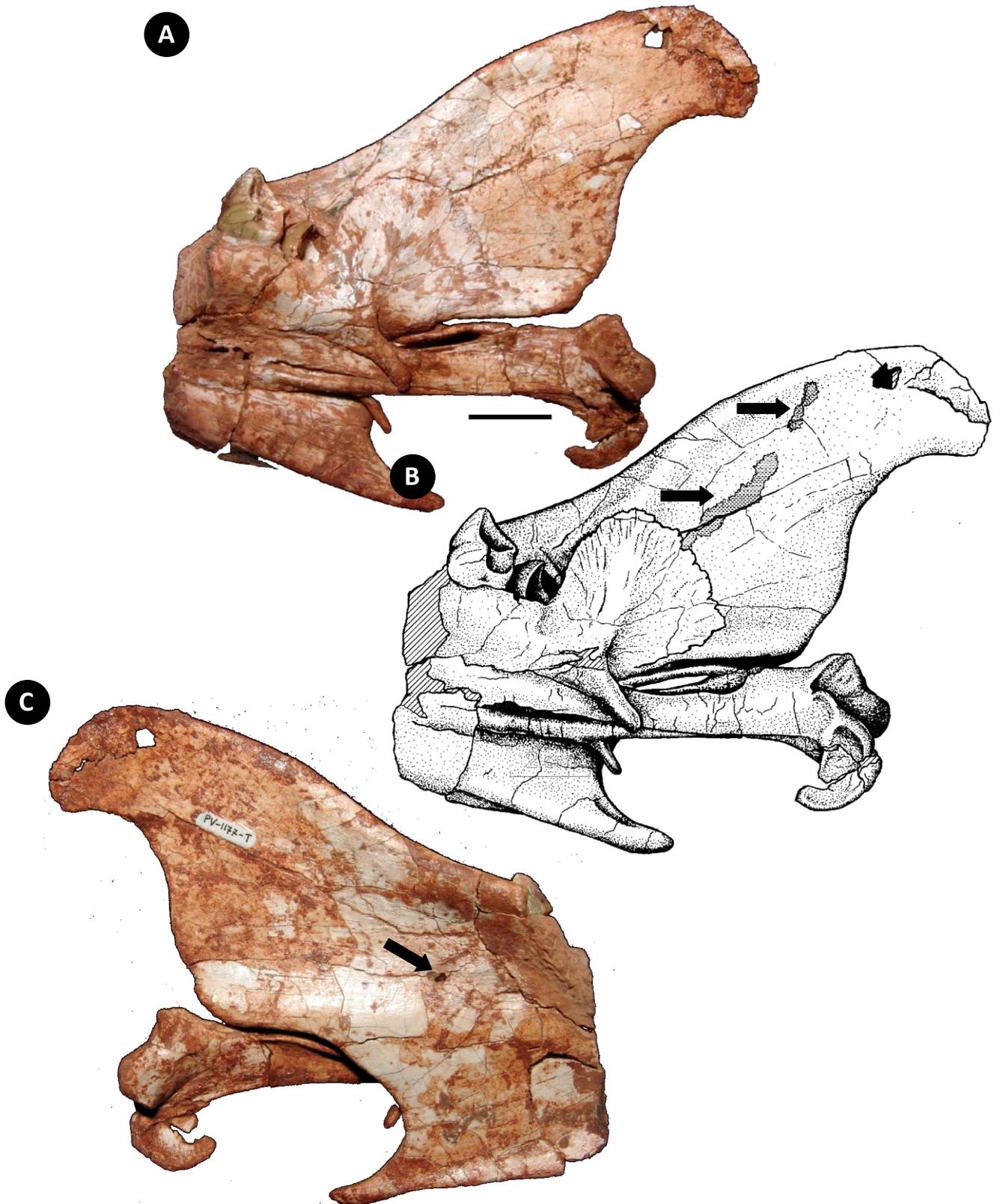


Figura 28. A) Fotografia em vista lingual do ramo mandibular. B) Desenho do material, setas marcam a posição dos icnofósseis (modificado de Liparini *et al.*, 2013). C) Fotografia em vista bucal do ramo mandibular, setas identificam os traços discutidos. Escala 2cm.

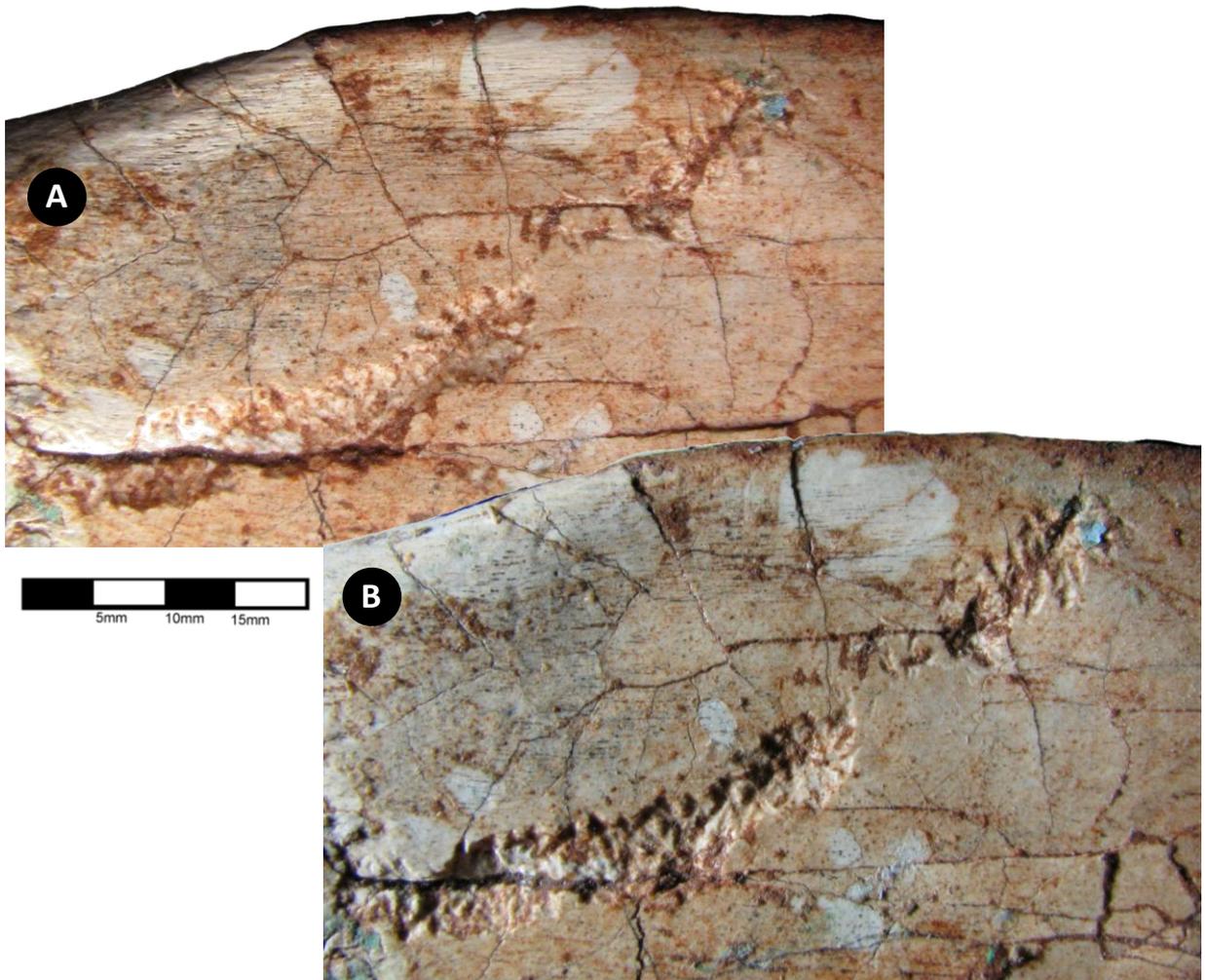


Figura 29. A) Detalhe do icnofóssil com exposição de luz a 90° de ângulo. B) Detalhe do icnofóssil com exposição de luz < 90° de ângulo.

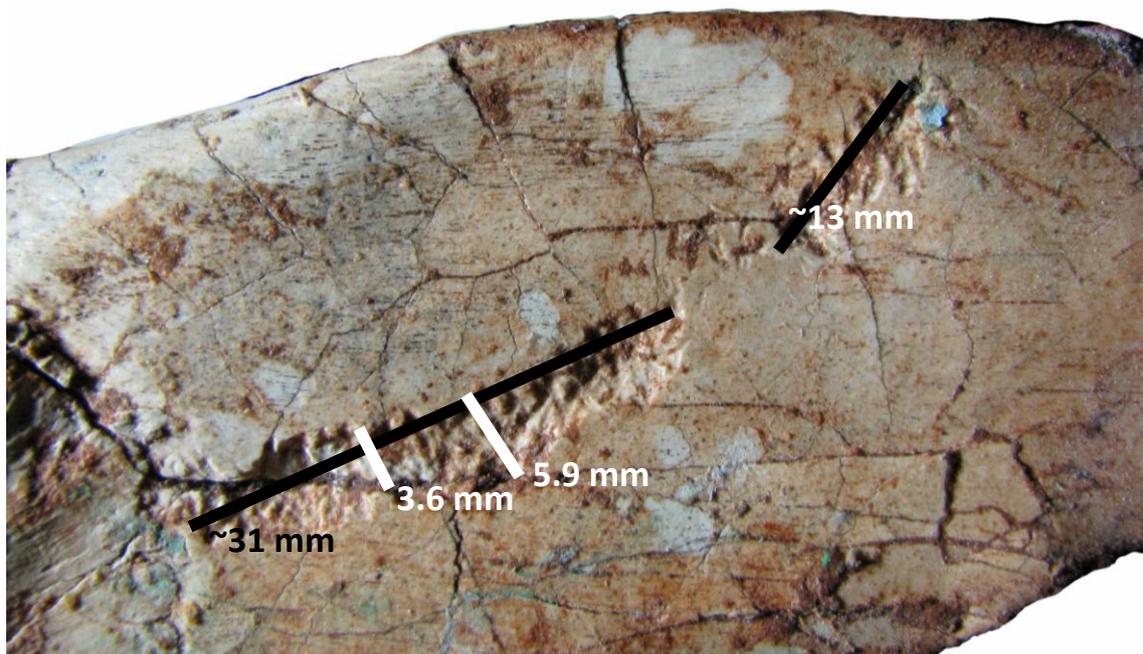


Figura 30. Medidas de comprimento e largura das marcas.



Figura 31. Molde de silicone do canal maior (Escala 10mm).

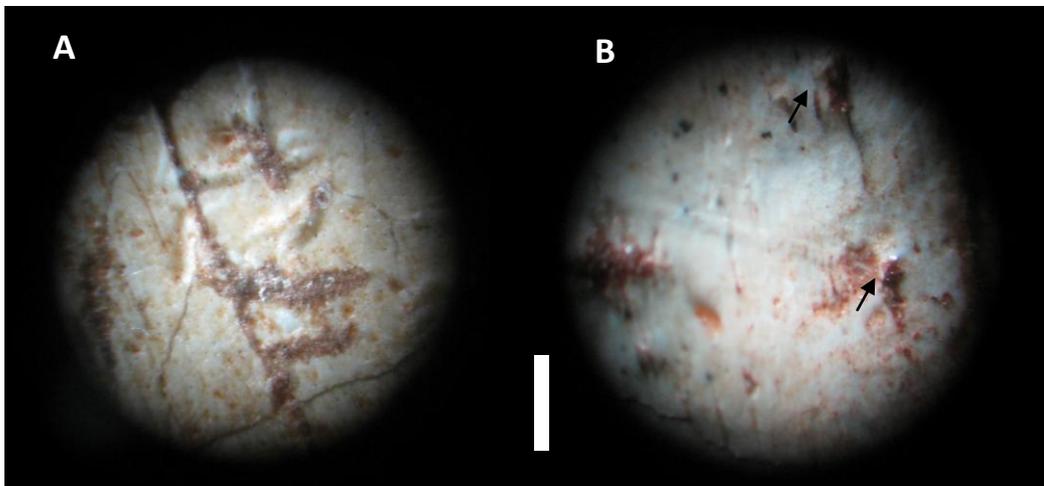


Figura 32. Fotografia em Microscópio Estereoscópico de algumas estrias. A) Sequência de estrias localizadas entre os dois canais. B) Estria próxima a perfuração da face lateral. Escala 2mm.



Figura 33. Perfuração situada na porção lateral da mandíbula.

6.3 Espécime 03

Tíbia de *Exaeretodon riograndensis* (UFRGS-PV-1194-T)

Osso rolado e isolado com integridade incompleta em virtude da inexistência de material ósseo próximo à articulação distal, além das epífises sem ossificação (Figura 34 A). Pertence, pelo tamanho, a um indivíduo jovem deste táxon e apresenta pouca ou nenhuma abrasão. Apresenta grau de intemperismo entre 0 – 1. Apresenta na articulação proximal um sulco com 16,8mm de comprimento e com largura variada. Em sua área mais proximal, sua largura é de aproximadamente 2,16mm, na porção média 5,46mm, e na porção final 7,77mm de largura. Situa-se ao lado deste sulco, outro um sulco de menor tamanho e menos expressivo. Os sulcos possuem formato de U e são revestidos por bioglífos ondulatórios irregulares, caracterizando uma superfície rugosa (Figura 34 B). Destacam-se estrias peculiares formando uma roseta na porção central do osso (Figura 34 C). Estrias maiores possuem 1,09mm e parecem ser formadas por pontuações menores. Outras pontuações são encontradas da porção central para a região articular distal. Uma irregularidade óssea pode ser observada logo acima do sulco maior.

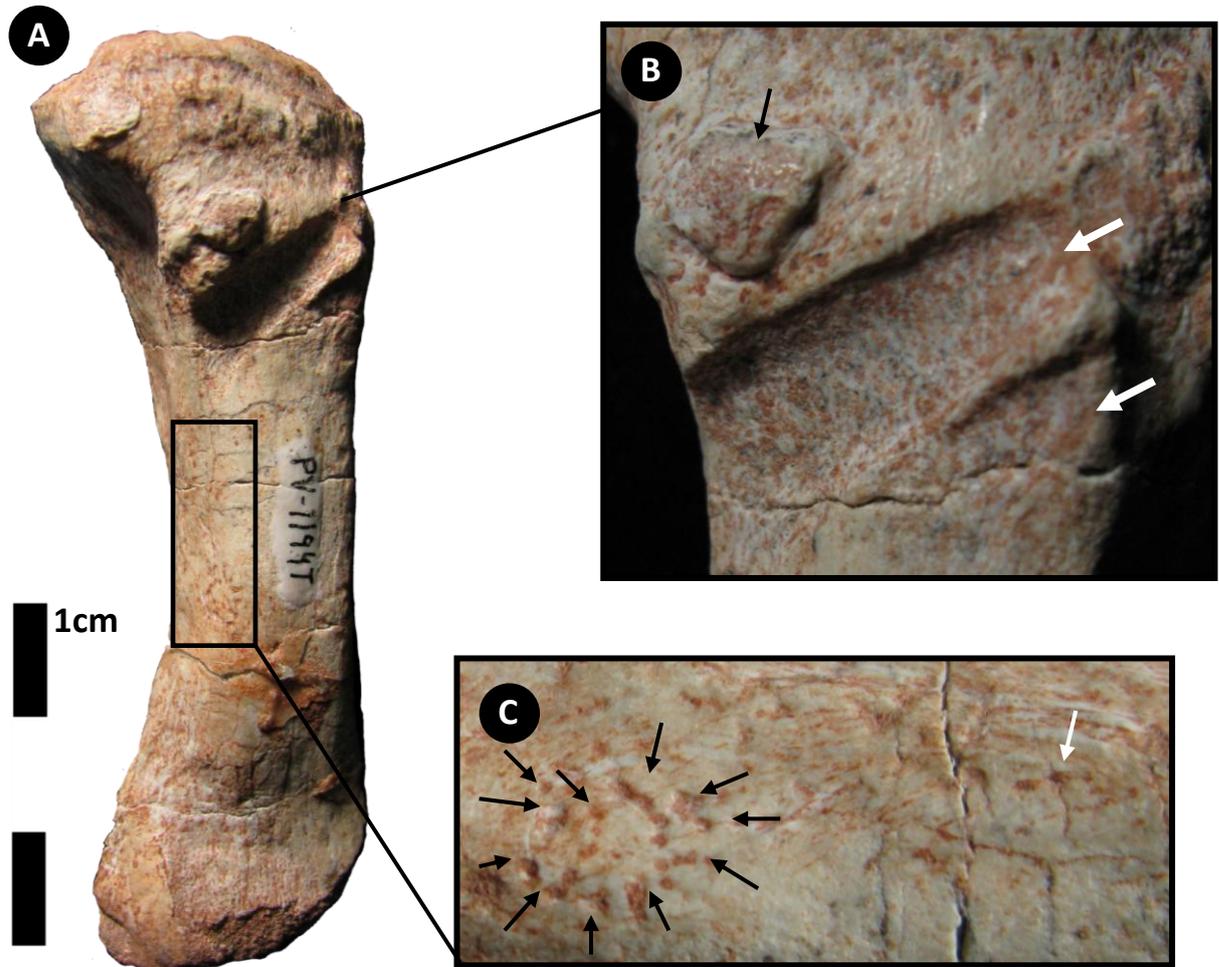


Figura 34. A) Vista lateral da tíbia. B) Detalhe dos sulcos (seta branca) e da irregularidade óssea (seta preta). C) Detalhe das estrias pontuadas isoladas (seta branca) e formando uma roseta (seta preta).

6.4. Espécime 04

Dinossauro indeterminado 1 (UFRGS-PV-1099-T)

Espécime bastante completo e ainda sob preparação e estudo. O material consiste em diversas vértebras (algumas articuladas), parte dos membros anteriores e posteriores, cintura pélvica além de porções do crânio e da mandíbula. O espécime estava semi-articulado, com os membros posteriores estendidos e associados ao esqueleto axial. O crânio e a mandíbula estavam articulados, mas separados do restante do esqueleto pós-craniano. Os elementos possuem estágios de intemperismo 0 – 1 e diversas fraturas de origem pós-diagenética. Apresentam certa abrasão e perda óssea nas extremidades. Quatro elementos ósseos apresentam algum tipo de alteração óssea: o fêmur direito (Figura 35 A e 36), uma vértebra trunca (Figura 35 B), o ílio esquerdo (Figura 35 C) e um metatarso (Figura 35 D).

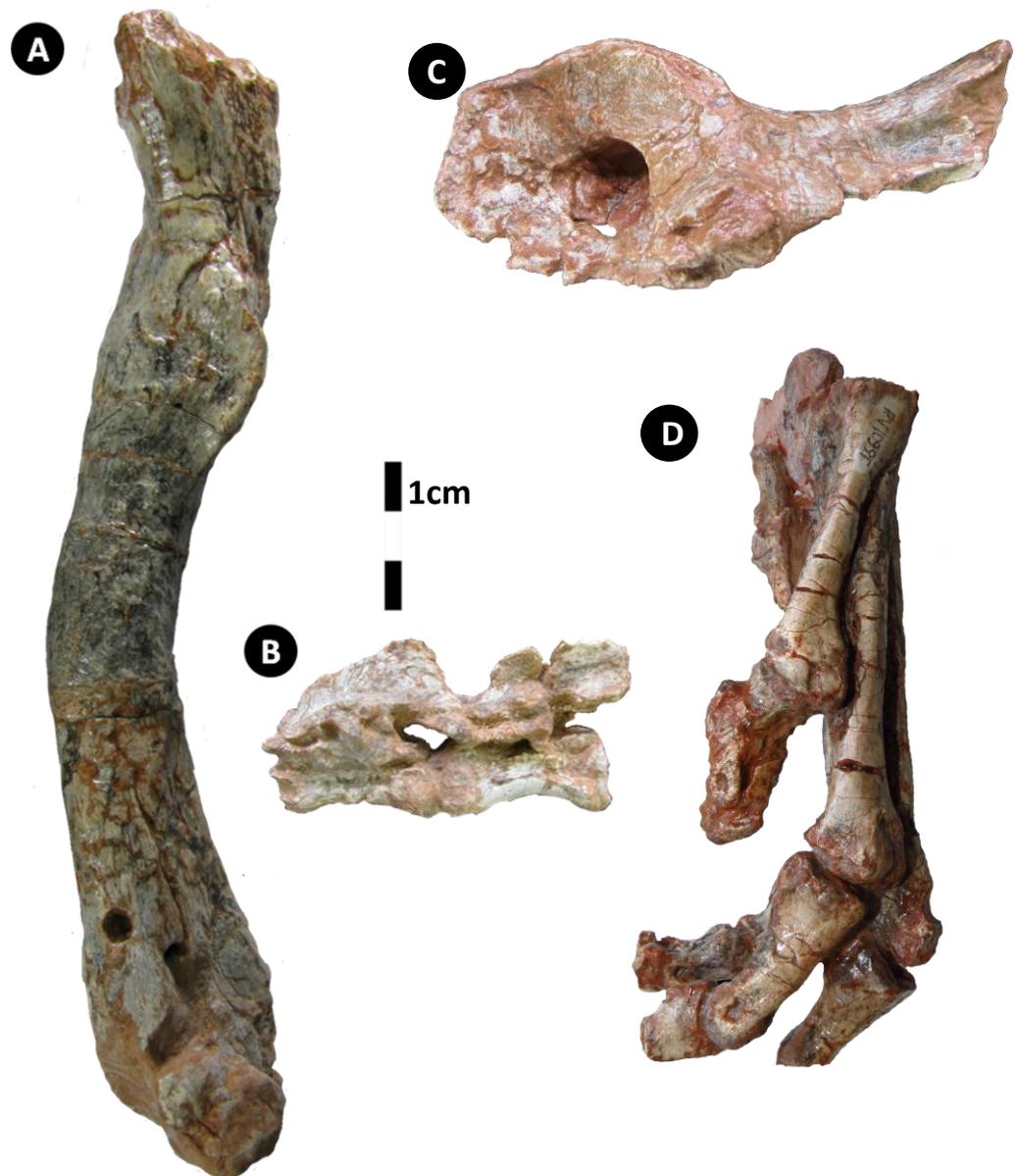


Figura 35. Elementos do espécime UFRGS-PV-1099-T apresentando modificação óssea. A) Fêmur direito em vista medial. B) Sequência de vértebras caudais em vista lateral. C) Ílio Esquerdo em vista lateral. D) Pé esquerdo articulado em vista lateral.

Na epífise do fêmur, em vista medial (Figura 36 B), podem ser observadas duas perfurações circulares com 5,07mm e 5,9mm de diâmetro (Figura 37). A profundidade destas perfurações só pode ser observada nas imagens de tomografia computadorizada (Figura 38 e 39), já que não foi possível a remoção mecânica do sedimento. Uma das perfurações é retilínea e apresenta uma profundidade de 4,67mm com redução no diâmetro, não chegando à porção medular (Figura 40 A). A outra perfuração, mais curva, penetra a porção medular (Figura 40 B) e é seguida externamente por um canal de aproximadamente a mesma largura (Figura 37 B,). Na mesma região mais dois canais podem ser observados, com largura variando de 4 até 6mm (Figura 36 C e D) . Um destes canais termina com uma perfuração ovoide de 4,4mm de diâmetro que apresenta algumas estrias em sua margem (estas com menos de 1,5mm de comprimento) (Figura 41).

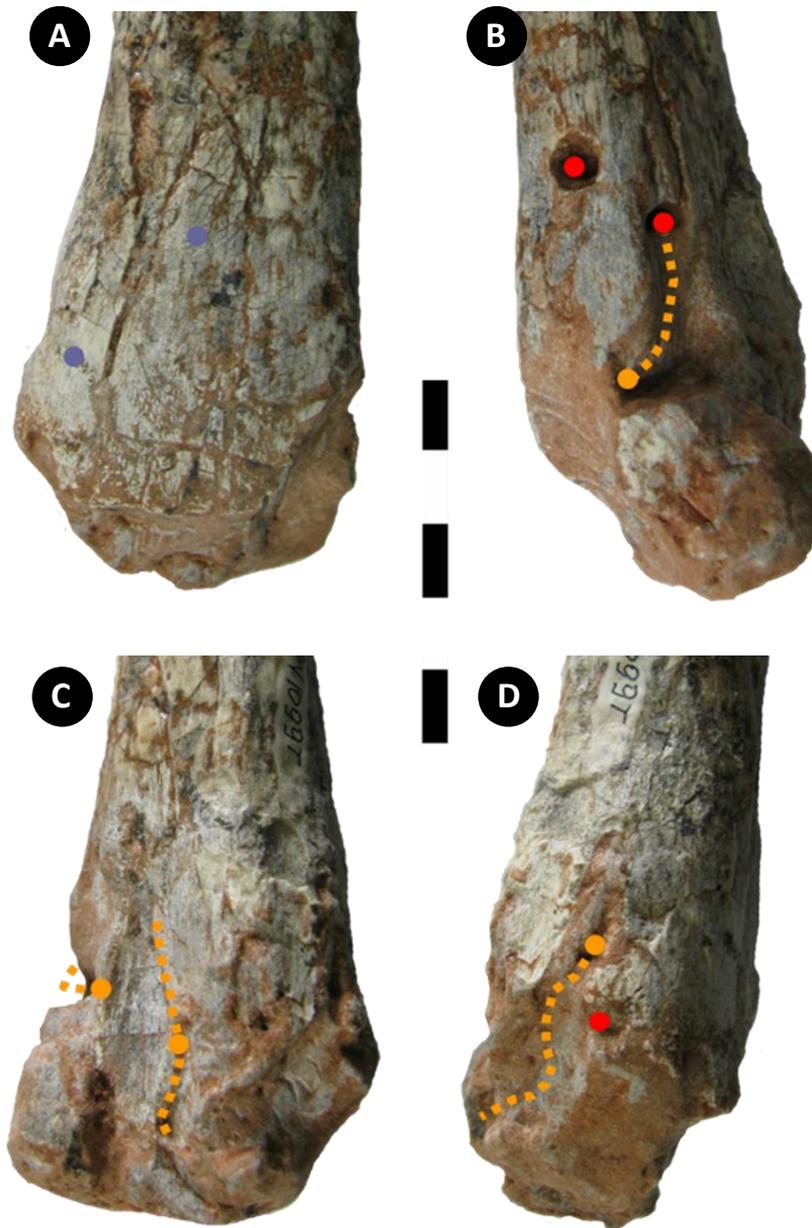


Figura 36. A) Vista anterior; B) Vista medial; C) Vista posterior; D) Vista lateral da epífise distal do fêmur. Os dois pontos azuis marcam a posição das trilhas estrias na Figura 42. Os pontos vermelhos marcam as perfurações e o tracejado amarelo um canal. B) Tracejados em amarelo demarcam estradas e em vermelho uma perfuração.

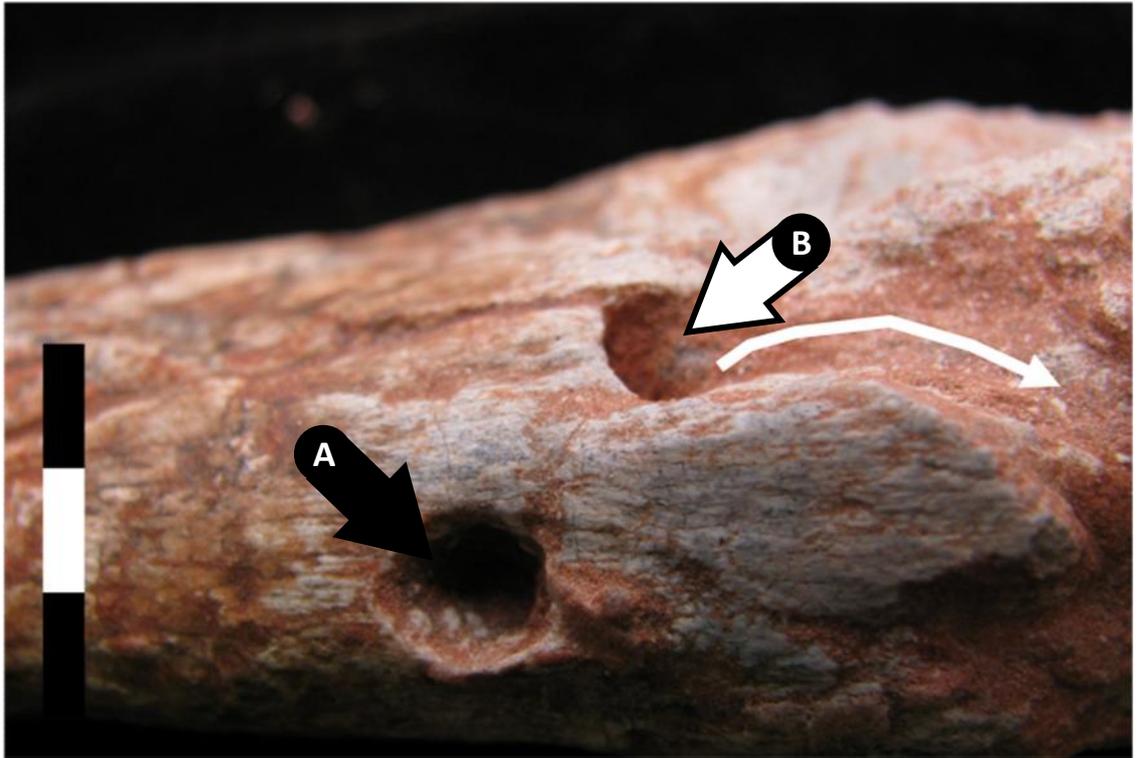


Figura 37. Duas perfurações circulares no fêmur (identificadas nas imagens seguintes). Uma (B) com continuação em forma de estrada (seta menor). Escala de 5mm.

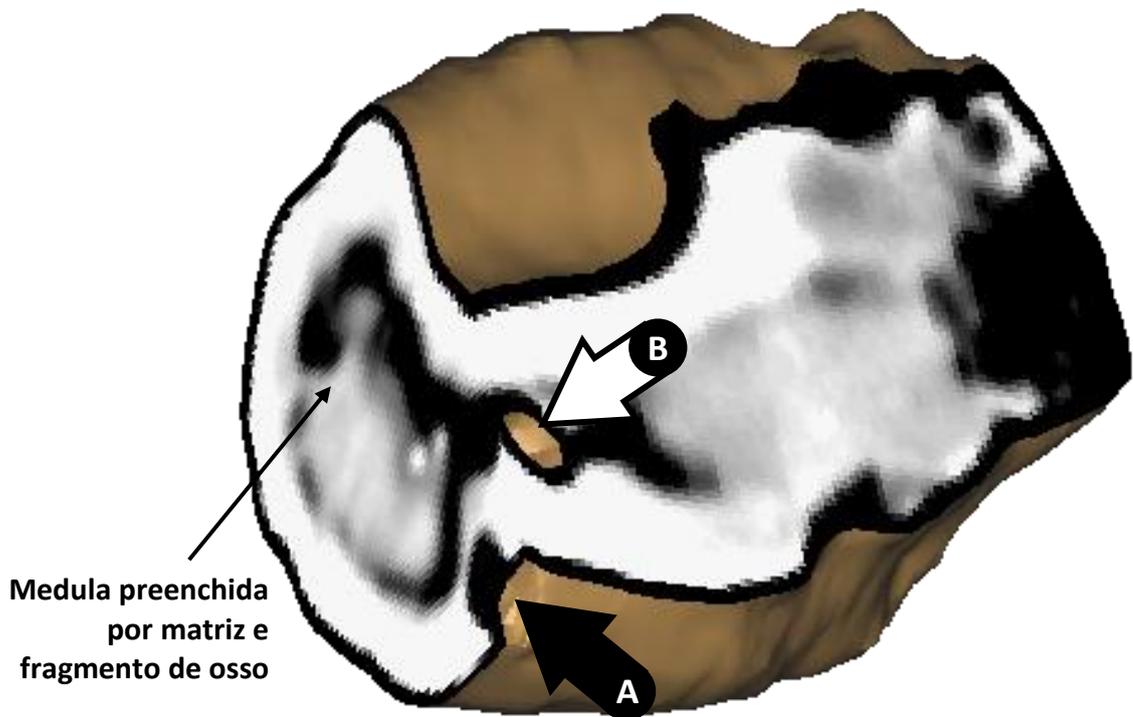


Figura 38. Análise em tomografia computadorizada do fêmur mostrando as perfurações circulares: em branco, áreas mais densas e, em preto, áreas menos densas. Setas grandes mostram as perfurações e setas menores mostram a interpretação da variação de densidade.



Figura 39. Tomografia computadorizada do fêmur mostrando duas secções. A) Fraturas internas pós-diagnósticas. B) Perfurações.

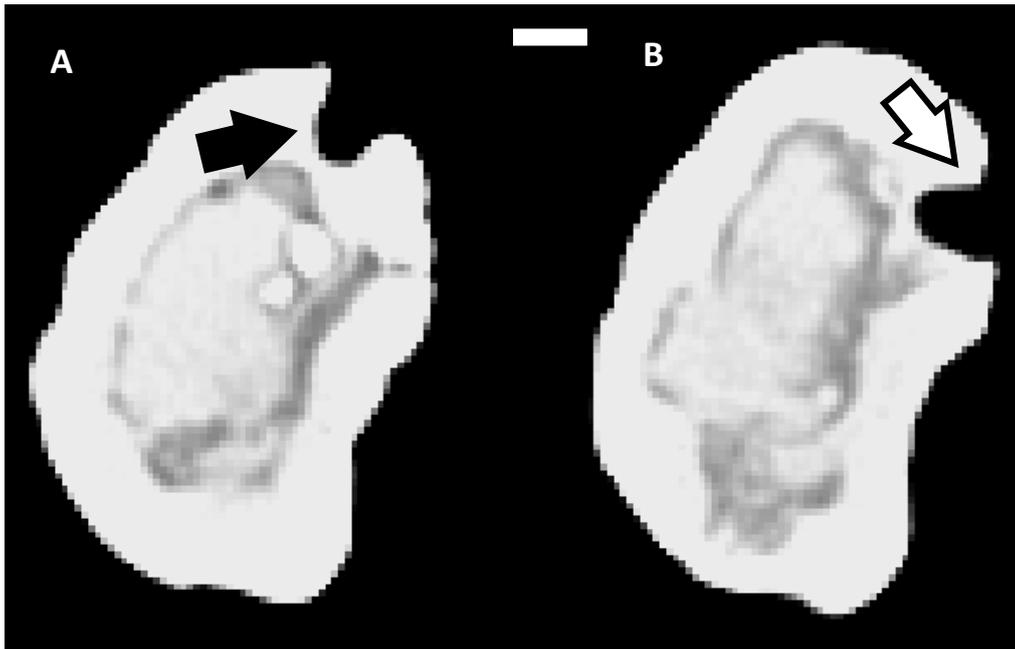


Figura 40. A) Perfuração no fêmur que não atinge a porção medular (seta preta). B) Perfuração no fêmur que atinge a porção medular (seta branca). Escala de 5mm.



Figura 41. Fotografia da epífise distal do fêmur, em vista lateral, mostrando a perfuração na área de articulação com estrias em sua borda.

Sequências de estrias monodentadas (não pareadas) podem ser observadas em vista anterior da epífise distal (Figura 36 A) formando duas pequenas trilhas (Figura 42 A-B e 43 A-B). Em uma destas ocorre sobreposição das estrias (Figura 42 A). A largura desta trilha chega a 1,6mm e as estrias possuem, em média, comprimento inferior a 0,5mm.

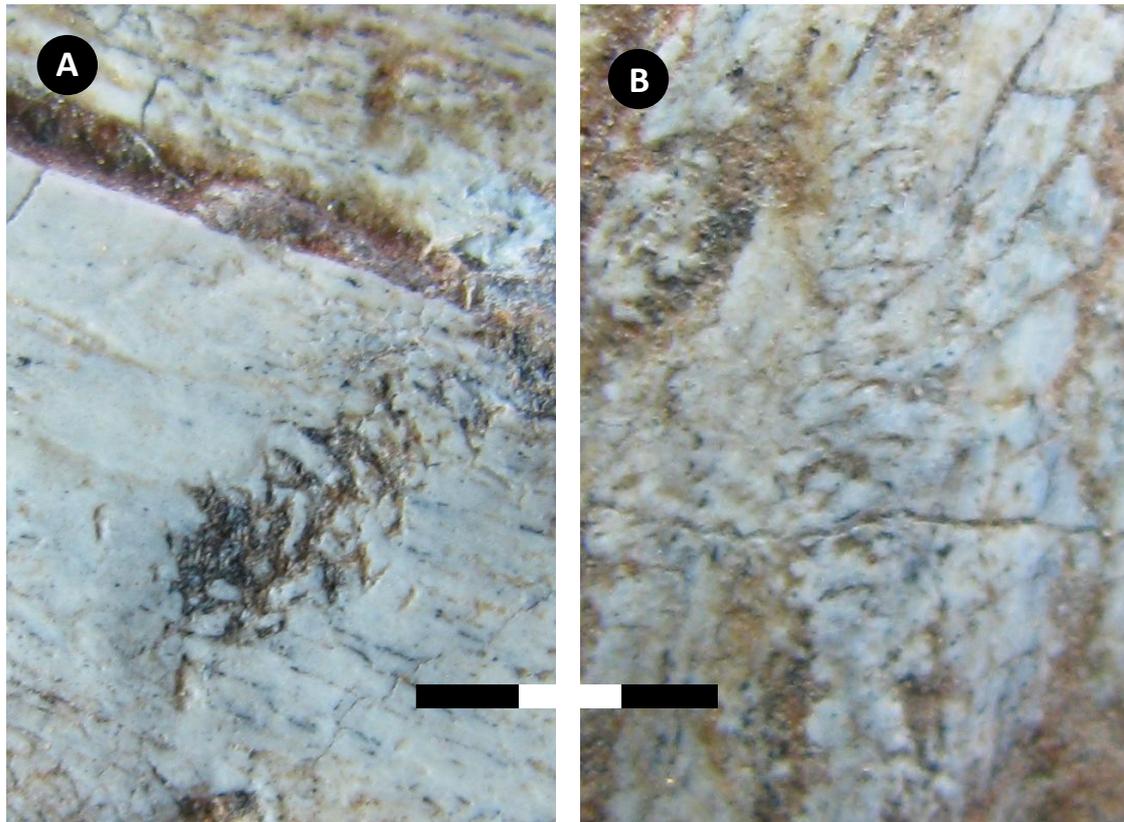


Figura 42 – Detalhe das duas trilhas de estrias monodentadas em epífise distal do fêmur (Escala 1mm).



Figura 43 – Desenho interpretativo das duas trilhas de estrias monodentadas em epífise distal do fêmur. (Escala 1mm).

Uma vértebra caudal apresenta na face ventral do centro uma perfuração rasa circular que apresenta 3mm de diâmetro e menos de 1mm de profundidade (detalhe Figura 44). Ao lado desta, um pequeno sulco de largura variada (3,81 – 2,11mm) percorre o corpo vertebral (Figura 44).



Figura 44. Perfuração rasa em vértebra caudal (vista ventral) e sulco (seta). Detalhe da perfuração.

No metatarsal é observado um sulco de aproximadamente 1cm de comprimento por ~5 – 7,2mm de largura (Figura 45).

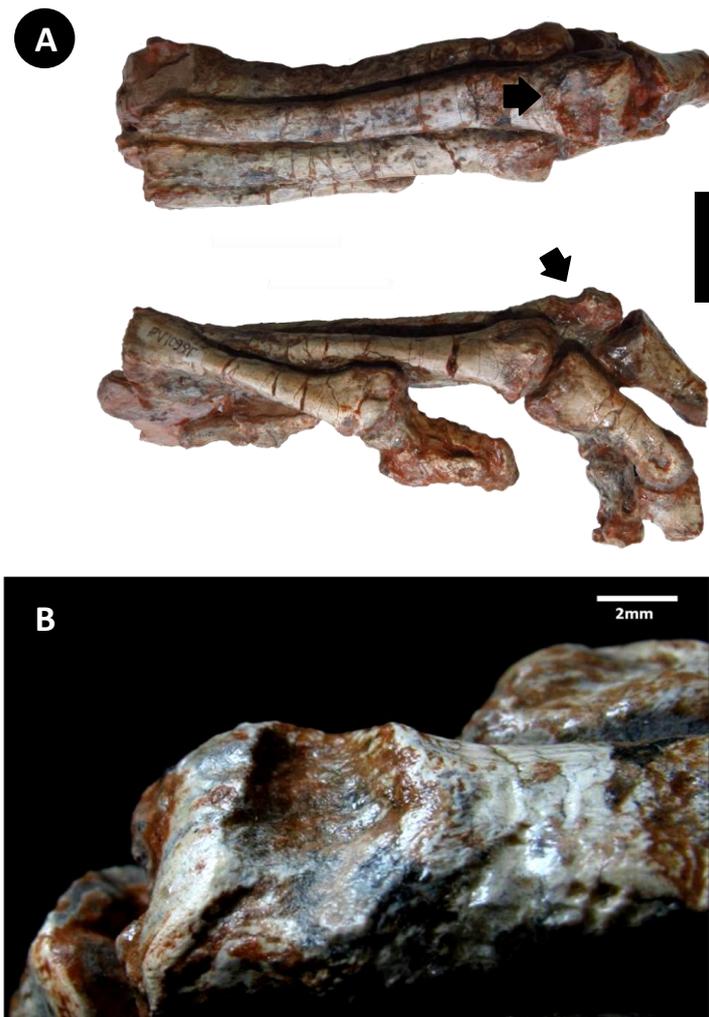


Figura 45. A) Pé direito em vista lateral e anterior; setas identificam a localização do traço. Escala 2cm. B) Detalhe da marca.

No ílio esquerdo observa-se, na região do acetábulo, uma perfuração de grande proporção associada a irregularidade óssea (Figura 46 A), não observada no íleo direito (Figura 46 B). A perfuração possui 18,9mm de maior eixo e 16,5mm de menor eixo, e uma profundidade de aproximadamente 12mm. No ílio direito observa-se uma perfuração (3,2mm de eixo maior e 2,3mm de eixo menor) e um sulco associado à degradação óssea.

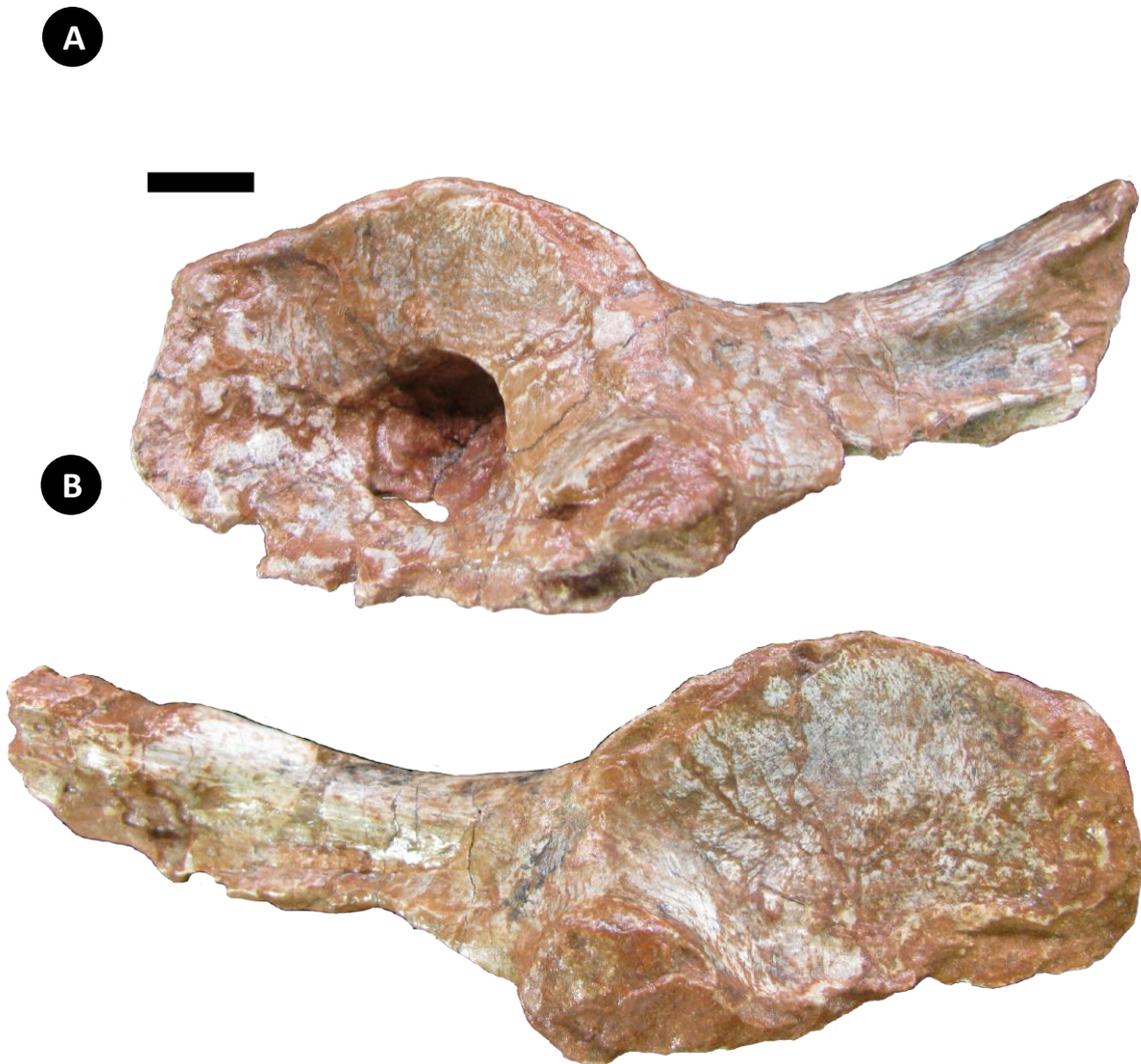


Figura 46. A) Ílio esquerdo apresentando perfuração com irregularidade óssea no acetábulo. B) Ílio direito do mesmo espécime não apresentando nenhuma perfuração. Escala 10mm.

6.5 Espécime 05

Dinossauro Indeterminado (UFRGS-PV-0715-T)

Este material consiste em uma sequência de três vértebras articuladas, associadas a um fêmur e a alguns fragmentos ainda em estudo. Todos os elementos estão incompletos e apresentam estágio de intemperismo entre 0 e 1. Fraturas pós-diagenéticas são bem evidentes na última vértebra da sequência e todas apresentam pouca abrasão. Nas duas últimas vértebras, observa-se intenso dano ósseo na área de articulação dos corpos vertebrais. A vértebra central apresenta uma perfuração circular com bordas irregulares de aproximadamente 4mm de diâmetro, e profundidade situada próxima a área de destruição óssea (Figura 47). Situado abaixo desta perfuração está um pequeno sulco com 3,2mm de largura e 7,8mm de comprimento.

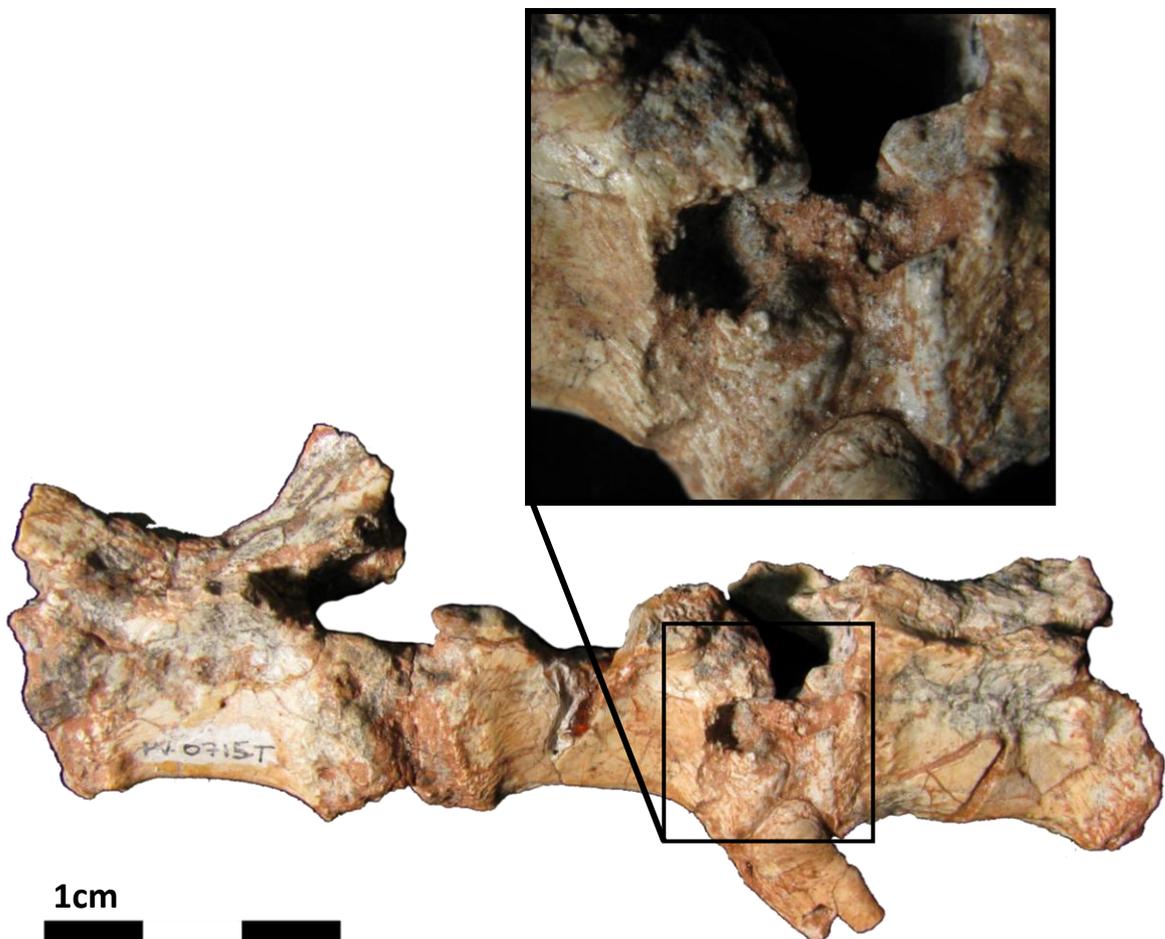


Figura 47. Sequência de três vértebras em vista lateral esquerda, com detalhe para a área da perfuração e sulco.

6.6. Espécime 06

Arcossauro indeterminado (MMACR-PV-012-T)

Este espécime é representado por mais de 142 fragmentos. Aproximadamente 24% dos fragmentos possuem de 6 cm de comprimento a 4 cm de largura (Figura 48), sendo que 73% dos fragmentos possuem menos que 4cm de comprimento e 2cm de largura. São, em sua maioria, ossos medulares e apresentam fraturas dentadas com certa abrasão. Os estágios de intemperismo diferem entre os distintos fragmentos e em um mesmo fragmento (Figura 49 B). Em média, os fragmentos estão entre os estágios 3 – 4, o que é atribuído principalmente devido ao grau de união entre as fibras. Há grande quantidade de microfragmentos de ossos (<1mm a ~10mm) (Figura 49 C) e alguns clastos de argila associados (que em média possuem 2cm, mas podem chegar até 8cm) (Figura 49 D). Dentes isolados foram encontrados junto aos ossos, como um pequeno dente do cinodonte *Brasilitherium* e de um arcossauro indeterminado muito fragmentado (Figura 49 A), de 15mm de altura e aproximadamente 4,5mm de largura.

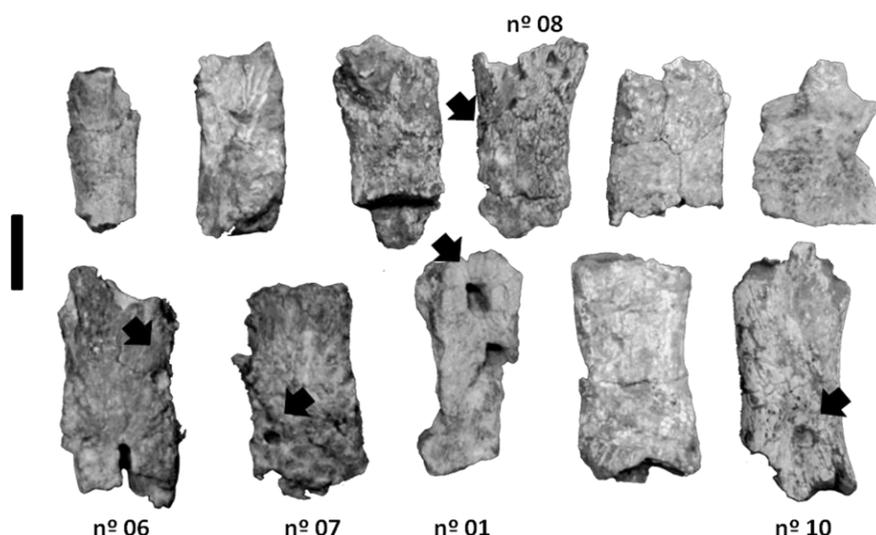


Figura 48. Fragmentos diversos que se encontram na faixa de 4-6 cm de comprimento e 2-4 cm de largura. Setas indicam fragmentos com icnofósseis. Escala 2cm.

Na Figura 48, estão indicados os 5 fragmentos que apresentam icnofósseis. O Fragmento nº 01 apresenta ao menos uma perfuração com fraturas associadas a suas bordas, irradiando do centro da marca. Possui acentuado achatamento (ver Figura 50) e seu estágio de intemperismo é 1. A perfuração, que tem 9,9mm de eixo maior e 5,2mm de eixo menor, apresenta certa constrição e uma carena (detalhe da Figura 50). Em sequência a esta perfuração observa-se duas fraturas incompletas de formato similar, sendo a primeira apenas uma fratura em V e a última uma semi-elipse (com 4,7mm de largura) com uma carena. O fragmento nº 10 também apresenta perfuração semelhante com uma carena, de 7,65mm de comprimento e 5,5mm de largura (Figura 51). Apresenta em face oposta uma perfuração rasa (5,3-3,5mm) (Figura 52 A), arranhões com 13,9mm de comprimento e 2,24 de largura (Figura 52 B), com 3,4mm de comprimento e 1,7mm de largura (Figura 52 C) e outro com 6,2mm de comprimento e 1,4mm de largura (Figura 52 E); uma perfuração rasa (4,4mm de diâmetro) seguida por um arranhão de 5,4mm de comprimento e 1,6mm de largura (Figura 52 D).

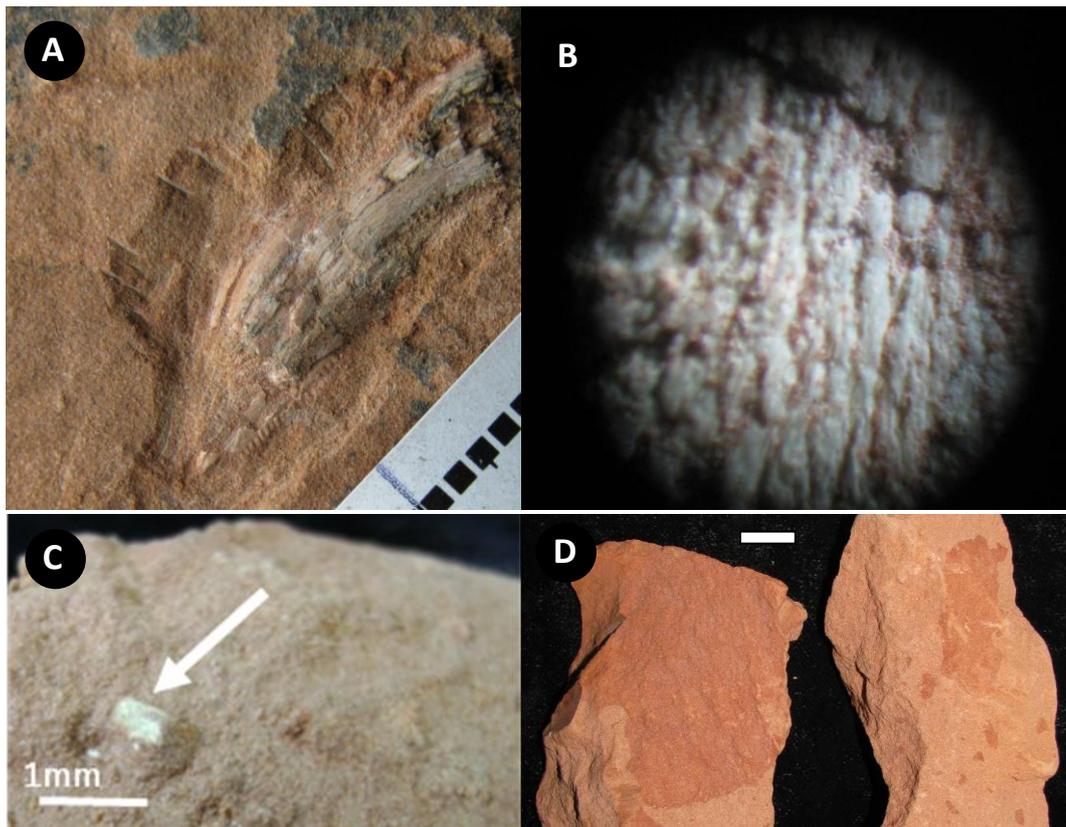


Figura 49. A) Dente de arcosauro associado ao material. B) Fotografia em Microscópio Estereoscópico de fibras em estágio 3 (Fragmento nº10). C) Microfragmentos de ossos. D) Clastos de argila associados ao material. Escala 1cm.



Figura 50. Fragmento nº 01 em três vistas. Setas indicam as perfurações com carenas. Escala 10mm.

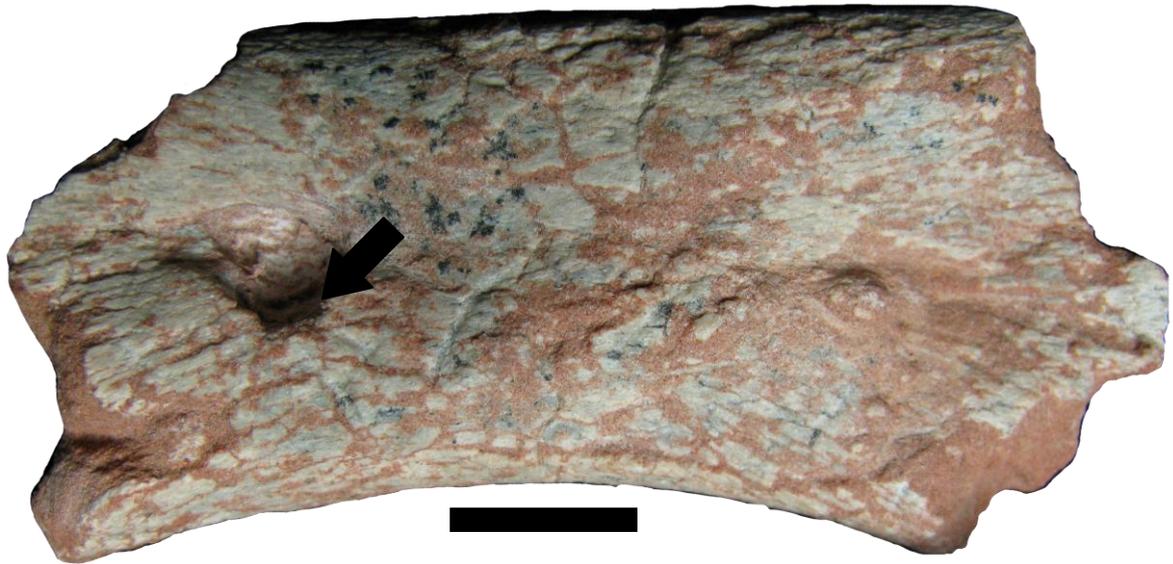


Figura 52. Fragmento nº 10. Seta marca a perfuração com carena. Escala de 10mm.

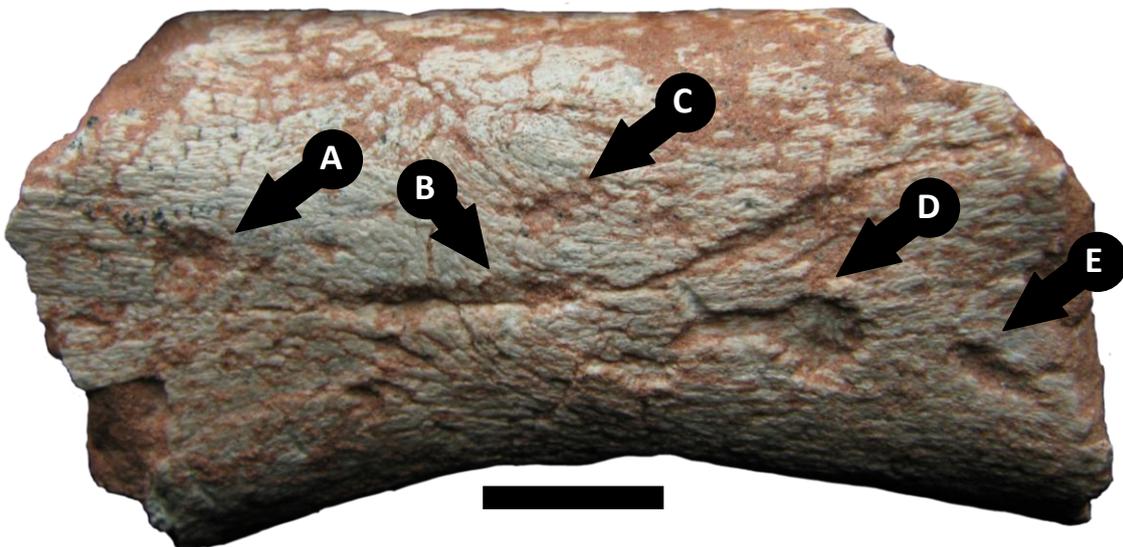


Figura 53. Fragmento nº 10. Setas indicam as marcas observadas: A) perfuração rasa (5,3-3,5mm), B) arranhão (13,9mm de comprimento e 2,24 de largura), C) arranhão (3,4mm de comprimento e 1,7mm de largura), D) perfuração rasa (4,4mm de diâmetro) seguida por um arranhão (5,4mm de comprimento e 1,6mm de largura) e E) arranhão (6,2mm de comprimento e 1,4mm de largura). Escala de 10mm.

O fragmento nº 06 apresenta abrasão nas bordas das fraturas e grau de intemperismo de 2 a 3, devido ao flaqueamento e dissociação das fibras. Uma perfuração ovoide de 4,24 e 3,84mm de eixo (Figura 54) localiza-se próxima a uma das extremidades. Esta se conecta à parte medular do osso formando um túnel sinuoso, somente observável em tomografia computadorizada. Ao lado da borda desta perfuração, há uma perda óssea cortical formando um pequeno canal (Figura 55) de largura variada, inferior ao diâmetro da perfuração, associado à descamação das fibras do osso. Outra perfuração, interna ao tecido cortical, somente é observável na imagem gerada por tomografia computadorizada (Figura 56). Ela apresenta aproximadamente 3,35mm de diâmetro (Figura 57) e 17mm de comprimento, tendo um formato tubular. Provavelmente ambas as perfurações se conectam, já que atingem a porção medular do fragmento.

Na porção medial, lateralmente, uma grande perfuração de formato irregular quase ovoide apresenta certa rugosidade (Figura 54) com 6,4mm de comprimento e 3,6mm de largura.



Figura 54. Fragmento nº 06 em duas vistas. A seta branca marca a perfuração circular e a seta preta marca a perfuração irregular. Escala 10mm.

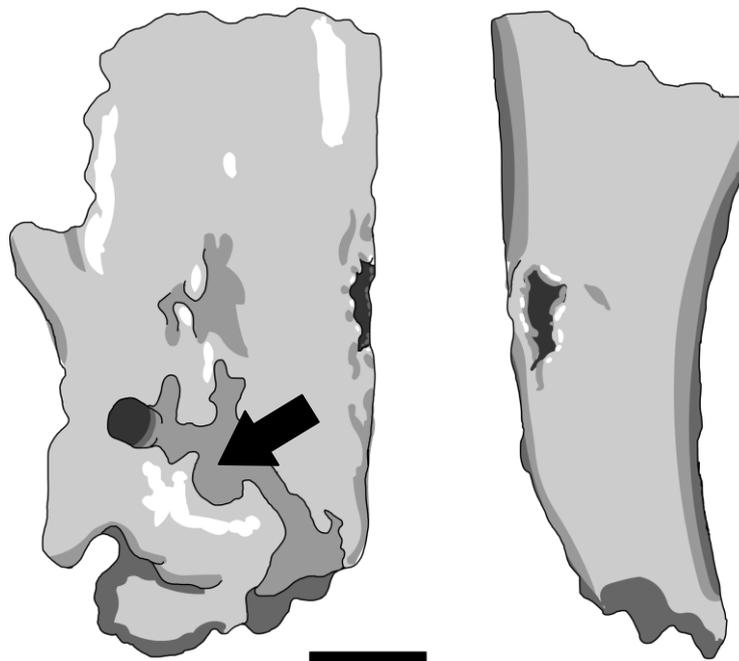


Figura 55. Desenho interpretativo da perfuração circular e da perfuração irregular (áreas escuras) do fragmento nº 06. A seta marca o canal de dano ósseo. Escala 10mm.

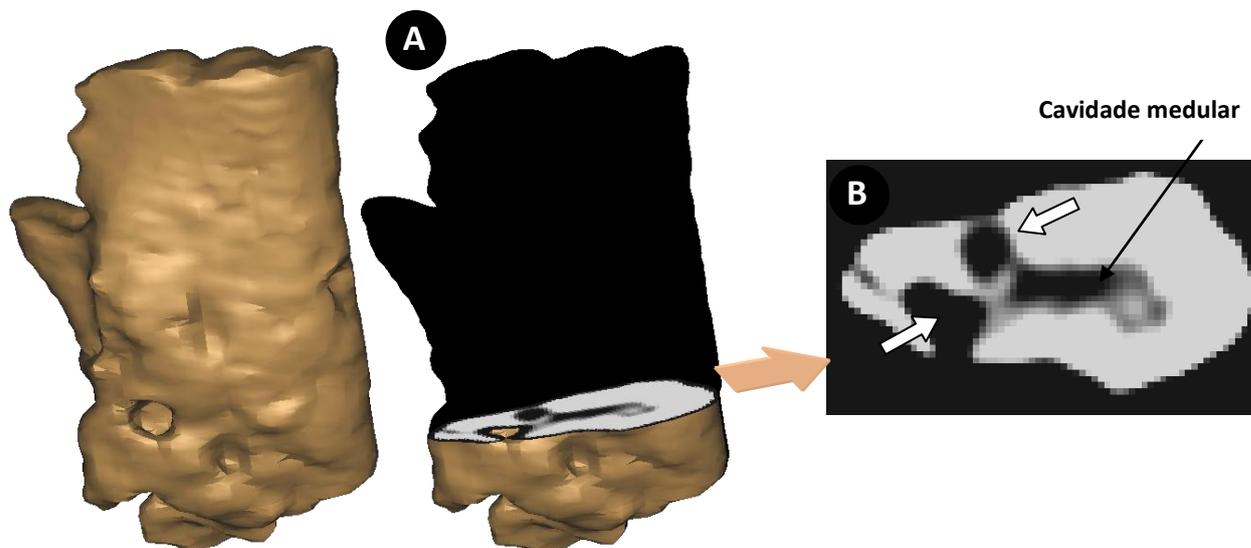


Figura 56. Tomografia computadorizada do Fragmento nº 06. A) Secção da área da perfuração. B) Secção em detalhe mostrando uma perfuração interna na camada cortical e a perfuração em forma de câmara. Escala 1mm.

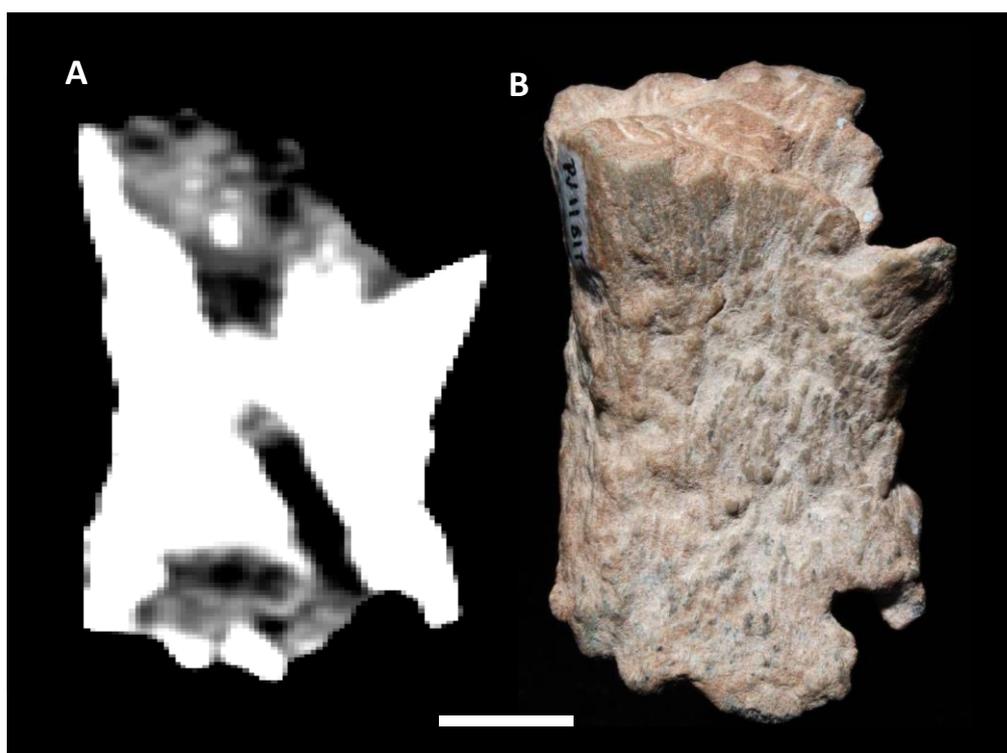


Figura 57. Fragmento nº 06 em vista oposta à da Figura 56. A) Perfuração tubular subcortical interna vista em corte por tomografia computadorizada. B) Fotografia mostrando porção onde ocorre internamente a perfuração.

O Fragmento 07 apresenta diversas fraturas longitudinais e craquelamento. O estágio de intemperismo é de 2 a 3 e as extremidades estão fraturadas de forma dentada. Apresenta ranhuras longitudinais com profundidade inferior a 1mm e com comprimento de 11,8 e 10,7mm (Figura 58). Este fragmento apresenta uma perfuração com 3,87 – 4,3mm de eixo (Figuras 58 - 60) e aproximadamente 21mm de comprimento com sinuosidade. A extensão do túnel só é observada por meio de tomografia computadorizada (Figuras 59 e 60).



Figura 58. Fragmento nº 06 apresentando perfuração (seta branca) e arranhões superficiais (setas pretas). Escala de 10mm.

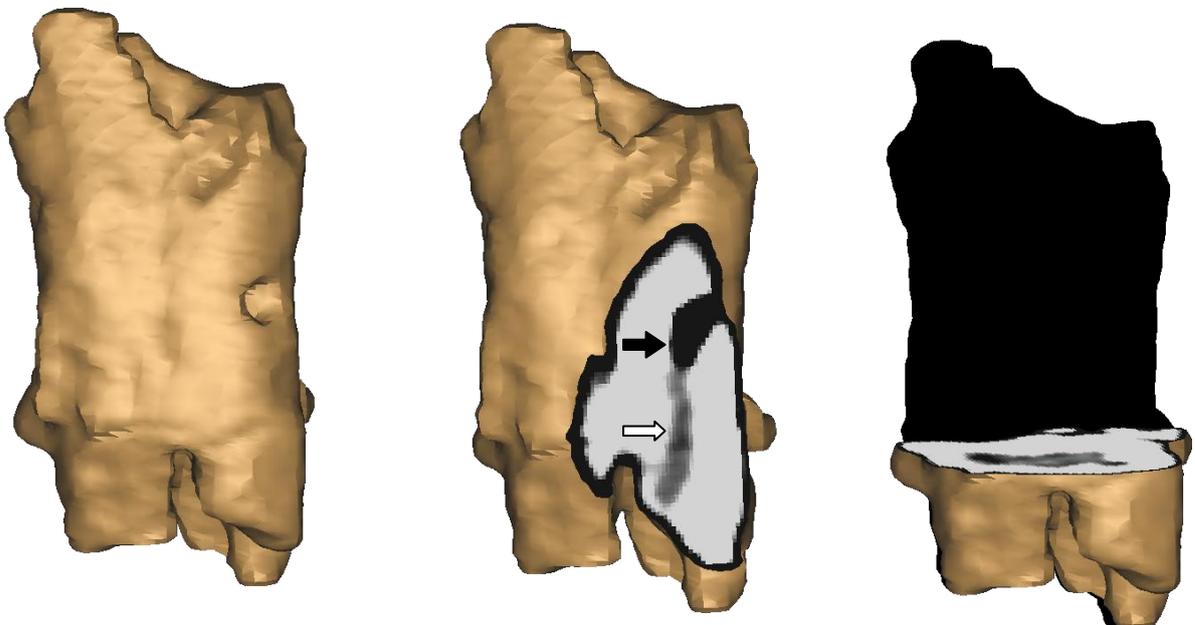


Figura 59. Tomografia computadorizada do Fragmento nº 07 mostrando extensão do túnel, seta preta indica porção onde o sedimento foi removido durante a preparação e seta branca indica matriz sedimentar ainda preenchendo o túnel.

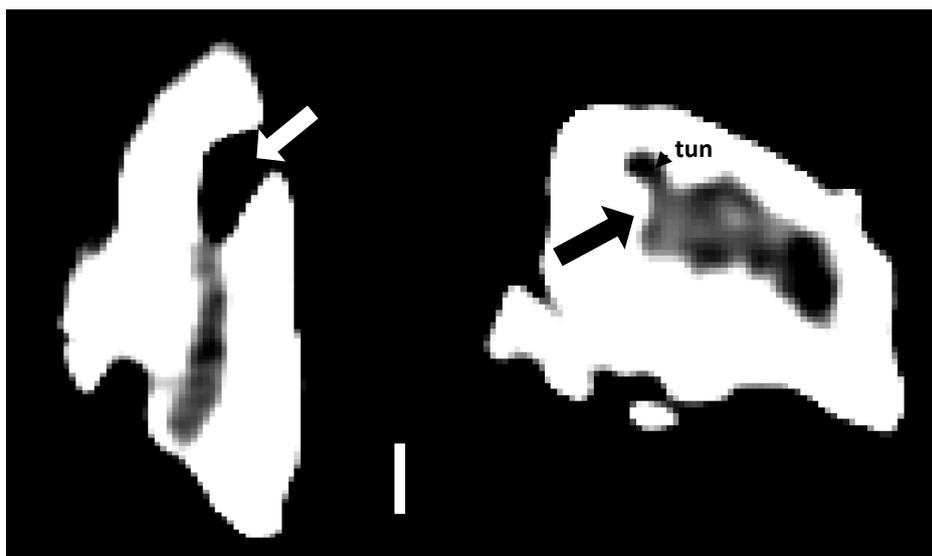


Figura 60. Detalhes das secções produzidas por tomografia computadorizada do Fragmento nº 07 mostradas na imagem anterior. A) Perfuração (seta branca). B) Seta preta mostra o contato entre o túnel e a porção medular do fragmento. Tun – túnel. Escala 5mm.

O fragmento nº 08 apresenta grau de intemperismo definido como 3 em uma porção, e, possivelmente, 2 na outra (Figura 61). Apresenta arranhões longitudinais e extremidades com fraturas dentadas. Um aglomerado de perfurações elípticas, sendo a maior apresentando entre $\sim 3,8\text{mm}$ e $\sim 3,45\text{mm}$ de eixo, e as menores com $2,92\text{mm}$ e $2,27\text{mm}$ e, a outra, $3,07\text{mm}$ e $2,72\text{mm}$ de eixo. As bordas das três perfurações são irregulares e abradidas e não apresentam bioglífos distinguíveis. A maior profundidade registrada é de $\sim 1,5\text{mm}$ na maior perfuração. Um arranhão superficial longitudinal é observado, possuindo $21,5\text{mm}$ de comprimento e com um formato em V quando em corte.

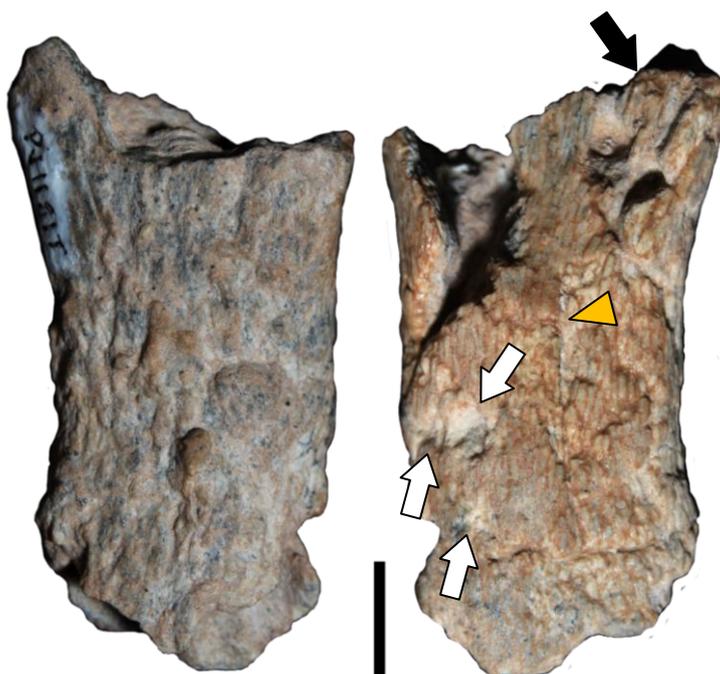


Figura 61. Fotografia do Fragmento nº 8 contendo perfurações rasas (setas brancas), arranhões (seta amarela) e fraturas dentadas (setas pretas). Escala de 10mm.

7 DISCUSSÃO

7.1 Interpretação das marcas

A seguir segue uma análise das marcas observadas em cada espécime estudado, com a discussão e interpretação de seus possíveis agentes produtores. A Tabela 4 resgata as principais medidas e padrões descritos no item 6.

Tabela 4 – Principais Aspectos tafonômicos e Padrões e Medidas dos icnofósseis nos espécimes investigados

	Esp. 01	Esp. 02	Esp. 03	Esp. 04	Esp. 05	Esp. 06
Estrias	1mm	3,1mm Retilíneas	1,09mm Pontuações	0,5mm Arqueadas	-	-
Perf. Rasas	D: 3mm P: 0,8mm	- -	- -	D: 3mm P: 1mm	- -	D: 3,8mm P: 1,5mm
Perfurações	- -	- -	- -	D: 6mm C: ~5mm Retilíneas	D: 4mm C: ~2mm	D: 4,3mm P: 21mm Sinuosas
Canais	- -	L: 5,9mm C: 31mm Sinuosos Irregulares	- -	L: 6mm C: ~4mm Sinuosos Regulares	- -	- -
Sulcos	- -	- -	L: 7,77mm C: 16,8mm	L: 6,8mm C: 13,5mm	- -	- -
Grau de Intemp.	1	1	0 - 1	0 - 1	0 - 1	3 - 4
Grau de Art.	-	Articulado	Isolado	~Articulado	Articulado	Desarticulado
Abrasão	Pouco	Pouco	Pouco	Pouco	Pouco	Pouco
Int. Física	Completo	Completo	Completo	~Completo	Incompletos	Fragmentos

Todas as marcas analisadas possuem matriz sedimentar em seu interior, o que indica que sua origem não é moderna. De todas as marcas observadas, nenhuma é similar a estrias produzidas por raízes, por atividade microbiana ou por fungos. Perfurações circulares, sem fragmentação da estrutura óssea, e túneis são características da ação de invertebrados, e, em ambientes terrestres, apenas associados a insetos. Estrias pequenas são interpretadas como marcas de mandíbulas de insetos pelo seu formato e dimensões.

É conhecido que algumas perfurações rasas provocadas por dentes podem assumir formato circular ou ovoide (*e.g.* BAQUEDANO *et al.*, 2012) e algumas estrias de mesma origem (*e.g.* MIKULÁS *et al.*, 2006; CIONE *et al.* 2012; VALAIS *et al.* 2012) se assemelham com aquelas produzidas por insetos. Em ambientes terrestres, além de insetos, pequenos cinodontes, esfenodontídeos e prolacertiformes existentes nas sequências sedimentares amostradas, poderiam ser possíveis autores de estrias. O holótipo do dinossauro *Unaysaurus tolentinoi*, da Supersequência Santa Maria 2, foi reportado apresentando estrias isoladas ou distribuídas em leque, com 2mm de espessura, atribuídas a ação de cinodontes de pequeno porte (LEAL *et al.*, 2002). Estas estrias se assemelham àquelas encontradas nos espécimes 01 (UFRGS-PV-0087-T) e 02 (UFRGS-PV-1177-T), do

presente estudo, entretanto, em *Unaysaurus*, carecem da associação com perfurações e canais, como nos dois casos do presente estudo. Uma análise mais extensiva dos icnofósseis presentes no holótipo de *U. tolentini* deve ser realizada para averiguar se mais de um padrão de estrias pode estar presente, indicando, também, a ação de insetos. A distinção entre marcas de dentes e insetos precisa ser melhor investigada por estudos atualísticos, mas normalmente traços de dentes apresentam maior tamanho e variação dimensional (BRITT *et al.*, 2008), e são comumente associadas a arranhões, fraturas e marcas em sequência (como visto em AVILA *et al.*, 2004, BUDZISZEWSKA-KARWOWSKA *et al.*, 2010).

Apenas algumas marcas encontradas no espécime 06 (MMACR- PV- 012 – T) são interpretadas como marcas de dentes de vertebrados e algumas possivelmente atribuíveis a pisoteio; uma marca do espécime 03 (U UFRGS-PV-1194-T) e outra do espécime 04 (UFRGS-PV-1099-T) foram consideradas paleopatologias. Com exceção das marcas acima mencionadas, todas as outras foram associadas à atividade de insetos ou dadas como indeterminadas.

Espécime 01 – Fêmur direito de *Chanaresuchus bonapartei* (UFRGS-PV-0087-T) da Cenozona de *Santacruzodon*

Agente produtor da perfuração com estrias: Inseto, compatível com a ação de dermestídeos.

Este espécime é o mais antigo reportado neste levantamento, contendo um icnofóssil de origem biogênica produzido por insetos. As estrias ao redor da perfuração rasa são diagnósticas da ação de insetos (Figura 62 A). Esta perfuração se enquadra, em tamanho, com as perfurações rasas observadas em cupins e câmaras pupares de dermestídeos. Porém, não apresenta formato estrelado típico de cupins ou destruição óssea, sendo perfuração rasa uma característica pouco frequente neste grupo (Figura 62 C). Regiões de articulação dos membros de bisões (de aproximadamente 11 mil anos atrás) apresentam perfurações rasas elípticas, associadas a estrias (Figura 62 B), com de 3,3 a 8,1mm de maior eixo, interpretadas como a ação da formação de pupa de dermestídeos (WEST & HASIOTIS, 2007). No espécime 1 a perfuração possui o mesmo formato que as observadas no espécime 04 e são bastante similares com as observadas por West & Hasiotis (2007) descritas acima, sendo portanto, os dermestídeos considerados os agentes produtores mais plausíveis.

O tempo de exposição subaérea do espécime 1 deve ter sido longo o suficiente para possibilitar a sua desarticulação e a chegada de insetos necrófagos durante a esqueletonização. Entretanto, o grau de intemperismo sugere uma baixa exposição, o que pode estar relacionado não ao tempo decorrido, mas às condições microclimáticas durante a necrologia. O afloramento "*Schoenstatt*", de onde o fóssil foi recuperado, representa as proximidades de um lago efêmero com abundância de plantas, sendo um ambiente úmido em meio a uma grande planície de inundação com condições mais semiáridas (BERTONI-MACHADO & HOLZ, 2006). Como sugerido por Behrensmeyer (1978) as condições de proteção contra o dessecamento do colágeno pode retardar os efeitos do intemperismo e mesmo assim possibilitar a ação de insetos necrófagos (TAPPEN, 1994).

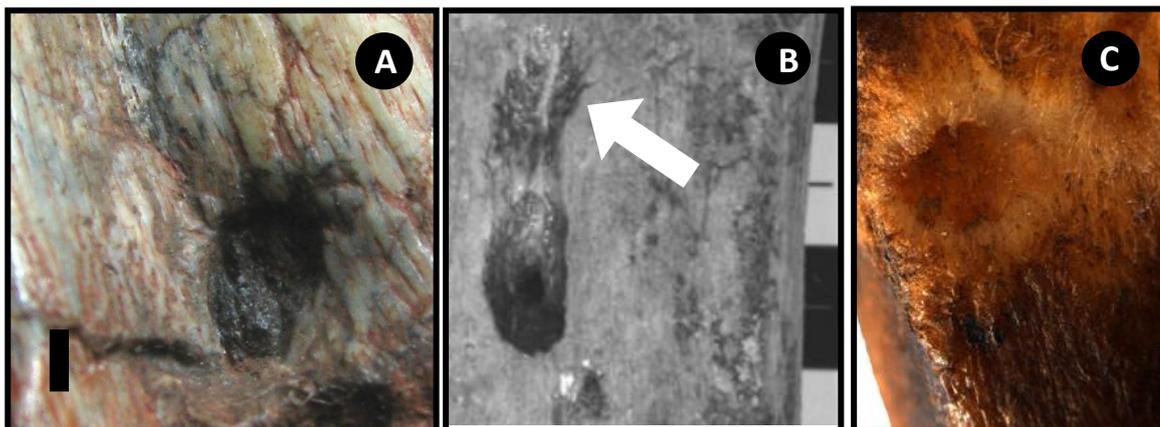


Figura 62. A) Perfuração rasa com estrias (escala 1mm) no espécime 1. B) Perfuração rasa com estrias em ossos atribuída a dermestídeos. Retirado de West & Hasiotis, 2007. C) Perfuração de cupins em osso. Retirado de Backwell *et al.* 2012.

Espécime 02 – Ramo mandibular direito de *Exaeretodon riograndensis* (UFRGS-PV-1177-T)
da Cenozona de *Hyperodapedon*

Agente produtor do canal e das estrias: Inseto indeterminado com marcas similares às de cupins.

Agente produtor da perfuração: Indeterminado.

A degradação óssea superficial, formando pequenos sulcos semelhantes a estrias nos dois canais observados indica a ação de insetos (Figura 63 A). Estas estrias internas são compatíveis com a descrição de *O. mandibulus* (Figura 63 C), porém a largura média deste icnofóssil é menor que a observada no espécime 02 e apresenta menor dano ósseo e formato distinto. Essa similaridade levou Paes *et al.* (2011) a postularem que este icnofóssil fosse tratado como *O. mandibulus*, sendo portanto, o mais antigo registro desta icnoespécie. Ambos os traços podem ser associados à atividade de prospecção alimentar de insetos, porém, o dano ósseo é similar ao observado por Tappen (1994) em ossos de elefantes na floresta tropical de Ituri (Zaire) produzidas por cupins (Figura 63 B). Cupins têm por características distintas mais frequentes o comportamento de roer a superfície dos ossos (BACKWELL *et al.* 2012), de maneira similar à observada no presente espécime. A possibilidade de que cupins sejam possíveis autores destas marcas é baixa, já que a existência deste grupo não é esperada em idades tão antigas e as estriações encontradas não são paralelas. Canais apontados como produzidos por dermestídeos diferem dos presentes neste espécime (Figura 63 D). É válida a criação de nomenclatura nova para designar este padrão, caso ele venha a ser comumente registrado para o Triássico, e sua dissociação ao menos da icnoespécie *O. mandibulus*.

A carcaça deste espécime 02 provavelmente passou por um processo de mumificação, pois os ossos da mandíbula permaneceram articulados e não há evidências de acentuada exposição subaérea. A mumificação é plausível visto que a ação de insetos osteófagos só é registrada nos últimos estágios de decomposição, o que seria incompatível com uma boa articulação da mandíbula ao crânio e deste com as vértebras troncals. Em ambientes semidesérticos, processos de mumificação, como o ressecamento dos tendões e

ligamentos, pode retardar a desarticulação (HILL, 1979) e permitir a chegada de grupos de artrópodes dos estágios finais de decomposição. Isto corrobora a ideia que o ambiente era seco, em pelo menos parte do ano (HORN *et al.*, 2013). Outra hipótese, caso cupins fossem os agentes produtores das marcas, é que a carcaça estivesse soterrada, permitindo a preservação dos elementos ósseos articulados, durante a ação destes insetos.

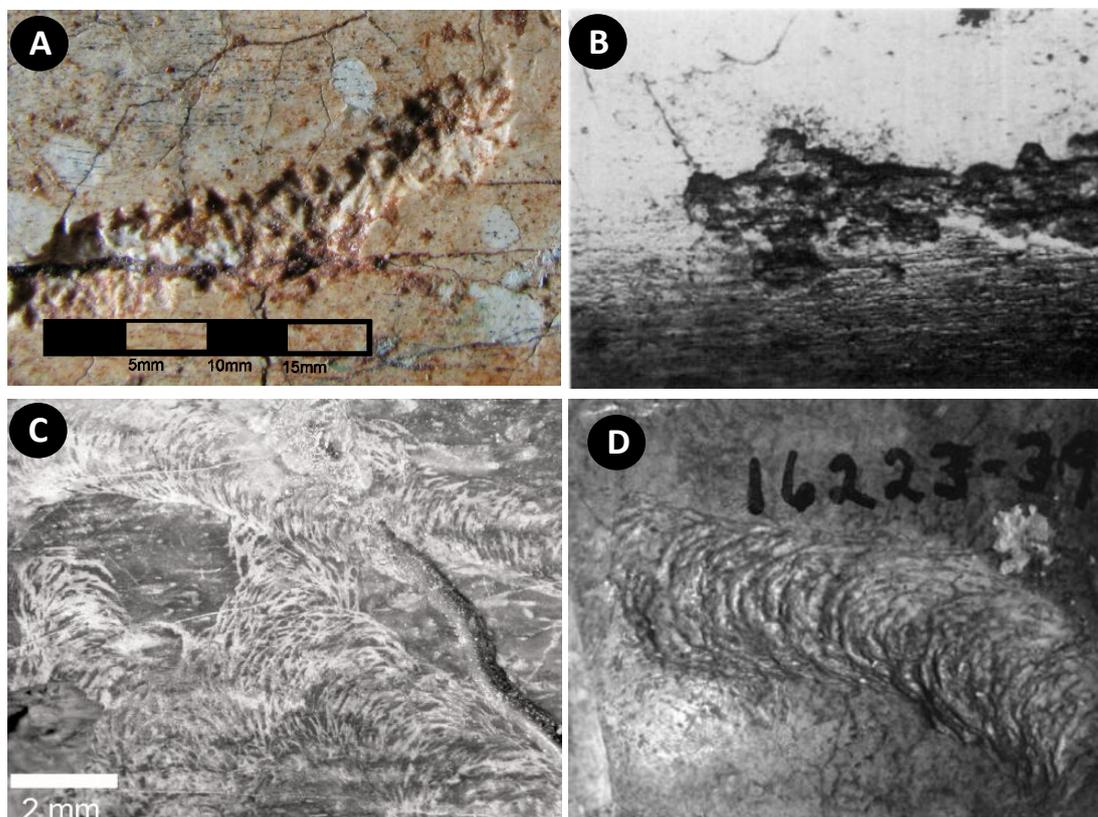


Figura 63. A) Icnito (espécime 02) em discussão neste estudo. B) Marca de canal produzido por cupins, sem escala. Retirado de Tappen 1994. C) *Osteocallis mandibulus*. Retirado de Roberts *et al.* 2007. D) Canais interpretados como marcas de dermestídeos. Retirado de West & Hasiotis, 2007.

A pequena perfuração da porção lateral da mandíbula apresenta microfraturas e fraturas próximas de origem pós-diagnética, isso dificulta a interpretação da produção da marca. Neste caso a origem desta marca é dada como incerta.

Espécime 03 - Tíbia de *Exaeretodon riograndensis* (UFRGS-PV-1194-T) da Cenozona de *Hyperodapedon*

Agente produtor do sulco: São interpretadas como marcas incipientes de consumo de tecidos próximo a área articular, por uma ou mais larvas de insetos indeterminados, provavelmente besouros afins a dermestídeos.

Agente produtor das pontuações: Insetos indeterminados semelhantes a estrias em forma de estrelas de cupins.

Os sulcos observados neste espécime são bastante peculiares (Figura 64 A) similares aos sulcos (*notches*) descritos por West & Hasiotis (2007), possuindo variação da largura, superfície rugosa e se enquadram na largura (Figura 64 B-C) observada em túneis e perfurações por estes autores. São semelhantes aos sulcos observados por Saneyoshi *et al.* (2011) tanto nas medidas quanto na proximidade com uma área articular. Perfurações observadas em outros espécimes da Cenozona de *Hyperodapedon* apresentam medidas compatíveis já que aquelas dos espécimes 04 e 05 apresentam larguras de até 6mm e 4mm, respectivamente.

Um pequeno nódulo ósseo é observado proximalmente ao sulco, podendo se tratar de uma paleopatologia. Algumas marcas de dentes podem assumir uma morfologia semelhante aos sulcos observados no espécime, como observado por Noto *et al.* (2012), porém seu formato é mais irregular (Figura 64 D). Nenhuma fratura ou dano adjacente é observado decorrente destes traços. Neste caso, tentativamente, classifica-se estes traço (sulcos) como marcas de dermestídeos.

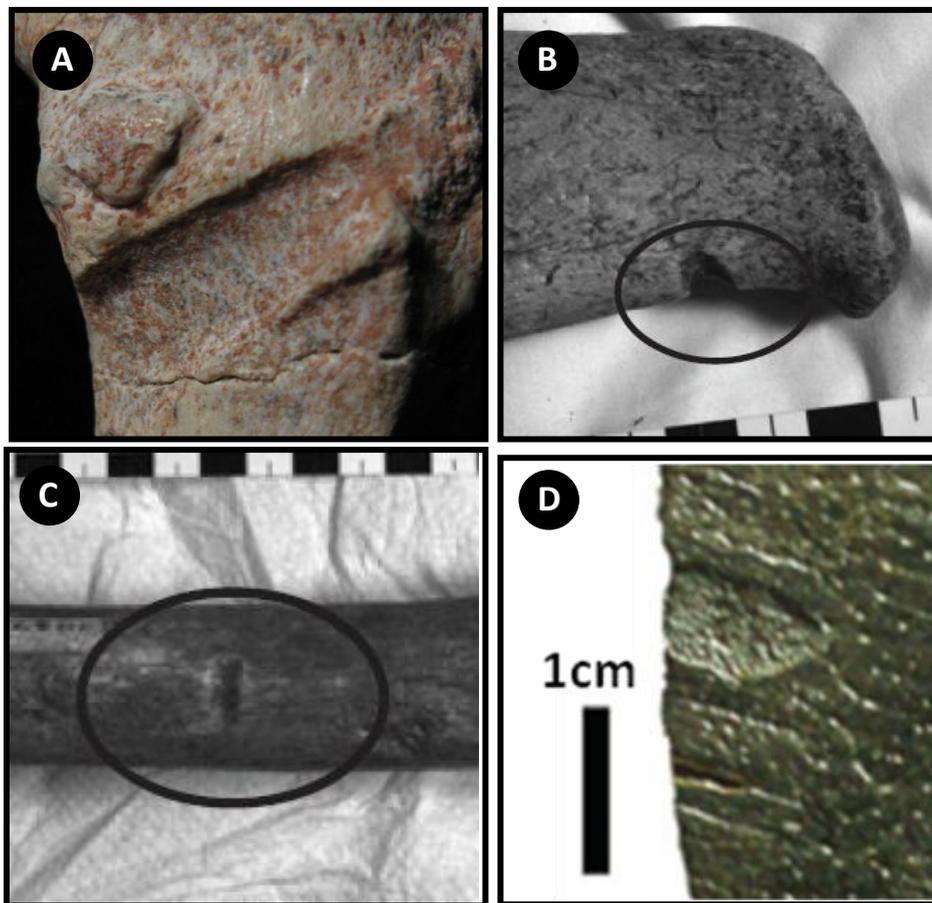


Figura 64. A) Sulcos do espécime 03. B) Sulco em calcâneo de bisão. Retirado de West & Hasiotis, 2007. C) Sulco em metatarsal de bisão. Retirado de West & Hasiotis, 2007. D) Marca interpretada como de dente de crocodiliano. Retirado de Noto *et al* 2012.

Pontuações muito pequenas foram registradas por Hasiotis *et al.* (1999) e vinculadas à ação de dermestídeos. Neste caso elas se apresentam em grandes aglomerados e com variação de diâmetro de até 10 vezes, o que não é observado neste espécime. Perfurações em forma de estrela feitas por cupins podem ser similares a estas marcas. Ainda assim as marcas são compatíveis com marcas de insetos, embora indeterminados.

Espécime 04 – Dinossauro indeterminado 1 (UFRGS-PV-1099-T) da Cenozona de Hyperodapedon

Agente produtor das estrias, perfurações rasas e túneis: Larvas de besouros, compatível com ação de dermestídeos.

A presença de icnitos como canais, estrias e túneis é a evidência mais comum da ação de insetos no material. Este espécime é dentre os analisados aquele que apresenta maior variedade de traços, e, embora não sejam abundantes, esta diversidade só é observada em fósseis de idades bem mais jovens, como em dinossauros do Jurássico Superior (BRITT *et al.*, 2008; BADER *et al.*, 2009). A concentração das marcas na epífise distal representa outra importante característica peculiar deste espécime, já que áreas de articulação são zonas de preferência de perfuração por dermestídeos (BRITT *et al.*, 2008). O sulco no metatarsal (Figura 65 A) é muito similar aos observados por West & Hasiotis (2007) (Figura 65 B), Saneyoshi *et al.* (2011) (Figura 65 C) e no espécime 01, deste estudo. No metatarsal, o sulco está próximo de uma área articular, neste caso sobre um local de inserção de ligamento, e apresenta uma superfície lisa, o que também é observado nos estudos supracitados.

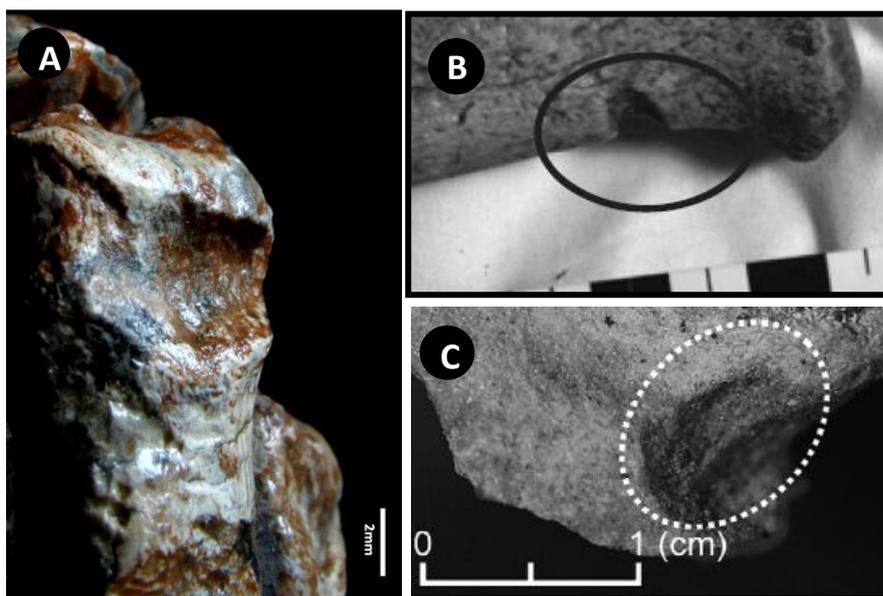


Figura 65. A) Sulco observado no espécime 04. B) Sulco observado em calcâneo de bisão. Retirado de West & Hasiotis (2007). C) Sulco observado em dinossauros do Cretáceo Superior. Modificado de Saneyoshi *et al.* (2011).

As trilhas de estrias (Figura 66 A e 67 A) são similares a outras já descritas sendo observadas tanto em cupins, dermestídeos e até vertebrados (ver Figura 66 B – D e 67 B - D). Estrias de cupins parecem ter um ordenamento mais irregular em termos de sequência e orientação (Figura 66 B e 67 C), entretanto Pomi & Tonni (2011) interpretaram sequências arqueadas de estrias como sendo marcas de cupins (Figura 2B em POMI & TONNI, 2011). Estrias produzidas por dentes de pequenos vertebrados normalmente são maiores que as de inseto e com padrão diferente do observado, já que representam marcas dos dentes superiores e muitas vezes dos inferiores (Figura 67 D). Estrias de dermestídeos e *O. mandibulus* parecem seguir uma orientação e sequência semelhante ao observado no

presente espécime (Figura 66 C e D e F). Uma das trilhas (Figura 66 A) enquadra-se na descrição de *O. mandibulus*, embora não apresente pareamento evidente de estrias, o que identificaria a ação das duas mandíbulas (como visto na Figura 66 C). Não há indicativo de uma mandíbula bidentada ter produzido estas estrias (como visto na Figura 66 D), mas mandíbulas solitárias arqueadas parecem ser evidências da ação de dermestídeos atuais (FERNÁNDEZ-JALVO & MONFORT, 2008) e não de cupins. Estrias de dermestídeos muito similares foram descritas em fósseis por West & Hasiotis, 2007 (Figura 67 B) e Britt *et al.* 2008 (Figura 66 D) e em ossos atuais por Fernández-Jalvo & Monfort, 2008 (Figura 20 C).

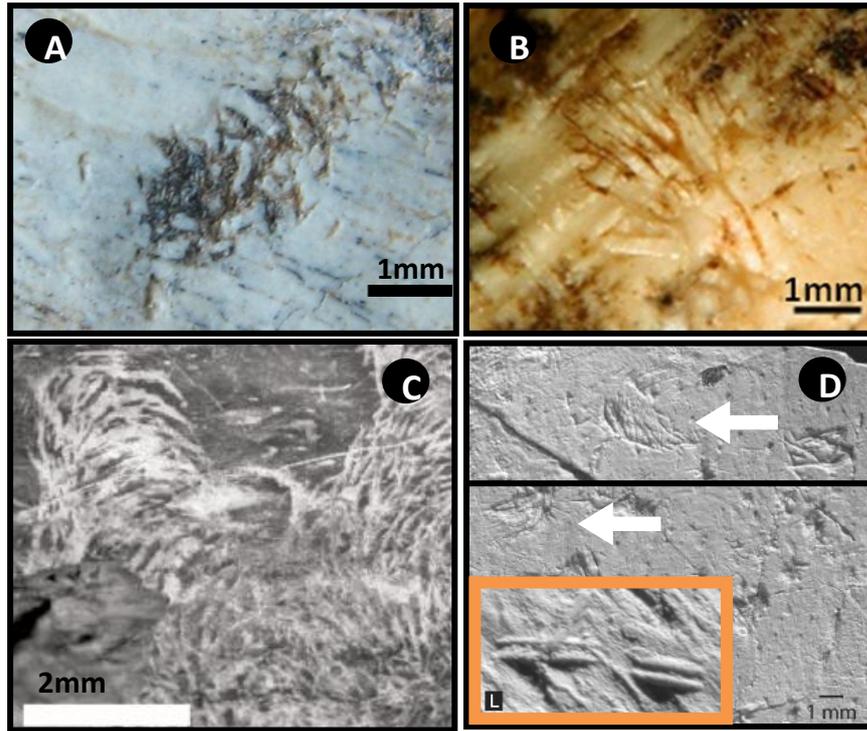


Figura 66. A) Trilha de estrias do espécime 04. B) Aglomerado de estrias atribuído a cupins. Retirado de Backwell *et al* 2012. C) Estrias e arranhões, típicos da icnoespécie *O. mandibulus*. Retirado de Roberts *et al.* 2007. D) Duas porções com aglomerados de estrias e detalhe (L) em maior aumento para estria pareada bidentada (em laranja). Retirado de Britt *et al.* 2008.

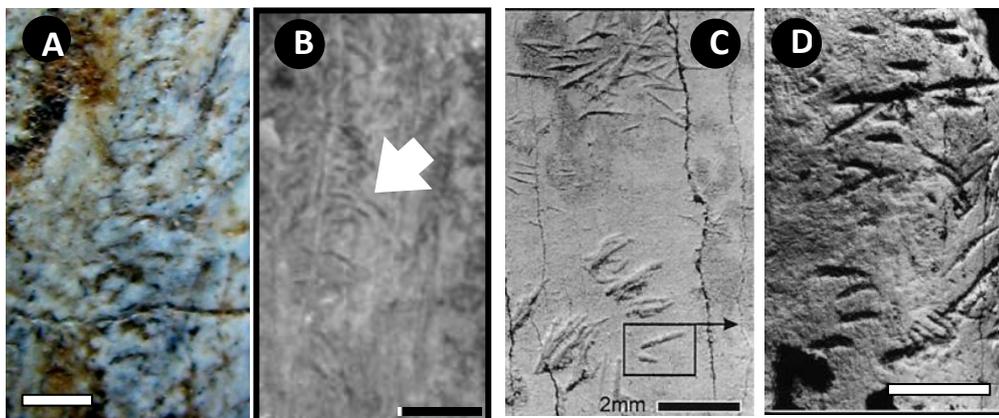


Figura 67. A) Sequência de estrias amostrada no espécime 04. Escala 1mm. B) Perfuração rasa seguida por uma pequena sequência de estrias atribuída à ação de dermestídeos. Retirado de West & Hasiotis, 2007. C) Estrias e aglomerado de estrias apontadas como produzidas por cupins. Retirado de Kaiser 2000. D) Marcas de dentes em fósseis do Mioceno produzidos por um pequeno mamífero. Escala de 1mm exceto em C. Modificado de Cione *et al.*, 2012.

Perfurações rasas são comumente associadas a marcas de dermestídeos (WEST & HASIOTIS, 2007) (Figura 68 B e C), mas marcas com 0,5 a 20mm de eixo maior foram atribuídas a cupins em fósseis de dinossauros do Jurássico Superior (DANGERFIELD *et al.*, 2005) e são observadas em menor frequência em cupins atuais (BACKWELL *et al.* 2012) (Figura 68 D). Entretanto, como visto para o espécime 01, perfurações rasas de dermestídeos não apresentam formato estrelado característico das perfurações de cupins. A perfuração rasa do espécime 04 (Figura 68 A) se encaixa nas medidas das perfurações rasas observadas por Britt *et al.*, (2008) identificadas como de dermestídeos (Figura 68 F). Traços similares foram encontrados em grande número em espécimes do Jurássico Superior, estes com perfurações circulares de 0,5 até 5mm de diâmetro e de 0,01 até 4mm de profundidade, interpretadas como perfurações de dermestídeos (HASIOTIS *et al.*, 1999) (Figura 68 B). Algumas marcas de dentes podem assumir uma forma semelhante (Figura 68 E), mas os padrões de dermestídeos são compatíveis com a marca em discussão.

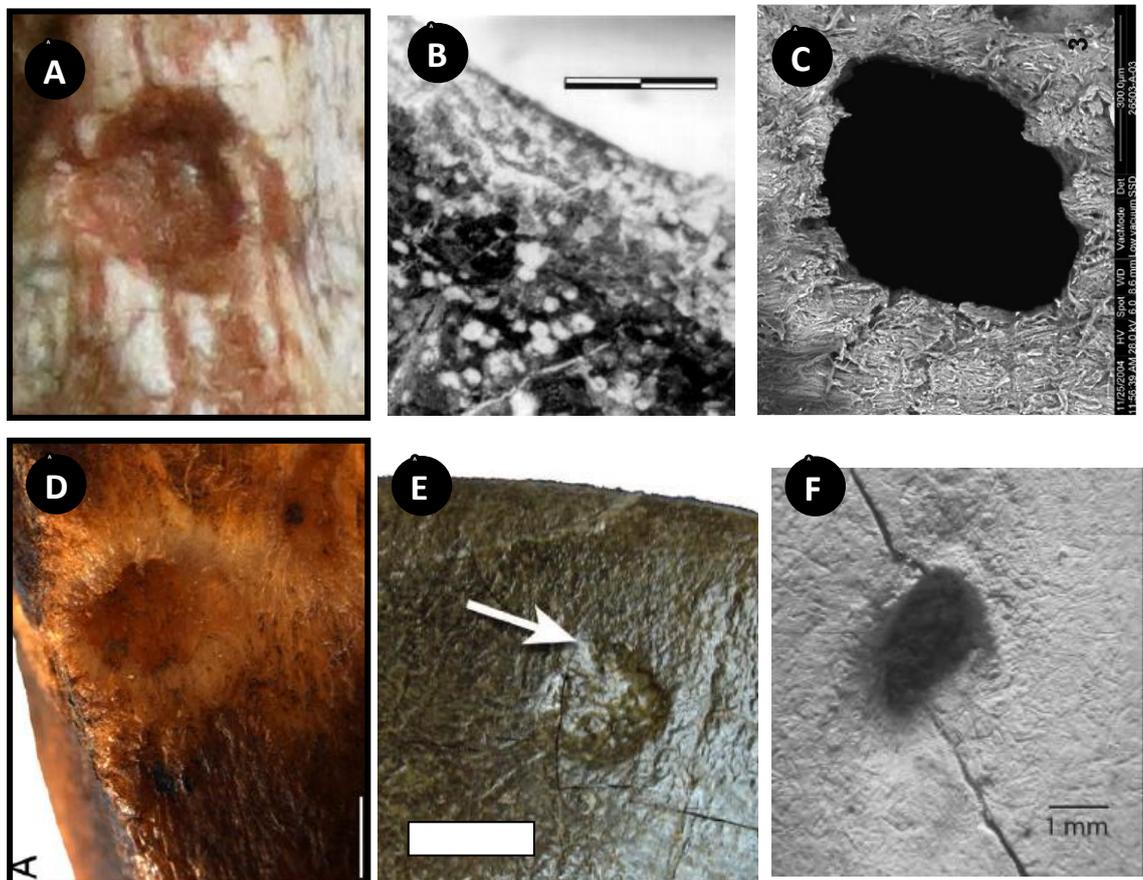


Figura 68. A) Perfuração rasa do espécime 04. B) Perfurações rasas em ossos de dinossauros do Jurássico. Modificado de Hasiotis *et al.*, 1999. C) Perfuração causada por *Dermestes*. Escala de 0,3mm. Modificado de Fernández-Jalvo & Monfort, 2008. D) Perfuração rasa provocada por cupins. Modificado de Backwell *et al.*, 2012. E) Perfurações rasas interpretadas como dentes, e muitas delas associadas à deformação do tecido cortical. Modificado de Noto *et al.* 2012. F) Perfuração observada em osso de dinossauro do Jurássico. Modificado de Britt *et al.*, 2008.

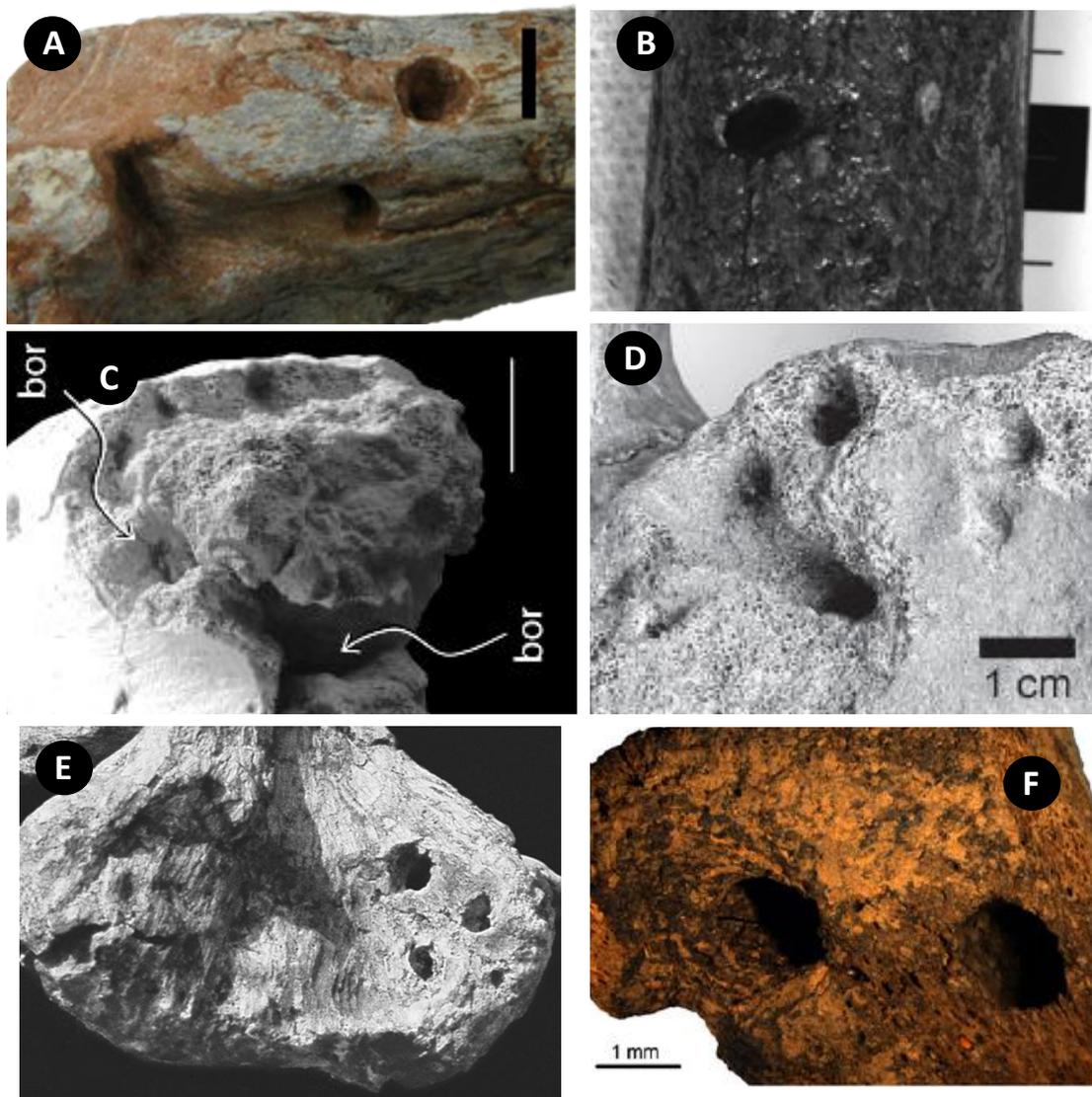


Figura 69. A) Perfuração discutida no espécime 04. B) Perfuração em metapodial de bisão. Retirado de Martin & West, 2007. C) Perfuração (túnel) em epífise distal do úmero de um dinossauro (bor – perfuração, do inglês “boring”). Escala 10mm. Retirado de Britt *et al.*, 2008. D) Perfurações associadas a *C. ornatus* em vértebra cervical de gonfotério. Retirado de Dominato *et al.*, 2009. E) Marcas observadas em dicinodonte do Triássico Médio (Schwanke & Kellner 1999). Imagens cedida por A. Kellner. Perfuração com medida de 6mm. F) Perfurações e destruição óssea causada por cupins. Backwell *et al.*, 2012.

Perfurações deste espécime apresentam de 5,7 até 6mm de maior eixo (Figura 69 A), com pouca irregularidade em suas paredes. São maiores em largura do que as câmaras pupares atuais de *D. maculatus*, porém, são similares àquelas observadas em fósseis do Plioceno (Figura 69 B) (MARTIN & WEST, 1995). São compatíveis com algumas perfurações descritas por Paik (2000), West & Hasiotis (2007), Britt *et al.* (2008) (Figura 69 C), Dominato *et al.* (2009) (Figura 69 D), Huchet *et al.* (2013) e Schwanke & Kellner (1999) (Figura 69 E). Perfurações podem ser produzidas por cupins (Figura 69 F), mas não são as características mais frequentes e estão proximamente associadas à destruição óssea (BACKWELL *et al.* 2012) o que não é observado neste espécime.

A estrutura interna, com diminuição do diâmetro é também observada em marcas de dermestídeos observadas por Huchet *et al.* (2013) (Figura 70 A e B). Estas marcas são atribuídas à ação de dermestídeos (possivelmente dermestídeos maiores que os atuais).

Canais similares aos observados neste espécime são interpretados por outros autores como marcas de dermestídeos (BRITT *et al.*, 2008) ou de insetos (SANEYOSHI *et al.*, 2011). Estes canais estão dentro dos limites de largura observados para canais em ossos de dinossauros do Jurássico Superior (BRITT *et al.*, 2008) e do Cretáceo Superior (SANEYOSHI *et al.*, 2011).

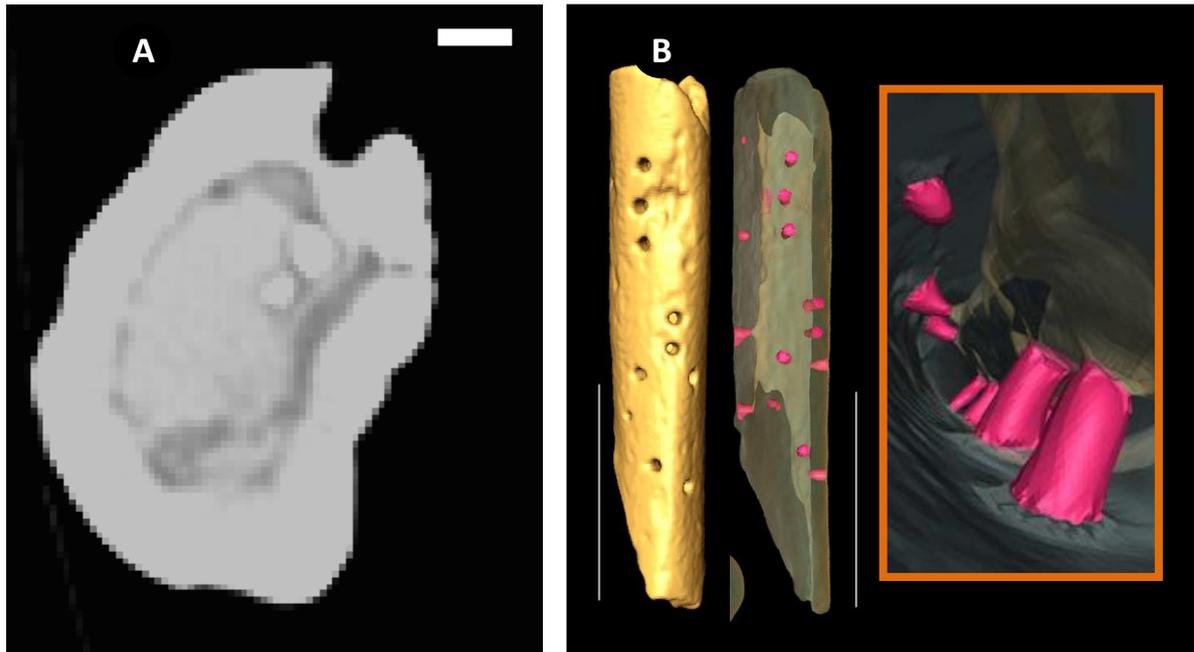


Figura 70. A) Detalhe da perfuração do espécime 04. Escala de 5mm. B) Perfurações interpretadas como de dermestídeos em ossos humanos; detalhe das marcas em laranja. Retirado de Huchet *et al.*, 2013. Escala de 50mm.

Em relação ao espécime 04, poucas informações sobre a posição e a orientação dos ossos entre si e no afloramento foram coletadas, entretanto o grau de articulação do crânio e dos membros indica que a carcaça permaneceu articulada possivelmente devido a dessecação e mumificação dos tecidos. Alguns ossos indicam exposição subaérea acentuada, porém os graus de intemperismo indicam que a carcaça ficou exposta entre um até no máximo 3 anos. Processo semelhante é ilustrado em Hasiotis *et al.* 1999, com o esqueleto de “Big Al”, um *Allosaurus* (terópode) do Jurássico Superior, com diversas marcas atribuídas a dermestídeos, que juntamente com a posição da carcaça indicam que esta permaneceu bastante tempo exposta subaereamente em um ambiente quente e seco antes do soterramento.

Espécime 05 – Dinossauro Indeterminado 2 (UFRGS-PV-0715-T) da Cenozona de *Hyperodapedon*

Agente produtor da perfuração, sulco e degradação óssea: Indeterminado; provavelmente ação de insetos.

As marcas neste espécime são semelhantes a perfurações de dermestídeos e cupins, conhecidos por perfurar e causar degradação óssea. Marcas de dentes podem assumir formato semelhante. Dado ao intemperismo e abrasão dificultar a análise, e pela falta de traços mais diagnósticos, a esta marca atribui-se um agente indeterminado, provavelmente relacionado a marcas de insetos. Pela localização das marcas e pela falta de fraturas nas vértebras, a ação de vertebrados foi descartada.

Espécime 06 – Arcossauro indeterminado (MMACR-PV-012-T) da Cenozona de *Riograndia*

Agente produtor das perfurações rasas: Indeterminado podendo estar vinculado a marca de dentes ou insetos.

Agente produtor das perfurações e túneis: O formato e a largura dos traços são compatíveis com a ação de dermestídeos. A borda irregular da abertura, provavelmente, reflete o efeito da mandíbula de dermestídeos (Fernández-Jalvo & Monfort, 2008).

Agente produtor das perfurações irregulares e em forma de “gota” ou seguidas por arranhões: O formato destas marcas é compatível com a ação de dentes de vertebrados, possivelmente de arcossauros.

Agente produtor dos arranhões longitudinais: Indeterminado provavelmente vinculado à atividade de pisoteio.

Agente produtor das fraturas: Ação de vertebrados, ação de intemperismo e possivelmente de pisoteio.

Perfurações rasas estreladas características de cupins são distintas das marcas observadas neste espécime (Figura 71 A), porém, perfurações rasas um pouco menores, sem estrias, também podem ser produzidas em menor frequência por cupins (Figura 71 B) (KAISER, 2000; BACKWELL *et al.*, 2012). As bordas das perfurações rasas do Fragmento 08 parecem apresentar algum desgaste, dificultando o diagnóstico. Perfurações rasas podem também ser produzidas por dentes ou dermestídeos (Figura 71 C). Devido à associação destas marcas com outras de outros fragmentos interpretadas como agentes diferentes, estes traços são dados como de origem indeterminada.

Os túneis e perfurações observadas nos fragmentos 06 e 07 (Figura 72 A) apresentam o mesmo diâmetro, com variação de apenas 0,1mm. Possivelmente o mesmo agente produtor é o responsável por tais as marcas, sendo elas um pouco maiores que as medidas das câmaras pupares de dermestídeos atuais (entre 2,10 e 3,75mm). Estas perfurações são compatíveis com aquelas descritas por Britt *et al.* (2008) para fósseis do Jurássico Superior (Figura 72 B), onde chegam a atingir 45mm de profundidade, mais que o dobro da profundidade observada nestes fragmentos. As marcas do arcossauro aqui analisadas são similares àquelas observadas por West & Hasiotis (2007) para bisões recentes e por Paik (2000), inclusive com largura compatível e sem ornamentação nas paredes das perfurações.

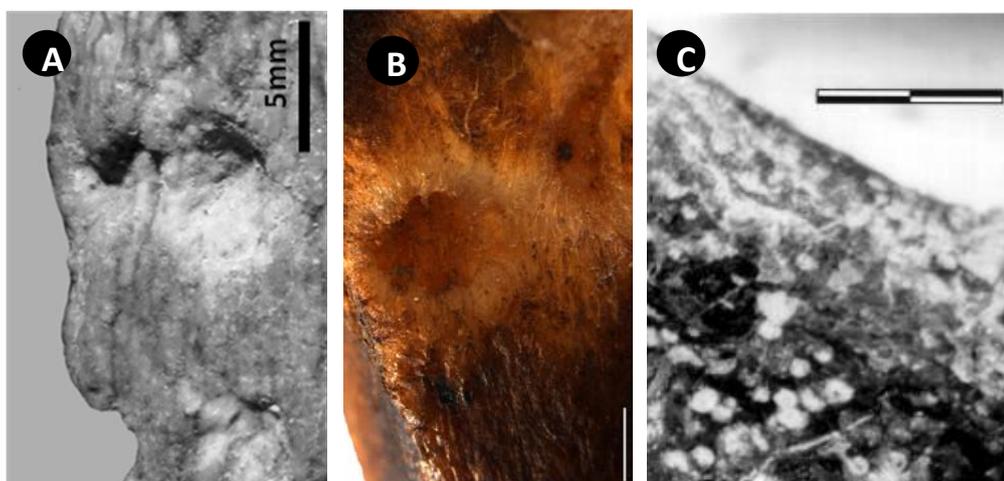


Figura 71. A) As 3 perfurações rasas do Fragmento nº 07 do espécime 06. B) Perfuração rasa em formato de estrela atribuída a cupins. Escala de 2mm. Retirado de Backwell *et al.*, 2012. C) Perfurações rasas interpretadas como marcas de dermestídeos. Modificado de Hasiotis *et al.*, 1999.

As medidas de largura, profundidade e o formato são compatíveis com algumas marcas associadas a *C. ornatus* em gonfotérios do Pleistoceno brasileiro (DOMINATO *et al.* 2009) e a túneis (Figura 72 C), com largura média de 4,5mm, observados associados aos espécimes-tipo deste icnotáxon (ROBERTS *et al.* 2007). Entretanto o formato característico de *C. ornatus* não é identificado nestes fragmentos. Em todos estes casos (exceto em ROBERTS *et al.* 2007), perfurações deste tipo foram atribuídas a dermestídeos, interpretação também adotada neste estudo.

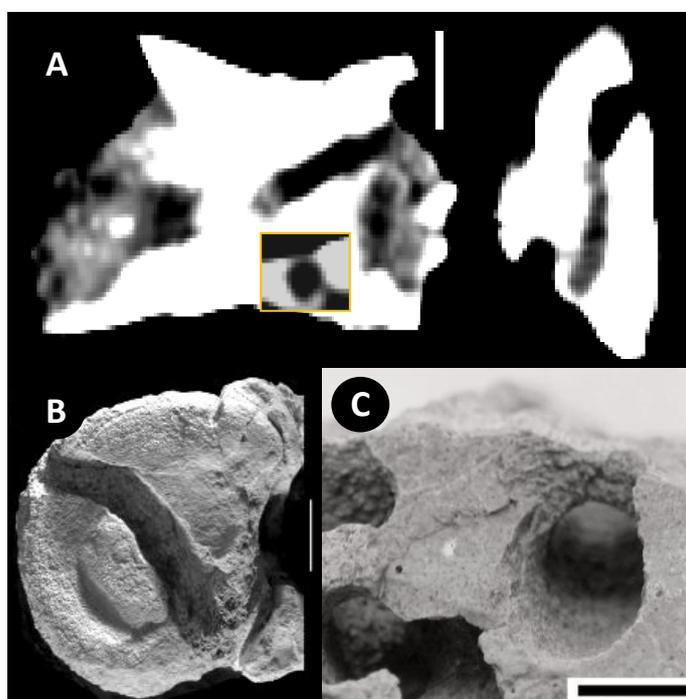


Figura 72. A) Perfurações observadas neste espécime nos fragmentos 06 e 07 a partir de tomografia computadorizada. Escala 1cm. B) Canal observado em dinossauro do Jurássico atribuído a dermestídeos. Modificado de Britt *et al.* 2008. C) Túneis observados em ossos do Cretáceo Superior onde também ocorre *C. ornatus*. Modificado de Roberts *et al.* 2007.

As perfurações que apresentam uma carena, nos fragmentos nº 01 (Figura 73 A) e 10 (Figura 73 B), são características de perfurações produzidas por dentes de vertebrados (Figura 73 C). São semelhantes às marcas produzidas por arcossauros na escápula do dicinodonte *Jachaleria* (Figura 73 D) desta mesma cenozona, discutidas por Vega-Dias & Schultz (2007), que apresentam comprimento entre 4 e 11,6mm e largura de 3 a 4mm. A largura das perfurações nestes fragmentos, entretanto, é um pouco maior (5,2 ou 5,5mm). Em fósseis do Triássico Médio, o icnofóssil *Mandaodonites coxi* é interpretado como marcas de arcossauros, possivelmente de raias (CRUICKSHANK, 1986), mas difere das marcas observadas nos fragmentos 01 e 10 pela distância entre os dentes e sua dimensão (diâmetro individual 3,5 e 10,5mm).

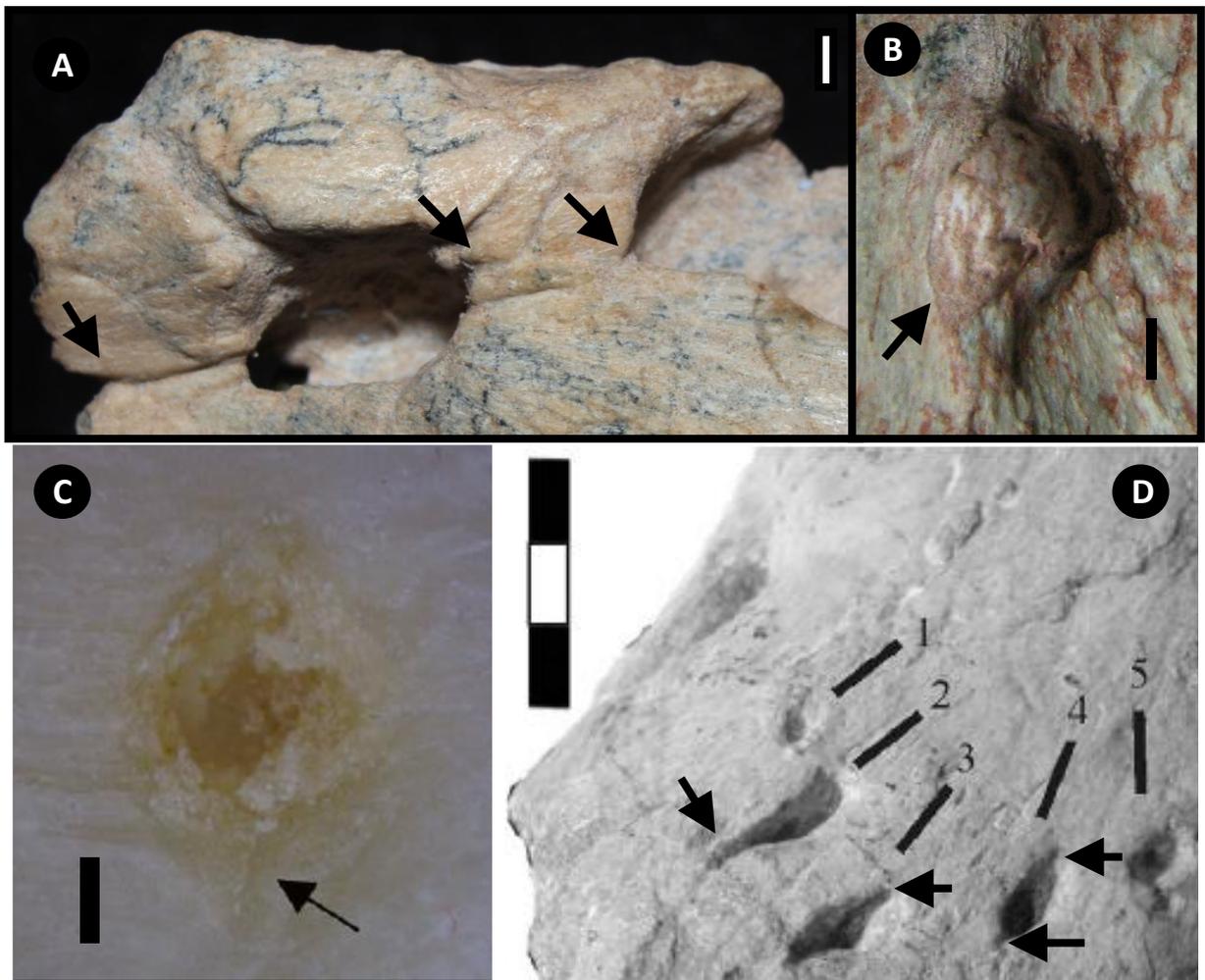


Figura 73. A e B) Perfurações com bissecções nos fragmentos nº 01 e 10, respectivamente. Escala 2mm. C) Marca bissectada em um lado da perfuração produzida por crocodilo em estudo experimental. Escala 1mm. Modificado de Baquedano *et al.*, 2012. D) Marcas reportadas por Vega-Dias & Schultz (2007).

Os arranhões longitudinais presentes no fragmento nº 10 (Figura 74 A e B) são semelhantes àqueles descritos por Budziszewska-Karwowska *et al.* (2010), em dicinodonte do Triássico Superior da Polônia (Figura 74 C e D), inclusive com desvios ao final dos arranhões (Figura 74 B e D). Isto é interessante, dado que ambos os espécimes, brasileiro e polonês, são quase correlatos temporalmente, coincidindo também com os eventos de marcas de dentes reportado por Vega-Dias & Schultz 2007 no dicinodonte *Jachaleria*. O dente isolado de arcossauro encontrado associado aos fragmentos do espécime 06 (Figura 74 E), possui largura inferior à observada nas perfurações nos ossos, podendo representar um dente do autor das marcas. Entretanto, este material pode representar um dente pertencente ao próprio espécime em questão. Novas análises deverão ser feitas para elucidar estas questões.

As fraturas observadas nestes fragmentos e em diversos outros do espécime (MMACR-PV-012-T) provavelmente foram produzidas anteriormente ao transporte, podendo estar relacionadas à predação ou necrofia por vertebrados. Perda ósea e fraturas são comumente produzidas durante mordidas e atividade de roer as extremidades dos ossos (BUDZISZEWSKA-KARWOWSKA *et al.*, 2010). Embora o transporte hidráulico seja um agente importante na seleção deste material as fraturas não são modificações características produzidas em sistemas fluviais (BEHRENSMEYER 1982; BEHRENSMEYER, 1991). O arranhão longitudinal no fragmento 08, pode ter sido produzido não pela ação de dentes, mas por pisoteio.

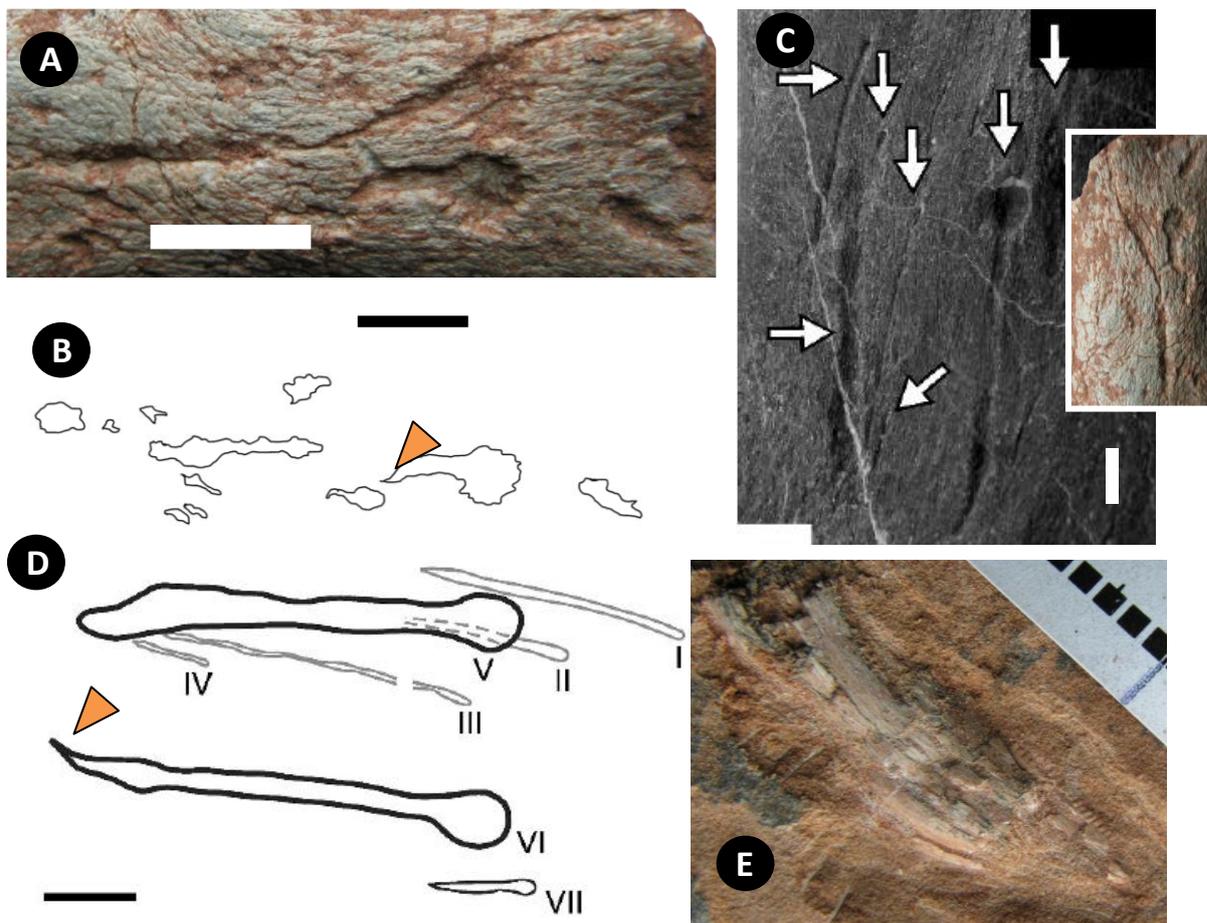


Figura 74. A) Arranhões observados no fragmento nº 10. B) Desenho interpretativo dos arranhões observados no fragmento nº10. Seta indica desvio do arranhão. (*continua*)

Figura 74 (continuação). C) Arranhões interpretados como marcas de dentes de arcossauros do Triássico Superior da Polônia. Modificado de Budziszewska-Karwowska *et al.* 2010. D) Desenho interpretativo dos arranhões interpretados como marca de dentes do Triássico Superior da Polônia (seta indica desvio do arranhão). Modificado de Budziszewska-Karwowska *et al.* 2010. Escala 1cm. E) Dente isolado encontrado junto aos fragmentos do espécime 06.

Todas essas modificações ósseas apontam para um longo período de exposição da carcaça antes do soterramento. A ordem esperada das modificações é (Figura 75): a quebra e perfuração dos ossos por predadores e necrófagos de grande porte; a ação de dermestídeos; e por fim a produção das marcas de intemperismo. Isto requer, ao menos, um mês para a produção das marcas de larvas de dermestídeos, e aproximadamente 4 anos para algumas das marcas de intemperismo (sensu BEHRENSMEYER, 1978) observadas em alguns dos fragmentos. Os efeitos do transporte podem ter importância no início ou no final deste modelo.

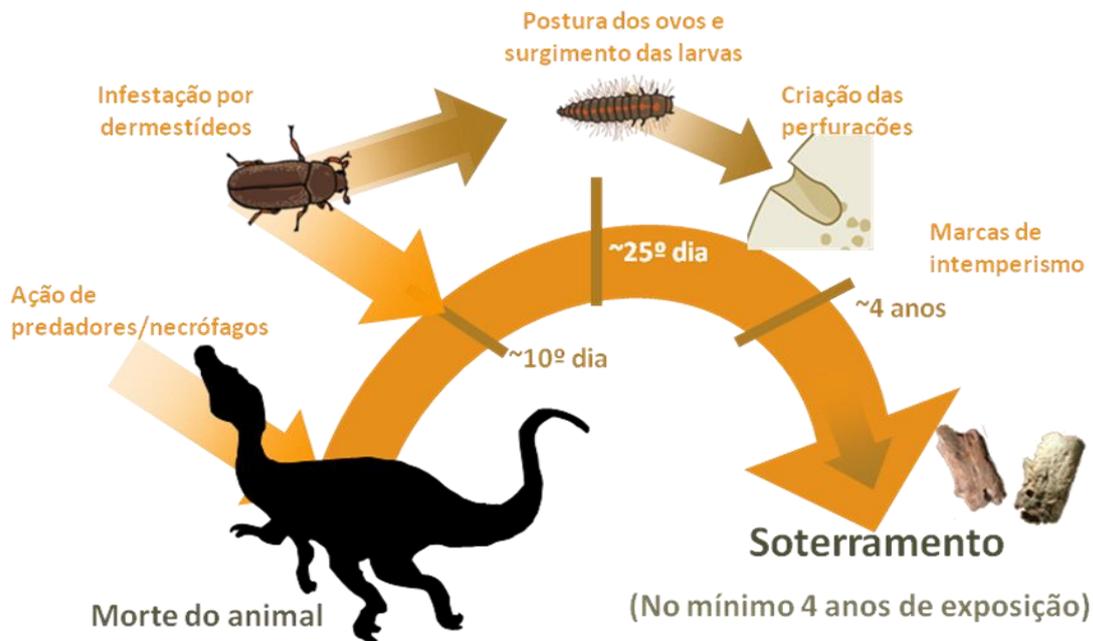


Figura 75. Modelo tafonômico proposto para o espécime 06, levando em consideração as marcas de intemperismo e as marcas de insetos em um ambiente árido.

O grau de intemperismo dos fósseis analisados e as marcas de insetos são semelhantes aos descritos por Saneyoshi *et al.* (2011) para vertebrados fósseis de ambientes desérticos. O afloramento “Sítio Janner”, em Agudo (Cenozona de *Hyperodapedon*) é o que apresenta o maior número de espécimes contendo marcas de insetos e com todos os ossos exibindo grau de intemperismo de até 1, o que indica que as carcaças ficavam expostas tempo suficiente para ressecar, e, muitas vezes, mumificar (por exemplo, espécimes 02 e 04) até a chegada dos insetos. Os padrões mais recorrentes dos traços são as estrias presentes em quatro espécimes, sendo os fósseis da Cenozona de *Hyperodapedon* (espécimes 02, 03 e 04) aqueles que apresentam mais diversidade de morfótipos de icnofósseis. O espécime 04, coletado no “Sítio Janner”, é aquele que apresenta o maior número e diversidade de traços (Figura 76), o que só é observado em vertebrados a partir do Jurássico (BRITT *et al.*, 2008). A ausência de marcas de insetos em outros vertebrados fósseis das sequências sedimentares em questão deve decorrer de histórias tafonômicas distintas nestes ambientes, tal como carcaças d’água, ação de necrófagos, soterramento rápido e interação com corpos d’água ou umidade elevada e pelo difícil reconhecimento dos traços.

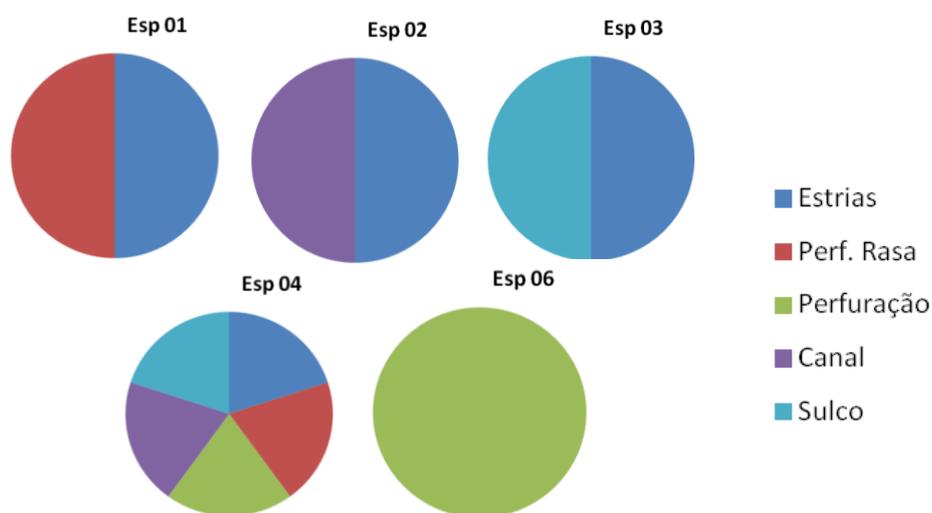


Figura 76. Gráficos demonstrando os diferentes padrões dos seis espécimes estudados com marcas seguramente identificadas como de insetos. A quantidade das marcas não foi levada em consideração.

Estes registros atestam a presença de grupos de insetos osteófagos no Triássico Médio e Superior e seu envolvimento nos processos de esqueletonização de carcaças de vertebrados. Todos os traços podem ser considerados como Fodinichnia, que corresponde a atividades de alimentação ou prospecção alimentar (Figura 77). Segundo Britt *et al.* (2008), perfurações e perfurações rasas no osso cortical são tentativas incipientes do inseto em atingir a porção esponjosa do osso, mais nutritiva e rica em lipídios. Os canais observados nos espécimes 02 e 04, mesmo que produzidos por agentes diferentes, devem representar a atividade de prospecção (*harvesting/mining*) e consumo de tecidos, visto que estão em áreas de articulação óssea e de inserção muscular (Figura 77). Nos espécimes 01, 04 e 05 muitas perfurações também se localizam próximas ou em zonas de articulação, o que sugere que tecidos remanescentes nestas áreas (cartilagem e ligamentos) podem também ter sido consumidos (como observado por BRITT *et al.* 2008), característica esta bastante associada a atividade de dermestídeos. As perfurações nos espécimes 04 e 06 podem representar tentativas de formação de pupa (Cubichnia) destes organismos, mas carecem da morfologia padrão.

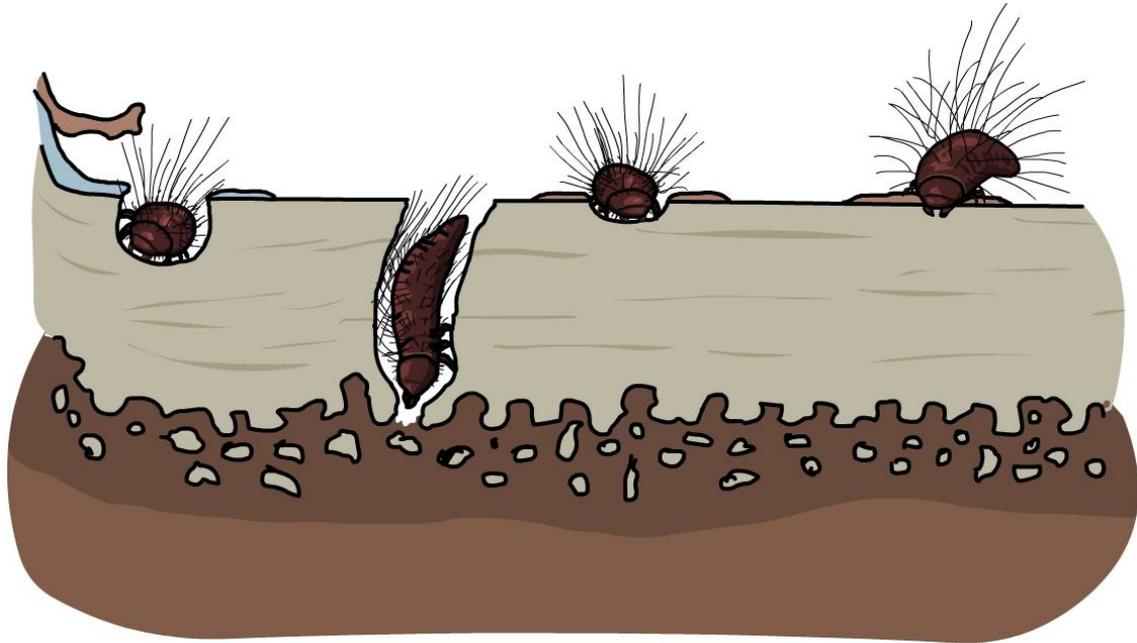


Figura 77. Padrões de atividade propostos como atividade de alimentação: ação de prospecção formando sulcos e canais; tentativas de chegar à região medular (perfuração e perfuração rasa) e consumo de tecidos (Estrias).

Estes icnofósseis evidenciam uma intrincada interação entre insetos e vertebrados no início do Mesozoico, o que pode estar ligado a mudanças ecológicas ocorridas durante este período, e fornecem novas informações tafonômicas para os ambientes deposicionais do Triássico do Rio Grande do Sul. Completam a lacuna, existente até então, entre o registro de Schwanke & Kellner (1999) do Triássico Médio e os registros conhecidos para o início do Jurássico. No Jurássico Médio perfurações rasas ovóides (0,5 a 20mm de largura) associadas a cupins foram discutidas informalmente por Dangerfield *et al.*, (2005). Estes registros, somados aos apresentados neste trabalho, são as mais antigas evidências paleoicnológicas do comportamento osteofágico de insetos.

Os icnofósseis registrados nos vertebrados aqui estudados demonstram uma variedade de traços que pode, sem dúvida, representar a atividade de mais de um grupo de insetos. West & Hasiotis (2007) observaram que mais de um grupo pode deixar marcas em uma mesma carcaça. As marcas compatíveis com a de dermestídeos e aquelas similares as de cupins, analisadas no presente trabalho, sugerem que representantes basais destes grupos estavam presentes já no Triássico. Outras marcas, indeterminadas, porém, podem ter sido produzidas por insetos que não deixaram fósseis corpóreos ou comportamento osteofágico nos seus representantes atuais. Além disso, um grupo existente no Triássico (possivelmente um tipo de besouro) poderia simplesmente, produzir traços mímicos aos de grupos atuais.

Correlacionar a produção de um icnofóssil ao comportamento de organismos atuais, mediante sólidas evidências da sua similaridade, é o principal mecanismo de interpretação deste tipo de estudo (BRITT *et al.* 2008). Genise *et al.* (2005), entretanto, afirmam que embora traços de insetos possam ser atribuíveis a registros de grupos atuais, a extrapolação deste método é pouco segura, e inferências ambientais e evolutivas, nestes casos, podem ser problemáticas (BROMLEY *et al.*, 2007). Bromley *et al.* (2007) afirmam que

análises insuficientes de marcas de insetos-chave, com história evolutiva bem conhecida, como, por exemplo os cupins, pode validar erroneamente uma hipótese de um estudo.

Devido à carência de dados experimentais e atualísticos, buscou-se, neste trabalho, muitas vezes similaridades com icnofósseis já descritos. Isto incorre na interpretação de seus agentes produtores dada pelos autores dos estudos publicados. Em muitas publicações, discutem-se os agentes produtores mediante poucas referências atualísticas e, muitas vezes, sem comparações ou mesmo menção a distinção entre marcas de cupins, dermestídeos e outros insetos. Isto pode ter levado alguns autores a conclusões precipitadas, visto que não há consenso geral entre os padrões atribuídos a dermestídeos e cupins, entre os diferentes estudos. Por exemplo, Dangerfield *et al.* (2005) afirmam que perfurações rasas sem formato de estrela, em fósseis do Jurássico, são características de cupins já que, segundo estes autores, dermestídeos apenas produzem câmaras com formato de frasco, o que não foi observado até o momento em ossos atuais. Autores como Paik (2000), descreveram perfurações de até 7mm associadas a escavações nos sedimentos próximos de mesmo tamanho e vincularam ambas as marcas como produzidas por dermestídeos. Entretanto Derry (1911), Dangerfield *et al.* (2005) e Huchet *et al.* (2011) observaram que a associação com buracos nos sedimentos próximos é uma evidência da atividade de cupins, não de dermestídeos. A Formação Morrison, do Jurássico Superior, possui diversos casos de traços associados a insetos e interpretados como marcas de dermestídeos, segundo Britt *et al.* (2008). Entretanto, a maioria destes traços pode, como visto em Dangerfield *et al.* (2005), ser atribuído à atividade de cupins (exceto, segundo o autor, Hasiotis *et al.*, 1999). É necessário que mais estudos sejam feitos para elucidar estas incongruências, bem como apontar outros insetos osteófagos atuais ainda desconhecidos, já constatados, como apontado por Britt *et al.* (2008).

As marcas atribuídas a dermestídeos nos espécimes discutidos são suportadas pela comparação com as estrias e perfurações provocadas em ossos atuais e de perfurações em fósseis atribuídas ao grupo. Partes corpóreas de insetos possuem baixo grau de preservação em muitos ambientes continentais (HASIOTIS & DUBIEL, 1995) e, no caso da Sequência Santa Maria 1 e 2, a subamostragem também pode explicar a ausência de fósseis corpóreos de dermestídeos ou grupos afins.

Iconofósseis podem constituir o único acesso ao registro mais antigo da presença e atividade de um grupo (HASIOTIS & DUBIEL, 1995) e sabe-se que, provavelmente, o comportamento de dermestídeos ancestrais era semelhante ao atual, já que muitas linhagens retiveram seus principais traços ecológicos (ZHANTIEV, 2009). A interpretação dos espécimes 01, 03, 04 e 06, como marcas de dermestídeos, implica na ampliação temporal do grupo em aproximadamente em 130 milhões de anos (desde o registro fóssil mais antigo para o grupo), quase 80 milhões de anos a mais para o registro fantasma já proposto por iconofósseis em tecidos ósseos (Figura 78). Estes dados, entretanto, corroboram os estudos de Beal & Zanthiev (2001) e Kisievola & Mchugh (2006), que propõem que ao menos algumas tribos dentro de Dermestidae, principalmente Dermestini (ZHANTIEV, 2012 comunicação pessoal), tiveram origem de um ancestral Gondwânico ou mesmo anterior à fragmentação do Pangea, talvez tão antigo quanto o Permiano (BEAL & ZANTHIEV, 2001) (Figura 78). Estes ancestrais seriam os agentes produtores mais prováveis para as marcas atribuídas a dermestídeos observadas neste trabalho.

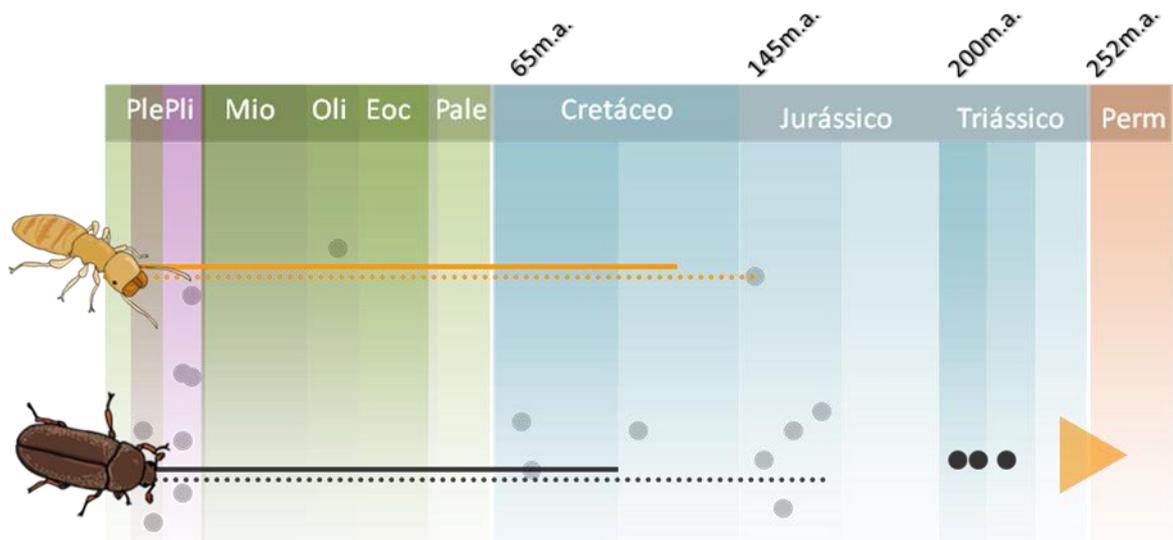
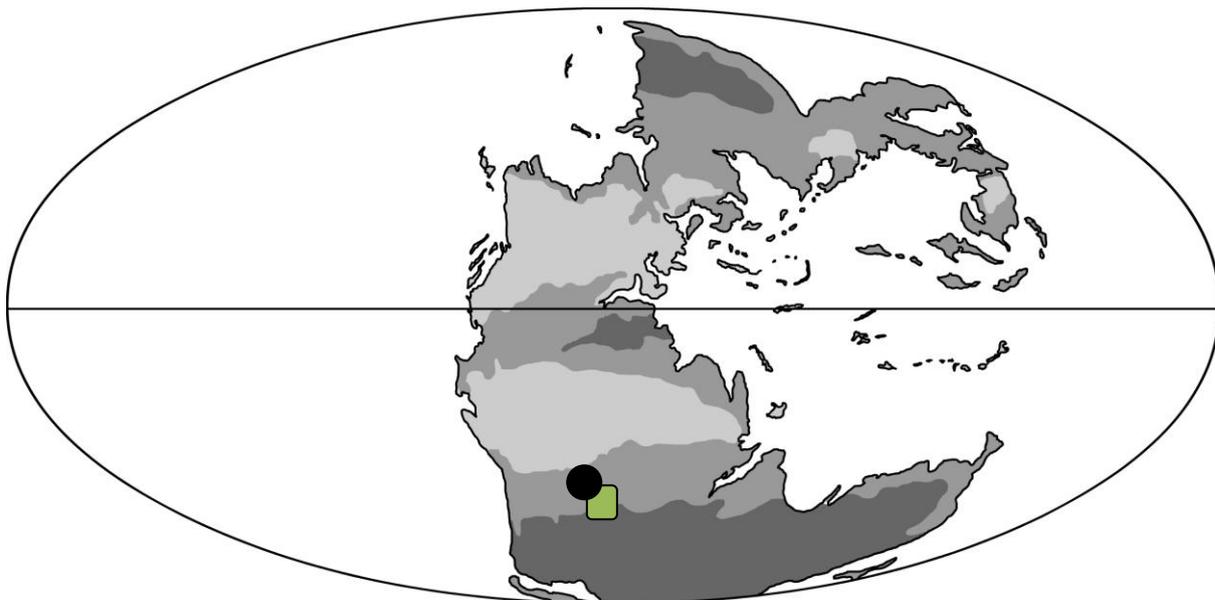


Figura 78. Distribuição temporal do registro corpóreo de cupins (linha amarela) e dermestídeos (linha preta) e do registro das marcas em ossos linhas pontilhadas. Círculos cinza representam publicações em que marcas foram interpretadas como destes grupos e círculos pretos representam as três cenozonas amostradas neste trabalho contendo marcas de dermestídeos. O triângulo representa a proposta de origem dos dermestídeos feita por Beal & Zhantiev (2001).

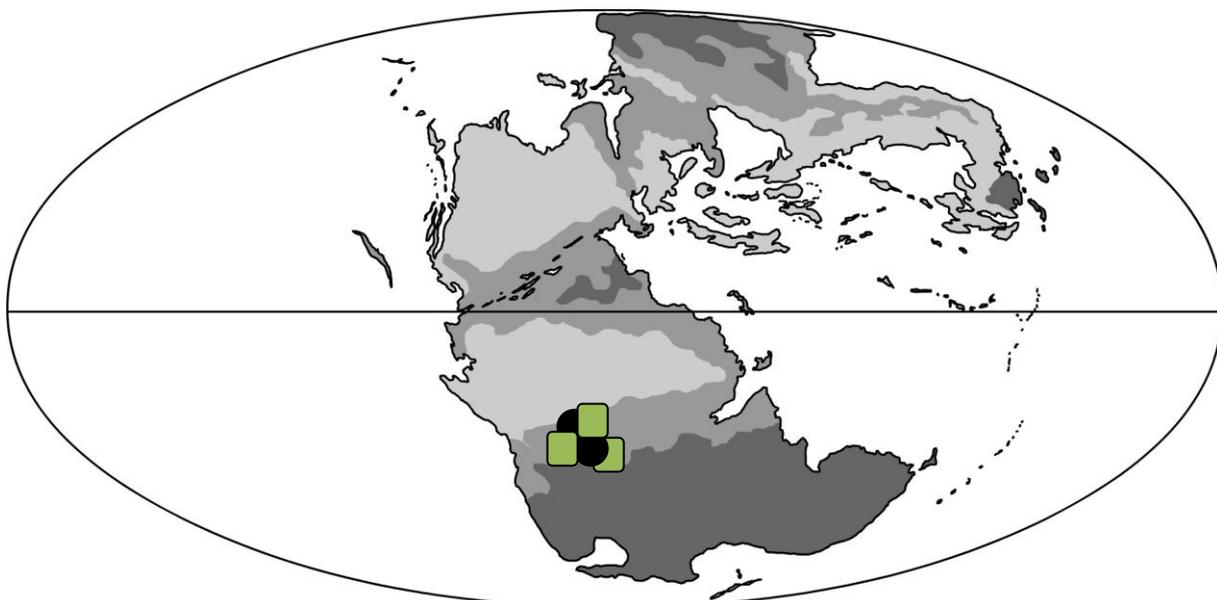
Muitas vezes o registro icnofóssil antecede o registro corpóreo de seus produtores, por exemplo, *Celliforma dakotensi* representa ninhos de abelhas do Cretáceo Superior, e pré-data o registro das partes corpóreas fósseis do grupo em 25 milhões de anos (ELLIOT & NATIONS, 1998; GENISE *et al.*, 2005). Entre as pegadas de vertebrados, algo semelhante ocorre: com tetrápodes basais, em 18 ou 10 milhões de anos (NIEDZWIEDZKI *et al.*, 2010); com sinápsidos basais, em 10 ou 5 milhões de anos (VOIGT & GANZELEWSKI, 2009); com dinossauriformes, em 5 ou 9 milhões de anos (BRUSATTE *et al.*, 2011).

O Triássico foi um período de transição entre os antigos ecossistemas e os modernos (FRASER & SUES, 2011). É possível que dermestídeos arcaicos estivessem se estabelecendo como agentes necrófagos xerófilos de ambientes mais áridos durante o Triássico Médio e Superior (Figura 79), como proposto por Zhantiev (2009), sendo as marcas observadas neste estudo, a evidência icnofóssil desta atividade. É interessante que Zhantiev (2009) propõe que este grupo, nesta fase, passou a explorar carcaças de vertebrados de pequeno para grande porte, o que pode também ser observado neste estudo. Possivelmente as estações mais áridas destes ecossistemas triássicos eram rigorosas o bastante para diminuir a oferta de alimento e substrato para formação das pupas, aumentando a atuação de insetos nos tecidos ósseos, como observado por Roberts *et al.* (2003). As marcas dadas como indeterminadas devem corresponder à atividade de um grupo desconhecido de inseto do Triássico, possivelmente besouros, dada sua diversidade ecológica já neste período (FRASER & SUES, 2011). Entretanto, caso novas evidências sugiram que cupins tenham uma origem no início do Mesozoico, algumas marcas deverão ser revistas.



Triássico Médio (240 milhões de anos)

Este trabalho (espécime 01) e Schwanke & Kellner (1999)



Triássico Superior (220 milhões de anos)

Este trabalho, espécimes (02, 03, 04, 05, 06).

Figura 79. Distribuição temporal dos novos registros para o Triássico de marcas de insetos em ossos de vertebrados atribuídos a insetos (■) e dermestídeos (●). Cores identificam padrões climáticos, cinza escuro (mais úmido), cinza (influenciado por clima úmido) e cinza claro (árido). Mapas modificados de Blakey (2006).

8 CONCLUSÃO

Este trabalho registra diversos traços inéditos atribuídos a insetos em fósseis de vertebrados de ambientes terrestres, de três cenozonas da Supersequência Santa Maria: Cenozona de *Santacruzodon*, *Hyperodapedon* e *Riograndia*. Nesta última, também foram registradas marcas de dentes de vertebrados atribuídos a arcossauros. Perfurações ovoides rasas, estrias, canais e perfurações são os traços associados a marcas de insetos, sendo a maior variedade de morfótipos encontrada no afloramento “Sítio Janner”, da Cenozona de *Hyperodapedon*, onde três espécimes apresentam icnofósseis. A produção destas marcas está associada à atividade alimentar de larvas de besouros, possivelmente ancestrais do grupo Dermestini (Coleoptera), o que corrobora a origem do grupo durante o início do Mesozoico. Outros traços parecem mímicos daqueles produzidos por cupins, sendo este mais um registro icnofóssil do início do Mesozoico a apontar a existência de traços miméticos do grupo. Entretanto, outros insetos, provavelmente besouros, podem ser os autores destas marcas. Este estudo preenche a lacuna temporal entre as marcas de insetos mais antigas, do Triássico Médio, e aquelas conhecidas no Jurássico. Estes novos dados fornecem evidências da interação entre insetos/vertebrados e vertebrados/vertebrados para os ecossistemas do Triássico Médio e Superior, além de agregar novas informações tafonômicas e paleoambientais para estes sistemas deposicionais no Rio Grande do Sul.

9 REFERÊNCIAS

- ABALLAY, F. H., MURUA, A.F., ACOSTA, J.C., CESTENO, N.D. Succession of Carrion Fauna in the Arid Region of San Juan Province, Argentina and Its Forensic Relevance. *Neotrop Entomol*, 41:27–31. 2012.
DOI 10.1007/s13744-011-0005-9
- ABDEL-MAKSOUND, G., AL-SHAZLY, E.E.A., EL-AMIN, A. Damage caused by insects during the mummification process: an experimental study. *Archaeol. Anthropol. Sci.* 3: 291-308. 2011.
DOI 10.1007/s12520-011-0069-9
- ARCHER, M.S., ELGAR, M.A. Cannibalism and delayed pupation in hide beetles, *Dermestes maculatus* DeGeer (Coleoptera: Dermestidae). *Australian Journal of Entomology*. 37: 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. *Int J Legal Medicine*. 118: 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*. 24(4): 971-973. 2004.
- BACKWELL, L.R., PARKINSON, A.H., ROBERTS, E.M. d'ERRICO, F., HUCHET, J. Criteria for identifying bone modification by termites in the fossil record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 337–338 (2012) 72–87. 2012.
- BADER, K.B. The use of forensic entomology in dinosaur taphonomy at a quarry in the Upper Jurassic Morrison Formation in northeastern Wyoming. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Supplement 3, 25:33A. 2005.
- BADER, K.B., HASIOTIS, S.T. & MARTIN, L. D. Application of Forensic Science Techniques to Trace Fossils on Dinosaur Bones from a Quarry in the Upper Jurassic Morrison Formation, Northeastern Wyoming. *Palaios*. Society for Sedimentary Geology. 2009.
- 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. 377-403. 1995.
- BAQUEDANO, E., DOMÍNGUEZ-RODRIGO, 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 Archeological Science*. 39: 1728 – 1737. 2012.

- BEAL, R.S. & ZHANTIEV, R.D. A new California species of *Egidyella* Reitter (Coleoptera: Dermestidae), a genus previously unknown in the New World. *Coleopterists Bulletin*, 55, 70-74. 2001.
- BEHRENSMEYER, A.K., GORDON, K.D., YANAGI, G.T. Trampling as a cause of bone surface damage and pseudo-cutmarks. *Nature*. 319, 768–771. 1986.
- BEHRENSMEYER, A.K. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology*, 4:150–162. 1978.
- BEHRENSMEYER, A.K.. Terrestrial Vertebrate Accumulations. In: ALLISON, P.A. & BRIGGS, D.E.G. *Taphonomy – Releasing the Data Locked in the Fossil Record*. Topics in Geobiology. v.9. 291-335. Plenum Publishing Corporation, New York. 1991.
- BERTLING, M., BRADY, S.J., BROMLEY, R.G., DEMATHIEU, G.R., GENISE, J., MIKULÁS, R., NIELSEN, J.K., NIELSEN, S.S., RINDSBERG, A.K., SCHLIRF, M., UCHMAN, A. Names for trace fossils: a uniform approach. *Lethaia* 39. 265 – 286. 2006.
- BERTONI-MACHADO, C., HOLZ, M. Biogenic Fossil concentration in Fluvial Settings: an Example of a Cynodont Taphocoenosis from the Middle Triassic of Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 9(3): 273-282. 2006.
- BLAKEY, R. Mollweide plate tectonic maps. Available at <http://jan.ucc.nau.edu/~rcb7/mollglobe.html>. Acessado em: 15/05/2013.
- BLUMENSCHINE, R.J., MAREAN, C.W., CAPALDO, S.D. Blind tests of inter-analyst Correspondence and Accuracy in identification of Cut Marks, Percussion Marks, and Carnivore Tooth Marks on Bone Surfaces. *Journal of Archaeological Science*. 23: 493-507. 1996.
- 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*. 53: 420-426. 2007.
- BOESSENECKER, R.W. & PERRY, A.P. Mammalian bite marks on juvenile fur seal bones from the Late Neogene Purisma Formation of Central California. *PALAIOS*. 26: 115-120. 2011.
DOI: 10.2110/palo.2010.p10-088r
- BONNICHSEN, R. & SORG, M. (eds.) Bone Modification, Center for the Study of the First Americans, Orono, Maine. 1989
- 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*, v. 19, p. 68–78. 2004.

- BRITT, B. B., SCHEETZ, R. D., DANGERFIELD A. 2008. A Suite of Dermestid Beetle Traces on Dinosaur Bone from the Upper Jurassic Morrison Formation, Wyoming, USA. *Ichnos* 15:59 – 71, 2008.
- BROMLEY, R. G., BUATOIS, L.A., GENISE, J.F., LABANDEIRA, C.C., MÁNGANO, M.G., MELCHOR, R.N., SCHLIRF, M., UCHMAN, A. Comments on the paper “Reconnaissance of Upper Jurassic Morrison Formation ichnofossils, Rocky Mountain Region, USA: Paleoenvironmental, stratigraphic, and paleoclimatic significance of terrestrial and freshwater ichnocoenoses” by Hasiotis. *Sedimentary Geology*. 200: 141 – 150. 2007.
- BRUSATTE, S.T., NIEDZWIEDZKI, G., BUTLER, R.J. Footprints pull origin and diversification of dinosaur stem lineage deep into Early Triassic. *Proceedings of The Royal Society B*. 278: 1107 – 1113. 2011.
- BUIKSTRA, J.E. & UBELAKER, D.H. Standards for Data Collection from Human Skeletal Remains. Arkansas: Arkansas Archaeological Survey. 272p. 1994.
- BUDZISZEWSKA-KARWOWSKA, E., BUJOK, A., SADLOK, G., Bite Marks on an Upper Triassic dicynodontid tibia from Zawiercie, Kraków-Czestochowa Upland, Southern Poland. *Palaios*. 25:415-421. 2010.
DOI: 10.2110/palo.2009.p09-136r
- 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. 43 - 80. 2000.
- 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*. 163: 140-151. 2011.
- CARTER, D.O., YELLOWLEES, D., TIBBETT, M. Cadaver decomposition in terrestrial ecosystems. *Naturwissenschaften*. 94:12-24. 2007.
- CENCI, R., ADAMI-RODRIGUES, CORREA, G.R., URBAN, C., BARBONI, R., GOETZE, B.A., JENISCH, A.G., AMBROSI, E. Registro de Galha no Triássico Médio, Formação Santa Maria, 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. CAPPÁ – São João do Polêsine. Rio Grande do Sul. p.10. 2012.
- CHIN, K. BISHOP, J. Traces within traces: Evidence for coprophagy in a probable theropod coprolite from the Jurassic Morrison Formation of Utah, USA. IN: BUATOIS, L.A., MÁNGANO, M.G. *First International Congress on Ichnology Abstract Book*. Museo Paleontologico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina:26p.
- 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*. 34:4, 433-454. 2012

- COARD, R. One Bone, Two Bones, Wet Bones, Dry Bones: Transport Potentials Under Experimental Conditions. *Journal of Archaeological Science*. 26:1369-1375. 1999.
- 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. CAPPÁ – 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*. Volume 29. 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*. Paper Nº 197-2. Geological Society of America Abstracts with Programs. 2005.
- 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: 91-117. 1999
- DENYS, C. Le gisement Pliocene de Laetoli (Tanzanie Afrique de l'Est): Analyse taphonomique des assemblages de micro-vertebrate. *Paleontographica A*. 194:69-98. 1986.
- DENYS, C., Taphonomy and experimentation. *Archaeometry* 44 (3), 469–484. 2002.
- DERRY, D.E., Damage done to skulls and bones by termites. *Nature* 86, 245–246. 1911.
- 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
- DOMINATO, V.H., MOTHÉ, D., SILVA, R.C., AVILLA, L.S. Evidence of scavenging on remains of the gomphothere *Haplomastodon waringi* (Proboscidea: Mammalia) from the Pleistocene of Brazil: Taphonomic and paleoecological remarks. *Journal of South American Earth Sciences*. 31: 171-177. 2011.
- DUSTAN, B. Part I. Introduction and Coleoptera. Mesozoic Insects of Queensland. Publication of the Queensland Geological Survey, Brisbane, 273, 1-88. 1923.
- EFREMOV, J.A. Taphonomy: New Branch of Paleontology. *Pan-American Geologist*. Vol.LXXIV. No. 2. 1940.
- EKDALE, A.A., DE GIBERT, J.M. Paleoethologic significance of Bioglyphs: Fingerprints of the subterraneans. *PALAIOS*. v.25. 540-545. 2010.

- ELLIOTT, D.K., NATIONS, J.D., Bee burrows in the Late Cretaceous (Late Cenomanian) Dakota formation, northeastern Arizona. *Ichnos*. 5(4): 243-253. 2008.
- EMERSON, A.E. Geographical Origins and Dispersions of Termite Genera. *Fieldiana: Zoology*, 37:465-521.
- 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.
- 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.
- FERNANDES, A.C.S., CARVALHO, I.S., AGOSTINHO, S. Icnofósseis: Conceitos Gerais. Cap. 1. p.8-23. IN: CARVALHO, I.S., FERNANDES, A.C.S. *Icnologia*. Sociedade Brasileira de Geologia. 2007.
- FERNÁNDEZ-JALVO, Y. & MONFORT, M.D.M. Experimental taphonomy in museums: Preparation protocols for skeletons and fossil vertebrates under the scanning electron microscopy. *Geobios* 41: 157-181. 2008.
- FEJFAR, O., KAISER, T.M. Insect Bone-Modification and Paleoecology of Oligocene Mammal-Bearing Sites In The Doupov Mountains, Northwestern Bohemia. *Paleontologia Electronica*. 2005.
- FIORILLO, A.R. Prey bone utilization by predatory dinosaurs. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*. v.88: 157-166. 1991.
DOI: [http://dx.doi.org/10.1016/0031-0182\(91\)90062-V](http://dx.doi.org/10.1016/0031-0182(91)90062-V)
- FRANÇA, M.A.G. de, LANGER, M.C., FERIGOLO, J. The skull anatomy of *Decuriasuchus quartacolonina* (Pseudosuchia: Suchia: Loricata) from the middle Triassic of Brazil. *Geological Society, London, Special Publications*, 379. 2013.
- FRASER, N.C., SUES, HANS-D. The beginning of the "Age of Dinosaurs" a brief overview of terrestrial biotic changes during the Triassic. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*. 101. 189-200. 2011.
- 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*. v.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 paleoenvironments. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*. 365-366. p. 184-191. 2012.

- GENTRY, A.W. Pliocene Bovidae from Laetoli. IN: LEAKY, M.D., HARRIS, J.M. (eds.) *Laetoli: A Pliocene site in northern Tanzania*. Clarendon Press, Oxford. 378-408. 1987.
- GOFF, M. L. Estimation of postmortem interval using arthropod development and successional patterns. *Forensic Sci Rev* 5(2):81-94. 1993.
- GRATSHEV, V.G., ZHERIKHIN, V.V. The fossil record of weevils and related beetle families (Coleoptera, Curculionoidea). *Acta zoologica cracoviensia*. 46:129-138. 2003.
- GRIMALDI, D. & ENGEL, M. S. *Evolution of the Insects*. Cambridge (Cambridge University Press). Xv + 755 pp. 2005.
- HAGLUND, L. An archaeological analysis of the Broadbeach Aboriginal burial ground: University of Queensland Press, St. Lucia, Australia. 118p. 1976.
- HASIOTIS, S.T., DUBIEL, R.F. Termite (Insecta: Isoptera) nest ichnofossils from the Upper Triassic Chinle Formation, Petrified Forest National Park, Arizona. *Ichnos*. 4:119-130. 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. *Vertebrate Paleontology in Utah*. Miscellaneous Publication 99-1. Utah Geological Survey. 193-400. 1999.
- HASIOTIS, S.T. Reconnaissance of Upper Jurassic Formation ichnofossils, Rocky Mountain region, USA: environmental, stratigraphic, and climatic significance of terrestrial and freshwater ichnocoenoses. *Sedimentary Geology*, 167, 277-368. 2004.
- HAYNES, G. A guide for differentiating mammalian carnivore taxa responsible for gnaw damage to herbivore limb bones. *Paleobiology*, 9(2): 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*. 84:1-104. 1981.
- HILL, A. Disarticulation and Scattering of mammal skeletons. *Paleobiology*, 5(3):261-274. 1979.
- _____. Early *postmortem* damage to the remains of some contemporary East African mammals. In: Behrensmeyer, A.K., Hill, A.P. (Eds.), *Fossils in the Making*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 131–152. 1980.
- _____. Damage to some fossil bones from Laetoli. IN: LEAKY, M.D., HARRIS, J.M. *Laetoli: A Pliocene site in northern Tanzania*. Clarendon, Oxford. p.543-545. 1987
- HOLZ, M., SIMÕES, M.G. *Elementos Fundamentais de Tafonomia*. Editora da Universidade/UFRGS. Porto Alegre. 2002.

- HORN, B.L.D., PEREIRA, V.P., SCHULTZ, C.L. Calcretes of the Santa Maria Supersequence, Middle Triassic, Rio Grande do Sul, Brazil: Classification, genesis and paleoclimatic implications. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*. In press. 2013.
- JERZYKIEWICZ, T., CURRIE, P.J., EBERTH, D.A., JOHNSTON, P.A., KOSTER, E.H., ZHENG, J.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 pré-Altai Gobi. *Canadian Journal of Earth Sciences*. 30:2180-2195. 1993
- 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.
- 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. 18:56A. 1998.
- KISELYOVA, T., MCHUGT, J.V. A phylogenetic study of Dermestidae (Coleoptera) based on larval morphology. *Systematic Entomology* 31: 469 – 507. 2006.
- KITCHING, J.W. On some fossil arthropoda from the Limeworks, Makapansgat, Potgietersrus. *Paleontologia Africana*. 23:63-68. 1980.
- LABANDEIRA, C.C., SEPKOSKI, J.J.,JR. Insect Diversity in the Fossil Record. *Science*. New Series. Vol. 261. nº 5119. 310-315. 1993.
- LIPARINI, A., OLIVEIRA, T.O., PRETTO, F.A., SOARES, M.B., SCHULTZ, C.L. The Lower Jaw and dentition of the traversodontid *Exaeretodon riograndensis* Abdala, Barbarena & Dornelles, from the Brazilian Triassic (Santa Maria 2 Sequence, Hyperodapedon Assemblage Zone). *Alcheringa: An Australasian Journal of Paleontology*. 2013. DOI:10.1080/03115518.2013.752607
- 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, Rio de Janeiro*, v.60. nº3. 217-222. 2002.
- LOPES, R.P. Alterações post mortem (Pseudopaleopatologias) em Fósseis de Mamíferos Pleistocênicos do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Dissertação de Mestrado*. UFRGS Instituto de Geociências PPGGEO. 2009.
- LYMAN, R.E. 1996. Vertebrate Taphonomy. Cambridge Manuals in Archaeology. University Press, Cambridge.
- MAGUIRE, J. M., PEMBERTON, D., COLLETT, M.H. The Makapansgat limeworks grey breccia: Hominids, hyaenas, hystricids or hillwash? *Paleontol. Afr.* 23:75-98. 1980.

- MANFRIM, A.M., CURY, A., DEMENEGBI, P., JOTZ, G., ROITHMANN, R. Mífase Nasal: Relato de Caso e Revisão da Literatura. Nasal Myiasis: Case Report and Literature Review. Arq. Int. Otorrinolaringol. São Paulo. V.11. N.1. 74-79, 2007.
- MARTIN, L. D., WEST, D.L. The recognition and use of dermestid (Insecta, Coleoptera) pupation chambers in paleoecology. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 113: 303-310. 1995
- McFARLANE, J.A. The carnivorous Beetles of the Ithundu caves, Kenya. *Study of Speleology* 2, 149 – 158. 1971.
- MELO, T.P., SOARES, M.B. & OLIVEIRA, T.V. Primeiro registro do traversodontídeo *Menadon* sp. (Flynn *et al.* 2000) na Biozona de Traversodontídeos da Formação Santa Maria, Triássico Médio do Rio Grande do Sul, Brasil. IN: *Paleo 2009*, Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Paleontologia, Rio Grande do Sul, p. 16. 2009.
- MERRITT, R.W., WALLACE, J.R. The Role of Aquatic Insects in Forensic Investigations. In: BYRD, J.H., CASTNER, J.L. *Forensic Entomology – The Utility of Arthropods in Legal Investigations*. CRC Press. 177 – 179. 2000.
- MYKULÁS, R., KADLECOVÁ, E., FEFJAR, O., DVORÁK, 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*, 13:113-127. 2006.
- 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*. Czeck Geological Survey, Prague. 2009.
- NIEDZWIEDZKI, G., SZREK, P., NARKIEWICZ, K., NARKIEWICZ, M., AHLBERG, P.E. Tetrapod trackways from the early Middle Devonian period of Poland. *Nature*. Vol. 463: 43-48. 2010.
- 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*. 63: 408 – 417. 2012.
- NOTO, C.R., MAIN, D.J., DRIMHELLER, S.K. Feeding traces and paleobiology of a Cretaceous (Cenomanian) crocodyliform: Exemple from the Woodbine Formation of Texas. *PALAIOS*. v.27. 105-115. 2012.
- NOLTE, M.J., GREENHALGH, B., DANGERFIELD, A., SCHEETZ, R.D., BRITT, B.B., 2004. Invertebrate burrows on dinosaur bone from the Lower Cretaceous Cedar Mountain Formation near Moab, Utah, U.S.A. *Geological Society of America National meeting Abstracts with Programs*, 36 (5): 379A. 2004.

- OLSEN, S.L., SHIPMAN, P. Surface modification on Bone: Trampling versus Butchery. *Journal of Archaeological Science*. 15:535-553. 1988.
- PAIK, I.S. Bone chip-filled burrows associated with bored dinosaur bone in floodplain paleosols of the Cretaceous Hasandong Formation, Korea. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*. 157. p.213-225. 2000.
- PAIK, I.S., KIM, H.J., LIM, J.D., HUH, M. LEE, H.I. Diverse tooth marks on an adult sauropod bone from the Early Cretaceous, Korea: Implications in feeding behavior of theropod dinosaurs. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 309: 342-346. 2011.
- PAYNE, J.A. A summer carrion study of the baby pig *Sus scrofa*. Linnaeus. *Ecology* 46:592-602. 1965.
- PAES, V.D.P., SOARES, M.B., SCHULTZ, C.L. Marcas e perfurações de origem biogênica em fósseis da Cenozona de mammaliamorpha: evidências paleoecológicas do Triássico Superior do Rio Grande do Sul. IN: *PaleoRS 2010. Reunião Anual Regional da Sociedade Brasileira de Paleontologia. Livro Digital de Resumos. Porto Alegre, UFRGS/IGEO. p.48. 2010.*
- PAES, V.D., PRETTO, F.A., SOARES, M.B., SCHULTZ, C.L. Scavenging marks on na archosaur from the Late Triassic (Norian) of Rio Grande do Sul State, Brazil. *Ameghniana. Suplemento 2011. p. R46. 2011a.*
- _____. The oldest record (sic) of the inchnotaxon *Osteocalis mandibulus* on Late Triassic of Southern Brazil. *Ameghniana. 48 (4) Suplemento 2011. p. R46 - 47. 2011b.*
- _____. Ocorrência de marcas de insetos em vertebrados fósseis do Triássico sul brasileiro. IN: *VIII Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados. Recife. p.55. 2012.*
- PETERSON, J., HENDERSON, M.D., SCHERER, R.P. VITTORE, C.P. Face biting on a juvenile tyrannosaurid and behavioral implications. *PALAIOS*. 24:780-784. 2009.
- PINTO, I.D. Insetos Fósseis. In: HOLZ,M., DE ROS, L.F. *Paleontologia do Rio Grande do Sul. CIGO/UFRGS. Porto Alegre. 131-140. 2000*
- 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*. 18:3. 166-171. 2011.
- RATCLIFFE, B.C. The Carrion Beetles (Coleoptera: Silphidae) of Nebraska. *Bulletin of the University of Nebraska State Museum*. v13. 100p. Lincoln, Nebraska. 1996

- RAUGUST, T., LACERDA, M., SCHULTZ, C.L. The first occurrence of *Chanaresuchus bonapartei* Romer 1971 (archosauriformes, proterochampsia) of Middle Triassic of Brazil from *Santacruzodon* Assemblage Zone, Santa Maria Formation (Paraná Basin). In: NESBITT, S.J., DESOJO, J.B., IRMIS, R.B. (eds) *Anatomy, Phylogeny and Paleobiology of Early Archosaurs and their Kin*. Geological Society, London, Special Publications. 2013.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1144/SP379.22>
- REIZ, R.R., TSUJI, L.A. An articulated skeleton of *Varanops* with Bite Marks: The oldest known evidence of scavenging among terrestrial vertebrates. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 26(4):1021-1023. 2006.
- RIVEIRA-SYLVA, H.E., HONE, D.W.E., DODSON, P. Bite marks of a large theropod on a hadrosaur limb bone from Coahuila, Mexico. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*. 64 (1): 155-159. 2012.
- 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.
- 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*. 23 :89A. 2003.
- _____. Continental insect borings in dinosaur bone: Examples from the Late Cretaceous of Madagascar and Utah. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 81(1) : 201-208. 2007.
- ROGERS, R.R. Non-marine borings in dinosaur bones from the Upper Cretaceous Two Medicine Formation, northwestern Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 12: 528-531. 1992.
- ROGERS, R.R., KRAUSE, D.W., CURRY ROGERS, K. Cannibalism in the Madagascar dinosaur *Majungatholus atopus*. *Nature*. p. 515- 518. 2003.
- ROSS, A .J., YORK, P. V. (2000) A list of type and figured specimens of insects and other inclusions in Burmese amber. *Bulletin of the Natural History Museum of London (Geology)*, 56, 11-20.
- RUSSELL, W.C. Biology of the dermestid beetle with reference to skull cleaning. *Journal of Mammology*. 28, 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. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*. 2011.

- SCHERER, C.M.S., HOLZ, M. Aspectos climáticos do Triássico Superior: Uma Visão Global. *Comun. Mus. Ciênc. Tecnol. UBEA/PUCRGS. Séri. Ciênc. Terra. Porto Alegre*, n.1, p.33-42. 1995.
- SHARMA, H., DAYAL, D., AGRAWAL,S.P. Nasal myiasis: Review of 10 years experience. *The Journal of Laryngology and Otology*. 103: 489-491. 1989.
- SHOENLY, K.G., HASKELL, N.H., MILLS, D.K., BIEME-NDI, C., LEE, K.L.Y. Recreating Death's Acre in the School Yard: Using Pig Carcasses as Model Corpses. To teach concepts of forensic entomology and ecological succession. *The American Biology Teacher*. Volume 68 (7). 2006.
- SCHROEDER, H., KLOTZBACH, H., OESTERHELWEG, L., PÜSCHEL. Larder Beetles (Coleoptera, Dermestidae) as an accelerating factor for decomposition of a human corpse. *Forensic Science International*. 127: 231-236. 2002.
- SCHWANKE, C., KELLNER, A.W.A. Presença de perfurações de insetos (Coleoptera?) em ossos isolados de sinapsídeos da formação Santa Maria, bacia do Paraná, Triássico do Rio Grande do Sul. p. 100. IN: *Boletim de Resumos XVI Congresso Brasileiro de Paleontologia*. Urca. 1999.
- SCHULTZ, C.L., SCHERER, C.M. & BARBARENA, M.C. 2000. Biostratigraphy Of Southern Brazilian Middle-upper Triassic. *Revista Brasileira de Geociências* 30(3):491-494, 2000.
- SCHULTZ, C.L. & LANGER, M.C. Tetrápodos Triássicos do Rio Grande do Sul, Brasil. *Paleontologia: Cenários da Vida*. ISBN 978-85-7193-184-8 – Editora Interciência. 2007.
- SMITH, G.V. A manual of forensic entomology. *The Trustees of the British Museum (Natural History)*, London. 1986.
- SOARES, M.B., SCHULTZ, C.L., HORN, B.LH. New information on *Riograndia guaibensis* Bonaparte, Ferigolo and Ribeiro, 2001 (Eucynodontia, Tritheledontidae) from the Late Triassic of Southern Brazil: anatomical and biostratigraphic implications. *Annals of the Brazilian Academy of Sciences*. 83: 329-354. 2011.
- TAPPEN, M. Bone Weathering in the Tropical Rain Forest. *Journal of Archaeological Science*. 21:667-673. 1994.
- THENIUS, E. Lebensspuren von Ephemeropteran-Larven aus dem Jung-Tertiär des Wiener Beckens. *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, 82: 177-188. 1979
- _____. Lebensspuren von aquatischen Insektenlarven aus dem Jungtertiär Niederösterreichs. Trace fossils from nymphs of aquatic insects from Neogene of Lower Austria. *Beitr. Paläont. Österr.* 14:1-17. 1988.
- THORNE, B.L., Kimsey, R.B., 1983. Attraction of neotropical *Nasutitermes termites* to carrion. *Biotropica* 15(4), 295-296. 1983.

- TOBIEN, H. Insecten-Frassspuren an tertian und pleistozanen Saugertier-Knochen. *Senckenbergiana. Lethaea*. 46: 441-451. 1965
- UCHMAN, A., GAIGALAS, A., MELESYTÉ, M., KAZAKAUSKAS, V. The trace fossil *Asthenopodichnium lithuanicum* isp. nov. from Late Neogene brown-coal deposits, Lithuania. *Geological Quaterly*. 51 (3) =: 329-336. 2007.
- VALAIS, S., Apestequia, S. & Garrido, A.C., Cretaceous Small Scavengers: Feeding Traces in Tetrapod Bones from Patagonia, Argentina. *PlosOne*. Volume 7. Issue 1. 2012.
- VALDES-PEREZGASGA, M.A., SANCHEZ-RAMOS, F.J., GARCIA-MARTINEZ, O., ANDERSON, G.S. Arthropods of Forensic Importance on Pig Carrion in the Coahuilan Semidesert, Mexico. *Journal of Forensic Sciences*. Volume 55. No. 4. 2010.
doi: 10.1111/j.1556-4029.2010.01381.x
- VASCONCELLOS, F.M., CARVALHO, I.S. Cranial features of *Baurusuchus salgadoensis* Carvalho, Campos & Nobre 2005, A Baurusuchidae (Mesoeucrocodylia) from the Adamantina Formation, Bauru Basin, Brazil: Paleoichnological, Taxonomic and Systematic implications. In: CARVALHO, I.S., CASSAB, R.C.T., SCHWANKE, C., CARVALHO, M.A., FERNANDES, A.C.S., RODRIGUES, M.A.C., CARVALHO, M.S.S., ARAI, M., OLIVEIRA, M.E.Q. *Paleontologia: Cenários De Vida*. Volume 1. Editora Interciência. 327-340. 2007.
- VASILEIADOU, K., HOOKER, J.J., COLLINSON, M.E. Paleocommunity reconstruction and accumulation of micromammalian remains (late Eocene, southern England). *PALAIOS*. 24(9): 533-567. 2009.
- VEGA-DIAS, C. & SCHULTZ, C. L. 2007. Evidence of archosauriform feeding on dicynodonts in the Late Triassic of southern Brazil. *PaleoBios* 27(2):62–67, 2007.
- VOIGT, S., GANZELEWSKI, M. Toward the origin of amniotes: Diadectomorph and synapsid footprints from the early Late Carboniferous of Germany. *Acta Palaeontologica Polonica*. 55 (1): 57-72. 2010.
- WEIGELT, J. *Recent Vertebrate Carcasses and their Paleobiological Implications*. Chicago: University of Chicago. 1989.
- WEST, D.L., HASIOTIS, S.T. Trace Fossils in an Archaeological Context: Examples from Bison Skeletons, Texas, USA. In: MILLER, W., *Trace Fossils Concepts, Problems, Prospects*. Elsevier. 2007
- ZHANTIEV, R. D. 2009. Ecology and Classification of Dermestid Beetles (Coleoptera, Dermestidae) of the Palaeartic Fauna. *Entomological Review*, 2009, Vol. 89, No. 2, pp. 157–174.