



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PAMPA

Campus São Gabriel

O PRIMEIRO REGISTRO DO ICNOGÊNERO *TAOTIEICHNUS* NA
SUPERSEQUÊNCIA SANTA MARIA (ZA *HYPERODAPEDON*,
TRIÁSSICO SUPERIOR, RS)

CAROLINE PERCEVAL PAZ

2022

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PAMPA

O PRIMEIRO REGISTRO DO ICNOGÊNERO *TAOTIEICHNUS* NA SUPERSEQUÊNCIA SANTA MARIA (ZA *HYPERODAPEDON*, TRIÁSSICO SUPERIOR, RS)

CAROLINE PERCEVAL PAZ

Monografia apresentada à Comissão de Trabalho de Conclusão do Curso de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pampa — UNIPAMPA, *Campus São Gabriel*, como parte dos requisitos necessários à obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Felipe Lima Pinheiro

Rio Grande do Sul

Agosto de 2022

O PRIMEIRO REGISTRO DO ICNOGÊNERO *TAOTIEICHNUS* NA
SUPERSEQUÊNCIA SANTA MARIA (ZA *HYPERODAPEDON*,
TRIÁSSICO SUPERIOR, RS)

CAROLINE PERCEVAL PAZ

ORIENTADOR: FELIPE LIMA PINHEIRO

Monografia submetida à Comissão de Trabalho de Conclusão do Curso de Ciências Biológicas, como parte dos requisitos necessários à obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas.

Aprovada por:

Prof. Dr. Felipe Lima Pinheiro (Orientador)

(UNIPAMPA)

Dra. Arielli Fabricio Machado

(Harvard University - UNIPAMPA)

Dr. Voltaire Dutra Paes Neto

(Harvard University - UNIPAMPA)

São Gabriel, agosto de 2022

FICHA CATALOGRÁFICA

PAZ, Caroline Perceval

O primeiro registro do icnogênero *Taotieichnus* na Supersequência Santa Maria (*ZA Hyperodapedon*, Triássico Superior, RS) / Caroline Perceval Paz – Rio Grande do Sul: UNIPAMPA, Campus São Gabriel, 2022.

viii, 24p.

Orientador: Felipe Lima Pinheiro

Monografia (Trabalho de Conclusão de Curso) – UNIPAMPA/ *Campus* São Gabriel/ Trabalho de Conclusão de Curso, 2022.

Referências: f. [intervalo de páginas das referências].

1. Paleontologia. 2. Icnologia. – Monografia I. Pinheiro, Felipe Lima. II. Universidade Federal do Pampa, *Campus* São Gabriel, Trabalho de Conclusão de Curso. III. Título.

RESUMO

O estudo de vestígios de invertebrados em ambientes continentais é uma área relativamente nova na Icnologia. Os insetos são produtores de bioerosões em ossos em ambientes continentais, como as perfurações ósseas encontradas desde o Triássico Médio. No entanto, outros tipos de bioerosões permanecem com relatos escassos. Na Supersequência Santa Maria (ZA *Hyperodapedon*, Triássico Superior, Rio Grande do Sul) já foram encontrados traços associados a atividades de insetos, relacionados a bioerosão em ossos. Nesse trabalho, reportamos o primeiro registro do icnogênero *Taotieichnus* para o Triássico Superior, já que o icnotáxon até então só havia sido registrado para o Jurássico da China e Pleistoceno brasileiro. Como o traço do espécime reportado aqui é muito semelhante ao *Taotieichnus orientalis*, mas possui diferenças significativas na forma de suas ramificações, apontamos uma possível nova icnoespécie para o icnogênero *Taotieichnus*.

Palavras-chave:

Traço fóssil, Bioerosão óssea, Triássico Superior, Paleoecologia.

ABSTRACT

The study of invertebrate trace in continental environments is a relatively new area in Ichnology. Insects are producers of bone bioerosion in continental environments, such as bone perforations found since the Middle Triassic. However, other types of bioerosions remain with scarce reports. In the Santa Maria Supersequence (ZA *Hyperodapedon*, Upper Triassic, Rio Grande do Sul) traces associated with insect activities related to bone bioerosion have already been found. In this study, we report the first record of the ichnogenus *Taotieichnus* for the Upper Triassic, since the ichnotaxon until then had only been recorded for the Chinese Jurassic and Brazilian Pleistocene. As the specimen trait reported here is very similar to *Taotieichnus orientalis*, but has significant differences in the shape of its branches, we point to a possible new ichnospecies for the *Taotieichnus* ichnogenus.

Key-words: Trace Fossil, Bone bioerosion, Upper Triassic, Paleoecology.

SUMÁRIO

Resumo.....	v
<i>Abstract</i>	vi
Sumário.....	vii
Sumário das figuras.....	viii
1. INTRODUÇÃO.....	9
2. MATERIAIS E MÉTODOS.....	11
3. CONTEXTO GEOLÓGICO.....	13
4. PALEONTOLOGIA SISTEMÁTICA.....	15
5. DESCRIÇÃO.....	16
6. DISCUSSÃO.....	18
7. CONCLUSÃO.....	21
8. REFERÊNCIAS.....	22

SUMÁRIO DAS FIGURAS

Fig. 1: Crânio *Exaeretodon* cf. *riograndensis* em vista dorsal (A), no qual a seta branca indica a câmara, e vista palatal (B), no qual a seta preta indica a rede de tubos e câmaras. Barra de escala 5cm.....11

Fig. 2: Mapa de localização do Sítio Janner, representado pelo losango amarelo, no município de Agudo, Rio Grande do Sul, Brasil.....13

Figura 3: Afloramento Sítio Janner. A seta branca indica o local onde o material foi encontrado. Foto: Divulgação Laboratório de Paleontologia USP.....14

Figura 4: Rede de túneis, com ramificações em forma de T, conectados a câmaras. As setas pretas indicam as ramificações e as setas brancas indicam as câmaras. Barra de escala 10mm.....17

Figura 5: Detalhes da estrutura da câmara encontrada adjacente à superfície do crânio. Seta preta indica a câmara. Seta branca indica a parte utilizada para confecção da lâmina. Barra de escala 10mm.....17

1. INTRODUÇÃO

Os traços fósseis representam o registro de comportamento ou atividade de organismos (Frey, 1975). A Paleocnologia e a Neocnologia são áreas de estudos complementares destinadas ao entendimento do registro da atividade dos organismos no passado e no presente, respectivamente. Como, na maioria das vezes, o produtor do traço não é fossilizado em associação ao traço, e diferentes tipos de organismos podem produzir o mesmo traço, diagnosticar o agente produtor específico pode ser complexo e desafiador (Buatois & Mángano, 2011). Dessa forma, comparações com traços de organismos atuais é uma das ferramentas que contribuem para a identificação do organismo produtor de um traço fóssil (Xing *et al.*, 2013).

Os icnofósseis abrangem diferentes tipos de estruturas, tais como bioturbações, bioerosões, coprólitos, ovos e nidificações (Frey & Pemberton, 1985; Fernandes *et al.*, 2002; Carvalho & Fernandes, 2004). As bioerosões em ossos são de grande importância para os estudos paleoecológicos e tafonômicos, uma vez que nos trazem evidências da composição faunística e dos ecossistemas do passado.

Os insetos são produtores comuns de icnofósseis em ambientes continentais, e podem deixar desde estruturas como ninhos, câmaras de pupação, túneis de habitação e até perfurações em ossos. Apesar de comparações serem usualmente feitas entre os traços fósseis de insetos e traços de insetos atuais, o grau de confiabilidade pode ser baixo, devido a divergências de atribuições (Genise *et al.*, 2005). Os traços fósseis são frequentemente diferentes o suficiente para serem atribuídos a novos *taxa*, mas os vestígios no registro fossilífero ainda são escassos quando comparados ao de insetos atuais (Elliot & Nations, 1998).

Geralmente, os traços vinculados a atividades de insetos são mais comumente reportados para o Jurássico, Cretáceo, Paleógeno, Neógeno e Quaternário. Mais recentemente têm sido reportados registros de traços em tetrápodes do Triássico, como os encontrados na Supersequência Santa Maria (Raugust *et al.*, 2013; Müller *et al.*, 2015; Paes Neto *et al.*, 2016). Dentro da Zona de Assembleia de *Hyperodapedon*, já foram registrados traços como perfurações, tubos, tocas, trilhas, além de icnoespécies propriamente ditas como

Cubiculum inornatum, *Osteocalis infestans* e *Osteocalis mandibulus* (Paes Neto *et al.*, 2016).

Reportamos, aqui, novos traços fósseis para o Triássico, e apontamos uma possível nova icnoespécie para a Zona de Assembleia *Hyperodapedon*, da Sequência Candelária, Supersequência Santa Maria, Triássico do Rio Grande do Sul, Brasil.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

O icnofóssil foi reconhecido em associação a um crânio atribuível a espécie *Exaeretodon* cf. *riograndensis* (Abdala *et al.*, 2002) (Synapsida: Traversodontidae), coletado no Sítio Janner (ZA *Hyperodapedon*, município de Agudo, Brasil), de morfologia já conhecida. O crânio está incompleto, estando o seu lado direito em melhor condição preservacional (Figura 1). Características como: i) rostró curto e largo, com as pré-maxilas terminando em proeminência cônica, ii) dentes pós-caninos superiores com uma bacia oclusal na metade labial da superfície oclusal e iii) cúspide labial central principal e cúspides labiais anterior e posterior acessórias, permitem a atribuição do espécime ao táxon *Exaeretodon* cf. *riograndensis* (Abdala *et al.* 2002; Oliveira *et al.* 2007). A abundância deste táxon no sítio Janner, sustenta essa atribuição.

Após a coleta, o fóssil foi transportado e, posteriormente, preparado no Laboratório de Paleobiologia da Universidade Federal do Pampa (São Gabriel, Brasil) de forma mecânica com o uso de agulhas e marteletes pneumáticos. Após a percepção do icnofóssil em vista palatal e dorsal, foram confeccionadas lâminas petrográficas na Universidade Federal do Rio Grande do Sul (Porto Alegre, Brasil) com amostras extraídas de ambas as faces do material. As lâminas obtidas foram analisadas em microscópio petrográfico.

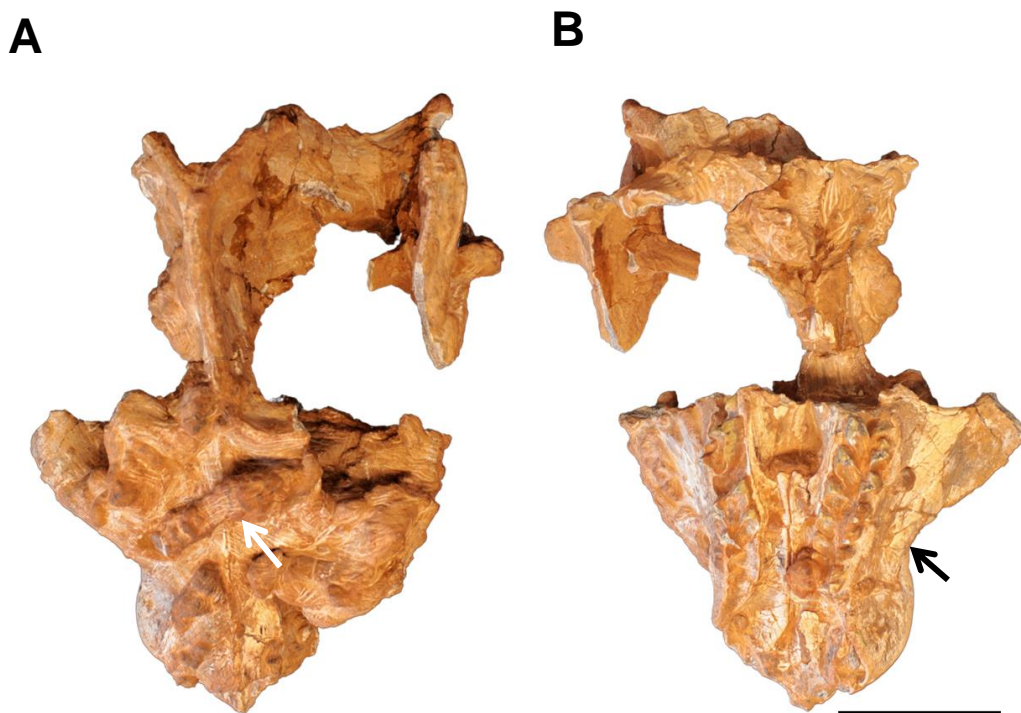


Figura 1: Crânio *Exaeretodon* cf. *riograndensis* em vista dorsal (A), no qual a seta branca indica a câmara, e vista palatal (B), no qual a seta preta indica a rede de tubos e câmaras. Barra de escala 5cm.

3. CONTEXTO GEOLÓGICO

A Supersequência Santa Maria aflora ao longo de um cinturão oeste-leste que se estende em diversos municípios da parte central do estado do Rio Grande do Sul, Brasil (Langer *et al.*, 2007). Pode ser dividida em quatro sequências, as sequências Pinheiros-Chiniquá, Santa Cruz, Candelária e Mata, sendo as três primeiras com rico registro de tetrápodes fósseis. (Schultz *et al.*, 2020; Horn *et al.*, 2014). O Sítio Janner (Figuras 2 e 3) está localizado no município de Agudo, Rio Grande do Sul, Brasil e está inserido na Sequência Candelária, onde as litofácies são compostas por lamitos vermelhos, laminados ou maciços, por vezes com estruturas arenosas (Zerfass *et al.*, 2003; Horn *et al.*, 2014). A fácies litológica onde o crânio de *Exaeretodon* cf. *riograndensis* foi encontrado corresponde a um siltito maciço, produzido em um depósito de planície de inundação.

A ZA *Hyperodapedon*, unidade bioestratigráfica à qual o material está associado, é correlacionável à Formação Ischigualasto, Argentina, idade Carniana (Triássico Superior). Ambas as unidades têm, em comum, a presença de gêneros como *Exaeretodon*, *Hyperodapedon*, *Proterochampsia* e *Aetosauroides*. Sendo os taxa *Exaeretodon* e *Hyperodapedon* os mais abundantes na Sequência Candelária.

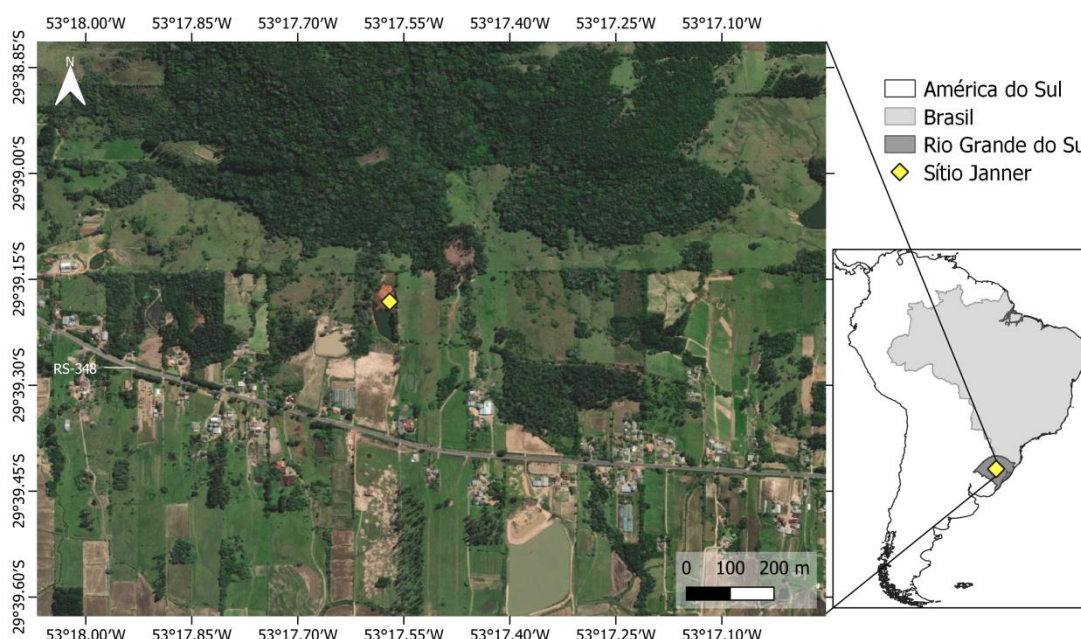


Figura 2: Mapa de localização do Sítio Janner, representado pelo losango amarelo, no município de Agudo, Rio Grande do Sul, Brasil.



Figura 3: Afloramento Sítio Janner. A seta branca indica o local onde o material foi encontrado. Foto: Divulgação Laboratório de Paleontologia USP.

4. PALEONTOLOGIA SISTEMÁTICA

ICNOGÊNERO: *Taotieichnus* (Xing *et al.*, 2013)

ETIMOLOGIA: 'Taotie' (chinês), significando um glutão, uma pessoa gananciosa ou um feroz animal devorador de homens de uma lenda chinesa; 'ichnus' (latim), que significa "rastro".

DIAGNOSE DO ICNOGÊNERO *Taotieichnus*: Epichnia, traços convexos com partes dilatadas consideradas câmaras.

ESPÉCIE-TIPO: *T. orientalis*. (Xing *et al.*, 2013)

LOCALIDADE-TIPO: Dalishu bonebed, Membro Shawan, Formação Lufeng, Jurássico Inferior. Vila Dalishu, Konglongshan Town, condado Lufeng, Província Yunnan, China.

ICNOESPÉCIE: *Taotieichnus* sp. nov.

DIAGNOSE DE *Taotieichnus* sp. Os traços colunares são ramificados em forma de "T".

LOCALIDADE-TIPO: Sítio Janner, município de Agudo, estado do Rio Grande do Sul, Brazil.

HOLÓTIPO: Traços fósseis preservados em associação a um crânio do cinodonte *Exaeretodon* cf. *riograndensis*, depositado na coleção paleontológica do Centro de Apoio à Pesquisa Paleontológica da Quarta Colônia (CAPPA - UFSM).

5. DESCRIÇÃO

Na superfície lateral da maxila direita estão presentes tubos em epirrelevo positivo, com preenchimento (Figura 4). Tais tubos compõem uma rede e são interconectados por ramificações verdadeiras em forma de "T" medindo no máximo 20mm de comprimento, o tubo possui diâmetro de 1,5mm que levam a câmaras globosas de largura variando entre 2,2 e 6,4mm; comprimento entre 6,3 e 10,5mm, e altura entre 1,2 e 5mm. Ao final dos tubos, e entre as partes desgastadas dos tubos, percebem-se traços bioerosivos, No total, o icnofóssil possui traços que consistem em 8 tocas simples, 5 câmaras e 7 ramificações em forma de T.

Em adição aos icnofósseis preservados na face lateral da maxila, é visível, em vista dorsal, uma câmara em epirrelevo positivo com preenchimento na face dorsal do osso nasal (Figura 5). Tal câmara mede entre 6,7 e 14,6 mm de largura; 57 mm de comprimento e entre 9 e 21mm de altura.

Através das lâminas petrográficas foi possível analisar que a correspondente à amostra em vista palatal apresenta uma estrutura composta predominantemente por cimento de carbonato de cálcio. Em vista dorsal, a câmara possui sedimento cimentado por calcita de gênese subaérea, com uma borda diferenciada de dióxido de ferro.

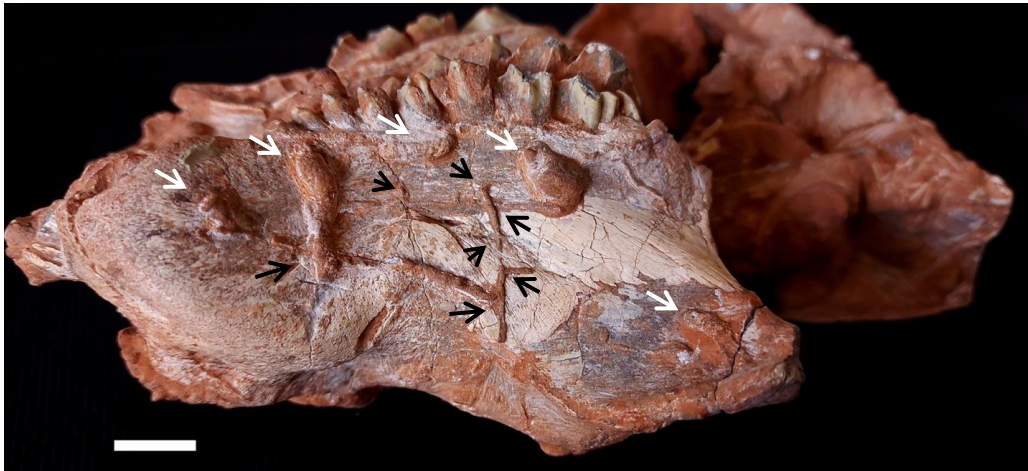


Figura 4: Rede de túneis, com ramificações em forma de T, conectados a câmaras. As setas pretas indicam as ramificações e as setas brancas indicam as câmaras. Barra de escala 10mm.

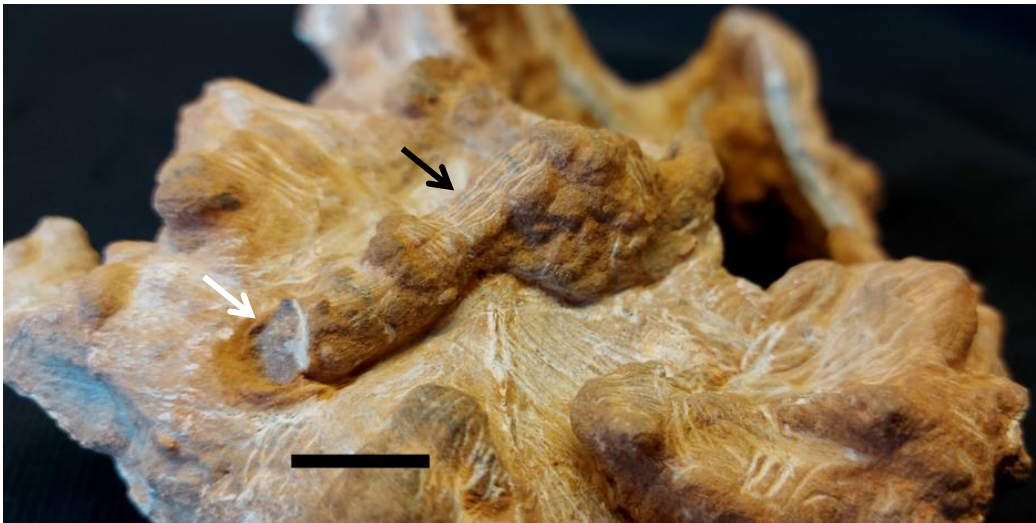


Figura 5: Detalhes da estrutura da câmara encontrada adjacente à superfície do crânio. Seta preta indica a câmara. Seta branca indica a parte utilizada para confecção da lâmina. Barra de escala 10mm.

6. DISCUSSÃO

Os fósseis do Triássico são abundantes em fácies de planície de inundação, com a ocorrência de diversos paleossolos e podem ser encontrados esqueletos inteiros a ossos isolados ou fragmentados (Mori, 2006). Tanto os icnofósseis de invertebrados quanto as gretas de contração, e marcas de raízes podem ser indicativos da frequência e proporção das inundações em depósitos de uma planície de inundação (Horn, 2016).

Alguns critérios são utilizados para auxiliar e diferenciar estruturas biogênicas em detrimento das estruturas inorgânicas (Ekdale *et al.* 1984; Pickerill, 1994). No espécime, é possível visualizar o tamanho e a continuidade uniforme do traço, indicando que a ação pode ter sido gerada por um organismo que constrói túneis de um tamanho próximo do seu corpo. A forma repetitiva, regular, e a delicadeza dos traços e das ramificações, somado aos sinais de preenchimento, indicam que a estrutura possui origem biogênica.

Os tubos ramificados em vista palatal e a câmara em vista dorsal são aqui atribuídos a icnofósseis de insetos, de um grupo indeterminado. A Supersequência Santa Maria já possui diversos registros de icnofósseis que atestam a presença de insetos osteófagos no Triássico Médio e Superior (Raugust *et al.*, 2013; Müller *et al.*, 2015; Paes Neto *et al.*, 2016). O crânio apesar de incompleto sugere baixa exposição subárea, devido ao baixo grau de intemperismo.

As estruturas tubulares analisadas em vista palatal são semelhantes a rizólitos, porém possui diferenças significativas. Os rizólitos são produtos da interação entre o sistema radicular e o substrato durante a vida da planta, e por não preservar a estrutura morfológica das raízes, não pode ser considerado um fóssil corporal (Sarjent, 1975). Apesar da diversidade de padrões dos rizólitos, normalmente há uma predominância de marcas em forma de rede, com uma estrutura tubular vertical e tubos intensamente ramificados, sendo estes muitas vezes horizontais e diminuindo em diâmetro, afinando ao longo do comprimento. Já foram encontrados rizólitos no Triássico Médio a Tardio no Membro Alemoa na Sequência Santa Maria (Netto *et al.*, 2012), porém, os traços divergem do espécime nesses aspectos.

Os traços aqui analisados podem ser comparados também aos aspectos morfológicos produzidos por gretas de contração. O tipo de gretas mais

semelhantes são as ortogonais, que diferem, porém, do padrão retilíneo apresentado pelo material aqui apresentado. Além disso, a disposição dos tubos possui um padrão ordenado, há variação em seu diâmetro, e aparecem com ampla distribuição na camada (Silva Júnior *et al.*, 2007; Carvalho *et al.*, 1995).

Além das diferenças morfológicas citadas, no registro fossilífero, os rizólitos e as gretas de contração apresentam ausência de câmaras atreladas ao traço. Os traços conhecidos de invertebrados com câmaras, somado à presença de traços bioerosivos sutis na superfície óssea do espécime, torna improvável que essas estruturas não tenham origem biogênica, sendo a ação de insetos osteófagos o mais provável agente.

Estruturas similares a esta foram encontradas sobre costela de dinossauro do Jurássico Médio da China e atribuídas à icnoespécie *Taotieichnus orientalis* (Xing *et al.*, 2013). No entanto, *T. orientalis* caracteriza-se pelos traços colunares, convexos, com ramificações em forma de Y, enquanto o espécime aqui descrito não possui o mesmo padrão, sendo os traços convexos, ramificados em forma de “T”. Porém, devido às semelhanças e a compatibilidade do traço, consideramos que o espécime pode ser atribuído a uma nova icnoespécie do gênero *Taotieichnus*. Até então, só haviam sido encontrados registros do icnogênero *Taotieichnus* no Jurássico Médio (Xing *et al.*, 2013) e no Pleistoceno (Silva, 2019). Sendo que um dos espécimes do Pleistoceno (MCC1143-V) possui ramificação em forma de “L”, e foi identificado pelo autor como uma variação de *T. orientalis*.

Em *T. orientalis* as paredes são constituídas por lama fina, comum nas estruturas de tubos de insetos. No espécime aqui apresentado, entretanto, não conseguimos observar as paredes do tubo, apenas seu preenchimento. É possível que os tubos tenham sido desgastados na preparação, em momento anterior ao reconhecimento da presença do icnofóssil no crânio de *Exaeretodon cf. riograndensis*.

Os tubos possivelmente seriam ocos originalmente, posteriormente, preenchidos por calcita por ação da variação do nível do lençol freático (Horn *et al.*, 2014). Dessa forma, assim como *T. orientalis*, esses traços são interpretados como túneis de abrigo, muito similares aos túneis produzidos por cupins necrófagos atuais em carcaças (Xing *et al.*, 2013). Comumente, os

sistemas de tocas de cupins são construídos em torno de sua fonte de alimento (Backwell *et al.*, 2012). No entanto, registros mais antigos de cupins vêm do Cretáceo (Krishna *et al.*, 2013), e não há registros de Isoptera em rochas triássicas. Outros vestígios fósseis descritos indicam que o comportamento osteofágico dos invertebrados em ambientes continentais tem sua origem anterior ao final do Ladiano, mas ainda não foram inferidos exatamente quais insetos seriam os autores dos traços (Paes Neto *et al.*, 2016).

Os Coleópteros tem origem no início do Permiano, e os besouros são conhecidos modificadores ósseos. Apesar de poder exibir comportamentos sociais simples, nenhum besouro extinto ou atual conhecido teria a capacidade de construir sistemas complexos de tocas (Wilson, 1971; Genise, 2004; Grimaldi & Engel, 2005; Hansell, 2007). Os dermestídeos (Dermestidae) são conhecidos besouros necrófagos, com possível origem no Cretáceo Tardio (Kiselyova & Mchugh, 2006). São capazes de causar bioerosão em ossos, tais como perfurações para obtenção de alimentos (Schroeder *et al.*, 2002; Fernández-Jalvo & Monfort, 2008). Também são associados a construções de câmaras pupares, no entanto, ainda sem inferência direta em ossos, mas em substrato próximo (Zanetti *et al.*, 2014.; Parkinson *et al.*, 2022).

Os vestígios de alimentação e pupação indicam que, no Triássico, os insetos já estavam desenvolvendo peças bucais capazes de promover modificações ósseas, e apontam indícios que no Triássico Superior há uma crescente diversificação do comportamento osteofágico de insetos (Paes Neto *et al.*, 2016). A lacuna de tempo entre encontrar os vestígios e produtor do vestígio já é esperado. Os ninhos de abelhas fósseis, por exemplo, são anteriores as abelhas mais antigas conhecidas em cerca de 25 milhões de anos (Elliot & Nations, 1998., Genise *et al.*, 2000). Os cupins, portanto, podem ter sido os produtores do traço, pois podem construir estruturas tridimensionais semelhantes à de *Taotieichnus* sp.

7. CONCLUSÃO

O material aqui apresentado representa mais um indício do comportamento osteofágico de insetos no Triássico Superior. Os tubos combinados com as câmaras sugerem que o produtor do traço seja um inseto necrófago social. No entanto, o fato dos insetos mais conhecidos por exibirem esse comportamento apresentarem ocorrência posterior ao Triássico torna difícil definir com precisão a identidade do agente produtor. A nova ocorrência sugere que a amplitude estratigráfica do icnogênero *Taotieichnus* seja estendida para o Triássico Superior (Carniano), até o Pleistoceno Superior (Nortegripiano).

REFERÊNCIAS

- Abdala, F., Barberena, M. C., & Dornelles, J. (2002). A new species of traversodontid cynodont *Exaeretodon* from the Santa Maria Formation (Middle/Late Triassic) of Southern Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22 (2), 313-325.
- Backwell, L. R., Parkinson, A. H., Roberts, E. M., D'Errico, F., & Huchet, J. (2012). Criteria for identifying bone modification by termites in the fossil record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 338, 72– 87.
- Buatois, L. A., & Mángano, M. G. (2011). *Ichnology: Organism-substrate interactions in space and time*. Cambridge University Press, 370p.
- Carvalho, I. S., Fernandes, A. C. S., & Ribeiro, A. (1995). Pseudoicnofósseis em rochas da bacia Pré-Cambriana de São João del Rei (Minas Gerais). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 67(3), 301-309.
- Carvalho, I. S., & Fernandes, A. C. S. (2004). Icnofósseis In: Carvalho (ed) *Paleontologia*. Interciências, 1, 143-169.
- Elliott, D. K., & Nations, J. D. (1998). Bee burrows in the Late Cretaceous (Late Cenomanian) Dakota Formation, northeastern Arizona. *Ichnos* 5, 243– 253.
- Ekdale A. A., Bromley R. G., & Pemberton S. G. (1984). *Ichnology – trace fossils in sedimentology and stratigraphy*. Society of Economic Paleontologists and Mineralogist, 15, 317.
- Fernandes, A. C. S., Borghi, L., Carvalho, I. S., & Abreu, C. J. (2002). *Guia dos Icnofósseis de Invertebrados do Brasil*. Interciência, 260p.
- Fernández-Jalvo, Y., & Monfort M. D. M. (2008). Experimental taphonomy in museums: Preparation protocols for skeletons and fossil vertebrates under the scanning electron microscopy. *Geobios*, 41, 157-181.
- Frey, R. W. (1975) *The Study of Trace Fossils. A Synthesis of Principles, Problems, and Procedures in Ichnology*. Springer-Verlag, 562p.
- Frey, R. W., & Pemberton, S. G. (1985). Biogenic structures in outcrops and cores. I. Approaches to ichnology. *Bulletin of Canadian Petroleum Geology*, 33, 72–115.
- Genise, J. F., Bellosi, E. S., Melchor, R. N., & Cosarinsky, M. I. (2005). Comment: Advanced Early Jurassic Termite (Insecta: Isoptera) Nests: Evidence from the Clarens Formation in the Tuli Basin, Southern Africa (Bordy et al, 2004). *PALAIOS* 20, 303-308.
- Genise, J. F. (2004). Ichnotaxonomy and ichnostratigraphy of chambered trace fossils in palaeosols attributed to coleopterans, termites and ants. *Special Publications of the Geological Society of London*, 228, 419–453.
- Genise, J. F., & Verde, M. (2000). *Corimbatichnus fernandezi*: A cluster of fossil bee cells from the late cretaceous-early tertiary of Uruguay, *Ichnos*, 7(2), 115-125.

Grimaldi, D. A., & Engel, M. S. (2005). *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press, Cambridge, 755 p.

Hansell, M. (2007). *Built By Animals: the Natural History of Animal Architecture*. Oxford University Press, 268 p.

Horn, B. L. D., Melo, T. M., Schultz, C. L., Philipp, R. P., Kloss, H. P., & Goldberg, K. (2014) A new third-order sequence stratigraphic framework applied to the Triassic of the Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil, based on structural, stratigraphic and paleontological data. *Journal of South American Earth Sciences*, 55, 123-132.

Horn, B. L. D. (2016). *Análise sedimentológica da Supersequência Santa Maria e suas implicações estratigráficas* [Tese de Doutorado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul]. Repositório Digital – LUME UFRGS. <http://hdl.handle.net/10183/172467>

Kiselyova, T., & Mchugh, J. V. (2006). A phylogenetic study of Dermestidae (Coleoptera) based on larval morphology. *Systematic Entomology*, 31 (3), 469– 507.

Krishna, K., Grimaldi, D. A., Krishna, V., & Engel, M. S. (2013). Treatise on the Isoptera of the World: Introduction. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 377(1), 1–202.

Langer, M. C., Ribeiro, A. M., Schultz, C. L., & Ferigolo, J. (2007). O Tetrápode Continental Triássico do Sul do Brasil. In: Lucas, S. G., & Spielmann, J. A, The Global Triassic. *Museu de História Natural e Ciência do Novo México Boletim*, 41, 201-18.

Mori, A. L. O. (2006). *Tafonomia em sistemas fluviais: um estudo de caso na Formação Santa Maria, Triássico do RS*. [Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul]. Repositório Digital – LUME UFRGS. <http://hdl.handle.net/10183/6401>

Müller R. T., Araújo-Júnior H. I., Aires A. S., Silva L. R., & Dias-da-Silva S. (2015). Biogenic control on the origin of a vertebrate monotypic accumulation from the Late Triassic of southern Brazil. *Geobios*. 48(4), 331-340.

Netto, R. G., Tognoli, F. M. W., Gandini, R., Lima, J. H. D., & Gibert, J. M. (2012). Ichnology of the Phanerozoic deposits of southern Brazil. In: Netto, R. G., Carmona N. B., & Tognoli, F. M.W.T. (Org.). *Ichnology of Latin America - Selected Papers*, 2, 37-68.

Oliveira, T. V., Schultz, C. L., & Soares, M. B. (2007). O esqueleto pós-craniano de *Exaeretodon riograndensis* Abdala *et al.* (Cynodontia, Traversodontidae), Triássico do Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 10(2), 79–94.

Paes Neto V. D., Parkinson A. H., Pretto F. A., Soares M. B., Schwanke C., Schultz C. L., & Kellner A. W. (2016). Oldest evidence of osteophagic behavior by insects from the Triassic of Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 453, 30–41.

Parkinson, A. (2022). Modern bone modification by dermestid *maculatus* and criteria for the recognition of dermestid traces in the fossil record. *Historical Biology*.

Pickerill, R.K. (1994). Nomenclature and taxonomy of invertebrate trace fossils. In: S.K.

Donovan (ed.), *The Palaeobiology of Trace Fossils*. John Wiley & Son, 342p.

Raugust, T., Lacerda, M., & Schultz, C. L. (2013). The first occurrence of *Chanaresuchus bonapartei* Romer 1971 (Archosauriformes, Proterochampsia) of the Middle Triassic of Brazil from the Santacruzodon Assemblage Zone, Santa Maria Formation (Paraná Basin). *Geological Society*, 379, 303-318.

Sarjeant, W. A. S. (1975). Fossil tracks and impressions of vertebrates. In: Frey, R. W. *The Study of Trace Fossils: A Synthesis of Principles, Problems and Procedures in Ichnology*. Springer-Verlag, 283-324.

Schroeder, H., Klotzbach, H., Oesterhelweg, L., & Püschel, K. (2002). Larder Beetles (Coleoptera, Dermestidae) as an accelerating factor for decomposition of a human corpse. *Forensic Science International*, 127(3), 231-236.

Schultz, C. L., Martinelli, A. G., Soares, M. B., Pinheiro, F. L., Kerber, L., Horn, B. L. D., Pretto, F. A., Müller, R. T., & Melo, T. P. (2020) Triassic faunal successions of the Paraná Basin, southern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 104: 102846.

Silva, L. H. M. (2019). *Tafonomia e paleoicnologia em vertebrados quaternários de cavernas do Lajedo da Escada, Baraúna, Rio Grande do Norte* [Dissertação de Mestrado, Universidade do Estado do Rio de Janeiro]. Biblioteca Digital de Teses e Dissertações. <http://www.bdt.d.uerj.br/handle/1/7046>

Silva Júnior J. B. C., Nogueira A. C. R., Petri S., Riccomini C., Trindade R. I. F., Sial A. N., & Hidalgo R. L. (2007). Depósitos litorâneos neoproterozóicos do Grupo Alto Paraguay no sudoeste do Cráton Amazônico região de Mirassol d'Oeste, Mato Grosso. *Revista Brasileira de Geociências*, 37(3), 595-606.

Xing, L., Roberts, E. M., Harris, J. D., Gingras, M. K., Ran, H., Zhang, J., Xu, X., Burns, M. E., & Dong, Z. (2013). Novel insect traces on a dinosaur skeleton from the Lower Jurassic Lufeng Formation of China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 388, 58–68.

Wilson, E. O. (1971). *The insect societies*. The Belknap Press da Harvard University Press, Cambridge, 548p.

Zanetti, N. I., Visciarelli, E. C., & Centeno, N. D. (2014). Taphonomic marks on pig tissue due to cadaveric Coleoptera activity under controlled conditions. *Forensic Sciences* 59(4), 997-1001.

Zerfass, H., Lavina, E. L., Schultz, C. L., Garcia, A. J. V., Faccini, U. F., & Chemale Jr, F. (2003). Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of Southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. *Sedimentary Geology*, 161(1-2), 85-105.