



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
Instituto de Geociências

GABRIEL TEÓFILO GUEDES SILVA

CONTRIBUIÇÃO À ICNOLOGIA APLICADA DE VERTEBRADOS:
UM REGISTRO INÉDITO COM CONSIDERAÇÕES PALEOAMBIENTAIS,
PALEOECOLÓGICAS E TAFONÔMICAS

CAMPINAS

2023

GABRIEL TEÓFILO GUEDES SILVA

CONTRIBUIÇÃO À ICNOLOGIA APLICADA DE VERTEBRADOS:
UM REGISTRO INÉDITO COM CONSIDERAÇÕES PALEOAMBIENTAIS,
PALEOECOLÓGICAS E TAFONÔMICAS

DISSERTAÇÃO APRESENTADA AO INSTITUTO DE
GEOCIÊNCIAS DA UNIVERSIDADE ESTADUAL DE
CAMPINAS PARA OBTENÇÃO DO TÍTULO DE MESTRE EM
GEOCIÊNCIAS NA ÁREA DE GEOLOGIA E RECURSOS
NATURAIS

ORIENTADOR: PROF. DR. ALESSANDRO BATEZELLI
COORIENTADOR: PROF. DR. MÁRCIO LUIZ DA SILVA

ESTE EXEMPLAR CORRESPONDE À VERSÃO FINAL DA
DISSERTAÇÃO DEFENDIDA PELO ALUNO GABRIEL
TEÓFILO GUEDES SILVA E ORIENTADA PELO PROF. DR.
ALESSANDRO BATEZELLI E COORIENTADA PELO PROF.
DR. MÁRCIO LUIZ DA SILVA

CAMPINAS

2023

Ficha catalográfica
Universidade Estadual de Campinas
Biblioteca do Instituto de Geociências
Marta dos Santos - CRB 8/5892

Si38c Silva, Gabriel Teófilo Guedes, 1990-
Contribuição à icnologia aplicada de vertebrados : um registro inédito com
considerações paleoambientais, paleoecológicas e tafonômicas / Gabriel
Teófilo Guedes Silva. – Campinas, SP : [s.n.], 2023.

Orientador: Alessandro Batezelli.

Coorientador: Márcio Luiz da Silva.

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de
Geociências.

1. Icnologia. 2. Geologia estratigráfica. 3. Paleontologia. 4. Geologia
estratigráfica - Cretáceo. 5. Paleoecologia - Cretáceo. 6. Paleontologia -
Cretáceo. 7. Semiárido. I. Batezelli, Alessandro, 1972-. II. Silva, Márcio Luiz da,
1980-. III. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Geociências. IV.
Título.

Informações Complementares

Título em outro idioma: contribution to vertebrate applied ichnology : a novel record with
paleoenvironmental, paleoecological and taphonomic considerations

Palavras-chave em inglês:

Ichnology

Stratigraphic geology

Paleontology

Stratigraphic geology - Cretaceous

Paleoecology - Cretaceous

Paleontology - Cretaceous

Semiarid

Área de concentração: Geologia e Recursos Naturais

Titulação: Mestre em Geociências

Banca examinadora:

Alessandro Batezelli [Orientador]

Carolina Zabini

Felipe Chinaglia Montefeltro

Data de defesa: 17-03-2023

Programa de Pós-Graduação: Geociências

Identificação e informações acadêmicas do(a) aluno(a)

- ORCID do autor: <https://orcid.org/0000-0001-9462-3919>

- Currículo Lattes do autor: <https://lattes.cnpq.br/3386712242618490>



UNICAMP

**UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS**

AUTOR: Gabriel Teófilo Guedes Silva

**CONTRIBUIÇÃO À ICNOLOGIA APLICADA DE VERTEBRADOS:
UM REGISTRO INÉDITO COM CONSIDERAÇÕES PALEOAMBIENTAIS,
PALEOECOLÓGICAS E TAFONÔMICAS**

ORIENTADOR: Prof. Dr. Alessandro Batezelli

COORIENTADOR: Prof. Dr. Márcio Luiz da Silva

Aprovado em: 17 / 03 / 2023

EXAMINADORES:

Prof. Dr. Alessandro Batezelli – Presidente

Profa. Dra. Carolina Zabini

Prof. Dr. Felipe Chinaglia Montefeltro

A Ata de Defesa assinada pelos membros da Comissão Examinadora consta no processo de vida acadêmica do aluno.

Campinas, 17 de março de 2023.

SÚMULA/BIOGRAFIA

Gabriel Teófilo Guedes Silva

Técnico em Agrimensura (2013) e Licenciado em Ciências Biológicas (2019) pelo Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Sul de Minas Gerais. Em 2020 iniciou o mestrado no Instituto de Geociências da Universidade Estadual de Campinas, abordando a investigação paleoambiental de icnofósseis de vertebrados presentes na Formação Adamantina, Cretáceo Superior da Bacia Bauru. Desde a graduação foi estagiário no Laboratório de Pedologia e Geologia, Laboratório de Zoologia e Museu de História Natural, IFSULDEMINAS. Atuou como professor de biologia e ciências no estado de Minas Gerais, e professor de biologia no pré-vestibular. Desenvolveu e participou de projetos de pesquisa, ensino e extensão em classificação de solos, curadoria de fósseis, ilustração paleontológica, técnicas topográficas e artes marciais no ambiente universitário. Foi bolsista no programa CAPES Residência Pedagógica. Possui publicações abrangendo os temas fósseis, técnicas paleontológicas, icnologia, paleoecologia, reconstrução paleoambiental; história natural, ecologia e comportamento de insetos sociais; geotecnologias, etnobiologia e valoração de recursos naturais.

DEDICATÓRIA

*Àqueles que de muitas formas me suportaram durante esse trabalho,
Dedico.*

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Prof Dr Alessandro Batezelli, pela orientação, inspiração, suporte, compreensão, diálogo e confiança.

Ao Prof Dr Márcio Luiz, pela coorientação, incentivo, pelo rigor oportuno e por ter me indicado o caminho para a pós-graduação no IGE/UNICAMP.

Aos membros da banca de defesa Profa Dra Carolina Zabini, Prof Dr Felipe Montefeltro, Profa Dra Fresia Ricardi-Branco e Prof Dr Max Langer, por cederem seu tempo e atenção para considerações sobre o presente manuscrito.

Ao Dr Diego Nascimento, pelo grande apoio no presente trabalho, desde a concepção, delineamento, execução do trabalho de campo, análises e discussões e produção científica.

Ao Prof Dr Francisco Ladeira, pelas contribuições e coautoria.

Ao Prof Dr Marcos Souza pelas excelentes sugestões oferecidas ao longo da presente produção e suporte constante.

À Profa Dra Fernanda Leonardi, pelo auxílio ao longo de minha preparação para o processo seletivo, incentivo e apoio.

Ao Serviço de Apoio ao Estudante (SAE/UNICAMP), pelo fundamental suporte.

Ao IGE/UNICAMP por todo o suporte e estrutura.

À minha família e amigos pelo apoio e tolerância.

O presente trabalho foi realizado com apoio do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), processo nº 132617/2020-0.

RESUMO

O Cretáceo Brasileiro continental vem sendo gradativamente desvendado ao longo das últimas décadas, em grande parte por meio de pesquisas integrando análises de fácies, paleossolos, fósseis corpóreos e traços, com diferentes abordagens, destacando-se as correlações entre a biota e o meio físico. No contexto de conhecimento ainda incipiente dos icnofósseis da Bacia Bauru, reporta-se, aqui, o primeiro registro conhecido de tocas de quelônios dulcícolas do Cretáceo Brasileiro continental (Formação Adamantina, Bacia Bauru) e discutem-se suas implicações paleoecológicas e paleoambientais. Para tanto, descreveram-se as fácies sedimentares e a arquitetura das tocas, compararam-se as tocas com estruturas não-biogênicas e tocas fósseis produzidas por diversos vertebrados escavadores, avaliou-se a hipótese de escavação por quelônios por meio de comparações com tocas modernas do grupo, investigou-se o registro fóssil proximamente relacionado, interpretou-se o contexto paleoambiental e discutiu-se o significado evolutivo, paleoecológico e possíveis viesamentos tafonômicos operantes na produção das atuais tafocenoses do Grupo Bauru. As tocas consistem de duas estruturas: um bastão simples subhorizontal com uma entrada verticalizada e terminação estreitada, e uma estrutura de geometria semicircular com base plana e topo convexo, configurando a seção transversal de um icnito de mesma natureza que o outro. O preenchimento dessas estruturas por sedimento significativamente distinto daquele adjacente, e de estrutura maciça, além dos padrões arquiteturais característicos de tocas de vertebrados mostram que ambos possuem origem biogênica. A seção transversal semicircular, feição característica de tocas de quelônios modernos, somada aos demais caracteres, indicam que quelônios são os mais prováveis escavadores, o que é confirmado pela existência de abundantes depósitos fósseis de quelônios dulcícolas nas proximidades. Ainda o ambiente deposicional, um sistema de rios e lagos rasos e de baixa energia, apoia tal hipótese. A nova ocorrência auxilia no refinamento da compreensão do quadro paleoecológico do Grupo Bauru, uma vez que, sendo a única ocorrência de tocas de um grupo fortemente presente no registro fóssil daquela localidade, indica que a abundância de quelônios nessa unidade pode ser devida aos seus corpos serem formados principalmente por partes duras.

Palavras-chave: icnologia; tocas de vertebrados; paleoambiente; Cretáceo brasileiro; semiárido continental.

ABSTRACT

The continental Brazilian Cretaceous has been gradually unraveled over the last decades, largely from research integrating sedimentary facies analysis, paleosols, body and trace fossils, under different approaches, highlighting correlations between the biota and the physical environment. In the context of yet incipient knowledge on the Bauru Basin ichnofossils, we report herein the first known record of fossil burrows of freshwater turtles from the continental Brazilian Upper Cretaceous (Adamantina Formation, Bauru Group) and discuss its paleoecological and paleoenvironmental implications. For that purpose, we described the sedimentary facies and burrows architecture, compared the burrows to non-biogenic structures and to fossil burrows produced by diverse burrowers vertebrate, evaluate the hypothesis of burrowing by chelonians by comparing the burrows to modern ones, investigated the body nearby fossil assemblages, interpreted the paleoenvironmental context and discussed the paleoecological and evolutive significance of the new record, as well as the possible taphonomic biases which may have interfered on the current taphocoenosis from the Bauru Group. The burrows comprise two structures: a subhorizontal simple shaft with a verticalized entrance and narrowed termination, and another one with a semicircular geometry with a plane base and convex top, configuring the cross-section of an ichnite of the exact nature as the first one. The filling of the burrows by different sediment from the adjacency, with a massive structure, besides the architectural patterns characteristic of vertebrate burrows show that both of them present a biogenic origin. The semicircular cross-section, alongside the other characters, indicate that chelonians are the most plausible burrowers, which is reaffirmed by the existence of plentiful deposits of fossil freshwater turtles in the proximities, and for the behavioral resemblance to modern chelonians. Yet the depositional environment, a system of shallow lakes and rivers of low energy, supports such a hypothesis. The new occurrence helps improve the understanding of the Bauru Group paleoecological scenario, since, being this the only occurrence related to an abundant group in that body's fossil record, indicates that the abundance of chelonian body fossils in this unit may be due to their hard-tissued bodies.

Keywords: ichnology; vertebrate burrows; paleoenvironment; brazilian Cretaceous; continental semiarid.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	12
2. JUSTIFICATIVA E OBJETIVOS	13
2.1. Objetivo geral	13
2.2. Objetivos específicos	13
3. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	14
3.1. O estudo dos fósseis traços	14
3.2. Icnologia aplicada de vertebrados	14
3.3. Icnofósseis do Grupo Bauru	14
3.4. Os quelônios (Reptilia, Testudines)	15
3.4.1. Generalidades	15
3.4.2. Origem e evolução	15
3.4.3. Registro fóssil	16
3.4.4. Quelônios do Grupo Bauru	17
4. GEOLOGIA	18
4.1. Geologia regional	18
4.2. Litoestratigrafia	20
5. MATERIAL E MÉTODOS	22
5.1. Área de estudo	22
5.2. Compilação de dados	22
5.3. Aquisição de dados de campo	22
5.3.1. Fácies e elementos arquitetônicos	22
5.3.2. Descrição das tocas	22
5.4. Biogenicidade e tracemaker	23
5.4.1. Determinação da natureza biogênica de traços	23
5.4.2. Comparação com tocas de táxons fósseis e modernos	23
5.4.3. Registro fóssil relacionado	23
6. RESULTADOS	24
6.1. Análise de fácies	24
6.2. Descrição das tocas	24
7. DISCUSSÃO	29
7.1. Biogenicidade e tracemaker	29
7.1.1. Como sabemos que são tocas de animais?	29
7.1.2. Comparação com tocas de diferentes tracemakers	29

7.1.3.	Crocodilos podem ser os tracemakers?	32
7.1.4.	Fossorialidade em quelônios	36
7.1.5.	Registro fóssil relacionado	39
8.	INTERPRETAÇÕES	40
8.1.	Paleoecologia e paleoambiente	40
8.1.1.	Como as tocas foram preenchidas?	40
8.1.2.	Para que as tocas foram escavadas?	40
8.1.3.	Sobre papéis ecossistêmicos	42
8.2.	Aspectos tafonômicos	43
8.2.1.	O que houve com os tracemakers?	43
8.2.2.	Por que há tantos quelônios fósseis no Grupo Bauru?	44
8.2.2.1.	O ambiente deposicional impôs um filtro tafonômico	44
8.2.2.2.	O modo de vida dos Pleurodira favorece sua preservação no registro	45
8.2.2.3.	Quelônios escavam o substrato para regulação homeostática	45
8.2.2.4.	O estudo de tocas de vertebrados apresenta diferentes vieses	46
9.	CONSIDERAÇÕES FINAIS E PERSPECTIVAS	48
10.	REFERÊNCIAS	49
11.	ANEXOS	64

1. INTRODUÇÃO

O comportamento fossorial foi uma adaptação essencial para o sucesso da conquista do ambiente terrestre, e apareceu independentemente em grupos distintos de vertebrados, desde o Devoniano (Olson & Bolles, 1975; Smith, 1987; Loope, 2006). Há múltiplas razões pelas quais os vertebrados escavam o substrato, incluindo nidificação, caça e estocagem de alimentos, abrigo contra predadores e condições ambientais austeras, o que pode exigir mecanismos fisiológicos de regulação homeostática, tais como hibernação e estivação (Kinlaw 1999, Burda et al. 2007, Hembree 2009).

Há registros de tocas fósseis de vertebrados em diferentes ambientes deposicionais, incluindo depósitos fluviais e eólicos e, sobretudo, em horizontes de paleossolos no registro geológico (e.g. Voorhies 1975, Varricchio et al. 2007, Hembree & Hasiotis 2008, Tanner & Lucas 2009, Storm et al. 2010, Genise et al. 2010, Colombi et al. 2012, Dentzien-Dias et al. 2012, Cardonatto & Melchor 2018, Martinelli et al. 2019). Essas estruturas apresentam diferentes graus de complexidade, geralmente associados à taxonomia e comportamento do produtor, compreendendo estruturas com diversas possibilidades de formatos, orientações, geometrias da seção transversal, presença ou não de ramificações, padrões de arquitetura superficial, preenchimentos, dentre outros eventuais caracteres (Hasiotis et al. 2007).

Estruturas em forma de bastão simples podem estar associadas à atividade de diferentes vertebrados, tais como peixes, répteis, anfíbios, mamíferos (e.g. Hasiotis & Mitchell 1993, Martin 2009, Marshall & Rogers 2012, Gaillard et al. 2013, Melchor et al., 2012, Martin et al. 2020). Para o Cretáceo continental, tocas de vertebrados formadas por bastão simples e câmara terminal podem estar associadas, tanto à ação de peixes, quanto de tetrápodes, como dinossauros e crocodilos (Varricchio et al. 2007, Martin 2009, Marshall & Rogers 2012, Krumenacker et al. 2019, Martinelli et al. 2019). A ausência de câmara terminal nesse tipo de estrutura, porém, pode dificultar a atribuição dessas tocas a um táxon escavador, o que pode exigir uma análise mais detalhada de sua arquitetura (e.g. Ekdale & de-Gibert 2010). Outras características de importância diagnóstica são a orientação da estrutura, se há ramificações ou revestimento, o tipo de preenchimento e a presença de possíveis padrões arquiteturais nas paredes (Hasiotis et al. 1993). No presente trabalho, reportam-se estruturas com uma rara combinação de caracteres arquiteturais, interpretadas como o primeiro registro de tocas de quelônios dulcícolas do Cretáceo Brasileiro continental, Formação Adamantina, Grupo Bauru, Bacia Bauru.

2. JUSTIFICATIVA E OBJETIVOS

A bioturbação do solo é um dos fatores preponderantes para a formação e evolução das paisagens meso-cenozoicas (Reichle 1977, Lavelle et al. 2006). Alguns organismos que desempenham maior função nesse processo são reconhecidos como engenheiros de ecossistemas (Jones et al. 1994). Essa terminologia é aplicada sobretudo no caso de invertebrados (e.g. Jouquet et al. 2006) e plantas (Losapio et al. 2020), entretanto há grupos de vertebrados que exercem um importante papel nesse serviço ecossistêmico, tais como os castores (Brazier et al. 2020) e as tartarugas-esquilo (Kinlaw e Grasmueck 2012) norte-americanos. Assim, a biota terrestre constitui um fator imprescindível na evolução dos solos e da paisagem, de modo que podem ter protagonizado fenômenos tais como a estrutura de comunidades e distribuição de biomassa, como demonstrado, por exemplo, para o Devoniano dos EUA (Jones 2008).

O estudo da fossorialidade auxilia na compreensão da ecologia, comportamento, fisiologia e modo de vida dos organismos que escavam o substrato, estando ou não associados aos seus traços (Wallwork 1970). A caracterização das escavações, tocas e perfurações produzidas por esses organismos permite o vislumbre dos aspectos anatômicos e biomecânicos envolvidos no comportamento fossorial (Tague 2020), como também determinadas assembleias de traços fósseis auxiliam em interpretações sedimentológicas (Knaust e Bromley 2012), estratigráficas (Crimes 1975) e paleoecológicas (Buatois e Mángano 2011).

2.1.Objetivo geral

Objetiva-se no presente trabalho, reportar o primeiro registro de tocas de quelônios dulcícolas do Cretáceo continental Brasileiro e propor sua interpretação paleoecológica e paleoambiental.

2.2.Objetivos específicos

- Analisar as fácies sedimentares no afloramento;
- descrever a arquitetura morfológica e superficial das tocas;
- identificar o táxon escavador por meio de comparações com tocas de outros táxons;
- comparar as tocas descritas com aquelas produzidas por quelônios modernos;
- investigar o registro fóssil regionalmente relacionado em busca de testemunhos fósseis corpóreos;
- discutir as implicações paleoecológicas, paleoambientais e tafonômicas das tocas aqui reportadas.

3. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

3.1. O estudo dos fósseis-traço

Fósseis-traço, icnofósseis ou bioturbações são o resultado das interações entre os organismos e o substrato, que permaneceram preservados no registro sedimentar ao longo do tempo geológico (Bromley 1996). O estudo dos traços compreende uma disciplina de grande relevância para o entendimento da vida pretérita, pois eles representam o testemunho direto do comportamento dos organismos do passado, dada sua ocorrência autóctone (Buatois & Mángano 2011), especialmente no que se refere a assembleias de organismos com corpos pouco biomineralizados, tais como pequenos invertebrados de corpo mole, cuja presença no registro geológico é restrita (Genise et al. 2010). Graças à sua ocorrência *in situ*, os traços constituem proveitosos indicadores da biologia dos animais e plantas que os produziram, bem como da resposta desses organismos às diferentes condições físico-químicas do ambiente (Bromley 1996, Hasiotis et al. 2007). Por essa razão, fósseis-traço são atualmente considerados *proxies* de grande valor para a compreensão de cenários paleoecológicos e paleoambientais diversos (e.g. Buntin et al. 2022).

3.2. Icnologia aplicada de vertebrados

Uma grande diversidade de aplicações foi dada à icnologia desde as últimas décadas do Século XX (Gingras et al., 2010), envolvendo desde possíveis perturbações em ecossistemas pretéritos (Zonneveld et al., 2010), a análises de permeabilidade e porosidade em reservatórios de petróleo (Pemberton e Gingras, 2005), além de diversas investigações paleogeográficas em ambientes continentais fluviais (Nascimento et al. 2017a, 2017b) e eólicos (e.g. Leonardi, 1977; Fernandes et al. 2014), ambientes deltaicos (Bann et al., 2008), litorâneos carbonáticos e clásticos (Zonneveld et al., 2004; Dashtgard et al., 2008), estuários e baías (Hauck et al., 2009). Também, sabe-se que sucessões verticais de quaisquer icnofósseis auxiliam no reconhecimento de superfícies estratigráficas e na definição de assembleias icnológicas (Mángano et al., 2012; Pemberton et al., 2000), em conjunto com análises sedimentológicas e estratigráficas convencionais oferecem um seguro método para interpretações paleoambientais (e.g. Halfen e Hasiotis, 2010).

3.3. Icnofósseis do Grupo Bauru

O Grupo Bauru é reconhecido por apresentar um rico conteúdo fossilífero, sobretudo em sua fauna de arcossauros (Santucci 2002, Arruda et al. 2004), todavia suas icnocenoses foram

descobertas tardiamente e receberam pouca atenção, incluindo traços de invertebrados (Fernandes e Carvalho 2006, Carvalho et al. 2009, Cardoso et al. 2013), assim como a primeira evidência de toca de crocodilo (Vasconcellos e Carvalho 2006). Mais tarde, novos esforços produziram mais registros inéditos, demonstrando que as unidades possuem considerável potencial para a preservação de icnofósseis, incluindo marcas de raízes em paleossolos (Mineiro et al. 2018, Silva 2016, Nascimento 2017), traços diversos de invertebrados (Fernandes & Carvalho, 2006; Vasconcellos & Carvalho, 2010; Mineiro et al. op. cit.; Nascimento et al. 2017a; 2017b), ninhos de crocodilos (Marsola et al 2016) e um novo registro de toca de crocodilo (Martinelli et al. 2019).

3.4. Os quelônios (Reptilia, Testudines)

3.4.1. Generalidades

Quelônios são répteis arcossauros de biologia altamente especializada, particularmente refletida em sua morfoanatomia. O grupo apresenta corpo de pequeno comprimento, alargado e normalmente achatado dorso-ventralmente, dependendo do *habitat*. Há formas aquáticas, semiaquáticas e terrestres, distribuídas em ambientes continentais e marinhos. A sistemática consiste nos clados Cryptodira e Pleurodira, o primeiro comportando as tartarugas marinhas e jabutis, e o segundo, os cágados (*side-necked turtles*). A diferenciação dos quelônios remonta ao Período Triássico e vem sendo alvo de grande debate, principalmente no que diz respeito ao seu atual formato corporal (Wyneken et al. 2008).

3.4.2. Origem e evolução

O posicionamento filogenético dos quelônios tem sido assunto de amplo debate ao longo do tempo (Zardoya e Meyer 2001; Lyson et al. 2010; Chiari et al. 2012), o que levou ao desenvolvimento de estudos que consideravam que o grupo ocupasse posição basal em Reptilia (e.g. Lyson et al. Op. cit.). Estudos recentes, contudo, mostram haver consenso em que quelônios não são o último clado vivente de Anapsida, mas sim, são Diapsida cujas cavidades temporais deixaram de existir ao longo da evolução (Zardoya e Meyer 2001). A partir de tanto, predominou, nos últimos anos, a interpretação de que o grupo pertencesse a Lepidosauria (Lyson et al. 2011), hipótese reforçada inclusive por meio da análise de MicroRNA (Lyson et al. Op. cit.). Todavia, a partir de estudos de mesma natureza, porém considerando-se mais ampla gama de dados, concluiu-se maior afinidade do grupo com Archosauria e não com Lepidosauria (Field

et al. 2014). Isso foi suportado posteriormente por meio de estudos de ossos temporais de fósseis relacionados aos quelônios modernos (Bever et al. 2016).

Ainda outros dados genômicos confirmam a afinidade entre quelônios e os atuais arcossauros (Chiari et al. 2012), a despeito da proximidade entre quelônios e pararrépteis, tais como o próprio *Eunotosaurus*, de modo que se sugere o possível reposicionamento de Parareptilia dentro do grupo Testudines-Archosauria (Lee 2013). A partir da análise de elementos esqueléticos, entretanto, fósseis interpretados como espécies aparentadas aos atuais quelônios mostram afinidade tanto com Archosauria quanto com Lepidosauria (Joyce et al. 2013a). Dentre essas espécies, *Eunotosaurus*, por exemplo, apresenta costelas severamente espessadas, cujo desenvolvimento é interpretado como de origem comum ao casco de quelônios (Lyson et al. 2013a). Além desse gênero, há diferentes fósseis, tais como *Milleretta*, *Limnoscelis* e *Odontochelys* que apresentam uma sucessão de adaptações morfoanatômicas, sobretudo relacionadas ao aparato respiratório e casco, que traçam uma história evolutiva hipotética do grupo coroa (Lyson et al. Op. cit.).

Nova análise detalhada dessa sucessão de adaptações no início da história evolutiva dos quelônios mostra o enrobustecimento ventral por meio da gastrália espessada de *Pappochelys* (Triássico Médio), do completo desenvolvimento do plastrão em *Odontochelys* (Triássico Superior), e o pleno desenvolvimento dos cascos ósseos, já contendo plastrão e carapaça em *Proganochelys* e outros quelônios do final do Triássico Superior (Schoch e Sues, 2019). A posterior diferenciação do grupo nos atuais Pleurodira e Cryptodira ocorreu mais cedo do que se pensava até recentemente, de forma que se propõe hoje, que a era dos quelônios modernos teria sido, não o Jurássico Superior (Chiari et al. 2012), mas o Jurássico Médio (Joyce et al. 2013b).

O posicionamento filogenético dos quelônios em Archosauria, entretanto, foi também reforçado por dados paleobiogeográficos e estratigráficos, a partir do que propôs-se que formassem, com os répteis marinhos, um grupo Quelônios-Sauropterygia, dentro de Diapsida, argumentando-se ainda que o desenvolvimento inicial do plastrão constitui evidência de origem aquática para o clado, uma vez que não se trata de área facilmente vulnerável a predadores em ambiente terrestre (Rieppel e Reisz 1999).

3.4.3. Registro fóssil

Os quelônios apresentam um rico registro fóssil, cujas mais antigas ocorrências provêm do Período Triássico, por volta de 220 Ma. Há registros para a Alemanha (Gaffney, 1985,

1990; Karl e Tichy, 2000; Joyce et al., 2013; Szczygielski e Sulej, 2016), Groenlândia (Jenkins et al., 1994), Tailândia (Broin, 1984), Argentina e África do Sul (Rougier et al., 1995; Sterli et al., 2007; 2020), Estados Unidos da América (Joyce et al., 2009; Joyce, 2017) e Polônia (Szczygielski e Sulej, 2016). Fósseis traços atribuídos à atividade de quelônios, por outro lado, estão principalmente relacionados a trilhas de pegadas (e.g. Gaillard et al., 2003; Rodríguez-de la Rosa, 2003; Avanzini et al., 2005; Mortalla e Hernán, 2009; Xing, 2014; 2021; Reolid et al., 2018; Lockley et al., 2018; King et al., 2020, de la Fuente et al., 2020) e comportamento de nidificação e reprodução (e.g. Wang, 2013; Lawver e Jackson, 2014; Lawver et al., 2015), havendo escassos registros de outros comportamentos (e.g. Reolid et al., 2015; Zonneveld et al., 2016; 2021; de Valais et al., 2020).

3.4.4. *Quelônios do Grupo Bauru*

Os quelônios do Grupo Bauru pertencem à família Podocnemididae (Broin, 2000). A primeira descrição formal foi “*Podocnemis*” *harrisi* Pacheco, 1913 (Price 1953), seguida de “*Podocnemis*” *brasiliensis* Staesche 1937, cuja revisão dos materiais resultou na descrição da nova espécie *Roxochelys wanderleyi* Price 1953, assim como na revisão taxonômica de *P. harrisi*, propondo-se sua realocação no gênero *Roxochelys*, o que não recebeu boa aceitação, dada as condições de preservação do material (Oliveira e Romano 2007). Posteriormente descreveu-se *Podocnemis elegans* Suárez 1969, que foi atribuída mais tarde ao gênero *Roxochelys* (Broin 1971), e mais tarde ao novo gênero *Bauruemys* (Kischlat 1994). Por último, França e Langer (2005) descreveram *Cambaremys langertoni*. Certo grau de incerteza quanto à riqueza de espécies de quelônios do Grupo Bauru é imposto por fenômenos da incompletude do registro fóssil, tais como a ausência de elementos do crânio preservado (exceto em *B. elegans*) e eventuais perdas de holótipos (Oliveira e Romano 2007 e referências). Sucessivas revisões apontaram discordâncias entre os autores quanto à taxonomia dos quelônios do Grupo Bauru, geralmente advindas da falta de esqueletos mais completos (Kischlat et al. 1994 e referências). Outros registros sem identificação foram feitos (vide Mezzalana 1989, 2000), além de mais menções a novas espécies (e.g. Kischlat 1996, Figueira e Bertini 2002, Manzini et al. 2003).

4. GEOLOGIA

4.1. Geologia regional

A Bacia Bauru localiza-se ao norte da Bacia do Paraná, cuja deposição estendeu-se do Paleozoico ao Mesozoico. Ali predominam, entre rochas sedimentares e ígneas, depósitos siliciclásticos, basaltos, calcários e evaporitos (Nardy, 1995; Oliveira, 1997). A porção correspondente à Bacia Bauru, ultrapassa os 300 mil quilômetros quadrados de área, e engloba porções dos estados de São Paulo, Mato Grosso do Sul, Mato Grosso, Goiás e Minas Gerais (Figura 1), apresentando forma elíptica (Batezelli, 2003). A origem da bacia está associada ao processo de subsidência termal ocorrido ao fim do vulcanismo Serra Geral, ao norte da Placa Sulamericana, o que originou espessa camada de basaltos ao depocentro do Bauru, no Cretáceo Inferior (Turner et al., 1994), a partir de quando os antigos limites da Bacia do Paraná foram rearranjados pelo novo regime sedimentar (Batezelli, 2010).

O aporte sedimentar da Bacia Bauru foi possibilitado pelo posterior soerguimento do Alto Paranaíba, associado a novo magmatismo. A partir de então se originaram depósitos, inicialmente, lacustres e, depois, aluviais (Gibson et al., 1995; Batezelli, 2010; 2015). Nesse contexto, definiram-se os atuais limites erosivos da bacia, a partir de eventos tectônicos pós-cretácicos, quando da origem também da Serra do Mar (Fernandes e Coimbra, 1996; Riccomini, 1997; Batezelli, 2010). Apesar de algumas divergências encontradas na literatura a respeito do ambiente deposicional predominante de deposição da Bacia Bauru, muitas publicações afirmam, a partir de diferentes bases de dados, tratar-se de ambiente semiárido, ora mais, ora menos úmido. Por exemplo, há predomínio de depósitos de leques aluviais, sistemas de rios efêmeros e áreas paludiais rios entrelaçados com presença de escassas dunas eólicas continente adentro, abundante assembleia de fósseis e icnofósseis, depósitos de mineralogia arenosa predominante, intercalações de deposição e não-deposição características de oscilações na umidade e precipitação (e.g. Batezelli, 2003; 2015; Mineiro, 2014; Silva et al., 2017; Nascimento, 2017a; 2017b).

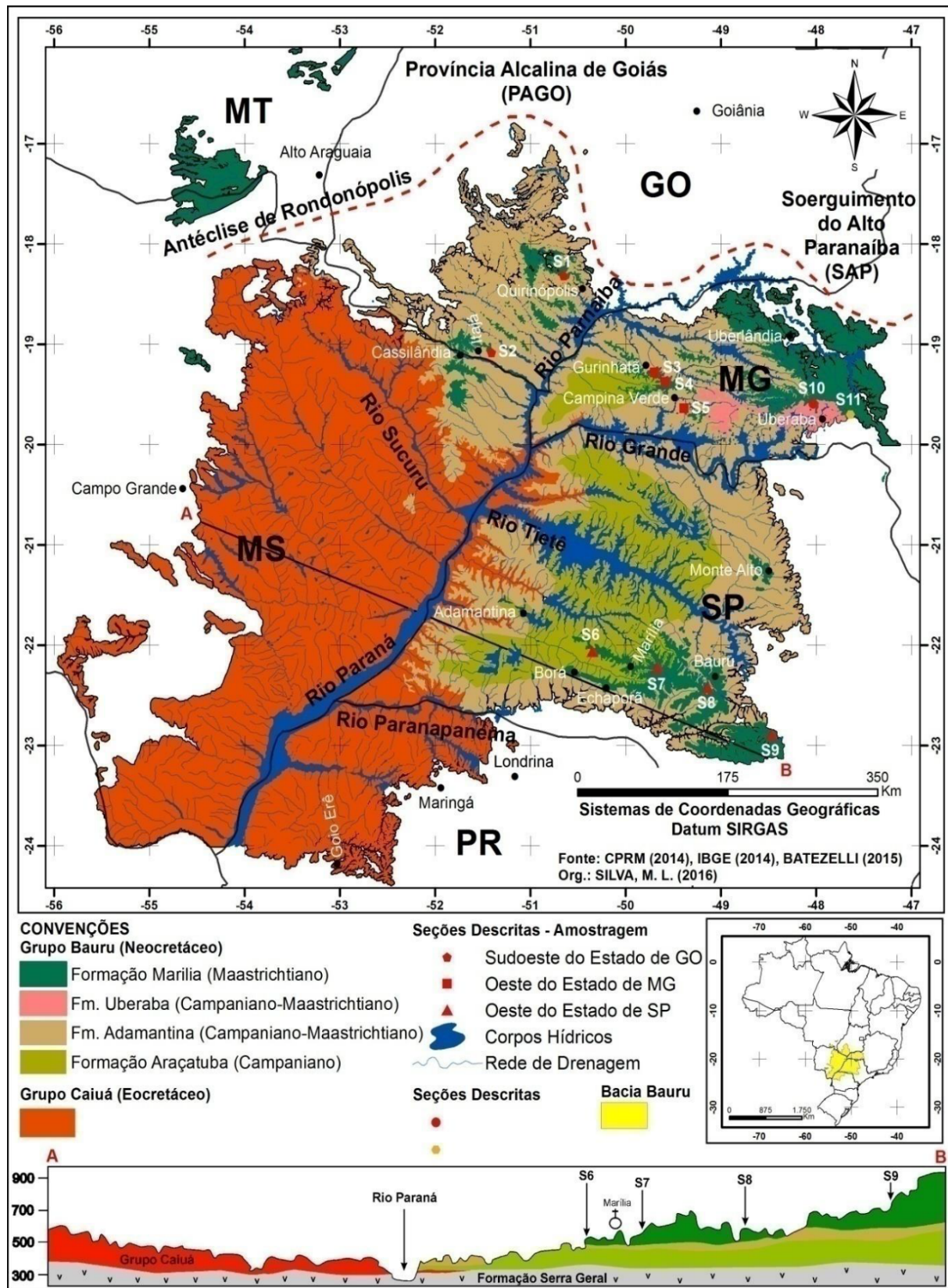


Figura 1. Mapa litoestratigráfico e de situação da Bacia Bauru (Batezelli, 2003; Silva, 2016).

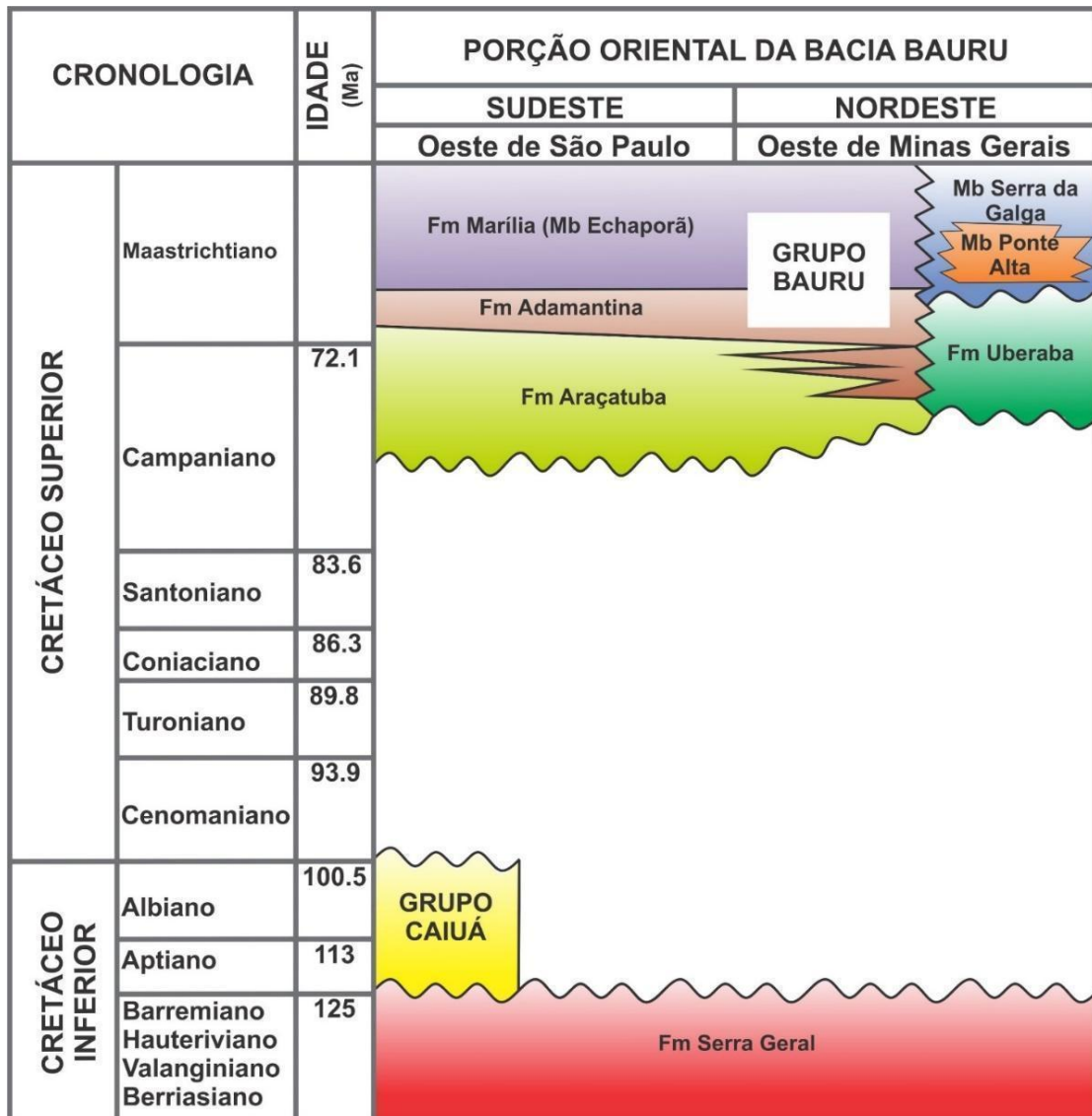


Figura 2. Carta estratigráfica da porção oriental da Bacia Bauru (Batezelli 2015).

4.2.Litoestratigrafia

A Bacia Bauru foi primeiramente reconhecida a oeste de São Paulo, em trabalhos de campo de apoio a obras de infraestrutura, quando foi registrado o Grés do Bauru, maciço, com estruturas calcárias em matriz de finos. Após, a Comissão Geológica do Estado de São Paulo estabeleceu por meio de carta geológica, a organização litoestratigráfica seminal da Bacia Bauru em duas unidades: Caiuá e a homônima, Bauru, a qual foi subdividida por Almeida e Barbosa

(1953), nas formações Itaqueri e Marília. Nas décadas seguintes, grande quantidade de trabalhos foi publicada, maiormente com o intuito de contribuir para a organização estratigráfica formal da bacia (Figura 2) (e.g. Mezzalira, 1974). A definição atual da estratigrafia da Bacia Bauru reconhece duas sequências deposicionais: o Grupo Caiuá, do Cretáceo Inferior, e Grupo Bauru, do Cretáceo Superior, dividido nas formações Araçatuba, Adamantina, Uberaba e Marília. Na sequência inferior predominam depósitos eólicos, sobre os quais repousam arenitos e lamitos fluviais do Grupo Bauru (Batezelli, 2015). Dentre essas, a Formação Adamantina vem tendo grande atenção na literatura especializada, sobretudo por sua riqueza em termos de conteúdo fossilífero.

5. MATERIAL E MÉTODOS

5.1. Área de estudo

As tocas aqui descritas foram encontradas em um afloramento da Formação Adamantina, adjacente à Rodovia Comandante João Ribeiro de Barros, próximo à entrada do município de Flórida Paulista, Estado de São Paulo, sudeste do Brasil. O trabalho de campo foi conduzido pelos Professores Dr Alessandro Batezelli e Dr Francisco Ladeira e Dr Diego Nascimento, Instituto de Geociências, Universidade Estadual de Campinas.

5.2. Compilação de dados

Os dados literários foram obtidos por meio de pesquisas nas plataformas especializadas e páginas de periódicos de áreas correlatas. As publicações foram agrupadas de acordo com o assunto e consultadas sistematicamente ao longo do desenvolvimento das seções do presente manuscrito. As buscas concentraram-se em análises de fácies sedimentares em depósitos fluviais e de condições paleoclimáticas semiáridas, na geologia e icnologia do Grupo Bauru e Formação Adamantina, em icnologia aplicada de vertebrados, em tocas de vertebrados e no comportamento fossorial de quelônios fósseis e modernos. Para as buscas empregaram-se termos em português, inglês e espanhol, nos temas supracitados. A organização da bibliografia foi feita com auxílio do software Mendeley.

5.3. Aquisição de dados de campo

5.3.1. Fácies e elementos arquitetônicos

A aquisição dos dados sedimentológicos consistiu da descrição das litofácies encontradas no afloramento. Durante a análise buscou-se identificar os diferentes elementos arquitetônicos, que representam diferentes eventos deposicionais, segundo Miall (1985, 1996).

5.3.2. Descrição das tocas

Com o objetivo de descrever as tocas, tomaram-se as icnotaxobases de Bromley (1996) e Hasiotis et al. (2007), considerando sua arquitetura morfológica - forma básica, orientação, dimensões, forma da seção transversal e das extremidades - e arquitetura superficial - presença de marcas e ranhuras (bióglifos), tipo de preenchimento, presença ou não de revestimento (Bromley 1996; Hasiotis et al. 2007).

5.4. Biogenicidade e *tracemaker*

5.4.1. *Determinação da natureza biogênica de traços*

Para determinar se as estruturas aqui descritas compreendem tocas de animais observou-se se o padrão arquitetural é comparável àquele apresentado por tocas de animais extintos e vivos (Hembree 2009), eventuais padrões de regularidade no formato (Bertling et al. 2006), a presença de bióglifos (arranhões e outros padrões) nas paredes das tocas (Ekdale e De Gibert, 2010).

5.4.2. *Comparação com tocas de táxons fósseis e modernos*

Para a interpretação e atribuição das tocas a um táxon produtor (*tracemaker*), compararam-se aspectos de sua morfologia arquitetural e superficial com estruturas não biogênicas (e.g. Gabelman, 1955; Abdel-Gawad e Kerr, 1963), assim como tocas produzidas por diferentes animais escavadores, com representantes de peixes, anfíbios, répteis, dinossauros, aves e invertebrados (e.g. Hasiotis e Mitchell, 1993; Bedatou et al., 2008). Para comparações com tocas de quelônios modernos, consultou-se literatura sobre quelônios modernos, sobretudo a tartaruga esquilão (*sensu* Elders, 1975; Hasiotis e Mitchell, 1993; Davis et al., 2007; Dashtgard e Gingras, 2012; Bowen e Hembree, 2014; Brom et al., 2018; Gorzelak et al., 2020; Nascimento et al., 2021).

5.4.3. *Registro fóssil relacionado*

Com o objetivo de verificar as assembleias relacionadas, de fósseis corpóreos, procedeu-se à revisão de literatura a respeito do registro fóssil da Formação Adamantina, Cretáceo Superior da Bacia Bauru. Assim também, para a caracterização paleoecológica e paleoambiental do registro, consideraram-se as fácies sedimentares, além de publicações na literatura especializada (Miall, 1985; 1996). A revisão de literatura foi realizada utilizando-se as plataformas Google Scholar, Web of Science e páginas de periódicos específicos de áreas correlatas.

6. RESULTADOS

6.1. Análise de fácies

O afloramento estende-se ao longo da Rodovia Comandante João Ribeiro de Barros e apresenta 3 m de altura (Figura 3A). O primeiro 0,5 m da base do afloramento é formado por um conglomerado com clastos de lama (Gm), de estrutura maciça e clastos que podem chegar a 8 cm de diâmetro, predominando, porém, aqueles alongados a arredondados de até 4 cm no eixo maior. Bruscamente acima, há outra espessa (0.25 m) camada de arenito muito grosso a fino (Gt e Sr) com laminações plano-paralelas. Esse arenito predomina em todo o afloramento e é inteiramente marcado por laminações com finas camadas de até 3 cm de espessura. O predomínio desse arenito laminado indica que tratava-se de canal de depósito arenoso porém raso, formando-se apenas pequenas ondulações, as quais produziram as abundantes laminações cruzadas. O topo da sequência sustenta ainda mais espesso depósito, com mais de 0.6 m, de arenitos e folhelhos (Fm) (Figura 3B, C, D, E, Figura 4, Tabela 1).

A sucessão de eventos que terá resultado no presente depósito resume-se na migração do canal fluvial por acreção lateral e cobertura dos depósitos por eventos de inundação da planície. Em termos gerais, o conglomerado basal testemunha a existência do canal (CH) sobre o qual uma barra de pontal (GB) terá avançado cobrindo-o com areia grossa a conglomerática. Posteriormente houve o avanço da planície de inundação (FF), acumulando-se espessa camada de finos sobre a barra, assim formando-se o depósito de acresção lateral (LA, Figura 4).

6.2. Descrição das tocas

Ambas as tocas (A e B) situam-se na porção inferior do afloramento, cerca de 1 m acima da base do afloramento. A toca A consiste de um bastão simples, com orientação sub-horizontal, paralelamente disposto ao plano do afloramento. A entrada da toca volta-se para cima, de modo que o eixo longitudinal da bioturbação exibe a forma de um “L” horizontalizado com suave inclinação até a referida verticalização súbita da entrada. A toca possui 73 cm de comprimento e altura de 14 e 9 cm, à entrada e ponto médio, respectivamente (Figura 5A, Tabela 2). A seção transversal é semicircular e a terminação exibe ligeiro estreitamento.

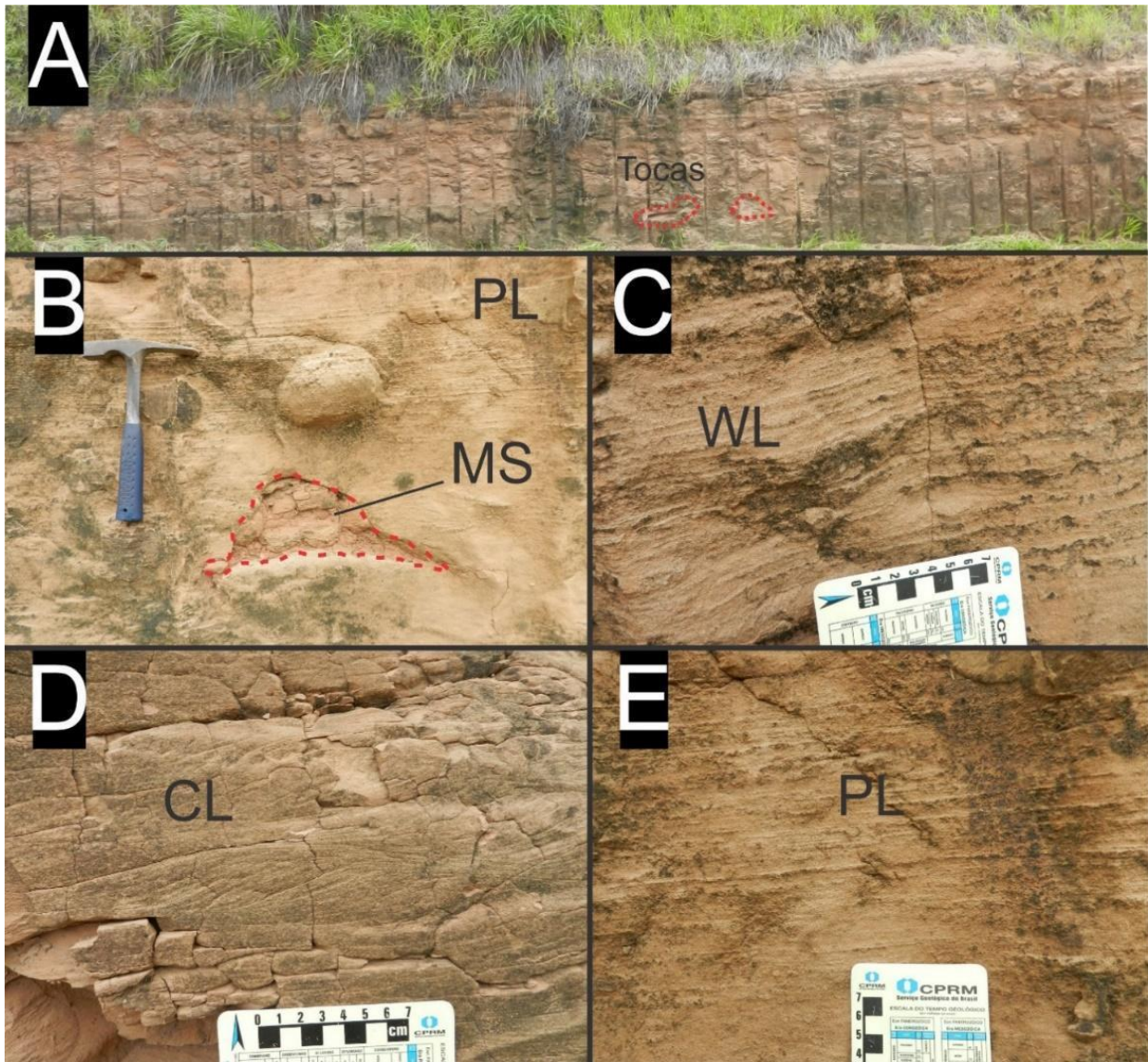


Figura 3. Afloramento localizado nas proximidades do município de Flórida Paulista, ao longo da Rodovia Comandante João Ribeiro de Barros, Estado de São Paulo, sudeste do Brasil. A. Vista geral do afloramento com indicação da posição das tocas e das litofácies. B. Detalhe da Toca B inserida no contexto do afloramento com laminações plano-paralelas (PL) e preenchimento por argila vermelha a areia muito fina (MM). Detalhe das estruturas: D. laminações onduladas (WL), E. laminações cruzadas (CL) e laminações plano-paralelas (PL).

Tabela 1. Fácies sedimentares presentes no afloramento descrito às margens da Rodovia Comandante João Ribeiro de Barros, Estado de São Paulo, sudeste do Brasil (Baseado em Miall, 1985; 1996).

Fácies	Associações de fácies	Estruturas sedimentares
Fm	FF	laminações plano-paralelas
Fl, Sr	LA	laminações onduladas
Gt	GB	laminações cruzadas
Gm	CH	maciço

Legenda: Fm = lama, silte. Fl = areia, silte, lama. Sr = areia muito fina a grossa com possíveis seixos. Gt = cascalho estratificado. Gm = cascalho sustentado por matriz. FF = finos de planície de inundação. LA = depósitos de acreção lateral. GB = barras e formas de leitos cascalhosos. CH = canal.

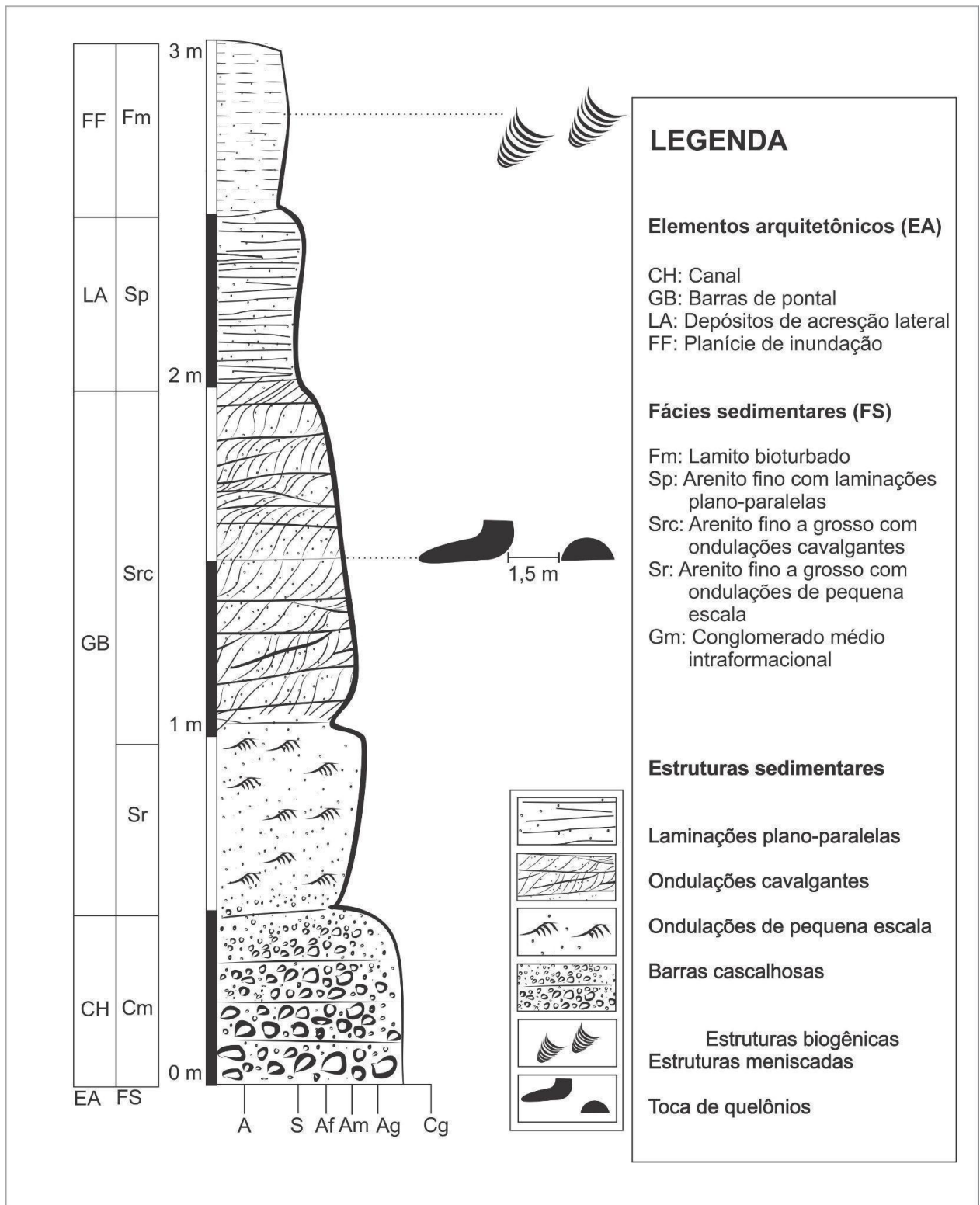


Figura 4. Seção colunar do afloramento à margem da Rodovia Comandante João Ribeiro de Barros, contendo os elementos arquitetônicos e fácies sedimentares com as estruturas sedimentares e biogênicas. O afloramento apresenta **upward-finning**, fácies sedimentares e elementos arquitetônicos, e fósseis traços meniscados, características que associadas evidenciam um depósito de rio de baixa energia, que sofreu migração lateral, em contexto paleoambiental semiárido.

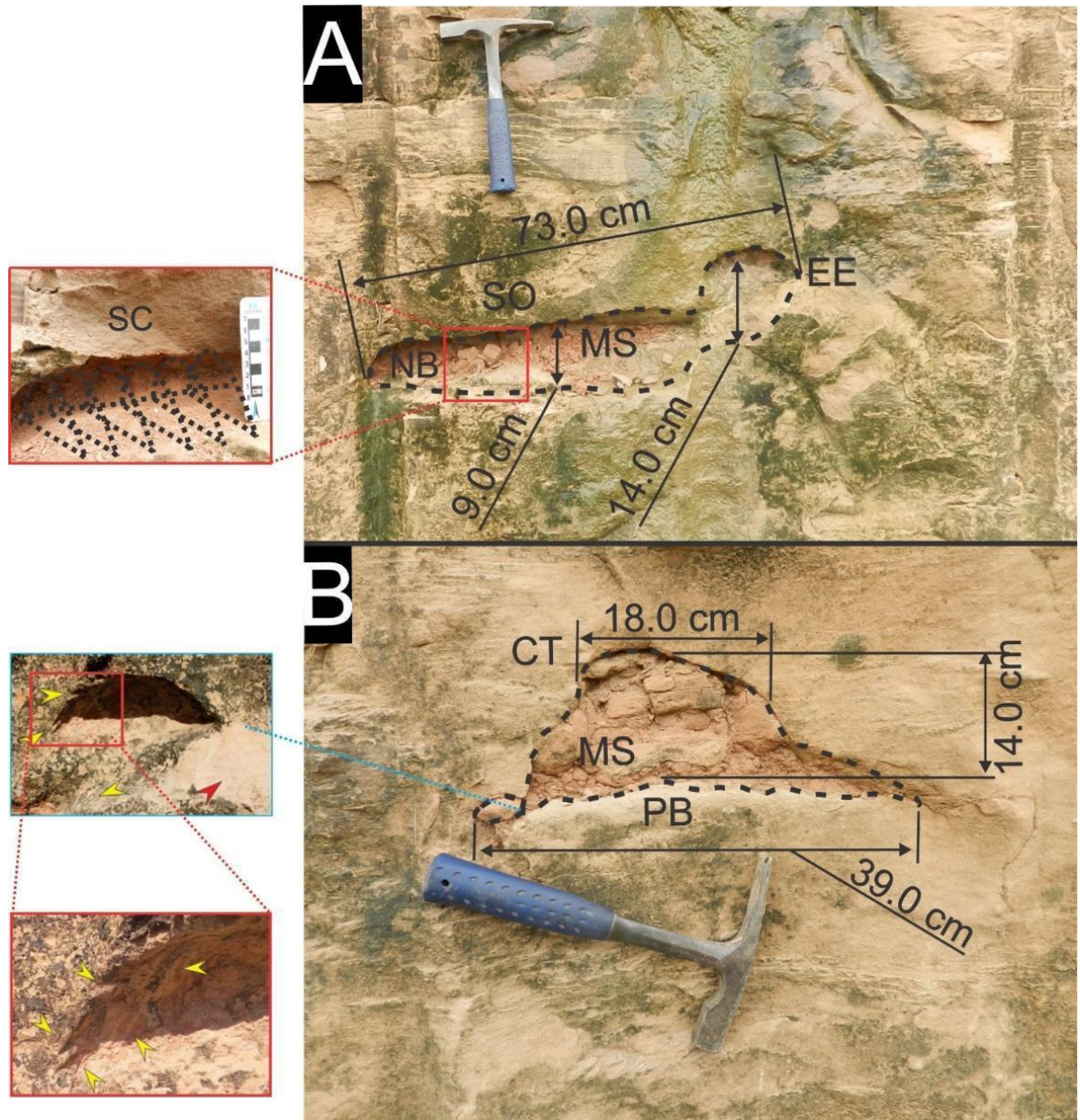


Figura 5. Tocas encontradas no afloramento. (A) Toca A com dimensões e feições arquiteturais. O detalhe mostra a forma correspondente à seção transversal da toca, compatível com o formato básico da outra toca. (B) Toca B com dimensões e feições arquiteturais. Nos detalhes da toca B são evidenciados os bióglifos, indicados pelas setas amarelas. O padrão de estruturas sedimentares na adjacência é abruptamente quebrado no contato com parede da bioturbação, que é preenchida por areia muito fina e lama vermelha sem estrutura. As feições arquiteturais das tocas são definidos por: entrada alargada (EE), preenchimento por areia e lama maciços (MS) e entrada alargada (NB), orientação sub-horizontal (SO), seção transversal (CS), topo convexo (CT) e base plana (PB) (Modificado de Teófilo-Guedes et al. 2022).

Tabela 2. Morfologia arquitetural e superficial das tocas encontradas no afloramento.

Forma	Orientação	Dimensões (cm)	Seção transv.	Arquitet. superf.	Preenchim.	Extremidades
bastão simples	sub-horizontal	73 x 14 x 9 x 39 (l x eh x mh x w)	semicircular	no features	lamitos e arenitos maciços	Entrada verticalizada e terminação alargada

Legenda: l = comprimento. eh = altura à entrada. mh = altura ao ponto médio.

A toca A apresenta preenchimento por argila vermelha e areia muito fina e não possui estrutura. Não há sinal de revestimento na parede, mas sim sinais de arranhões (bióglifos). A toca B, por sua vez, é uma marca de geometria semicircular com base plana e topo convexo, configurando a vista transversal de uma toca do mesmo tipo que a outra (Figura 5B, Tabela 2). As dimensões são 14 cm de altura e largura de 39 cm e 18 cm, na base e no ponto médio, respectivamente. O preenchimento também se deu por argila vermelha e areia muito fina e não apresenta estrutura, de modo que se vê nitidamente o contato entre a toca e a adjacência, dada a diferença litológica e a interrupção brusca das estruturas sedimentares do depósito no contato com a toca e seu preenchimento maciço (Figura 5A, B).

7. DISCUSSÃO

7.1. Biogenicidade e tracemaker

7.1.1. *Como sabemos que são tocas de animais?*

A morfologia e arquitetura das tocas aqui descritas são comparáveis a tocas de vertebrados observadas no registro geológico e em ambientes modernos (Kinlaw, 1999; Hasiotis et al., 2007; Hembree, 2009). A regularidade do formato também indica uma origem biogênica para as estruturas (Bertling et al., 2006), além de cruzarem os padrões de estruturas sedimentares e apresentarem ranhuras (bióglifos, e.g. Ekdale e De Gibert, 2010) na superfície das paredes das tocas, que evidenciam escavação por animais. A associação com traços meniscados de invertebrados de ambiente fluvial (Figura 4) e o contexto paleoambiental da Formação Adamantina na área de estudo sugerem que os táxons produtores teriam escavado entre uma planície de inundação e canal de rio. Os invertebrados responsáveis por esses traços são detritívoros comumente associados a ambientes fluviais em depósitos de *overbank* com exposição subaérea durante períodos de seca (Buatois e Mángano, 2011; Rodríguez-Tovar et al., 2016).

O distinto preenchimento maciço, de coloração marrom-avermelhada também sugere escavação durante os períodos de exposição subaérea e manutenção da toca com a entrada aberta. O posterior preenchimento por lama ocorre durante eventos de inundação de baixa energia. As dimensões, arquitetura morfológica e superficial, e modo de preservação das tocas indicam que elas são mais provavelmente produto da atividade de escavação de vertebrados tetrápodes. Essa hipótese é suportada por comparações com tocas produzidas por animais extintos e modernos, assim como pelo registro fóssil da Formação Adamantina.

7.1.2. *Comparação com tocas de diferentes tracemakers*

O comportamento de escavação representou um importante evento para a história natural dos vertebrados. Essa adaptação apareceu independentemente diferentes vezes ao longo da evolução dos vertebrados e pode apresentar relação com caça, armazenamento de alimentos, nidificação, fuga de predadores ou de condições ambientais desfavoráveis, incluindo hibernação e estivação (Olson e Bolles, 1975; Smith, 1987; Kinlaw, 1999; Burda et al., 2007; Hembree, 2009). A interpretação etológica desse comportamento no registro fóssil, entretanto, depende de detalhados estudos icnotaxonômicos dos traços fósseis e estudos comparativos com organismos

modernos, uma abordagem ainda não explorada para muitos grupos de animais (e.g. Hasiotis et al., 2002; Hasiotis, 2007; Seilacher, 2007; Hembree, 2017).

Comparando-se ainda, com tocas de diferentes animais escavadores entre vertebrados e invertebrados, não se encontrou registro similar ao presente. Isso se deve à combinação entre forma, orientação e seção transversal das tocas, além do ambiente deposicional (Figura 6). Em primeiro lugar, deve-se desconsiderar grupos de animais de ambientes marinhos e costeiros, haja vista a origem continental dos depósitos em questão. A partir daí, a forma de bastão simples horizontalizado permite eliminar animais que caracteristicamente escavam padrões muito curvos ou complexos com ramificações e orientação verticalizada ou variável, tais como lagostins, iguanas e lagartos, muitos mamíferos subsociais, peixes dipnoicos, além de ninhos em forma de tigela de alguns répteis (Hasiotis e Mitchell 1993, Hasiotis et al. 2004, Hasiotis et al. 2007, Marshall e Rodgers 2012, Catena e Hembree 2014, Nascimento et al. 2017b). As dimensões também possuem relevância, pois animais escavadores tendem a produzir tocas não muito maiores que seus próprios corpos a fim de poupar energia (Kenneth e Christian 1994; White 2005; Xing et al. 2013). Assim se conhece que animais de maior porte, tais como crocodilos, dinossauros ou mesmo alguns anfíbios não poderiam ter produzido essas bioturbações (Martin 2009, Storm et al. 2010, Martinelli et al. 2019).

A respeito da morfologia arquitetural, a ausência de uma câmara terminal é uma característica de importância, pois indica que o animal escavador não deveria apresentar corpo esguio e alongado, o que teria exigido certa dilatação ao fundo da toca para seu livre deslocamento e giro na mudança de orientação, como ocorre em muitos casos para peixes, anfíbios, lagartos, crocodilos, dinossauros extintos e modernos (e.g. Voorhies 1975, Hembree et al. 2004, Martin 2009, McCahon e Miller 2015, Martinelli et al. 2019). Ainda a seção transversal semicircular das tocas as diferenciam dos casos encontrados no registro de fósseis traços. Exceções são tocas de peixes Siluriformes, tais como os catfishes modernos, que produzem aglomerações de tocas de morfologia e dimensões muito similares àquelas aqui reportadas (Nico et al. 2009, Lienart et al. 2013).

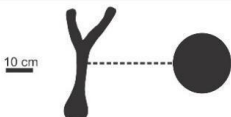
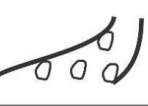
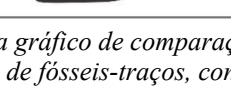
Autores	Formato básico (vista longitudinal e transversal)	Morfologia superficial (bióglifos)	Descrição/Interpretação
Hasiotis e Mitchell 1993		 Marcas circundantes subhorizontais ao longo de praticamente toda a estrutura	Tocas da estivação de lagostins
Hasiotis et al. 2004		 Ranhuras longitudinais	Pits de nidificação de arcossauros (provavelmente quelônios ou crocodilos)
Vasconcellos e Carvalho 2016	Não foram encontradas tocas. O comportamento foi inferido a partir da análise tafonômica do fóssil corpóreo		Crocodilo baurussuquideo autóctone em matriz interpretada como material de preenchimento de toca usada para escapar da dessecação
Martin 2009 Varricchio et al. 2017		--	Tocas de dinossauros ornitópodes para provável abrigo e nidificação
Riese 2011		 Ranhuras longitudinais de três ou quatro marcas	Abrigos permanentes de sinápsidos subsociais, constituídos por galerias com muitas ramificações e grande diversidade arquitetural
Nico et al. 2009 Lienart et al. 2013		--	Observações neoicnológicas de grupos de <i>catfishes</i> escavando encostas para desova
Marshall e Rodgers 2012		 Ranhuras helicoidais de orientação inclinada	Toca da estivação de peixes dipnoicos
Johnson e Hembree 2015		 Marcas triangulares de pes	Observações neoicnológicas com a descrição do comportamento de estivação e arquitetura de tocas de anuros
Martinelli et al. 2019		--	Abrigo de crocodilo esfagessaurideo provavelmente utilizado para estivação, termorregulação e reprodução
Martin et al. 2020		--	Toca de iguana produzida para nidificação
Jackson et al. 2015		 Ranhuras inclinadas no pit sem informação quanto à estrutura principal	Observações neoicnológicas e tafonômicas em Tartaruga-Cabeçuda (Testudines, Cryptodira) em comportamento de nidificação
Presente registro (Teofilo-Guedes et al. 2022)		 Ranhuras longitudinais nas paredes laterais	Tocas produzidas por quelônios para termorregulação/estivação

Figura 6. Esquema gráfico de comparação entre a presente ocorrência e tocas produzidas por diferentes animais escavadores no registro de fósseis-traços, considerando formato básico, morfologia superficial, e descrição e interpretação dos registros (Baseado em Voorhies, 1975; Hasiotis e Mitchell, 1993; Hasiotis et al., 2004; Martin, 2009; Nico et al., 2009; Riese, 2011; Marshall e Rodgers, 2012; Jackson et al. 2015; Johnson e Hembree, 2015; Martinelli et al., 2019; Martin et al., 2020). Legenda: --: Ausência de feições ou não foi feita menção.

O presente registro é diferenciado das tocas de Siluriformes por apresentarem a entrada verticalizada (com ângulo de mergulho dando acesso ao corpo sub-horizontal da toca) e pela presença dos bióglifos longitudinalmente dispostos nas paredes laterais. Assume-se que tal padrão de arquitetura superficial não pode ser encontrado nas tocas desses peixes em função de seu mecanismo de escavação envolver remoção do substrato com mordidas e pela óbvia ausência de apêndices. Além desse caso, foi encontrado um registro do Mississipiano dos Estados Unidos, de uma toca produzida por um provável anfíbio, também de seção transversal semicircular, porém de dimensões muito maiores e estrutura muito mais complexa do que as descritas no presente trabalho (Storm et al. 2010). Considerando a morfologia superficial, porém, a ausência de revestimento na parede torna improvável que as tocas tenham sido produzidas por anfíbios ou por peixes, os quais comumente secretam durante a escavação, muco que fica presente na parede da toca (Secor e Lignot 2010).

Quanto à não-ocorrência de restos esqueléticos nas tocas, répteis mantêm taxas metabólicas mais ou menos similares durante períodos de soterramento por aclimação ecofisiológica, como na estivação (Ligon e Peterson 2002), isso dificultaria as chances desses animais morrerem dentro das tocas durante a estação seca, por exemplo. O mesmo não ocorre com peixes e anfíbios, cujo metabolismo é austeramente deprimido nesses períodos, de modo que com frequência podem ser encontrados restos esqueléticos dentro das tocas, nos casos em que a umidade não volta (e.g. Johnson e Hembree 2015, McCahon e Miller 2015). Isso torna menos provável que sejam tocas de peixes e anfíbios do que de répteis.

7.1.3. *Crocodilos podem ser os tracemakers?*

Dada a excepcional riqueza de crocodilomorfos do Grupo Bauru, buscou-se examinar mais a fundo se o grupo poderia trazer uma nova interpretação para as presentes tocas. Conhecidamente os crocodilos mesozoicos desenvolveram variados formatos corporais, alguns dos quais, sabe-se, adaptados à fossorialidade. Contudo, ao buscar nas bases literárias por registros de fossorialidade, ocorrências de tocas atribuídas a crocodilos são praticamente inexistentes, de modo que não se encontraram mais do que o já mencionado caso da toca atribuída a *Adamantinasuchus navae* (Martinelli et al. 2019), à pertinente interpretação etológica, em que *Baurusuchus salgadoensis* teria morrido no interior da toca e por razões diagenéticas permaneceu preservado enquanto a matriz foi removida para coleta (Vasconcellos e Carvalho

2006), e, finalmente as análises morfoanatômicas que caracterizam notossúquios como escavadores (e.g. Buckley et al. 2000). Isso é ainda reforçado pelo aspecto paleoambiental de suas ocorrências, de modo que o registro fóssil indica que notossúquios mais derivados foram dominantes no semiárido do Cretáceo da América do Sul (Fiorelli et al. 2016), a exemplo de *Armadillosuchus arrudai* (Marinho e Carvalho 2009) e *Simosuchus clarki* (Buckley et al. 2000).

As evidências de que notossúquios (sem mencionar baurussúquios) foram fossoriais vão desde sua armadura de osteodermos incomumente robusta, rostro achatado e crânio profundo, garras alongadas, a pormenores de caracteres ósseos e musculares (Buckley et al. op. cit.). A abundância do grupo no Bauru (Arruda et al. 2004, Iori e Arruda-Campos 2017, Marinho et al. 2018), sugere ser factível a atribuição das tocas ao grupo. Os contrapontos residem na morfologia arquitetural das tocas, uma vez que notossúquios foram provavelmente escavadores *head-first*, tendo utilizado os apêndices apenas como acessório para a escavação (Kley et al. 2010). Isso não impediria que um notossúquio tivesse utilizado a cabeça e apêndices para escavação, não fosse a direção em que os bióglifos se projetam nas paredes da toca, lateralmente, erguendo-se sobre a altura do chão das tocas, o que seguramente evidencia um *tracemaker* cujos apêndices projetam-se lateralmente em relação ao corpo, o que seria facilitado pelo comportamento característico dos quelônios de arrastar-se sobre o plastrão durante a escavação. A morfologia das tocas indica ainda que não teriam sido úteis para habitação permanente, nidificação, procriação e muitas outras finalidades, uma vez que eram simples e de pequenas dimensões, comportando não muito mais que o próprio corpo do *tracemaker*.

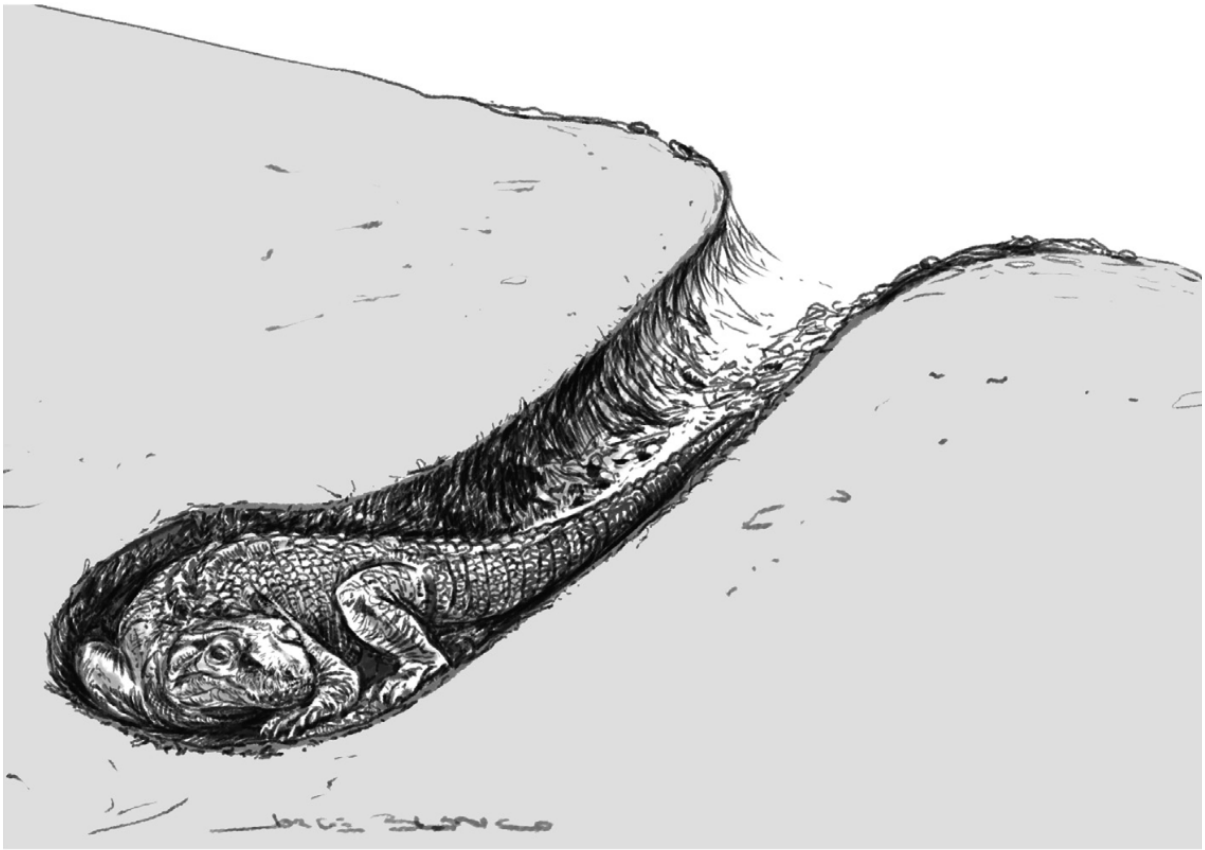


Figura 7. Representação de toca de crocodilo notossúquio no interior da toca. Note-se que o indivíduo encontra-se em posição convoluta na extremidade dilatada da toca. Esse alargamento é importante para que o tracemaker possa rotacionar o corpo e mudar de orientação (Extraído de Martinelli et al. 2019, arte de Jorge Blanco).

Por último, nesse quesito, reitera-se que a terminação estreitada das tocas não é compatível com o conhecimento já tido sobre fossorialidade em crocodilos (assim como em outros tetrápodes de corpo alongado), pois teria impedido completamente o deslocamento do animal no interior da toca, sugerindo que eles não seriam os *tracemakers* mais prováveis para as presentes tocas. Outras possibilidades são mencionadas na seção final do presente manuscrito, dedicada às perspectivas para novos estudos. A abundância de crocodilos fósseis potencialmente escavadores na Formação Adamantina também aponta que a unidade apresenta elevado potencial para mais registros como aquele de Martinelli et al. (2019) (Figura 7).

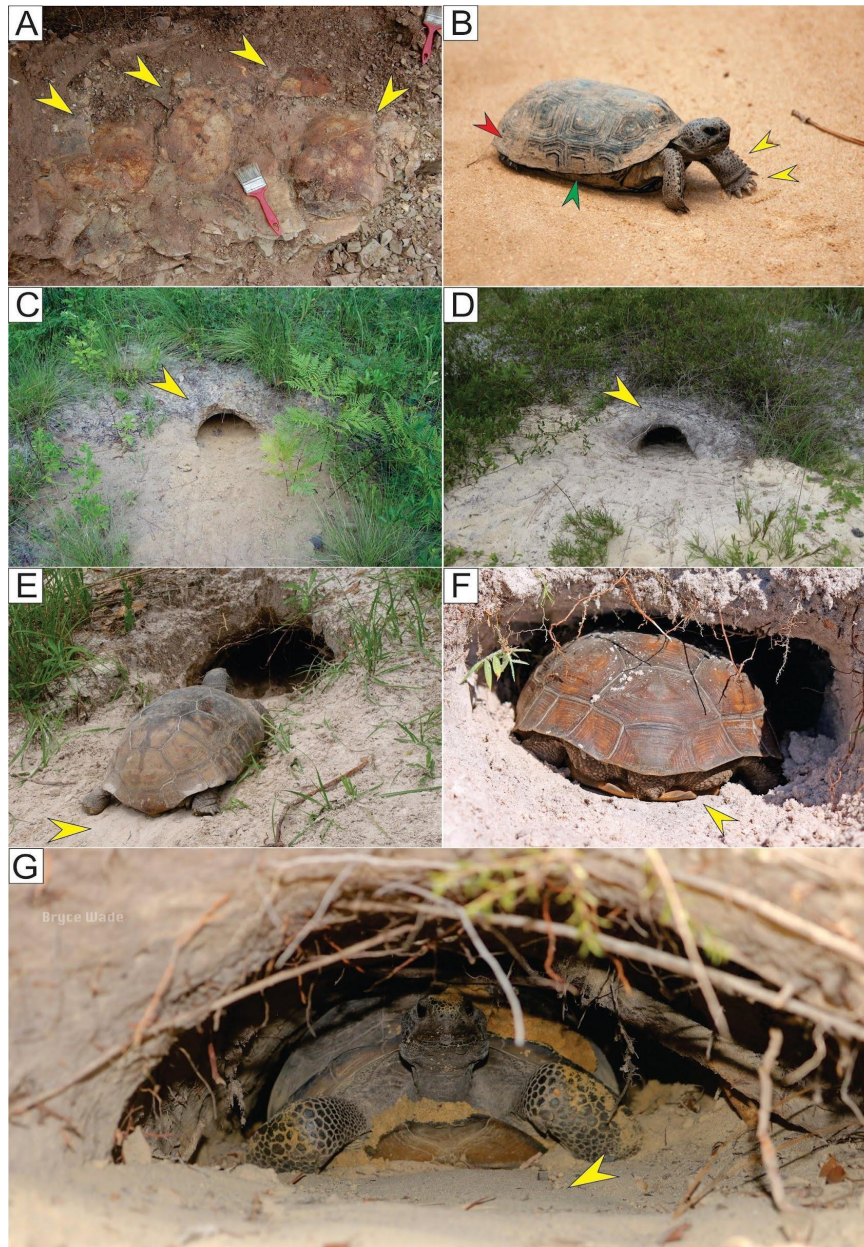


Figura 8. Comparação com tocas da Tartaruga-Esqilo (Testudines, Cryptodira). (A) Exemplo da abundância de fósseis corpóreos de quelônios da Formação Adamantina. (B) Estruturas anatômicas de quelônios relevantes para o comportamento fossorial (setas amarelas: apêndices anteriores, provavelmente responsáveis pelos bióglifos nas tocas; seta verde: plastra – estrutura sobre a qual a Tartaruga-Esqilo arrasta-se enquanto emprega os apêndices para escavar, configurando a base plana da toca; seta vermelha: casco – responsável pela geometria convexa do topo das tocas). C e D mostram a geometria semicircular das tocas da Tartaruga-Esqilo. E e F mostram os indivíduos às entradas das tocas, cujas dimensões são próximas às de seus corpos. Em F o plastra arrasta-se no chão. G registra o uso dos apêndices de um indivíduo no interior da toca. Note-se que as observações em Tartarugas-Esqilo se aplicam com ressalvas, pois o grupo pertence a Cryptodira, enquanto todos os quelônios do Grupo Bauru são Pleurodira. Isso implica grupos com biologia diferentes, além de se refletir diretamente em seu modo de vida, de modo que os Cryptodira são animais terrestres estritos, diferentemente dos Pleurodira semiaquáticos (Imagem preparada por Diego Luciano do Nascimento, extraída de Teófilo-Guedes et al. 2022).

7.1.4. Fossorialidade em quelônios

Uma considerável parte das ocorrências fósseis de quelônios se refere a ambientes sazonais (de la Fuente et al., 2020), o que pode demandar mecanismos para regulação homeostática, como a estivação (Hembree, 2009). Todavia, icnofósseis em forma de bastão simples, como aqueles aqui descritos, podem ser produzidos por diferentes grupos de vertebrados, tais como peixes, anfíbios, e alguns répteis e mamíferos (e.g. Hasiotis e Mitchell 1993, Martin 2009, Sidor et al. 2008, Marshall e Rogers 2012, Gaillard et al. 2013, Melchor et al. 2012, Martin et al. 2020).

No presente caso, as tocas apresentam feições similares com aquelas produzidas por quelônios por apresentarem seção transversal semicircular (Nix, 2018, Figura 8) e terminação estreitada (Jackson et al., 2015, Figura 8), além dos já mencionados bióglifos, analiticamente compatíveis com o mecanismo de escavação dos quelônios (Figura 9). O significado dessas feições está relacionado à morfoanatomia dos quelônios, sobretudo no que diz respeito à presença da carapaça, cuja origem está associada ao hábito fossorial e não para proteção, como antes se acreditava (Lyson et al., 2016). Quanto à largura das tocas e as dimensões corporais do quelônio escavador, acredita-se haver relação com a possibilidade de o escavador se deslocar livremente a ponto de mudar de orientação dentro da toca (Alford, 1980; Hansen, 1963; Martin e Layne, 1987). Essa compreensão foi contestada por Wilson (1991), que sugeriu que a causa para a proporção entre esses dois fatores reside nos elementos envolvidos na produção da toca, nesse caso, os membros posteriores, predominantemente.

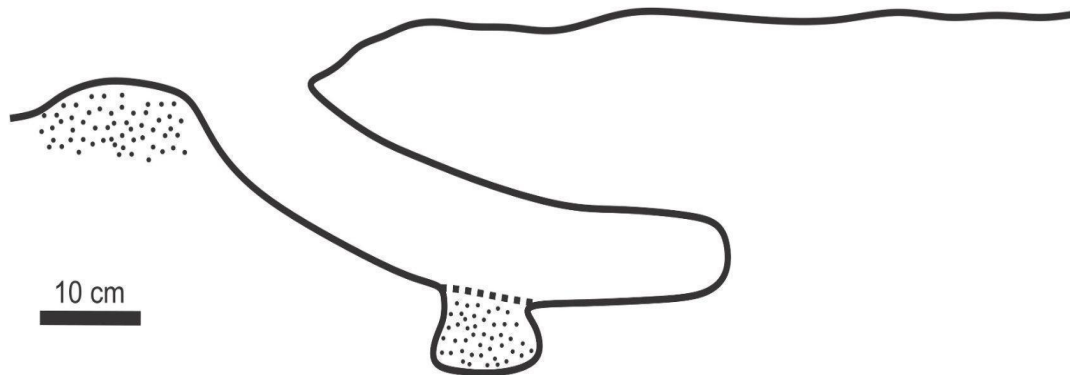


Figura 9. Esquema de toca da tartaruga marinha *Caretta caretta* (Testudines, Cryptodira, modificado de Jackson et al. 2015). Esse é o registro que mais se assemelha às tocas aqui tratadas, tanto em termos de dimensões quanto de morfologia arquitetural (formato básico e seção transversal). Diferentemente do presente registro, apresenta a estrutura em formato de tigela, característica da nidificação dos quelônios.

Dentre espécies continentais e marinhas, há registros de escavação para as famílias Cheloniidae, Emydidae, Chelidae, Kinosternidae e Testudinidae (Doroff & Keith, 1990; Claussen et al., 1991, Kenneth e Christian 1994, Peterson e Stone 2000, Ligon e Peterson 2002). Essas tocas podem apresentar uma significativa diversidade arquitetural, embora haja determinadas feições previsíveis, como já mencionado. Todavia, em se tratando de quelônios marinhos, o tipo mais comum de traço produzido consiste de uma estrutura vertical, em forma de tigela, com seção transversal circular, onde as fêmeas fazem oviposição, estruturas também produzidas por quelônios de ambientes continentais para nidificação (Hasiotis et al., 2004; Jackson et al., 2015).

Em se tratando da citada diversidade arquitetural das tocas produzidas pelos quelônios, a tartaruga esquiló, do gênero *Gopherus* (Testudines, Cryptodira), representam bem essa característica, produzindo, desde estruturas mais simples a grandes galerias de complexa arquitetura morfológica e ramificações, muitas das vezes produzidas por outras espécies (Kinlaw e Grasmueck, 2012; McHugh et al., 2019). A seção transversal semicircular é uma feição persistente nas tocas de *Gopherus* (Figura 8), similarmente ao presente registro. Apesar dessa diversidade arquitetural nas tocas de *Gopherus*, esse foi o único caso em que se encontrou uma estrutura similar àquelas aqui descritas, uma estrutura em forma de bastão simples, levemente recurvado para cima, com 70 cm de comprimento e seção-transversal semicircular (Jackson et al. 2015, Figura 8).

A tartaruga-esquiló comumente produz tocas em areia muito fina a média, e seu comportamento está fortemente baseado nas pernas traseiras. Além da seção transversal semicircular, suas tocas apresentam ainda um acúmulo de sedimentos inconsolidados à entrada, em cujas proximidades, escavam o ninho em forma de tigela verticalmente para baixo (Wilson, 1991). Ecologicamente, as tocas da tartaruga-esquiló constituem um ecossistema próprio, havendo registros de fêmeas ocupando tocas produzidas por outros indivíduos e ainda, compartilhando-as com juvenis e outras espécies (Jackson et al. 2015, Radzio et al. 2017, McHugh et al. 2019). Há ocorrências de diferentes indivíduos e também de diferentes espécies ocupando as tocas de tartarugas esquiló, o que pode ocorrer por meio de predação, competição ou mesmo coocupação e durar até muitos anos (e.g. Smith et al., 1997; 2021). Mais que isso, muitas espécies comensais normalmente usam essas galerias para finalidades diversas (e.g. Haug et al., 1993). Por exemplo, há muitos grupos de invertebrados, como os artrópodes, que atuam como comensais em tocas de tartaruga esquiló, dentre as ordens Coleoptera, Diptera, Acari,

Hymenoptera, Orthoptera, Lepidoptera, algumas das quais exercendo o papel ecológico de se alimentar das fezes dos quelônios (Lago, 1991); e ainda vertebrados, como o Sapo-Esqüilo (Lissamphibia, Anura), cujas ocorrências em tocas, no contexto da paisagem, extrapolam as margens de dependência desses vertebrados em relação a áreas úmidas, demonstrando o papel das tocas enquanto provedoras de condições microclimáticas amenas em ecossistemas mais áridos (Smith et al., 2021).

Especificamente, quanto ao uso das tocas para estivação, há uma relação próxima com a distribuição geográfica da espécie, ao longo de áreas continentais elevadas de clima temperado da América do Norte, com solos arenosos, florestas com abundante vegetação herbácea, ou áreas semiáridas a áridas (e.g. McRae et al. 1981), ainda que não seja esse o único contexto de ocorrência de quelônios modernos produzindo tocas. O mesmo ocorre em áreas costeiras e marinhas, na Austrália, por exemplo, onde *Chelodina rugosa* produz tocas de estivação em planícies de inundação diretamente no substrato úmido, o que lhes proporciona a possibilidade de habitar áreas de pouca cobertura vegetal sem estar sujeitas a predadores (Kenneth e Christian, 1994). Em contrapartida, quelônios continentais tendem a escolher, para escavar, áreas com vegetação suficiente para camuflar a entrada da toca (Rostal e Jones, 2002). Tamanha, porém, é a importância do comportamento de estivação para os quelônios, que pode aparecer independentemente do hábito de escavar o substrato, por exemplo, para o gênero terrícola *Terrapene*, para o qual há registros de estivação em tocas de roedores (Plummer, 2003; 2004).

Quanto à territorialidade, estima-se que cada indivíduo de tartaruga esqüilo ocupe, em média, 1,7 ha, o que foi concluído a partir do monitoramento de suas tocas. Porém, essa área pode se referir a numerosas tocas, uma vez que um único indivíduo pode fazer o uso de diversas, podendo ainda ocorrer o oposto, mais indivíduos numa única toca (Smith et al., 1997). Ainda os indivíduos parecem selecionar áreas mais baixas do terreno, provavelmente em função de umidade e produtividade, salvo aqueles casos em que essas regiões se apresentem perturbadas ou degradadas, por intempéries naturais, por exemplo (Blonder et al., 2021). A tartaruga esqüilo apresenta, ainda, um pronunciado comportamento de fidelidade ao hábitat, conforme experimentos de translocação de ninho, o que se deve, sobretudo, a condições ambientais adequadas para abrigar as tocas (Bauder et al., 2014).

7.1.5. Registro fóssil relacionado

A Formação Adamantina é aquela de maior riqueza fossilífera da Bacia Bauru. Os primeiros espécimes descritos foram dentes de dinossauros e carapaças de tartarugas. Depois foram registrados algas carófitas, restos de coníferas, crustáceos, moluscos, peixes, mais tartarugas, crocodilos e dinossauros (Mezzalana 1974; 1980). Nas décadas seguintes, numerosos trabalhos foram publicados sobre a paleobiologia da Formação Adamantina. No noroeste do Estado de São Paulo, onde está localizado o afloramento do presente estudo, há grande expressividade dos fósseis corpóreos de arcossauros, sobretudo de tartarugas, crocodilos e dinossauros saurópodes e terópodes, dos quais muitas espécies eram endêmicas ou de distribuição muito restrita (Franco e Bertini 1997, Santucci 2002, Arruda et al., 2004; Candeiro et al., 2006; Santucci e Bertini 2006, Andrade e Bertini 2008, Geroto e Bertini 2014).

Há cerca de 100 km do município de Flórida Paulista, situa-se o Sítio do Pirapozinho, popularmente conhecido como o Tartaruguito. Esse jazigo consiste de um afloramento de arenitos finos e silticos com microestruturas de correntes e se estende por cerca de 2 km, a nordeste do Estado de São Paulo. Seu rico registro fossilífero guarda carófitas, crustáceos, peixes e uma grande quantidade de restos de tartarugas (Suárez 2002). A presença do Sítio Tartaruguito a relativa proximidade do presente registro somada à riqueza de fósseis de tartarugas e à sua ampla distribuição na Formação Adamantina (e.g. Franco e Bertini 1997, Santucci 2002, Santucci e Bertini 2006, Andrade e Bertini 2008, Geroto e Bertini 2014) permitem a definição de um ponto de partida na investigação do provável escavador das tocas aqui descritas. Por exemplo, tartarugas apresentam corpos com forma circular a elíptica em planta, o que sugere a capacidade de se deslocarem livremente dentro de espaços com largura relativamente uniforme, sem a necessidade de que a terminação seja alargada. Além disso, o registro de quelônios da Formação Adamantina é abundante em tartarugas “side-necked” (Testudines: Pleurodira), os quais exibem uma carapaça achatada hidrodinâmica, o que pressupõe que suas possíveis escavações apresentem largura maior que altura (Figura 8). Além disso, as dimensões das tocas são compatíveis com a maioria das espécies de Pleurodira conhecidas para a Formação.

8. INTERPRETAÇÕES

8.1. Paleoeologia e paleoambiente

8.1.1. *Como as tocas foram preenchidas?*

Assume-se aqui que o preenchimento das tocas esteja provavelmente associado à sua arquitetura e a eventos de inundação do canal. A forma, de orientação subhorizontal, apresenta a característica entrada verticalizada de tocas produzidas por muitos grupos de vertebrados, com declividade decrescente em direção ao fundo da toca, quando assume orientação quase horizontal (e.g. Groenewald et al. 2001). Essa configuração poderia estar relacionada à proteção contra predadores, de modo a dificultar sua entrada, considerando, por exemplo, animais de corpo maior que o escavador. No contexto da paisagem, as inundações deveriam trazer materiais em suspensão nas águas que, ao inundar a planície, junto das barras de pontal, encheriam as tocas de água lamacenta. Enquanto o escavador ainda fazia uso das tocas, naturalmente removeria a lama das tocas para utilizá-las. Sua preservação no registro geológico, contudo, indicaria o evento em que as tocas deixaram de ser utilizadas pelo escavador. Por quanto tempo as tocas podem ter sido utilizadas pelos escavadores e que evento teria encerrado o uso das tocas são perguntas que dificilmente poderiam ser respondidas. Contudo, haveria pistas para as possibilidades de morte dos escavadores.

8.1.2. *Para que as tocas foram escavadas?*

Em se tratando do uso das tocas, estruturas de nidificação de quelônios geralmente apresentam forma de tigela, orientação vertical e seção transversal circular (Hasiotis et al., 2004; Jackson et al., 2015). Sua ausência, porém, sugere que as tocas aqui reportadas não constituíam ninhos, ao menos nessa forma. Além disso, o seu uso como abrigos permanentes, provavelmente implicaria em que fossem estruturas de maiores dimensões e mais complexa arquitetura (e.g. Hasiotis et al., 2004; Kinlaw e Grasmueck, 2012). As implicações, porém, da arquitetura das tocas, podem ser mais bem compreendidas a partir do contexto paleoclimático e paleoambiental de suas ocorrências, de modo que a influência desses fatores é tão expressiva que pode ser compreendida como a razão pela qual animais de grupos taxonômicos distantes podem produzir tocas de similar arquitetura, o que pressupõe que sejam consideradas como potenciais escavadores de um único icnofóssil (Hasiotis et al., 2004). Assim, considera-se que um melhor entendimento pode ser obtido a respeito do presente registro, a partir das condições paleoambientais da Formação Adamantina, Cretáceo Superior da Bacia Bauru (Figura 10).

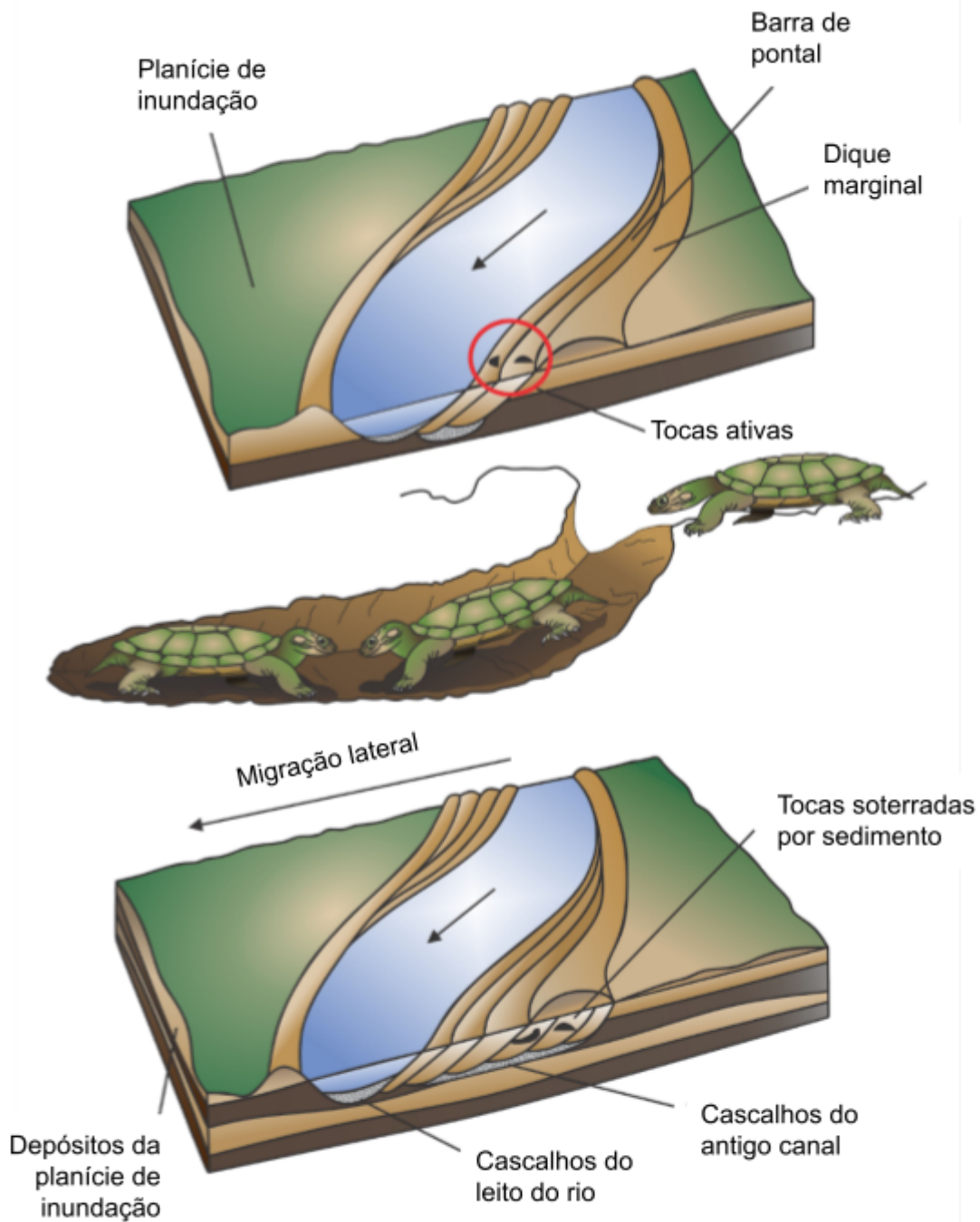


Figura 10. Modelo de reconstituição paleoambiental, escavação por tartarugas e evolução dos depósitos do afloramento aqui descrito. O processo representado pelos dois blocos-diagrama consiste na migração lateral do canal. No primeiro, as tocas encontram-se nas barras de pontal ainda ativas, enquanto no segundo, foram soterradas pela acreção provocada pela energia do curso d'água no meandro (Baseado em Marsola et al., 2016; Elias, 2019; Nascimento et al., 2017b; Martinelli et al., 2019, extraído de Teófilo-Guedes et al. 2022).

A paleobiota de vertebrados da Formação Adamantina, característica de ambientes semiáridos (e.g. Goldberg e Garcia, 2000; Arruda et al., 2004; Carvalho et al., 2010), teria de apresentar mecanismos de aclimação contra as condições desfavoráveis de umidade (Voorhies, 1975; Hembree, 2009). A estivação, capacidade que alguns animais apresentam de se refugiarem em locais de condições mais amenas, mantendo taxas metabólicas reduzidas a fim de escapar da estação seca (e.g. Voigt e Johnson, 1976; Romer e Olson 1954; Secor e Lignot, 2010; Verde et al., 2007; McCahon e Miller, 2015), constitui um mecanismo essencial para a fauna de regiões semiáridas (Hembree, 2009). A hipótese de que tal comportamento estivesse presente na biota da Formação Adamantina ajuda a compreender melhor como a vida se adaptou para resistir ao estresse hídrico provocado pela sazonalidade vigente no Cretáceo Superior da Bacia Bauru (Suguio e Barcelos, 1983; Batezelli, 2003; 2010; Carvalho et al., 2010; Silva, 2016; Silva et al., 2017; 2018; Nascimento et al., 2017a). Ainda outras evidências icnológicas do comportamento de estivação para a fauna da Formação Adamantina suportam tal hipótese (Nascimento et al., 2017b; 2018; Martinelli et al., 2019).

Todavia, mais registros podem ser esperados, uma vez que tais condições devem afetar toda a biodiversidade, e também por ser esse um comportamento apresentado por muitas espécies dentre invertebrados, peixes e tetrápodes (Pinder et al. 1992, Hasiotis et al. 2007, Hembree 2009), incluindo-se quelônios marinhos e continentais. Assim, reitera-se ser esse o mais plausível táxon produtor das tocas aqui reportadas, quando considerada a análise da arquitetura das tocas (Voigt e Johnson 1976, Ernst et al. 1994, Kenneth e Christian 1994, Hailey e Coulson 1996, Peterson e Stone 2000, Grigg et al. 2006).

Ainda sob outra perspectiva, essas tocas podem auxiliar o presente entendimento tido a respeito do ecossistema da Formação Adamantina. Por exemplo, o panorama ecológico com grandes predadores de caça ativa, como os dinossauros e crocodilos pode indicar uma hipótese alternativa em que as tocas teriam apenas sido utilizadas para proteção contra predadores, o que é testemunhado pela conhecida relação de predação de quelônios (ovos, juvenis e adultos) por crocodilos modernos, o que se aplica, tanto a espécies continentais quanto marinhas (e.g. Ortiz et al., 1997; Whiting, 2011; Adame et al., 2018).

8.1.3. *Sobre papéis ecossistêmicos*

A comunidade de plantas era típica de ambientes fluviais semiáridos (e.g. Lima et al., 1986). A esse respeito, sabe-se que uma cobertura vegetal e rede de raízes mais bem

desenvolvidas contribuem para a estabilização de margens de rios, assim como de toda a paisagem, também restando a migração lateral de canais de rio (Shankman 1993; Gurnell, 2014; Allen et al., 2018). No presente caso, porém, a análise de fácies mostra a ocorrência da migração do canal, de modo a erodir as áreas elevadas e inundar as mais deprimidas (Shankman, 1993; Kjemperud et al., 2008; Raisanen e Hasiotis, 2018). A esse respeito, a cobertura vegetal do Cretáceo Superior da Bacia Bauru é caracterizada, predominantemente, por densas aglomerações arbustivas e arbóreas, características de solos bem drenados (Nascimento et al., 2017a; 2018). A continuidade dessa comunidade, por outro lado, pode ter tido significativa contribuição das populações de quelônios da região, haja vista seu conhecido papel como dispersores de sementes e esporos (Rust e Roth, 1981; Braun e Brooks, 1987; Jordan, 2004; Karraker et al., 2020). Ainda, a assembleia icnológica pode indicar que o escavador incluísse em sua dieta, raízes de plantas e invertebrados diversos (e.g. Vander Wall, 1990; Butler, 1995; Hasiotis et al., 2004).

Já no que diz respeito ao solo, o registro ainda pouco expressivo de tocas de vertebrados do Grupo Bauru não é suficiente para demonstrar que eles poderiam ter atuado como engenheiros de ecossistemas, de modo a afetar significativamente a estrutura do solo e a paisagem (e.g. Pike e Mitchell, 2013; Bell e Cuddington, 2019; Louw et al., 2019; Surkova et al., 2019). Diferentemente, a abundância de rizólitos e bioturbações de invertebrados (Fernandes e Carvalho, 2006; Vasconcellos e Carvalho, 2010; Nascimento et al., 2017a; 2017b; Mineiro, 2014), sugere que esses tenham contribuído para a aeração do solo, infiltração de água e nitrogênio, e transporte de nutrientes (e.g. Jones et al., 1994; Pankhurst et al., 2002; Halfen e Hasiotis, 2010; Coggan et al. 2018).

8.2.Aspectos tafonômicos

8.2.1. O que houve com os tracemakers?

A atribuição de tocas de vertebrados a um táxon escavador é tópico de difícil determinação, de modo que já se considerou, no passado, que a única maneira segura para diagnóstico de um escavador seria a presença de restos ossos, escamas e outros restos biogênicos no interior das tocas (e.g. McAllister et al. 1988). Na medida em que se avançou o conhecimento a respeito do assunto, foi demonstrado que a preservação desses restos esqueléticos era condição excepcional (Dubiel et al. 1987), de modo que na grande maioria dos casos, não havendo restos, interpreta-se que o escavador não teria morrido dentro da toca (e.g. McCahon e Miller 2015). A icnotaxonomia representou, então, um proveitoso modelo para a atribuição de tocas a um

escavador, no caso da ausência de restos corpóreos (Hasiotis et al.1993), situação ainda mais incomum, no caso de tocas da estivação, para vertebrados amniotas, que apresentam mudanças significativamente menores nas taxas metabólicas em relação a peixes e anfíbios, reduzindo-se as chances de morte e preservação no interior das tocas (Smith 1930, Voorhies 1975).

De outra forma, considerando-se a possibilidade de que os escavadores tivessem morrido dentro das tocas, outra hipótese para sua não preservação, seria a dissolução dos restos ósseos dentro das tocas pelas condições físico-químicas do ambiente interno. Ossos compõem-se por elementos orgânicos e inorgânicos, constituindo uma matriz de fosfato de cálcio (Li e Pasteris 2014). Os materiais orgânicos correspondem a uma parcela significativamente maior da composição dos ossos (Olszta et al. 2007), que sofrem drásticas mudanças físicas e químicas desde a morte até a preservação do animal no registro fóssil (Keenan e Engel 2017). O decaimento do colágeno durante a fossilização de um animal libera cristais de apatita e ocasiona a transformação da hidroxiapatita em fluorita cuja estabilidade termodinâmica permite a preservação da histologia dos ossos (Keenan 2016). Estudos recentes têm demonstrado que variações de pH pode ocasionar a dissolução de elementos ósseos durante a fossilização de vertebrados, embora tais relações sejam ainda pouco conhecidas (e.g. Sullivan e Keenan 2022). De tal modo, contando com a possibilidade de morte *In situ* dos *tracemakers*, sua não preservação poderia ter sido induzida pelas condições físico-químicas criadas pelo preenchimento das tocas com lama.

8.2.2. *Por que há tantos quelônios fósseis no Grupo Bauru?*

8.2.2.1. *O ambiente deposicional impôs um filtro tafonômico* - Pondera-se que o estágio da evolução paleogeográfica naquele período contenha parte da resposta para a questão acerca da abundância de quelônios fósseis nessa unidade litoestratigráfica, uma vez que a discordância ao topo dos depósitos eólicos do Grupo Caiuá provocou o aumento da umidade e mudou o clima desértico em semiárido (Batezelli, 2015). O ambiente deposicional da Bacia tornou-se mais propício à preservação de fósseis, na transição Caiuá-Bauru. A partir de então, maior quantidade de organismos passou a se preservar no registro fóssil do Grupo Bauru, contudo, com significativa influência das variações sazonais de umidade, que desfavoreceriam a diagênese de animais cujos corpos compunham-se principalmente de tecidos moles, tais como Squamata, anuros, aves e mamíferos. Esses táxons apresentam um registro fóssil pouco expressivo no Grupo Bauru (e.g. Alvarenga e Nava 2005; Azevedo et al. 2007; Candeiro 2006;

Candeiro et al. 2006; Fernandes et al. 2008; Castro et al. 2018), diferentemente dos arcossauros, que, apresentando corpos cobertos por estruturas ósseas (escamas, osteodermos, carapaça), constituem um grupo abundante no registro fóssil do Cretáceo Brasileiro, com destaque para os quelônios, provavelmente por apresentarem corpos quase completamente cobertos pelo plastrão e carapaça (e.g. De Figueiredo 2009, Ferreira e Langer 2013). Assim, considerando os pontos acima citados, compreende-se que a razão para o abundante registro fóssil de quelônios em afloramentos do Cretáceo Brasileiro reside na incompletude do registro fóssil ocasionada pelo contexto paleoambiental. Ainda usando o Tartaruguito como exemplo, aquelas acumulações fósseis excepcionais são interpretadas como produto de particularidades paleoambientais, cujo contexto mineralógico, com variações de calcita e apatita, evidencia o clima semiárido, e a preservação excepcional depende tanto do rápido soterramento após a morte (Bertini et al. 2006, Henriques 2006), quanto dos períodos alternados de seca, que criariam as condições necessárias para tanto (Henriques et al. 2005). O grande número de restos desarticulados, por outro lado, parece estar associado ao transporte hidráulico (Rosa 2013).

8.2.2.2. *O modo de vida dos Pleurodira favorece sua preservação no registro* - Ainda outro ponto a ser considerado é o de que quelônios vivem em ou próximos a planícies de inundação, o que favorece sua preservação no registro fóssil, em detrimento a outros táxons que não habitam tais ambientes (Bandeira et al. 2018). Além disso, a fossorialidade é reconhecida como um fator facilitador para a preservação de fósseis, e estava presente no paleoambiente semiárido do Grupo Bauru (Vasconcellos e Carvalho 2006; 2010; Nascimento et al. 2017b; Martinelli et al. 2019), o que teria também influenciado a preservação fóssil. Apesar disso, não se pode considerar que não houvera uma biota rica em quelônios no Grupo Bauru, exceto que não há razão para crer que ela fosse excepcionalmente mais abundante que outros grupos, o que é justificado pelos vieses tafonômicos acima demonstrados.

8.2.2.3. *Quelônios escavam o substrato para regulação homeostática* - Os quelônios da Formação Adamantina, da subordem Pleurodira, em sua totalidade, constituíam formas semiaquáticas dulcícolas, e a análise de fácies revela paleoambiente de sistema de rios rasos, com períodos úmidos em regime sazonal, indicados pela presença de *Taenidium barreti* acima das tocas. Portanto, essas tocas preservadas em depósitos de barras de pontal podem ter sido utilizadas para estivação em resposta às condições climáticas desfavoráveis da Formação Adamantina. Assim, reafirmando as conclusões de Vasconcellos e Carvalho (2010), Carvalho et

al. (2010) e Martinelli et al. (2019), considera-se que o ambiente semiárido vigente no sudeste do Cretáceo Brasileiro era adequado para o comportamento fossorial no sentido de auxiliar os animais em termorregulação e escapar da desidratação. Ainda a ocorrência única de tocas de quelônios num contexto que teria sido tão rico nesses animais, dada a origem fossorial de seu atual formato corporal, demonstra que eles não teriam sido excepcionalmente abundantes. Caso contrário, haveria de ocorrer proporcional riqueza de registros de tocas. Ora, o conhecido comportamento fossorial dos quelônios dulcícolas (e.g. Alcalde et al. 2021), escavando os fundos lamacentos de rios e lagos secos para escapar da dessecação durante a seca, está associado à estivação (Hembree 2009). A partir do registro geológico, sabe-se que esse comportamento está presente nos vertebrados desde o Devoniano, para grupos tais como os peixes dipnoicos (Woodrow e Fletcher 1969; Fernandes e Carvalho 2002). Por outro lado, estima-se que uma parte ínfima do que os animais produzem de escavações fica preservado nas rochas ao longo do tempo geológico, graças a tendenciamentos produzidos pelas condições ambientais e evolução geológica (Voorhies 1975). Nesse caso, entende-se que o paleoambiente semiárido do Grupo Bauru poderia ter submetido os traços de animais eventualmente produzidos à exposição subaérea ou posterior retrabalhamento (Bandeira et al. 2018 e referências).

8.2.2.4. O estudo de tocas de vertebrados apresenta diferentes vieses - Além disso, há numerosas dificuldades relacionadas ao estudo e reconhecimento de tocas fósseis, incluindo seu substrato e ambiente, descaracterização arquitetural de ordem diagenética, restrições de amostragem e reconhecimento em campo, de tal modo que muito mais registros terão sido produzidos do que os pesquisadores possam comunicar (Voorhies 1975). Assim, é razoável considerar que o Grupo Bauru possuía um quadro paleoecológico de alta produtividade e rica diversidade biológica, assim como as pesquisas paleontológicas vem mostrando. Porém, a preservação desse registro terá sido fortemente influenciada pela evolução paleoambiental da bacia, tal que a tafocenose apresenta grande incompletude. Isso significa que há muitos mais fósseis de quelônios do que tantos outros grupos que devam ter ali habitado porque seus corpos eram menos sujeitos aos enviesamentos tafonômicos ali operantes, ou seja, mais resistentes aos processos destrutivos. Assim, a partir do registro aqui discutido, constata-se que embora o registro fóssil mostre que o Grupo Bauru apresentava uma biota rica em quelônios, não há razão para crer que eles fossem excepcionalmente mais abundantes do que outros táxons esperados para

tais ambientes, o que é sugerido pelo registro fóssil em função dos enviesamentos tafonômicos produzidos pela evolução paleogeográfica da Bacia Bauru.

Uma vez considerada a atuação do ambiente deposicional fluvial, condições climáticas semiáridas e a pouco expressiva presença de traços fósseis na Formação Adamantina, compreende-se que uma pequena parte das assembleias icnológicas uma vez produzidas ali permaneceram preservadas no registro geológico. Apesar da considerável quantidade de pesquisas sedimentológicas e paleontológicas realizadas nessa unidade desde o início do Século XX, um registro paleoicnológico relativamente pequeno foi reportado ali. Portanto, considera-se aqui que a mais plausível resposta para tal escassez seja de natureza diagenética, associada ao ambiente deposicional fluvial, com predominância de arenitos, pouco propícios para a preservação de traços fósseis. Assim, em uma interpretação mais acurada para o Grupo Bauru, seria razoável atribuir maior papel a outros táxons de ocorrência já reportada na Formação Adamantina, ao invés de tão grande enfoque em uma biota que parece ter sido quase exclusivamente arcossauriana, sobretudo em se considerando a iconografia predominante.

A baixa qualidade da preservação de traços fósseis do Grupo Bauru deve-se, em grande parte, ao fato de que ambiente semiáridos tendem a submeter os traços produzidos à exposição subaérea e posterior retrabalhamento (Bandeira et al. 2018 e referências). Logo, considerando-se as variáveis ambientais, diagenéticas e de amostragem (*sensu* Voorhies 1975), é razoável ponderar que o Grupo Bauru teria apresentado um rico contexto paleoecológico, e que suas tafocenoses foram consideravelmente enviesadas pelas condições ambientais, de modo que apresentam incompletude igualmente considerável. Assim produziram-se assembleias fósseis ricas em quelônios, em função dos corpos compostos majoritariamente por tecidos duros, com grande resistência aos processos destrutivos, ou menos sujeitos aos vieses tafonômicos. Ainda estudos a respeito da riqueza de quelônios ao longo do tempo geológico, a partir da ocorrência de fósseis corpóreos, demonstra-se que o grupo teve seu pico durante o Cretáceo Superior (Cleary et al. 2020). Então, importa questionar quão confiáveis são tais tafocenoses em relação aos quadros ecológicos a que se referem. Haveria vieses tafonômicos, metodológicos ou de amostragem em tais resultados? Há evidência de que haja, uma vez que o conhecimento do registro fóssil está diretamente relacionado ao esforço amostral e produção científica, mais expressivos em países desenvolvidos (veja Cisneros et al. 2022, Raja et al. 2022).

9. CONSIDERAÇÕES FINAIS E PERSPECTIVAS

As estruturas descritas no presente trabalho não foram provocadas por cimentação carbonática ou outra forma de precipitação mineral, pois não se apresentam preenchidas ou revestidas por tais materiais, mas exibem padrões arquiteturais característicos de vertebrados tetrápodes (i). Essas tocas não foram produzidas por invertebrados, peixes, mamíferos, crocodilos e dinossauros extintos, pois não apresentam arquitetura característica desses grupos (ii). O único registro encontrado de tocas similares às aquelas aqui descritas pertence a quelônios modernos (iii). O registro fóssil da Formação Adamantina (Cretáceo Superior da Bacia Bauru), abundante em arcossauros, mostra uma paleoecologia compatível com a hipótese aqui defendida a respeito do táxon escavador (iv). A proximidade do afloramento descrito com o Sítio do Tartaruguito constitui um potencial testemunho de fóssil corpóreo do registro (v). O paleoambiente predominante, de rios e lagos rasos, de baixa energia e pouco drenado, com clima quente e úmido, era propício para a estivação de animais como quelônios dulcícolas (vi). A integração dos dados aqui analisados e discutidos demonstram que essas tocas constituem o primeiro registro de tocas de quelônios dulcícolas do Cretáceo Brasileiro (vii). A raridade de tal registro, conjuntamente aos tendenciamentos tafonômicos produzidos pela evolução da Bacia Bauru, demonstram que o registro fóssil do Cretáceo Superior da bacia foi fortemente enviesado favorecendo a preservação de organismos com corpos compostos por partes duras, tais como os quelônios, em detrimento aos demais (viii).

A adoção de mais procedimentos analíticos tornaria a atribuição das tocas a quelônios mais conclusiva. A fotogrametria do interior das tocas permitiria sua modelagem tridimensional para correlações e comparações mais precisas. A preparação e análise de lâminas delgadas do material de preenchimento das tocas permitiria a visualização de eventuais micro-feições e minerais capazes de atestar sua biogenicidade; assim também análises geoquímicas auxiliariam na identificação de elementos traços para a definição do material de preenchimento. A investigação neoicnológica de Pleurodira modernos e testes estatísticos forneceria o testemunho analítico para a presente hipótese e auxiliará na interpretação do comportamento dos quelônios associado à fossorialidade. Assim também, a detalhada observação de caracteres anatômicos deverá fornecer mais segura base de dados sobre eventuais adaptações daqueles quelônios da Formação Adamantina à fossorialidade e à estivação. Novas buscas direcionadas de tocas de vertebrados em afloramentos na região deverão revelar mais registros.

10. REFERÊNCIAS

- Abdel-Gawad A.M., Kerr P.F. 1963. Alteration of Chinle siltstone and uranium emplacement, Arizona and Utah. *Geol. Soc. America Bull.* **74**:23-46.
- Adame M.F. et al. 2018. Estuarine crocodiles in a tropical coastal floodplain obtain nutrition from terrestrial prey. *PLoS ONE*, **13**.
- Alcalde L. et al. 2021. *Hydromedusa tectifera* Cope 1870 – South American Snake-necked Turtle, Argentine Snake-necked Turtle, Tortuga Cuello de Vibora, Cágado Pescoço de Cobra. *Chelonian Research Monographs*, **5**.
- Alford R.A. 1980. Population structure of *Gopherus polyphemus* in northern Florida. *J. Herpetol.*, **14**:177-182.
- Allen D.C. et al. 2018. Riparian plant biodiversity reduces stream channel migration rates in three rivers in Michigan, U.S.A. *Ecohydrology*, **11**.
- Almeida, F.F.M., Barbosa, O. 1953. *Geologia das quadriculas de Piracicaba e Rio Claro, Estado de São Paulo*. Rio de Janeiro. 96p.
- Andrade M.B., Bertini R.J. 2008. Morphological and anatomical observations about *Marillasuchus amarali* and *Notosuchus terrestris* (Mesoeucrocodylia) and their relationships with other South American notosuchians. *Arquivos Museu Nacional*, **66**:5-62.
- Arruda J.T. et al. 2004. Baurusuquídeos da Bacia Bauru (Cretáceo Superior, Brasil). *Anuário do Instituto de Geociências - UFRJ*, **27**:64-74.
- Avanzini M. et al. 2005. Turtle tracks from the Late Jurassic of Asturias, Spain. *Acta Palaeontologica Polonica*, **50**:743-755.
- Azevedo R.P.F. et al. 2007. Restos microscópicos de vertebrados fósseis do Grupo Bauru (Neocretáceo), no oeste do estado de São Paulo, Brasil. In: Carvalho I.S. et al. *Paleontologia: Cenários de vida*. Interciência. 534-541.
- Bandeira K.L.N. et al. 2018. The Baurusuchidae vs Theropoda record in the Bauru Group (Upper Cretaceous, Brazil): a taphonomic perspective. *Journal of Iberian Geology*, **44**: 25–54
- Bann K.L. et al. 2008. Ichnological and sedimentologic signatures of mixed wave- and stormdominated deltaic deposits; examples from the Early Permian Sydney Basin, Australia; Recent advances in models of siliciclastic shallow-marine stratigraphy. *Special Publication - Society for Sedimentary Geology*, **90**: 293–332.
- Batezelli A. 2003. *Análise da sedimentação cretácea no Triângulo Mineiro e sua correlação com áreas adjacentes*. Thesis, Universidade Estadual Paulista, 183p.
- Batezelli A. 2010. Arcabouço tectono-estratigráfico e evolução das bacias Caiuá e Bauru no Sudeste brasileiro. *Revista Brasileira de Geociências*, **40**(2):265-285.
- Batezelli A. 2015. Continental systems tracts of the Brazilian Cretaceous Bauru Basin and their relationship with the tectonic and climatic evolution of South America. *Basin Research*, **27**.
- Batezelli A., Ladeira F.S.B. 2015. Stratigraphic framework and evolution of the Cretaceous continental sequences of the Bauru, Sanfranciscana, and Parecis basins, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, **65**:1-24.
- Bauder J.M. et al. 2014. Comparison of movements, body weight, and habitat selection between translocated and resident gopher tortoises. *Journal of Wildlife Management*, **78**:1444-1455.
- Bedatou E. et al. 2008. Crayfish burrows from Late Jurassic–Late Cretaceous continental deposits of Patagonia: Argentina. Their palaeoecological, palaeoclimatic and

- palaeobiogeographical significance. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **257**:169-184.
- Bell C.M., Suárez M. 1989. Vertebrate fossils and trace fossils in Upper Jurassic-Lower Cretaceous red beds in the Atacama region, Chile. *Journal of South American Earth Sciences*, **2**.
- Bell L., Cuddington K. 2019. A burrowing ecosystem engineer positively affects its microbial prey under stressful conditions. *Ecology and Evolution*, **9**:7704-7711.
- Bertini J.R. et al. 2006. Taphonomy and depositional history of an Upper-Cretaceous turtle-bearing outcrop from the Adamantina Formation. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **9**(2):181-186.
- Bertling M. et al. 2006. Names for trace fossils: a uniform approach. *Lethaia*, **39**(3).
- Bever G.S. et al. 2016. The amniote temporal roof and the diapsid origin of the turtle skull. *Zoology*, **119**:471-473.
- Blonder B.I. et al. 2021. Changes in coastal Gopher Tortoise (*Gopherus polyphemus*) burrow characteristics and density following hurricane events in Northeast Florida, USA: Implications for conservation planning. *Global Ecology and Conservation*, **25**.
- Bowen J.J., Hembree D.I. 2014. Neoichnology of two spirobolid millipedes: improving the understanding of the burrows of soil detritivores. *Palaeontologia Electronica*, **17**.
- Braun J.B., Brooks G.R.J. 1987. Box Turtles (*Terrapene carolina*) as Potential Agents for Seed Dispersal. *The American Midland Naturalist*, **117**:312-318.
- Brazier et al. 2020. Beaver: Nature's ecosystem engineers. *WIREs Water*, **8**(1):e1494.
- Broin F. 1984. *Proganochelys ruchae* n. sp., chélonien du Triassic supérieur de Thaïlande. *Stud. Palaeocheloniol.*, **1**:87-97.
- Broin F. 1971. Une espèce nouvelle de tortue pleurodire (?*Roxochelys vilavilensis* n. sp.) dans le Crétacé Supérieur de Bolivie. *Bulletin de la Société Géologique de France* (7 ème Série), **13**(3-4):445-452.
- Broin F. 2000. The oldest pré-podocnemidid turtle (Chelonii, Pleurodira), from the Early Cretaceous, Ceará State, Brasil, and its environment. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona*, **9**:43-95.
- Brom K.R. et al. 2018. Experimental neoichnology of crawling stalked crinoids. *Swiss Journal of Palaeontology*, **137**:197-203.
- Bromley R.G. 1996. *Trace fossils: biology, taphonomy, and applications*. Springer, 380p.
- Buatois L.A., Mángano M.G. 2007. Invertebrate ichnology of continental freshwater environments. In: Miller W. *Trace Fossils. Concepts, Problems, Prospects*. Elsevier, pp. 285–323.
- Buatois L.A., Mángano M.G. 2011. *Trace fossils and paleoecology*. Cambridge University Press.
- Buckley G.A. et al. 2000. A pug-nosed crocodyliiform from the Late Cretaceous of Madagascar. *Nature*, **405**:941–944.
- Buntin R.C.C. et al. 2022. Evaluating the Ichnofossil *Teredolites* as an Indicator of Salinity and Paleoenvironment. *PALAIOS*, **37**(3):53-72.
- Burda H. et al. 2007. Microclimate in Burrows of Subterranean Rodents — Revisited. In: Begall S. et al. (eds) *Subterranean Rodents*. Springer.
- Butler P.M. 1995. Fossil Macroscelidea. *Mammal Review*, **25**:3-14.
- Candeiro C.R.A. 2006. Los titanosaurideos (dinosauria, titanosauria) del grupo Bauru y sus relaciones paleogeograficas con los géneros de la Patagonia Argentina. *Sociedade & Natureza*, **18**.

- Candeiro C.R.A. et al. 2006. Tetrapods from the Upper Cretaceous (Turonian–Maastrichtian) Bauru Group of Brazil: a reappraisal. *Cretaceous Research*, **27**:923-946.
- Cardonatto M.C., Melchor R.N. 2018. Large mammal burrows in late Miocene calcic paleosols from central Argentina: Paleoenvironment, taphonomy and producers. *PeerJ*, **6**.
- Carvalho I.S. et al. 2010. Climate's role in the distribution of the Cretaceous terrestrial Crocodyliformes throughout Gondwana. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, **297**:252-262.
- Castro M.C. et al. 2018. A late Cretaceous mammal from Brazil and the first radioisotopic age for the Bauru Group. *R. Soc. open sci.*, **5**.
- Catena A.M., Hembree D.I. 2014. Biogenic structures of burrowing skinks: neoichnology of *Mabuya multifaciata* (Squamata: Scincidae). In: Hembree D.I. et al. *Experimental approaches to understanding fossil organisms: lessons from the living (Topics in Geobiology)*. Springer, 343–369.
- Chiari Y. et al. 2012. Phylogenomic analyses support the position of turtles as the sister group of birds and crocodiles (Archosauria). *BMC Biology*, **10**.
- Cisneros J.C. et al. 2022. Digging deeper into colonial palaeontological practices in modern day Mexico and Brazil. *Royal Society Open Science*, **9**.
- Claussen D.L. et al. 1991. Hibernation in the Eastern Box Turtle, *Terrapene c. carolina*. *Journal of Herpetology*, **25**.
- Cleary T.J. et al. 2020. Tracing the patterns of non-marine turtle richness from the triassic to the palaeogene: from origin to global spread. *Palaeontology*, **63**(5):753-774.
- Coggan N.V. et al. 2018. A global database and “state of the field” review of research into ecosystem engineering by land animals. *Journal of Animal Ecology*, **87**:974-994.
- Colombi C.E. et al. 2012. Large-diameter burrows of the Triassic Ischigualasto Basin, NW Argentina: paleoecological and Paleoenvironmental Implications. *PLoS ONE*, **7**.
- Counts J.W., Hasiotis S.T. 2009. Neoichnological experiments with masked chafer beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): implications for backfilled continental trace fossils. *PALAIOS*, **24**(2):74-91.
- Crimes T.P. 1975. The Stratigraphical Significance of Trace Fossils. In: Frey R.W. *The Study of Trace Fossils*, 109–130
- D'Alessandro A., Bromley R.G. 1987. Meniscate trace fossils and the *Muensteria-Taenidium* problem. *Palaeontology*, **30**, 743-763.
- Dashtgard S.E. et al. 2008. Grain-size controls on the occurrence of bioturbation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **257**, no. 1-2, p. 224–243.
- Dashtgrad S.E., Gingras M.K. 2012. Marine Invertebrate Neoichnology. In: Knaust D., Bromley R.G. *Developments in Sedimentology*, **64**:273-295.
- Davis R.B. et al. 2007. The neoichnology of terrestrial arthropods. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **255**:284-307.
- De Figueiredo F.J. 2009. A New Clupeiform Fish from the Lower Cretaceous (Barremian) of Sergipe-Alagoas Basin, Northeastern Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **29**(4):993-1005
- De la Fuente M.S. 2020. Triassic turtles from Pangea: The legacy from South America. *Journal of South American Earth Sciences*, **105**:102910.
- Dentzien-Dias P.C. et al. 2007. The trace fossil record from the Guar Formation (Upper Jurassic?), southern Brazil. *Arquivos do Museu Nacional*, **65**:585-600.

- Dentzien-Dias P.C. et al. 2012. Vertebrate footprints and burrows from the Upper Jurassic of Brazil and Uruguay. *In: Netto R. et al. Ichnology of Latin America - Selected Papers. Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontologia*. 196pp.
- De-Valais S. et al. 2020. A predation attempt in a Late Cretaceous pleurodire turtle from Patagonia. *Cretaceous Research*, **107**: 104290.
- Doroff A., Keith L. 1990. Demography and Ecology of an Ornate Box Turtle (*Terrapene ornata*) Population in South-Central Wisconsin. *Copeia*, **2**.
- Dubiel R.F. et al. 1987. Lungfish burrows in the Upper Triassic Chinle and Dolores Formations, Colorado Plateau. *Journal of Sedimentary Petrology*, **57**: 512-521.
- Edwards N. et al. 1998. Cocoon-like trace fossils from the lacustrine-palustrine Bembridge Limestone Formation (Late Eocene), Southern England. *Proceedings of the Geologists' Association*, **10**.
- Ekdale A.A., de Gibert J.M. 2010. Paleoethologic significance of bioglyphs: Fingerprints of the subterraneans. *PALAIOS*, **25**:540-545.
- Elders C.A. 1975. Experimental Approaches in Neoichnology. *In: Frey R.W. The Study of Trace Fossils*. Springer. pp. 513–536.
- Epperson D.M. 1997. Survivorship of hatchling Gopher Tortoises in north-central Florida. *In: Van Abbema J. Proceedings: Conservation, Restoration, and Management of Tortoises and Turtles-An International Conference*, New York Turtle and Tortoise Society.
- Ernst C.H. et al. 1994. *Turtles of the United States and Canada*. Smithsonian Institution, 578p.
- Fernandes A.C.S., Carvalho I.S. 2006. Invertebrate ichnofossils from the Adamantina Formation (Bauru Basin, Late Cretaceous), Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **9**:211-220.
- Fernandes M.A., Ghilardi A.M., Carvalho I.S. 2014. Paleodeserto Botucatu: inferências ambientais e climáticas com base na ocorrência de icnofósseis. *In: Carvalho I.S., Garcia M.J., Lana C.C., Strohschoen O. (Eds.) Paleontologia: Cenários de Vida - Paleoclimas*. Rio de Janeiro: Interciência, 71-80.
- Fernandes L.A. et al. 2008. Icnofósseis da Usina Porto Primavera, SP - Rastros de dinossauros e de mamíferos em rochas do deserto neocretáceo Caiuá. *In: Winge M. et al. Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil*.
- Fernandes L.A., Coimbra A.M. 1996. A Bacia Bauru (Cretáceo Superior, Brasil). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **68**:195-205.
- Fernandes L.A., Ribeiro C.M.M. 2015. Evolution and palaeoenvironment of the Bauru Basin (Upper Cretaceous, Brazil). *Journal of South American Earth Sciences*, **61**:71-90.
- Fernandes M.A. et al. 2004. Occurrence of urolites related to dinosaurs in the Lower Cretaceous of the Botucatu Formation, Paraná Basin, São Paulo State, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **7**:236-268.
- Ferreira G.S., Langer M.C. 2013. A pelomedusoid (Testudines, Pleurodira) plastron from the Lower Cretaceous of Alagoas, Brazil. *Cretaceous Research*, **46**:267-271
- Field D.J. et al. 2014. Toward consilience in reptile phylogeny: miRNAs support an archosaur, not lepidosaur, affinity for turtles. *Evolution & Development*, **16**:189-196.
- Figueira, C.R.F., Bertini, R.J. 2002. O maior testudino fóssil do Cretáceo brasileiro. *In: Congresso Brasileiro de Zoologia*, Itajaí: 429.
- Fiorelli L.E. et al. 2016. A new Late Cretaceous crocodyliform from the western margin of Gondwana (La Rioja Province, Argentina). *Cretaceous Research*, **60**:194-209
- França M.A.G., Langer M.C. 2005. A new freshwater turtle (Reptilia, Pleurodira, Podocnemidae) from the Upper Cretaceous (Maastrichtian) of Minas Gerais, Brazil. *Geodiversitas*, **27**:391-411.

- Francischini H. et al. 2015. Dinosaur ichnofauna of the Upper Jurassic/Lower Cretaceous of the Paraná Basin (Brazil and Uruguay). *Journal of South American Earth Sciences*, **63**:180-190.
- Franco A.C., Bertini R.J. 1997. Structure and ultra-structure of the dental morphology in theropodomorphs dinosaurs (Saurischia: Reptilia). Utility to taxonomy. In: Meeting of the Brazilian Society for Electron Microscopy, 16, Caxambu, *Proceedings*, 688-689.
- Gabelman J.W. 1955. Cylindrical Structures in Permian(?) Siltstone, Eagle County, Colorado. *The Journal of Geology*, **63**.
- Gaffney E.S. 1985. The shell morphology of the triassic turtle *Proganochelys*. *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie*, **170**:1–26.
- Gaffney E.S. 1990. The comparative osteology of the Triassic turtle *Proganochelys*. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* **194**.
- Gaillard C. et al. 2003. A giant Upper Jurassic turtle revealed by its trackways. *Lethaia*, **36**:315-322.
- Gaillard C. et al. 2013. Probable aestivation burrows from the Eocene/Oligocene transition in south-eastern France and their palaeoenvironmental implications. *Palaeoworld*, **22**:52-67.
- Genise J.F. et al. 2010. Invertebrate and vertebrate trace fossils from continental carbonates. In: Alonso-Zarza A.M., Tanner L. *Carbonates in continental settings: facies, environments and processes*. Developments in Sedimentology, **61**:319–369.
- Geroto C.F.C., Bertini R.J. 2014. New records of fossil vertebrates from the Upper Cretaceous Adamantina Formation (Bauru Group), Southeastern Brazil. *Revista do Instituto Geológico*, **35**:39-56.
- Gibson S.A. et al. 1995. The Late Cretaceous impact of the Trindade mantle plume: evidence from large volume, mafic, potassic magmatism in SE Brazil. *Journal of Petrology*, **36**:189-229.
- Gingras M.K. et al. 2010. A historical perspective on applied ichnology in Western Canada. *Bulletin of Canadian Petroleum Geology*, **58**(2): 97–99.
- Goldberg K., Garcia A.J.V. 2000. Palaeobiogeography of the Bauru Group, a dinosaur-bearing Cretaceous unit, northeastern Parana Basin, Brazil. *Cretaceous Research*, **21**:241-254.
- Gorzalak P. et al. 2020. Experimental neoichnology of post-autotomy arm movements of sea lilies and possible evidence of thrashing behaviour in Triassic holocrinids. *Scientific Reports*, **10**:15147.
- Grigg G.C. et al. 1986. Facultative Aestivation in a tropical freshwater turtle *Chelodina rugosa*. Comparative Biochemistry and Physiology Part A. *Physiology*, **83**.
- Groenewald G.H. et al. 2001. Vertebrate Burrow Complexes from the Early Triassic *Cynognathus* Zone (Driekoppen Formation, Beaufort Group) of the Karoo Basin, South Africa. *PALAIOS*, **16**(2):148-160.
- Gurnell A. 2014. Plants as river system engineers. *Earth Surface Processes and Landforms*, **39**:4-25.
- Hailey A., Coulson I.M. 1996. Temperature and the tropical tortoise *Kinixys spekii*: constraints on the activity level and body temperature. *J Zool*, **240**.
- Halfen A.F., Hasiotis S.T. 2010. Neoichnological study of the traces and burrowing behaviors of the western harvester ant *Pogonomyrmex occidentalis* (Insecta: Hymenoptera: Formicidae): Paleopedogenic and paleoecological implications. *PALAIOS*, **25**:703.
- Hansen K.L. 1963. The burrow of the gopher tortoise. *Q. J. Fla. Acad. Sci.*, **26**:353-360

- Hasiotis S.T. 2007. Continental Ichnology: Fundamental Processes and Controls on Trace Fossil Distribution. In: White M. *Trace Fossils — Concepts, Problems, Prospects*. Elsevier Press.
- Hasiotis S.T. et al. 1993. Application of morphologic burrow interpretations to discern continental burrow architectures: Lungfish or crayfish? *Ichnos*, **2**:315–333.
- Hasiotis S.T. et al. 2002. Burrows of the lungfish *Gnathorhiza* within paleosols of the lower Permian (Wolfcampian) of eastern Kansas: a unique paleoenvironmental setting and justification for a new ichnotaxon. *GSA Abstr. Prog.*, **34**:212.
- Hasiotis S.T. et al. 2004. Vertebrate burrows from Triassic and Jurassic continental deposits of North America and Antarctica: their paleoenvironmental and paleoecological significance. *Ichnos*, **11**.
- Hasiotis S.T. et al. 2007. The trace-fossil record of vertebrates. In: Miller W. *Trace Fossils: concepts, problems, prospects*. Elsevier Science. 196-218pp.
- Hasiotis S.T., Mitchell C.E. 1993. A comparison of crayfish burrow morphologies: Triassic and Holocene fossil, paleo- and neo-ichnological evidence, and the identification of their burrowing signatures. *Historical Biology*, **2**:291-314.
- Hauck T.E. et al. 2009. Brackish-water ichnological trends in a microtidal barrier island-embayment system, Kouchibouguac National Park, New Brunswick, Canada. *PALAIOS*, **24**(8):478–496.
- Haug E.A. et al. 1993. Burrowing Owl (*Speotyto cunicularia*). In: *The Birds of North America*. Academy of Natural Sciences. **61**:1–20.
- Hembree D.I. 2009. C.A. Aestivation in the Fossil Record: evidence from ichnology. In: Navas AC, Carvalho JE. Aestivation: molecular and physiological aspects. *Progress in Molecular and Subcellular Biology*, **49**.
- Hembree D.I. 2017. Neoichnology of tarantulas (Araneae: Theraphosidae): Criteria for recognizing spider burrows in the fossil. *Palaeontologia Electronica*, **20**.
- Hembree D.I. et al. 2004. Amphibian burrows and ephemeral ponds of the Lower Permian Speiser Shale, Kansas: Evidence for seasonality in the midcontinent. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, **203**:127-152.
- Hembree D.I. et al. 2005. *Torridorefugium eskridgensis* (new ichnogenus and ichnospecies): amphibian aestivation burrows from the Lower Permian Speiser Shale of Kansas. *Journal of Paleontology*, **79**.
- Hembree D.I., Hasiotis S.T. 2008. Miocene vertebrate and invertebrate burrows defining compound paleosols in the Pawnee Creek Formation, Colorado, USA. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **270**:349-365.
- Henriques D. 2006. *Sítio Fossilífero de Pirapozinho: estudo de aspectos tafonômicos através da análise básica e do exame de tomografia computadorizada*. Thesis, Universidade Federal do Rio de Janeiro/Museu Nacional.
- Henriques D. et al. 2005. The Pirapozinho site - a taphofacies study. *Journal of Vertebrate Paleontology. Abstracts of papers, Sixty-Fifth Annual Meeting Society of Vertebrate Paleontology Mesa Southwest Museum and Phoenix Marriot*. Mesa, Arizona **25**(3).
- Iori F.V., Arruda-Campos A.C.A. 2016. Os crocodiliformes da Formação Marília (Bacia Bauru, Cretáceo Superior) na região de Monte Alto, Estado de São Paulo, Brasil. *Rev. bras. paleontol.*, **19**(3):537-546
- Jackson F.D. et al. 2015. Taphonomy of extant desert tortoise (*Gopherus agassizii*) and loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) nesting sites: implications for interpreting the fossil record. *PALAIOS*, **30**:207-223.

- Jenkins F.A. 1970. Anatomy and function of expanded ribs in certain edentates and primates. *J. Mammal.*, **51**: 288-301.
- Jenkins F.A. 1994. Late Triassic continental vertebrates and depositional environments of the Fleming Fjord Formation, Jameson Land, East Greenland. *Meddelelser om Greenland, Geosci.*, **32**:25.
- Johnson L.M., Hembree D.I. 2015. Neoichnology of the eastern spadefoot toad, *Scaphiopus holbrookii* (Anura: Scaphiropodidae): criteria for recognizing anuran burrows in the fossil record. *Palaeontologia Electronica*, **18**:2.43A.
- Jones W.T. 2008. *Ichnotaxonomy and paleoenvironmental analysis of trace fossils in the Late Devonian Catskill Formation, North-Central Pennsylvania, USA*. Thesis, The University of Kansas.
- Jones C.G. et al. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, **69**:373-386.
- Jordan W.J. 2004. *The Eastern box turtle (Terrapene c. carolina) as a dispersal vector of seeds and spores*. Thesis. Eastern Illinois University. 45 p.
- Jouquet P. et al. 2006. Soil invertebrates as ecosystem engineers: Intended and accidental effects on soil and feedback loops. *Applied Soil Ecology*, **32**(2):153-164
- Joyce W.G. 2017. A review of the Fossil Record of Basal Mesozoic Turtles. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, **58**:65–113.
- Joyce W.G. et al. 2009. A thin-shelled reptile from the Late Triassic of North America and the origin of the turtle shell. *Proceedings of the Royal Society B*, **276**:507–513.
- Joyce W.G. et al. 2013a. The hooked element in the pes of turtles (Testudines): a global approach to exploring primary and secondary homology. *Journal of Anatomy*, **223**:421-441.
- Joyce W.G. et al. 2013b. The girdles of the oldest fossil turtle, *Proterochersis robusta*, and the age of the turtle crown. *BMC Evol Biol*, **13**:266.
- Karl H.V., Tichy G. 2000. *Murrhardtia staeschei* n. gen. n. sp.—eine neue Schildkröte aus der oberen Trias von Süddeutschland. *Joannea Geol. Paläont.*, **2**:57–72.
- Karraker N.E. et al. 2020. Non-marine turtle plays important functional roles in Indonesian ecosystems. *Ecology and Evolution*, **10**:9613-9623.
- Keenan S.W. 2016. From bone to fossil: a review of the diagenesis. *American Mineralogist*, **101**(9):1943-1951.
- Keenan S.W. et al. 2017. Evaluating the consequences of diagenesis and fossilization on bioapatite lattice structure and composition. *Chemical Geology*, **413**:18-27.
- Keighley G., Pickerill R.K. 1994. The ichnogenus *Beaconites* and its distinction from *Ancorichnus* and *Taenidium*. *Palaeontology*, **37**:305-337.
- Kenneth R., Christian K. 1994. Metabolic depression in estivating long-neck turtles (*Chelodina rugosa*). *Physiol Zool*, **67**:1087–1102.
- King M.R. et al. 2020. *Rhizocorallium* and turtle tracks: a late Cretaceous proximal distributary channel trace-fossil assemblage, central Utah. *Ichnos*, **27**:406-427.
- Kinlaw A. 1999. A review of burrowing by semi-fossorial vertebrates in arid environments. *Journal of Arid Environments*, **41**:127-145.
- Kinlaw A., Grasmueck M. 2012. Evidence for and geomorphologic consequences of a reptilian ecosystem engineer: The burrowing cascade initiated by the Gopher Tortoise. *Geomorphology*, **157–158**:108-121.
- Kischlat E.-E., 1994. Sobre o gênero *Roxochelys* Price (Chelonii, Podocnemididae) do Neocretáceo de Álvares Machado, estado de São Paulo. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **66**(2):253.

- Kischlat E.-E., 1996. Preliminary phylogenetic analysis of the podocnemid chelonians from the Cretaceous of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **16**(sup 3):45A.
- Kjemperud A.V. et al. 2008. Architecture and stratigraphy of alluvial deposits, Morrison Formation (Upper Jurassic), Utah. *AAPG Bulletin*, **92**(8):1055–1076.
- Kley N.J. et al. 2010. Craniofacial morphology of *Simosuchus clarki* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **30**(sup1):13-98.
- Knaust D., Bromley R. 2012. *Trace Fossils as Indicators of Sedimentary Environments*. Developments in Sedimentology, 64, Elsevier.
- Krumenacker L.J. et al. 2019. Taphonomy of and new burrows from *Oryctodromeus cubicularis*, a burrowing neornithischian dinosaur, from the mid-Cretaceous (Albian-Cenomanian) of Idaho and Montana, U.S.A. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, **530**:300-311.
- Lago P.K. 1991. A survey of arthropods associated with gopher tortoise burrows in Mississippi (USA). *Entomological News*, **102**:1-13.
- Lavelle P. et al. 2006. Soil invertebrates and ecosystem services. *European Journal of Soil Biology*, **42**(Sup 1):S3-S15.
- Lawver D. et al. 2015. An occurrence of fossil eggs from the Mesozoic of Madagascar and a detailed observation of eggshell microstructure. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **35**.
- Lawver D., Jackson F.D. 2014. A Review of the fossil record of turtle reproduction: eggs, embryos, nests and copulating pairs. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, **55**:215-236.
- Lee M.S.Y. 2013. Turtle origins: insights from phylogenetic retrofitting and molecular scaffolds. *Journal of Evolutionary Biology*, **26**:2729-2738.
- Leonardi G. 1977. Two new ichnofaunas, vertebrates and invertebrates, in the eolian cretaceous sandstones of the Caiuá formation in northwest Paraná. In: Simp. Geol. Reg., 1. São Paulo, 112-128.
- Li Z., Pasteris J.D. 2014. Chemistry of bone mineral, based on the hypermineralized rostrum of the beaked whale *Mesoplodon densirostris*. *Am Mineral*, **99**(4):645-653.
- Lienart G.D.H. et al. 2013. Nesting burrows and behavior of nonnative catfishes (Siluriformes: Loricariidae) in the Usumacinta-Grijalva Watershed, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, **58**(2), 238-243.
- Ligon D.B, Peterson C. 2002. Physiological and behavioral variation in estivation among mud turtles (*Kinosternon* spp.). *Physiological and Biochemical Zoology*, **75**.
- Lima P.C.F. et al. 1986. Tree productivity in the semiarid zone of Brazil. *Forest Ecology and Management*, **16**:5-13.
- Lockley M.G. et al. 2018. The “lost” holotype of *Laiyangpus liui* Young (1960) (Lower Cretaceous, Shandong Province, China) is found: Implications for trackmaker identification, ichnotaxonomy and interpretation of turtle tracks. *Cretaceous Research*, **95**:260-26.
- Loope D.B. 2006. Burrows Dug by Large Vertebrates into Rain-Moistened Middle Jurassic Sand Dunes: A Reply. *The Journal of Geology*, **114**.
- Losapio G. et al. 2020. An experimental approach to assessing the impact of ecosystem engineers on biodiversity and ecosystem functions. *Ecology*, **102**(2):e03243.
- Louw M.A. et al. 2019. Testing for consistency in the impacts of a burrowing ecosystem engineer on soil and vegetation characteristics across biomes. *Scientific Reports*, **9**:19355.
- Lyson T.R. et al. 2010. Transitional fossils and the origin of turtles. *Biology Letters*, **6**:830–833.

- Lyson T.R. et al. 2011. MicroRNAs support a turtle + lizard clade. *Biology Letters*, **8**:104–107.
- Lyson T.R. et al. 2013a. Evolutionary origin of the turtle shell. *Curr. Biol.*, **23**:1113–1119.
- Lyson T.R. et al. 2013b. Homology of the enigmatic nuchal bone reveals novel reorganization of the shoulder girdle in the evolution of the turtle shell. *Evolution & Development*, **15**:5, 317–325.
- Lyson T.R. et al. 2014. Origin of the unique ventilatory apparatus of turtles. *Nat. Commun.*, **5**:5211.
- Lyson T.R. et al. 2016. Fossorial origin of the turtle shell. *Current Biology*, **26**.
- Lyson T.R., Gilbert S.F. 2009. Turtles all the way down: loggerheads at the root of the chelonian tree. *Evolution & Development*, **11**:133–135.
- Mángano M.G. et al., 2012. Ichnostratigraphy. In: . Knaust D., Bromley R. *Trace Fossils as Indicators of Sedimentary Environments*. Developments in Sedimentology, 64, Elsevier. 195–212.
- Manzini, F.F. et al. 2003. Geologia associada a restos de Testudinos da Formação Santo Anastácio, Cretáceo da Bacia Bauru no Nordeste do Estado de São Paulo. In: Congresso Brasileiro de Paleontologia, 18, Brasília. *Resumos*. 181–182.
- Marinho T.S. et al. 2018. Os Crocodyliiformes da Formação Uberaba (Cretáceo Superior, Grupo Bauru). 49º Congresso Brasileiro de Geologia, Rio de Janeiro.
- Marshall M.S., Rogers R.R. 2012. Lungfish burrows from the Upper Cretaceous Maevarano Formation, Mahajanga Basin, northwestern Madagascar. *PALAIOS*, **27**:857–866.
- Marsola J. et al. 2016. Palaeoenvironmental characterization of a crocodilian nesting site from the Late Cretaceous of Brazil and the evolution of crocodyliform nesting strategies. *Palaeogeography Palaeoclimatology Paeoecology*, **457**.
- Martin A.J. 2009. Dinosaur burrows in the Otway Group (Albian) of Victoria, Australia, and their relation to Cretaceous polar environments. *Cretaceous Research*, **30**:1223–1237.
- Martin A.J. et al. 2020. First known trace fossil of a nesting iguana (Pleistocene), The Bahamas. *PLoS ONE*, **15**.
- Martin P., Layne J.N. 1987. Relationship of gopher tortoise body size to burrow size in a southcentral Florida population. *Florida Scientist*, **50**:264–267.
- Martinelli A.G. et al. 2019. Palaeoecological implications of an Upper Cretaceous tetrapod burrow (Bauru Basin; Peirópolis, Minas Gerais, Brazil). *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, **528**:147–159.
- McAllister et al. 1988. Lungfish burrows in the Upper Triassic Chinle and Dolores formations, Colorado Plateau; comments on the recognition criteria of fossil lungfish burrows; discussion and reply. *Journal of Sedimentary Research*, **58**(2):365–369.
- McCahon T.J., Miller K.B. 2015. Environmental significance of lungfish burrows (Gnathorhiza) within Lower Permian (Wolfcampian) paleosols of the US midcontinent. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **435**:1–12.
- McHugh S.W. et al. 2019. Nesting and false nesting behaviors of gopher tortoises (*Gopherus polyphemus*). *Herpetol Rev*, **50**:453–459.
- McRae W.A. et al. 1981. Movement patterns and home range of the gopher tortoise. *Am Midl Nat*, **106**.
- Melchor R.N. et al. 2012. Pink fairy armadillo meniscate burrows and ichnofabrics from Miocene and Holocene interdune deposits of Argentina: Palaeoenvironmental and palaeoecological significance. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, **350–352**:149–170.
- Mezzalira S. 1974. *Contribuição ao conhecimento da estratigrafia e paleontologia do Arenito Bauru*. Thesis. Universidade de São Paulo.

- Mezzalira S. 1980. Aspectos paleoecológicos da Formação Bauru. In: *Mesa-Redonda Sobre a Formação Bauru no Estado de São Paulo e Regiões Adjacentes*. Sociedade Brasileira de Geologia, Núcleo São Paulo. pp.I-8.
- Mezzalira S. 1989. *Os fósseis do Estado de São Paulo*. 2.Ed. São Paulo: Instituto Geológico, Série Pesquisa. 141 p.
- Mezzalira S. 2000. Os fósseis do Estado de São Paulo – Parte II – Período 1987 (parcial) -1996. *Boletim do Instituto Geológico*, **15**:23-25.
- Miall A.D. 1985. Architectural-element analysis: a new method of facies analysis applied to fluvial deposits. *Earth Science Reviews*, **22**.
- Miall A.D. 1996. *The geology of fluvial deposits: sedimentary facies, basin analysis, and petroleum geology*. Springer, 582p.
- Mikuláš R. 2001. Modern and fossil traces in terrestrial lithic substrates. *Ichnos*, **8**.
- Miller W. 2007. *Trace Fossils. Concepts, Problems, Prospects*. Amsterdam, Boston, Heidelberg, London: Elsevier. 611pp.
- Mineiro A.S. 2014. *Iconofósseis e paleorraízes do Grupo Bauru, Cretáceo Superior, do Sudeste do Brasil*. Thesis, Universidade de Brasília. 31p.
- Mineiro A.S. et al 2018. Ichnofabrics and ichnofossils from the continental deposits of the Serra da Galga Member, Marília Formation, Bauru Group (Upper Cretaceous), Uberaba, Minas Gerais, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, **86**: 287-300
- Mortalla J.J., Hernán J. 2009. Turtle and pterosaur tracks from the Los Cayos Dinosaur Tracksite, Cameros Basin (Cornago, La Rioja, Spain): tracking the Lower Cretaceous bio-diversity. *Revista Espanola de Paleontologia*, **24**(1).
- Nardy A.J.R. 1995. *Geologia e Petrologia do Vulcanismo Mesozóico da Região Central da Bacia do Paraná*. Thesis, Universidade Estadual Paulista.
- Nascimento D.L. 2017. *Iconofósseis e paleossolos como indicadores paleoambientais da Formação Marília no oeste de Minas Gerais*. Thesis, Universidade Estadual de Campinas.
- Nascimento D.L. et al. 2017a. First record of lobed trace fossils in Brazil's Upper Cretaceous paleosols: Rhizoliths or evidence of insects and their social behavior? *Journal of South American Earth Sciences*, **79**.
- Nascimento D.L. et al. 2017b. Freshwater Decapoda trace fossils in floodplain paleosols of Marília Formation in Minas Gerais State (SE Brazil). *Revista Brasileira de Paleontologia*, **20**.
- Nascimento D.L. et al. 2018. The paleoecological and paleoenvironmental importance of root traces: Plant distribution and topographic significance of root patterns in Upper Cretaceous paleosols. *Catena*.
- Nascimento D.L. et al. 2021. Neoichnology of mygalomorph spiders: improving the recognition of spider burrows in the geological record. *Journal of South American Earth Sciences*, **108**.
- Netto R.G. 2007. Skolithos-dominated pipe rock in nonmarine environments: An example from the Triassic Caturrita Formation, southern Brazil. In: Bromley RG, Buatois LA, Mángano MG, Genise JF, Melchor RN (eds). *Sediment-Organism Interactions: a Multifaceted Ichnology*. **88**:109–121.
- Neves L., Batezelli A. 2019. Provenance and weathering index of the Upper Cretaceous São Carlos Formation and its tectonic significance in the eastern Bauru Basin, SE Brazil. *Geologia USP - Serie Cientifica*, **19**:77-94.

- Nico L.G. et al. 2009. Non-native suckermouth armored catfishes in Florida: description of nest burrows and burrow colonies with assessment of shoreline conditions. *ANSRP Bulletin*, **9**(1).
- Nix E. 2018. *Gopher Tortoise Burrow Identification Guide*. Alabama Department of Conservation and Natural Resources. 2p.
- Oliveira G.R., Romano P.S. 2007. Histórico dos achados de tartarugas fósseis do Brasil. *Arq. Mus. Nac.*, **65**(1):113-133.
- Oliveira S.F. 1997. *Palinologia da sequência devoniana da Bacia do Paraná no Brasil, Paraguai e Uruguai: implicações biocronoestratigráficas, paleoambientais e paleogeográficas*. Thesis, Universidade de São Paulo. 222p.
- Olson E.C, Bolles K. 1975. Permo-Carboniferous fresh water burrows. Chicago: Field Museum of Natural History. *Fieldiana: Geology*, **33**: 15
- Olszta M.J. et al. 2007. Bone structure and formation: a new perspective. *Materials Science and Engineering: R: Reports*, **58**(3–5):77-116
- Ortiz R.M. et al. 1997. Predation upon Olive Ridley Sea Turtles (*Lepidochelys olivacea*) by the American crocodile (*Crocodylus acutus*) at Playa Nancite, Costa Rica. *Chelonian Conservation and Biology*, **2**:585-587.
- Pankhurst C.E. et al. 2002. Impact of a change in tillage and crop residue management practice on soil chemical and microbiological properties in a cereal-producing red duplex soil in NSW, Australia. *Biology and Fertility of Soils*, **35**:189-196.
- Pemberton S.G. et al. 2000. Significance of ichnofossils to genetic stratigraphy — Examples from the Cretaceous of Alberta, Canada. *Science in China Series D: Earth Sciences*, **43**:541–560
- Pemberton S.G., Gingras M.K. 2005. Classification and characterizations of biogenically enhanced permeability. *AAPG Bulletin*, **89**(11):1493–1517.
- Peterson C.C., Stone P.A. 2000. Physiological capacity for estivation of the Sonoran mud turtle, *Kinosternon sonoriense*. *Copeia*, **2000**(3):684-700.
- Pike D.A., Mitchell J.C. 2013. Burrow-dwelling ecosystem engineers provide thermal refugia throughout the landscape. *Animal Conservation*, **16**:694-703.
- Pinder A.W. et al. 1992. Estivation and hibernation. In: Feder M.E., Burggren W.W. *Environmental physiology of the amphibians*. University of Chicago Press, 250–274.
- Plummer M.V. 2003. Activity and Thermal Ecology of the Box Turtle, *Terrapene ornata*, at its Southwestern Range Limit in Arizona. *Chelonian Conservation and Biology*, **4**:569-577.
- Plummer M.V. 2004. Seasonal Inactivity of the Desert Box Turtle, *Terrapene ornata luteola*, at the Species' Southwestern Range Limit in Arizona. *Journal of Herpetology*, **38**:589-593.
- Price I.L. 1953. *Os Quelônios da Formação Bauru, Cretáceo terrestre do Brasil meridional*. Rio de Janeiro: Departamento Nacional da Produção Mineral / Divisão de Geologia e Mineralogia, 34p.
- Pritchard P.C.H. 2008. Evolution and structure of the turtle shell. In: Wyneken J. et al. *Biology of Turtles*. CRC Press 45-83
- Radzio T.A. et al. 2017. Hatching success and other reproductive attributes of gopher tortoises in southwest Georgia. *Chelon Conserv Biol*, **16**.
- Raisanen D.C.W., Hasiotis S.T. 2018. New ichnotaxa of vertebrate burrows from the Salt Wash Member, Upper Jurassic Morrison Formation, south-eastern Utah (USA). *Annales Societatis Geologorum Poloniae*, **88**.
- Raja N.B. et al. 2022. Colonial history and global economics distort our understanding of deep-time biodiversity. *Nature Ecology & Evolution*, **6**:145–154.

- Reichle D.E. 1977. The role of soil invertebrates in nutrient cycling, *Ecological. Bulletins*, **25**:145-156.
- Reineck H. 1967. Layered sediments of tidal flats, beaches, and shelf bottoms of the North Sea. In: Lauff G.H. *Estuaries*. American Association.
- Reolid M. et al. 2015. Grazing activity as taphonomic record of necrobiotic interaction: A case study of a sea turtle carapace from the Upper Jurassic of the Prebetic (south Spain). *Rev. mex. cienc. geol*, **32**(1).
- Reolid M. et al. 2018. Ichnological evidence of semi-aquatic locomotion in early turtles from eastern Iberia during the Carnian Humid Episode (Late Triassic). *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, **400**:450-461.
- Riccomini C. 1997. Arcabouço estrutural e aspectos do tectonismo gerador e deformador da Bacia Bauru no Estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Geociências*, **27**.
- Rieppel O., de Bragg M. 1996. Turtles as diapsid reptiles. *Nature*, **384**:453-455.
- Rieppel O., Reisz R.R. 1999. The Origin and Early Evolution of Turtles. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **30**:1-22.
- Rodríguez-de la Rosa R.A. 2003. Pterosaur tracks from the latest Campanian Cerro del Pueblo Formation of southeastern Coahuila, Mexico. In: Buffetaut E., Mazin J.M. *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*.
- Romer A.S., Olson E.C. 1954. Aestivation by permian lungfish. *Brevoria*, **30**.
- Rosa M.P.D. 2013. *Descrição osteológica e posicionamento taxonômico de microvertebrados fósseis do Cretáceo Superior (Bacia Bauru) afloramento "Tartaruguito", município de Pirapozinho (SP)*. Thesis, Universidade de São Paulo.
- Rostal D.C., Jones D.N. 2002. Population Biology of the Gopher Tortoise (*Gopherus polyphemus*) in Southeast Georgia. *Chelonian Conservation and Biology*, **4**.
- Rougier G.W. et al. 1995. Late Triassic turtles from South America. *Science*, **268**:855-858.
- Rust R.W., Roth R.R. 1981. Seed Production and Seedling Establishment in the Mayapple, *Podophyllum peltatum* L. *The American Midland Naturalist*, **105**(1):51-60.
- Santucci R.M. 2002. *Revisão dos Titanosauridae (Saurischia, Sauropoda) do Cretáceo Superior continental da Bacia Bauru*. Thesis, Universidade Estadual Paulista.
- Santucci R.M., Bertini R.J. 2006. A new titanosaur from Western São Paulo State, Upper Cretaceous Bauru Group, Southeast Brazil. *Paleontology*, **49**.
- Savrda C.E. et al. 2000. *Taenidium* and associated ichnofossils in fluvial deposits, Cretaceous Tuscaloosa Formation, eastern Alabama, southeastern USA. *Ichnos*, **7**(3):227-242.
- Scheyer T.M. et al. 2007. A plywodd structure in the shell of fossil and living soft-shelled turtles (Trionychidae) and its evolutionary implications. *Org. Divers. Evol.*, **7**:136-144.
- Schoch R.R., Sues H.D. 2019. The origin of the turtle body plan: evidence from fossils and embryos. *Palaeontology*, **63**(3):375-393.
- Secor S.M., Lignot J.H. 2010. Morphological plasticity of vertebrate aestivation. *Progress in molecular and subcellular biology*, **49**.
- Seilacher A. 2007. *Trace Fossil Analysis*. Springer Nature.
- Shankman D. 1993. Channel Migration and Vegetation Patterns in the Southeastern Coastal Plain. *Conservation Biology*, **7**(1):176-183.
- Sidor C.A. et al. 2008. Tetrapod Burrows from the Triassic of Antarctica. *Journal of Vertebrate Paleontology*. **28**(2):277-284.
- Silva M.L. 2016. *Sedimentação e pedogênese da Formação Marília, Maastrichtiano da Bacia Bauru, Centro-Oeste e Sudeste do Brasil*. Thesis, Universidade Estadual de Campinas.

- Silva M.L. et al. 2017. Mineralogia de paleossolos da Formação Marília e seu significado na evolução ambiental do Maastrichtiano da Bacia Bauru, sudeste do Brasil. *Brazilian Journal of Geology*, **47**(3):403-426.
- Silva M.L. et al. 2018. Genesis and paleoclimatic significance of palygorskite in the cretaceous paleosols of the Bauru Basin, Brazil. *Catena*, **168**:110-128.
- Smith H.W. 1930. Metabolism of the lungfish, *Protopterus aethiopicus*. *JBC*, **88**(1):97-130.
- Smith L.L. 2021. Added Value: Gopher Tortoise surveys provide estimates of gopher frog abundance in tortoise burrows. *Journal of Fish and Wildlife Management*, **12**(1):3-11.
- Smith R.M.H. 1987. Helical burrow casts of therapsids origin from the Beaufort Group (Permian) of South Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **60**:155-169.
- Soares P.C. et al. 1980. Ensaio de caracterização estratigráfica do Cretáceo no Estado de São Paulo: Grupo Bauru. *Revista Brasileira de Geociências*, **10**(3):177-185.
- Sterli J. et al. 2007. Anatomy and relationships of *Palaeochersis talampayensis*, a Late Triassic turtle from Argentina. *Palaeontographica A*, **281**:1-61.
- Sterli J. et al. 2020. Appearances can be deceptive: bizarre shell microanatomy and histology in a new Triassic turtle (Testudinata) from Argentina at the dawn of turtles. *Papers in Palaeontology*, 1-36.
- Storm L.P. et al. 2010. Large vertebrate burrow from the Upper Mississippian Mauch Chunk Formation, eastern Pennsylvania, USA. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **298**.
- Suárez, J.M., 1969. Um novo quelônio fóssil da Formação Baurú. In: Congresso Brasileiro de Geologia, 23, Salvador: *Boletim Especial*, 1:87-89.
- Suárez J.M. 2002. Sítio fossilífero do Pirapozinho, SP. In: Schobbenhaus C. et al. *Sítios geológicos e paleontológicos do Brasil*, Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e Paleobiológicos.
- Suguio K. et al. 1977. Comportamentos estratigráfico e estrutural da Formação Bauru nas regiões administrativas 7 (Bauru), 8 (São José do Rio Preto) e 9 (Araçatuba) no Estado de São Paulo. In: Simpósio Regional de Geologia, Sociedade Brasileira de Geologia, **1**:231-247.
- Suguio K., Barcelos J.H. 1983. Calcretes of the Bauru group (cretaceous), Brazil: petrology and geological significance. *BoI. IG.*, **14**:31-47.
- Sullivan C.A., Keenan S.W. 2022. Experimental dissolution of fossil bone under variable pH conditions. *PLoS ONE*, **17**(10):e0274084.
- Surkova E. 2019. Rodent burrow network dynamics under human-induced landscape transformation from desert to steppe in Kalmykian rangelands. *Integr. Zool.*, **14**(4):410-420.
- Szczygielski T., Sulej T. 2016. Revision of the Triassic European turtles *Proterochersis* and *Murrhardtia* (Reptilia, Testudinata, Proterochersidae), with the description of new taxa from Poland and Germany. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **177**(2):395-427.
- Tague R.G. 2020. Commonality in Pelvic Anatomy among Three Fossorial, Scratch-Digging, Mammalian Species. *Journal of Mammalian Evolution*, **27**, 315-327
- Talanda M. et al. 2011. Vertebrate burrow system from the Upper Triassic of Poland. *PALAIOS*, **26**.
- Tanner L.H., Lucas S.G. 2009. Tetrapod trace fossils from lowermost Jurassic strata of the Moenave Formation, northern Arizona, USA. *Volumina Jurassica*, **6**: 99-108.
- Teófilo-Guedes G.S. et al. 2022. Cretaceous (Maastrichtian) chelonian burrows preserved in floodplain deposits in the Bauru Basin of Brazil: Evidence for the fossorial origin of turtle shells. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **596**(15):110994.

- Turner S. et al. 1994. Magmatism and continental breakup in the South Atlantic: high precision geochronology. *Earth and Planetary Science Letters*, **121**.
- Vander Wall S.B. 1990. *Food hoarding in animals*. The University of Chicago Press.
- Varricchio D.J. 2007. First trace and body fossil evidence of a burrowing, denning dinosaur. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **274**:1361–1368
- Vasconcellos F.M., Carvalho I.S. 2006. Condicionante etológico na tafonomia de *Uberabasuchus terrificus* (Crocodyliformes, Peirosauridae) da Bacia Bauru (Cretáceo Superior). *Geociências*, **25**(2):225-230.
- Vasconcellos F.M., Carvalho I.S. 2010. Paleoichnological assemblage associated with *Baurusuchus salgadoensis* remains, a Baurusuchidae mesoeucrocodylia from the Bauru Basin, Brazil (Late Cretaceous). *New Mexico Museum of Natural History and Science*, **51**:227-238.
- Verde M. et al. 2007. A new earthworm trace fossil from paleosols: aestivation chambers from the Late Pleistocene Sopas Formation of Uruguay. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **243**(3-4):339-347.
- Voigt W.G., Johnson C.R. 1976. Aestivation and thermoregulation in the Texas tortoise, *Gopherus berlandieri*. *Comp Biochem Physiol A*, **53**.
- Voorhies M.R. 1975. Vertebrate burrows. In: Frey R.W. *The study of trace fossils*. Springer.
- Wallwork J.A. 1970. *Ecology of Soil Animals*. McGraw-Hill, London, 283 p
- Wang Q. 2013. New turtle egg fossil from the Upper Cretaceous of the Laiyang Basin, Shandong Province, China. *An. Acad. Bras. Ciênc.*, **85**(1):103-111.
- White C.R. 2005. The allometry of burrow geometry. *J Zool*, **265**.
- Whiting S.D. 2011. Predation by the Saltwater Crocodile (*Crocodylus porosus*) on Sea Turtle adults, eggs, and hatchlings. *Chelonian Conservation and Biology*, **10**(2):198-205.
- Wilson D.S. 1991. Estimates of survival for juvenile Gopher Tortoises, *Gopherus polyphemus*. *Journal of Herpetology*, **25**:376-37.
- Woodrow D.L., Fletcher F.W. 1969. Devonian dipnoan aestivation cylinders. *Geological Society of America Special Papers*, **121**:283–284.
- Wyneken J. et al. 2008. *Biology of turtles: from structures to strategies of life*. CRC Press.
- Xing L. 2014. Early cretaceous turtle tracks and skeletons from the Junggar basin, Xinjiang, China. *PALAIOS*, **29**(4):137-144.
- Xing L. 2021. Lower cretaceous avian-dominated, theropod, thyreophoran, pterosaur and turtle track assemblages from the Tugulu Group, Xinjiang, China: ichnotaxonomy and palaeoecology. *PeerJ*, **9**:e11476.
- Xing L. et al. 2013. Novel insect traces on a dinosaur skeleton from the Lower Jurassic Lufeng Formation of China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **388**.
- Xing L. et al. 2016. Middle Jurassic tetrapod burrows preserved in association with the large sauropod *Omeisaurus jiaoi* from the Sichuan Basin, China. *Historical Biology*, **29**.
- Zardoya R., Meyer A. 2001. The evolutionary position of turtles revised. *Naturwissenschaften*, **88**:193-200.
- Zimmerman L.C. et al. 1994. Thermal ecology of desert tortoises in the eastern Mojave Desert: seasonal patterns of operative and body temperature, and microhabitat utilization. *Herpetological Monograph*, **8**.
- Zonneveld J.P. 2016. Borings in early Eocene turtle shell from the Wasatch Formation, South Pass, Wyoming. *J. of Paleontology*, **89**(5):802-820 (2015).
- Zonneveld J.P. et al. 2004. Sedimentology of the Upper Triassic Charlie Lake, Baldonnel and Pardonet formations from outcrop exposures in the southern Trutch region, northeastern

- British Columbia. In: Lane L.S. (ed.). *Central Foreland NATMAP: Stratigraphic and Structural Evolution of the Cordilleran Foreland - Part 1*. Bulletin of Canadian Petroleum Geology, **52**:343–375.
- Zonneveld J.P. et al. 2010. Diverse ichnofossil assemblages from the Lower Triassic of northeastern British Columbia: evidence for shallow marine refugia on the northwestern coast of Pangaea. *PALAIOS*, **25**:368–392.
- Zonneveld J.P. et al. 2021. Ectoparasite borings, mesoparasite borings, and scavenging traces in early Miocene turtle and tortoise shell: Moghra Formation, Wadi Moghra, Egypt. *Journal of Paleontology*, **96**(2):304–322.

ANEXO I

Teófilo-Guedes GS, Nascimento DL, Batezelli A, Ladeira FSB, Silva ML (2022) Cretaceous (Maastrichtian) chelonian burrows preserved in floodplain deposits in the Bauru Basin of Brazil: Evidence for the fossorial origin of turtle shells. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 596:110994. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2022.110994>

Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 596 (2022) 110994



Contents lists available at ScienceDirect

Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology

journal homepage: www.elsevier.com/locate/palaeo



Cretaceous (Maastrichtian) chelonian burrows preserved in floodplain deposits in the Bauru Basin of Brazil: Evidence for the fossorial origin of turtle shells

Gabriel Teófilo Guedes Silva^{a,*}, Diego Luciano Nascimento^b, Alessandro Batezelli^c, Francisco Sérgio Bernardes Ladeira^c, Márcio Luiz Silva^d

^a Campinas State University Institute of Geosciences, Zeferino Vaz University City, Barão Geraldo, Campinas 13083-970, SP, Brazil

^b ICHNOS Research Group, Geology Graduate Program, Universidade, Av. Unisinos, 950, 93022-750 São Leopoldo, RS, Brazil

^c Campinas State University, Geology and Natural Resources Department, Zeferino Vaz University City, Barão Geraldo, Campinas 13083-970, SP, Brazil

^d Education, Science and Technology Federal Institute, Inconfidentes 37576-000, MG, Brazil

^e Laboratory of Pedology (LABPED), Department of Geography, Geosciences Institute, Geosciences, State University of Campinas, SP 13083-855, Brazil

ARTICLE INFO

Editor: Howard Falcon-Lang

ABSTRACT

Burrowing behavior is an important adaptation of animals that live in arid and semi-arid conditions. In this paper, we describe examples of vertebrate burrows from the Upper Cretaceous (Maastrichtian) Adamantina Formation of the Bauru Basin, Brazil, most likely produced by turtles. The Adamantina Formation preserves abundant and diverse turtle body fossils such as *Bauruemys elegans* (Testudines: Pleurodira); however turtle burrows have not been previously documented. The newly reported burrows are preserved in fluvial sandstone facies and exposed in sections that partially preserve their three-dimensional geometry. Burrows are simple J-shaped tunnels with a cross-sectional shape that is semicircular (half-dome) with a flattened floor. Such burrows show a partially preserved entrance with an inclined ramp angle (22°), and grooves and ridges up to 1 cm in width preserved along the burrows walls and floor. The architecture and sedimentary facies of the host sandstone body, together with the occurrence of *Tamidiu barretti* and the absence of rhizoliths, suggest that the burrow was excavated by scratch digging into an exposed point bar of a meandering river channel. Based on burrow morphology, dimensions, as well as ridges and grooves in the walls and floor, we propose that burrows were formed by a chelonian (such as a freshwater turtle) during aestivation. We highlight that these are first examples of turtle burrows reported from the Cretaceous, and their occurrence reinforces the hypothesis that the original function of turtle shells was as an adaptation to fossorial behavior.

1. Introduction

The burrowing behavior of vertebrates was an important adaptation for the success of terrestrialization, originating in the Early Permian and appearing many times through geological time (Olsen and Bolles, 1975; Smith, 1987; Loope, 2006). Vertebrates burrow the substrate for several reasons, including shelter from predators and harsh environmental conditions, as well as during periods of vulnerability, such as breeding, nesting, hibernation, aestivation, feeding, and active hunting (Kinlaw, 1999; Burda et al., 2007; Hembree, 2009).

Vertebrate burrows have been documented in different depositional

environments, such as fluvial and aeolian deposits, as well as in paleosols (Voorhies, 1975; Varricchio et al., 2007; Hembree and Hasiotis, 2008; Loope, 2006; Tanner and Lucas, 2009; Storm et al., 2010; Genise et al., 2010; Colombi et al., 2012; Dentzien-Dias and Figueiredo, 2015; Cardonatto and Melchor, 2018; Martinelli et al., 2019).

These structures show different degrees of complexity associated with the type and behavior of organisms, varying from simple vertical shafts (holes) to inclined, helical, or branching and interconnect shafts and tunnels (Hasiotis et al., 2007). However, simple structures composed of shafts and chambers are common in the geological records and associated with different organisms, such as fishes, reptiles, and

* Corresponding author.

E-mail addresses: gabrielteofiloguedes@gmail.com (G.T.G. Silva), diego.nascimento@ige.unicamp.br (D.L. Nascimento), batezelli@unicamp.br (A. Batezelli), ladeira@unicamp.br (F.S.B. Ladeira), marcio.silva@fisdeminas.edu.br (M.L. Silva).

<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2022.110994>

Received 24 October 2021; Received in revised form 8 April 2022; Accepted 8 April 2022

Available online 13 April 2022

0031-0182/© 2022 Elsevier B.V. All rights reserved.

therapsids (Hasiotis and Mitchell, 1993; Loope, 2006; Martin, 2009; Sidor et al., 2008; Krapovickas et al., 2013; Marshall and Rogers, 2012; Gaillard et al., 2013; Melchor, 2015; Lopes et al., 2017; Smith et al., 2021).

In the Cretaceous continental record, vertebrate burrows with shafts and chambers are commonly associated with fishes and tetrapods, such as dinosaurs and crocodylomorphs (Varricchio et al., 2007; Martin, 2009; Marshall and Rogers, 2012; Martinelli et al., 2019; Krumenacker et al., 2019). Simple tunnels with no chambers are difficult to attribute or to infer the producer. However, grooves or ridges (e.g., bioglyphs Ekdale and De Gibert, 2010) help the burrow analysis and interpretation.

Here, we describe simple tunnels up to 73 cm in preserved length and 14 cm in diameter excavated into point bars deposits of the Adamantina Formation, Upper Cretaceous of Bauru Basin in Brazil. These tunnels are associated with invertebrate trace fossils that improve the reconstruction of paleoenvironmental settings. The objectives of this work are threefold: (1) describe in detail the burrow and invertebrate trace fossils; (2) interpret the geological context of the shafts and invertebrate trace fossils; (3) infer the most plausible producer organism and (4) discuss the paleoecological significance of these burrows in the context of Adamantina Formation.

2. Geological settings

The studied burrows occur in the west of the state of São Paulo in deposits of the Adamantina Formation, Bauru Basin. This basin is an intracratonic sedimentary basin with an areal extent of 370,000 km², developed in the Late Cretaceous in response to a flexural deformation associated with Alto Paranaíba Uplift (SAP) in southeast Brazil (Fernandes and Ribeiro, 2015; Batezelli, 2017). The geological units of the Bauru Basin are composed of sandstones and mudstones at the base, grading upward to sands and conglomerates, with a maximum thickness of 250 m (Batezelli and Ladeira, 2016; Batezelli et al., 2019) (Fig. 1A, B).

The record of the Bauru Basin comprises a distributive fluvial system (DFS) (Hartley et al., 2013) that was active in the northern and north-eastern portions of the Bauru Basin from the Campanian to the Maastrichtian (Fig. 1B, C) (Fernandes, 1998; Batezelli and Ladeira, 2016; Batezelli et al., 2019), with a northeast source area and a basinward progradational pattern in the west.

The present study was performed in exposed outcrops of Adamantina Formation along the Comandante João Ribeiro de Barros highway (SP-294) near Adamantina and Flórida Paulista cities (21° 36' 39.38" S/ and 51° 9' 19.71" W) in São Paulo state, southwest of Brazil (Fig. 1A, B). The Adamantina Formation consists of fine- to medium-grained sandstones, matrix-supported intraformational conglomerates, and mudstones forming multi-lateral and single-story channels separated by floodplain and ephemeral lagoons deposits, as well paleosols (corresponding to medial and distal parts of the DFS) (Sugulo and Barcelos, 1983; Batezelli, 2017). The sandstones usually present ripples, climbing ripples, cross lamination and planar- to trough-cross stratification, and trace fossils (roots and invertebrates) (Fernandes and Carvalho, 2006; Batezelli, 2017). The conglomerates are composed of mud and clasts (dinosaur and crocodile bones) deposited during warm periods with increased humidity (Sugulo and Barcelos, 1983; Fernandes and Coimbra, 2000; Batezelli, 2017).

Adamantina Formation is a rich fossiliferous unit dated from Cenomanian to Maastrichtian unit (Gobbo-Rodrigues, 2001; Santucci and Bertini, 2001; Castro et al., 2018) and provides a significant record of diverse fauna, such as amphibians, dinosaurs, lizards, turtles, crocodylomorphs of continental Cretaceous of South America (Bertini et al., 1993; Santucci and Bertini, 2001; Bertini et al., 2006; Martinelli et al., 2019; Santucci and Arruda-Campos, 2011; Tavares et al., 2015; Brum et al., 2016).

3. Material and methods

The sedimentological context of the burrows was established by analysis of lithofacies, paleocurrents, hierarchical surfaces, and their relationships with other trace fossils. Sandstone geometry, lithofacies, and their facies associations were defined based on lithology, grain size, and sedimentary structures, according to Miall (1996).

The burrows structures were measured and described in detail in the field. Photographs, photomosaics, and sketches were made. In the laboratory, high-resolution photos were optimized in Adobe Photoshop following the protocols (contrast, brightness, and vibrance) of Dorador and Rodríguez-Tovar (2018) for image adjustments that provide the best trace fossils visualization.

The biogenic origin was attested using the protocol for the characterization based on shape, length, width, branching, wall surface morphology, cross-cutting relationships, complexity, burrow fill, burrow ratio (width/height) (Bromley, 1996; Melchor, 2015; Hembree, 2016) (Fig. 2A, B). These data were then used to assign them to an ichnotaxon. In addition, we compared the structures described in Adamantina Formation with paleoichnological and extant vertebrate burrows studies.

4. Results

4.1. Sedimentary context of burrows

The outcrop studied is in the city of Flórida Paulista and is 150 m long and 12 m high. This outcrop exposes a succession of river deposits from the Adamantina Formation, consisting mainly of sandy facies. Conglomerates formed by clay clasts (pebbles and cobbles) and mudstones occur, respectively, at the base and top of the sandy lenses, in fining up-ward cycles.

Based on the outcrop photomosaics, stratigraphic sections were constructed. The architectural analysis identified hierarchical surfaces (from the first to the third orders), delimiting the fluvial channel facies associations. The spatial organization of these associations allowed the interpretation of the fluvial architecture, according to the methodology of Miall (1996) (Fig. 3A). From the bottom to the top of the section, five architectural elements were identified: Element LA (Lateral Accretion Macroform), CH-01, CH-02, CH-03 (Channels), and OF (Overbank deposits) (Fig. 3A).

The structures of interest are preserved in the LA element that occurs at the base of the section (Fig. 3B). This element is constituted by an intraformational conglomerate at the base (Fig. 4A), with a thickness of up to 0.7 m, grading to fine to medium-grained sandstone, well-sorted, with horizontal lamination and ripple-cross lamination. Second-order surfaces (cosets) with a mean slope of N190 indicate a paleocurrent from the northeast to the southwest (Fig. 4B and C).

Above element LA, three CH elements (Channels) are superimposed (Fig. 3A,B), consisting of sandy lenses with a conglomeratic base and mudstone top (fining up-ward cycles). The sandy deposits comprise mainly fine- to coarse-grained lenticular sandstone with small-scale ripple cross-laminated sandstone (Sr), climbing ripples (Src), and horizontal laminated sandstone (Sp) (2.5 m) (Fig. 4D, 5B). The upper part of the outcrop comprises bioturbated mudstone (Fm) and very-fine sandstone with small-scale climbing ripples (Src) (Fig. 4E, F).

The burrow structures occur in the middle part of the outcrop, within fine to medium-grained sandstone with ripple cross-laminated sandstone (Sr) and horizontal laminated sandstone (Sp) (Fig. 4G and F). The burrows are grouped closely together in the outcrop, separated by less than 1.5 m and clearly cross-cutting the ripples.

Point-bar migration (LA element) produced the facies associations, and depositional architecture was produced by point-bar migration (LA element) in a meandering fluvial system (Bridge, 2003; Shiers et al., 2019). The vertical succession of the point-bar is indicative of channel migration along the floodplain. In addition, the floodplain reworking

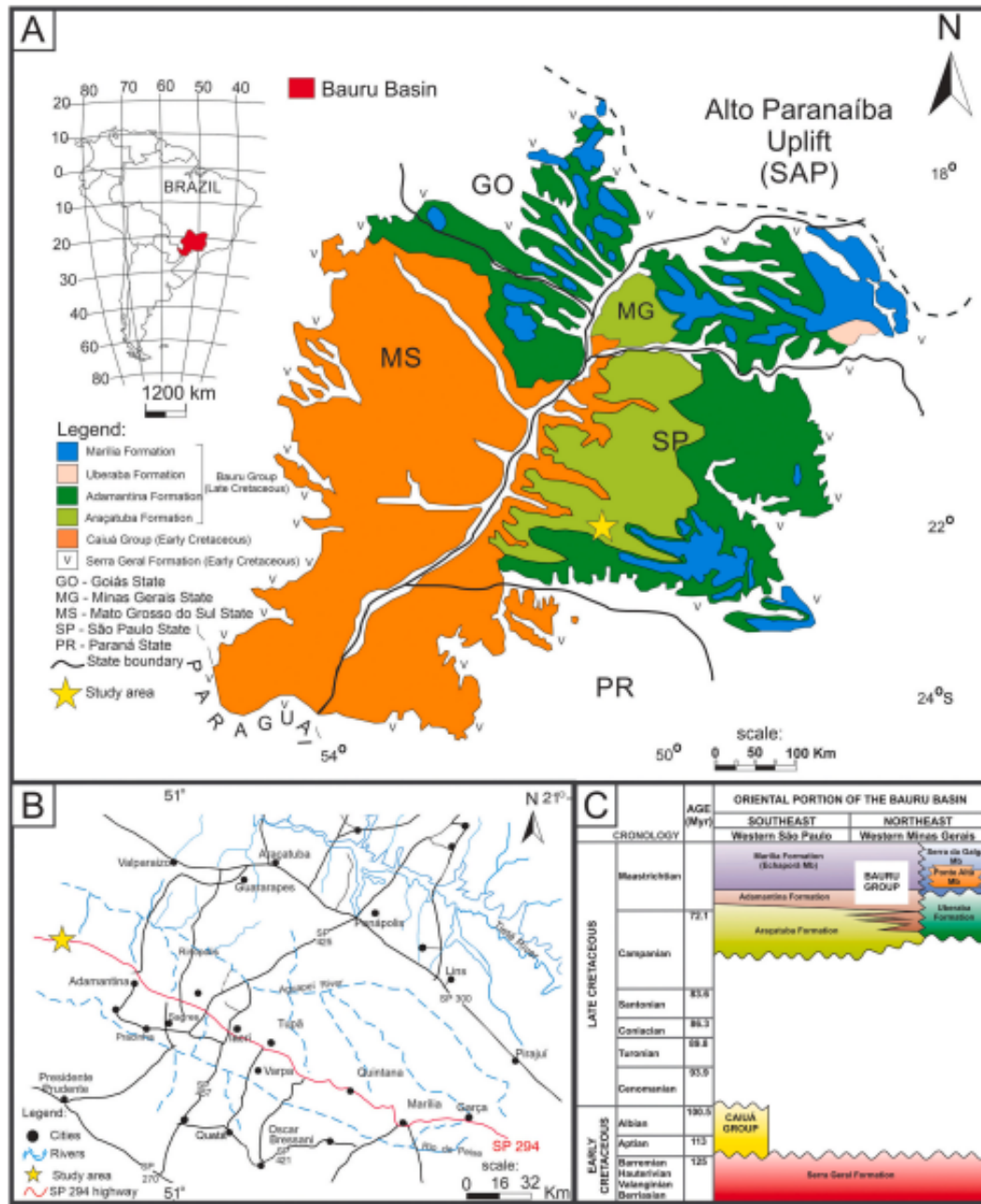


Fig. 1. A) Study area (yellow star) and the geology of Bauru Basin. B) Localization of studied outcrop in SP-294 highway (yellow star). C) Chronostratigraphic chart of Bauru Basin. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

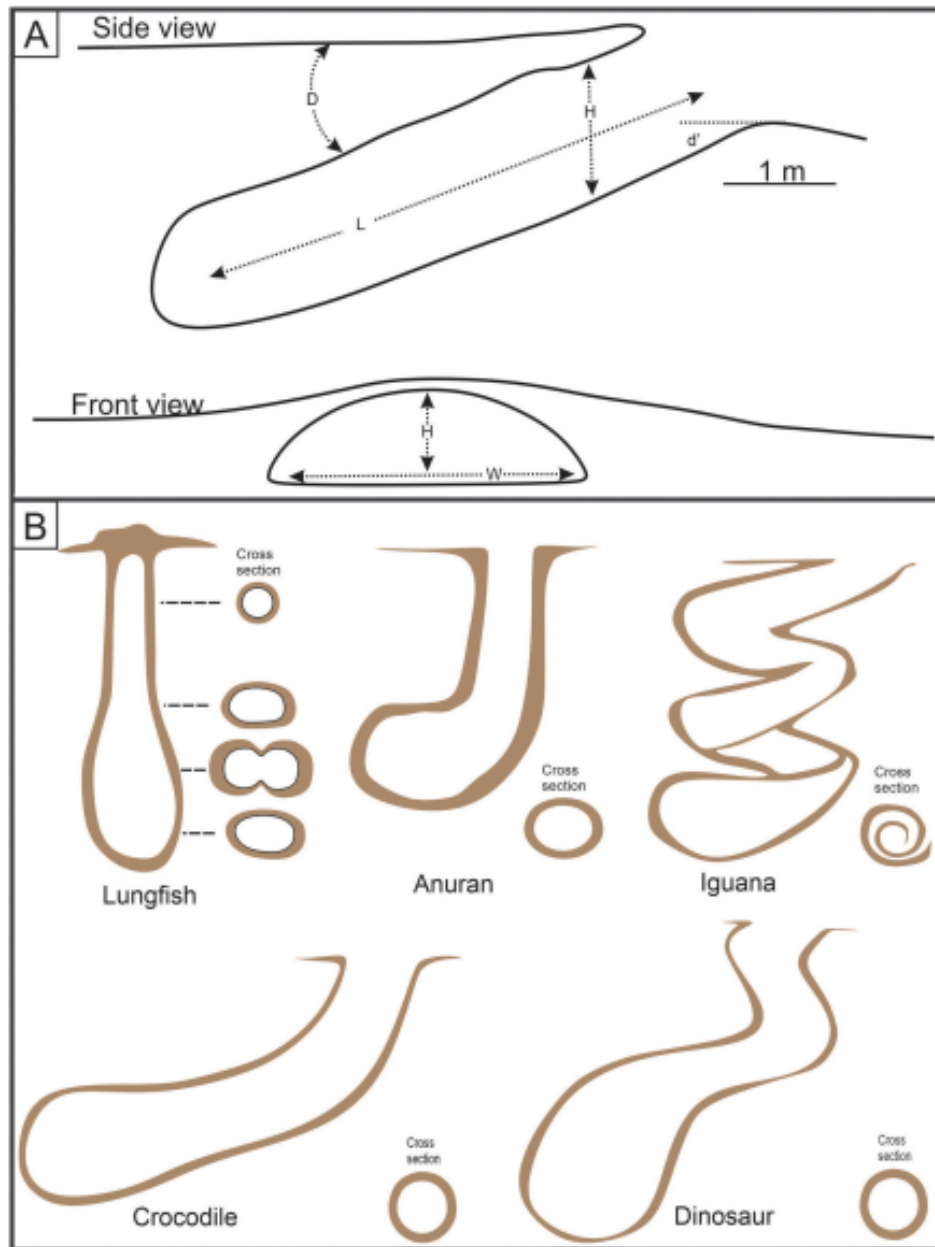


Fig. 2. A) General architecture of extant gopher tortoise burrow. L – Length; H – height; d' – entrance inclination; D – burrow inclination in relation to the surface. Adapted from Jones and Franz (1990). B) General patterns of vertebrates burrows. Adapted from Hasiotis et al. (2007).

during channel migration generated the intraformational conglomerates (Gm) (Fig. 4A).

The fining-upward trend of facies and mudstone (Fm) overlaying the sandstone indicates a decrease in flow, allowing the settling from

suspension during low-energy events. These interpretations agree with previous studies for the study area (Sugulo and Barcelos, 1983; Fernandes, 1998; Batezelli, 2017).

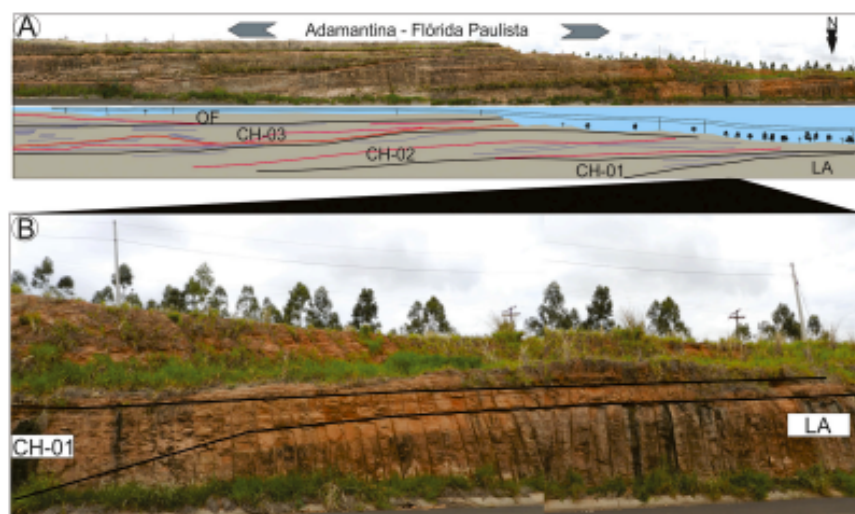


Fig. 3. Photomosaic section of the outcrop in the Florida Paulista area. A: Architectural elements: LA (Lateral Accretion Macroform), CH (Channel), OF (Overbank deposits). B: Detail of the LA element where the burrow structures were found.

4.2. Ichnology

4.2.1. Invertebrate trace fossils

4.2.1.1. *Taenidium barretti* (Bradshaw, 1981). Description: the trace fossils are non-branching, cylindrical, or a slight ellipsoidal average of 1 cm in cross-section with lengths that range from 5 to 15 cm with variable orientation from horizontal, sub-vertical to vertical, and slightly sinuous (Fig. 4C, D). The deposits show moderate bioturbation (BS = 4 of Reinck, 1967). The meniscate fill is composed of fine-grained sand, and it occurs as a packeted and segmented backfill forming curved menisci 2 mm thick.

Remarks: The traces described here are assigned to *Taenidium barretti* due to the absence of lining in their walls, lack of striations, the heterogeneous and symmetric menisci of specimens that allow the distinction from *Scoyenia* and *Beaconites* (D'Alessandro and Bromley, 1987; Keighley and Pickerill, 1994; Savrda et al., 2000). The producer of *Taenidium* isp. Still in debate, and several deposit feeders have been proposed as producers, such as Arthropoda, Millipede, and Oligochaeta (D'Alessandro and Bromley, 1987; Savrda et al., 2000; Buatois and Mangano, 2007; Netto, 2007; Verde et al., 2007; Counts and Hasiotis, 2009).

4.2.2. Adamantina vertebrate burrow structures

The vertebrate burrows structures occur in the outcrop as longitudinal and oblique cross-sections within fine to medium-grained fluvial sandstone deposits of Adamantina Formation (Fig. 4E, F). Burrow A is the most fully expressed longitudinal section of the structure and hence the most completely preserved. The structure is exposed as a lateral cross-section. However, its three-dimensional geometry is partially preserved. It is a J-shaped simple tunnel inclined ($D = 14^\circ$) from horizontal to slightly sinuous with no ramifications, branching, or terminal chamber.

The tunnel length (L) is 73 cm long, and the height (H) ranges from 9 cm in a burrow at the base to 14 cm at the burrow top. The shaft has a semicircular cross-section or half-dome shape with 25 cm narrowing at the edges of the burrow with a flattened floor (Fig. 5A, B, C). The burrow shows a partially preserved entrance with a slightly inclined ramp (d

22°) with grooves and ridges 1 cm in width along the floor and burrow walls. The terminal zone of the burrow does not show a chamber, and the trace becomes narrower (9 cm) compared to the upper portion of the burrow entrance, which presents 14 cm of maximum width (H). The cross-section ratio (W/H) of burrow A is ~ 1.7 .

The inner burrow wall shows surficial features, such as sub-horizontal grooves and ridges ranging from 1 cm to 2 cm on average (Fig. 5B, C, D, E). The contact between the burrow with the substrate is sharp and irregular. The uppermost portion of the burrow was eroded; therefore, it is not possible to determine how much of the burrow is missing. The burrow is filled with massive reddish-brown mudstone (5YR6/3).

Burrow B shows a transverse cross-section, with a semicircular cross-section with 39.0 cm of maximum width (W) and 14 cm of maximum height (H) with a cross-section ratio ~ 2.4 that narrows at the edges of the burrow with a flattened floor (Fig. 5G, H). Burrow B in transverse cross-section is similar to the uppermost portion of burrow A. Burrow B shows grooves and ridges in its wall and is filled with massive fine-grained pinkish sandy material (5YR7/4) different from the surrounding substrate.

5. Discussion

5.1. Biogenicity, context, and tracemaker

The morphology and architecture of the burrow described here are comparable to vertebrate burrows observed in the geological record and modern environments (Kinlaw, 1999; Hasiotis et al., 2007; Hembree, 2009). The regularity of shape also suggests a biogenic origin for studied structures (Bertling et al., 2006).

The structures are cross-cutting bedding planes and sedimentary structures, such as ripples, climb ripples, and plane-parallel beds. Besides this, the presence of ridges (bioglyphs, e.g., Eldale and De Gibert, 2010) on the surface of the burrow wall suggest scratch digging of the substrate and thus their biogenic origin.

The association with invertebrate burrows *Taenidium barretti* and the palaeoenvironmental context of Adamantina Formation in the study area suggest that organisms excavated the vertebrate burrow dug into

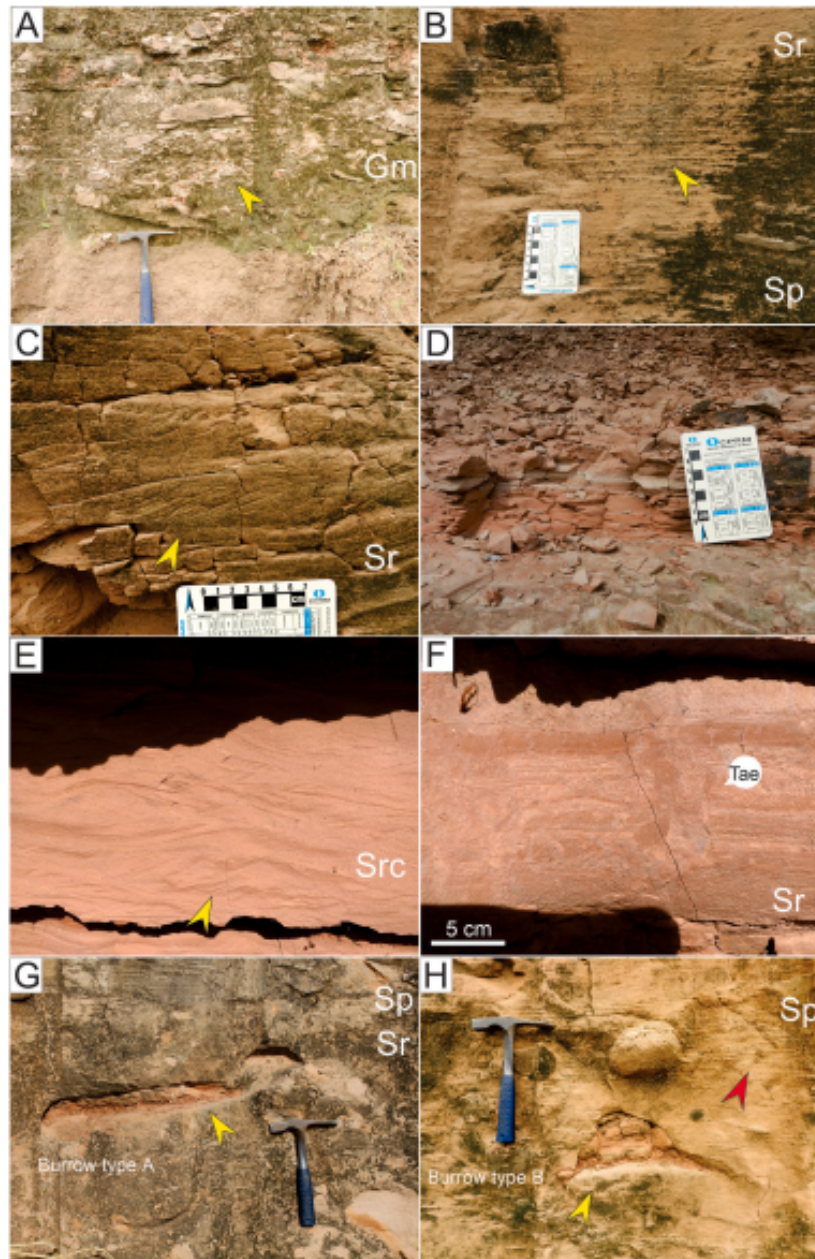


Fig. 4. A) Gm facies composed by mudstone clasts. B) Sp Sr facies. C) Detail of Sr facies. D) Mudstones (Fm facies). E) Src facies composed by climbing ripples. F) Meniscate invertebrate traces fossils associated with burrow structures. Tae – *Taenidium barrenti*. Note that *Taenidium barrenti* cross-cutting the Sr and Sp facies. G, H) Vertebrate burrows in context of outcrop. Note that the burrow cross cutting the Sp facies.

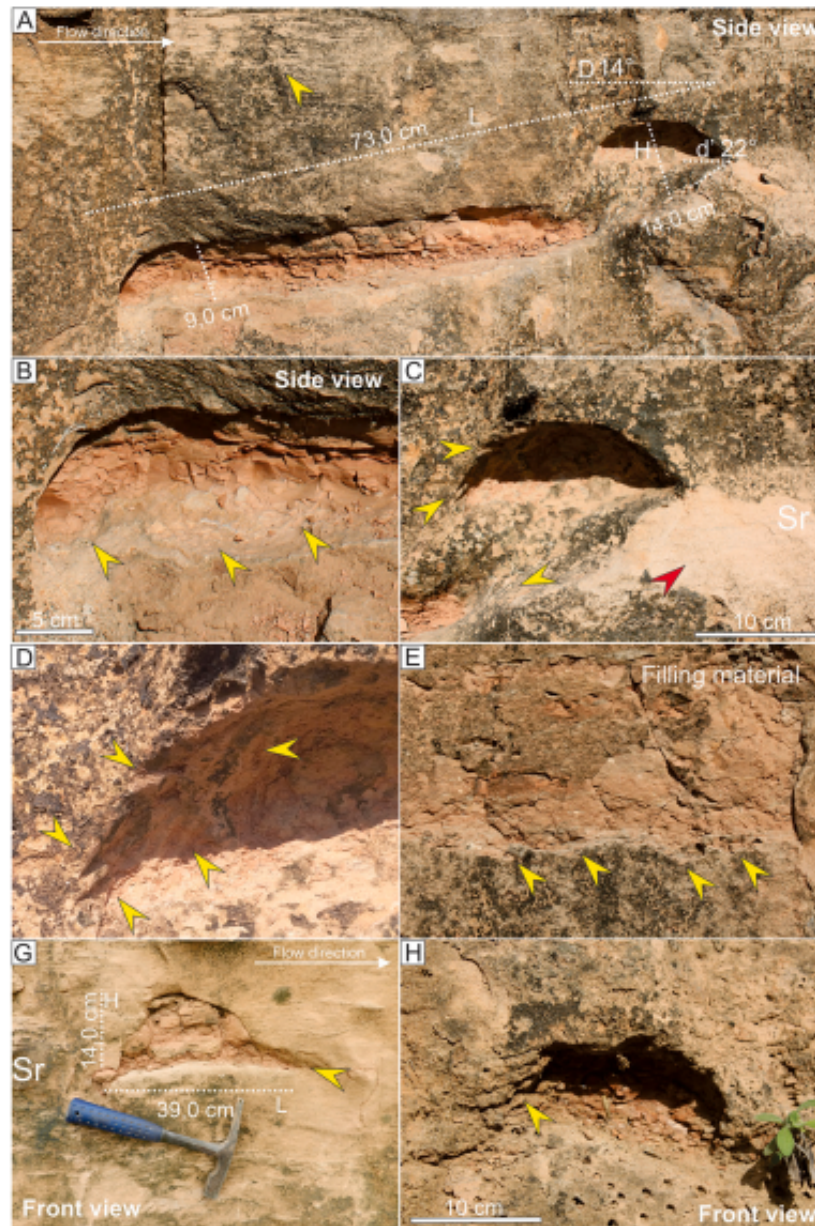


Fig. 5. General aspects of the burrow. A) Side view of burrow A. Yellow arrow indicates the Sp facies. B) Detail of terminal part of burrow A. Yellow arrows indicate the burrow floor's grooves and ridges. Note the reddish clay material that fills the structure. C) Superior part of the burrow. Note the ridges and grooves in the burrow floor and walls (yellow arrows). Note that the burrow is cross-cutting the Sr facies (red arrow). D, E) Detail of grooves and ridges present in burrow wall and burrow floor (yellow arrows). G) Burrow B. Note the semicircular or half-dome shape of the burrow. The yellow arrow indicates where the burrow is narrowing in the edges. H) Detail of grooves in burrow wall (yellow arrow). (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

floodplains near river channels. *T. barretti* is produced by deposit-feeders commonly associated with low-energy fluvial settings in a floodplain or overbank settings with periodically subaerial exposure during periods of reduced river flow, typical of Scyenia ichnofacies (Buatois and Mangano, 2011; Rodríguez-Tovar et al., 2016).

T. barretti occurs in the upper parts of point bars in the outcrop described here. The absence of pedogenetic evidence, such as roots, or desiccation features, indicates a moist substrate with short periodic subaerial exposure. Therefore, the invertebrate burrows were made into the transitional zone between terrestrial and aquatic environments with high moisture content. The distinct massive reddish-brown infilling material also suggests the excavation during periods of subaerial exposure of the substrate and the maintenance of the burrow open at the surface. The posterior infilling of mud occurs during surficial flows of low energy.

The size and dimensions, the overall morphology of burrows, and preservation mode indicate that these structures are most likely attributable to burrows made by fossorial tetrapods. In addition, the described burrows show architecture different from those made by lungfishes and other invertebrates, such as crayfishes or crabs common in fluvial settings, due absence of chambers and other surficial features, such as parallel scratch marks (Dubiel et al., 1989; Hasiotis and Mitchell, 1993; Hasiotis et al., 1993; Bedatou et al., 2008; Melchor et al., 2010; Marshall and Rogers, 2012; Francischini et al., 2018).

Adamantina Formation presents mammals, sauropods, theropods, mesoeucrocodyllans, and turtles in the fossil record. However, mammals rarely occur, and there is no evidence of fossorial behavior (Bertini et al., 1993; Castro et al., 2018). Therefore, we disregard this group as possible trace makers. We also disregard dinosaurs due to the size and architecture of the burrows (e.g., Martin, 2009). The dinosaurs of the Adamantina Formation are large organisms, such as titanosaurs and abelisaurids (Santucci and Bertini, 2001; Candeiro et al., 2004; Delcourt and Iori, 2018).

The crocodylomorphs from Adamantina Formation comprise diverse specimens (Martinelli et al., 2019), among them the *Baurusuchus salgadoensis* (Carvalho et al., 2005) and *Armadillosuchus arrudai* (Marinho and Carvalho, 2009) show fossorial behavior. According to Carvalho et al. (2005), the *B. salgadoensis* dig large and deep burrows for thermoregulation. However, based on this species' body size and anatomy, their burrows should be more extensive than the described burrows. The *A. arrudai*, in turn, displayed robust manual claws, robust neck, and procumbent incisiviforms, interpreted as burrowing adaptations (Marinho and Carvalho, 2009). However, mesoeucrocodyllan burrows should be more prominent, extensive, and profoundly different from the present case ones, as observed by Martinelli et al. (2019).

The burrows here described do not show a terminal chamber, typical of extant crocodiles (Whitaker et al., 2007). Regarding the architectural morphology, the absence of a terminal chamber suggests that the tracemaker did not present a slender and elongated body, which would have required some enlargement at the bottom of the burrow for its free movement and rotation in the change orientation, as occurs in lizards and crocodiles.

Therefore, based on the vertebrate fossil record of the Adamantina Formation, the architecture and size of the burrow here described, besides the paleoenvironmental context, the most plausible producer for this burrow is a freshwater terrapin (Pleurodira).

5.2. Paleocological significance

Freshwater turtle remains in the Adamantina Formation are relatively common due to a large number of side-necked turtles (Testudines: Pleurodira) that have been documented and collected, mainly *Bauruemys elegans* Suárez, 2002 (Fig. 6A) (Suárez, 2002; Bertini et al., 2006).

Although fossorial turtles were not documented in the Adamantina Formation, the burrow architecture is similar to turtle burrows (Jones and Franz, 1990; Wilson, 1991; Kinlaw and Grasmueck, 2012).

The surficial features present in the burrow wall were produced by the organism during digging and walking inside the burrow. For example, extant turtles use their fore and hind limb for digging, and their locomotion inside the burrow generate grooves and ridges in response to their shells and plastron (Fig. 6B; E, F, G).

The general architecture of described burrow is very similar to extant turtles. Jackson et al. (2015) described a simple, slightly curved shaft with a 70 cm long and semicircular cross-section produced by an extant desert tortoise (*Gopherus agassizii*) similar to the described burrows.

Gopher tortoises (*Gopherus polyphemus*) share the same burrow architecture with a gentle slope down and semicircular cross-section. In addition, the burrow diameter is related to its carapace length (Jones and Franz, 1990; Wilson, 1991). Kinlaw and Grasmueck (2012), using ground-penetrating radar (GPR), described the architecture of Gopher tortoises (*G. polyphemus*) and observed clear half-dome shape burrows in the subsurface. Also, the burrows show a sinuous or downward "corkscrew" shape, similar to that observed in the described burrow.

The semicircular/convex roof pattern of burrows is present in marine or terrestrial turtles (Doroff and Keith, 1990; Claussen et al., 1991; Kennett and Christian, 1994; Peterson and Stone, 2000; Ligon and Peterson, 2002; Nix, 2018). The semicircular or half-dome shape pattern that narrows at the edges reflects the carapace shape, and the flattened floor produced by the contact with the plastron is typical of turtles (Fig. 6C–G).

All the characteristics of extant turtles burrows are present in described burrows from Adamantina Formation. The ratios of cross-section burrows (1.7 burrow A and 2.8 burrow B) indicate the burrow is more elliptical than circular, matching the semicircular or half-dome shape of modern burrows. In addition, the extant turtle burrows do not show a terminal chamber, similar to the described burrows.

The burrow dimensions are suitable for extant turtles, terrapins, and tortoises (Jones and Franz, 1990; Bulova, 1994; Kinlaw and Grasmueck, 2012). Also, their dimension is suitable with the carapace diameter of *Bauruemys elegans* ranging from 13 to 35 cm (Mattiuzzi, 2007; Romano et al., 2013).

Burrowing in terrestrial turtles is associated with thermoregulation, aestivation, reproduction, breeding, and nesting (Grigg et al., 1986; MacDonald and Mushinsky, 1988; Bulova, 1994; Kinlaw, 1999; Mushinsky et al., 2006). Regarding burrows for aestivation, there is a close relationship with the geographic distribution of extant tortoises species in areas with herbaceous vegetation or semi-arid to arid areas (e.g. McRae et al., 1981). These patterns are observed in the geological record, too. According to de la Fuente et al., (2021), a considerable record of fossil chelonians associated with seasonal environments may require mechanisms for homeostatic regulation, such as aestivation (Hembree, 2009).

In the case of the described burrows, it is impossible to determine a specific function precisely. However, the side-necked turtles (Testudines: Pleurodira) of the Adamantina Formation are freshwater. Therefore, the sedimentary context suggests a paleoenvironment near meandering channels, such as proximal floodplains and point bars with humidity indicated by the presence of *T. barretti*. The channel migration results in point bars deposition allowing the producer to dig the point bar deposits near channels. Afterward, the channel reworks the previous sediments and erodes the burrow (Fig. 7).

The described burrow preserved in point bar deposits may have been used by freshwater turtles for aestivation in response to semi-arid climatic conditions of the Adamantina Formation, as observed by extant turtles (Grigg et al., 1986), reaffirming then the semi-arid environment prevailing in southwestern Brazilian Cretaceous.

Such a climatic context was suitable for the burrowing behavior, which could have helped those animals in thermoregulation and escaping dehydration, just as observed in Cretaceous terrestrial crocodylomorphs of the Bauru Basin (e.g., Vasconcellos and Carvalho et al., 2005; Martinelli et al., 2019).



Fig. 6. A) Turtles shells of *Bauruemys elegans* (yellow arrows). B) Extant gopher tortoise. Note the claws (yellow arrow), marginal shell (red arrow), and plastron (green arrow). These structures are potential producers of surficial features observed in burrow floors and walls. Photo B is courtesy of Lora L. Smith. C, D) Gopher tortoise burrows (yellow arrows). Note the semicircular or half-dome shape of the entrance. Photos C and D are courtesy of Lora L. Smith and the Florida Fish and Wildlife Conservation Commission. E, F) Gopher tortoise in the burrow entrance. Note that the plastron (yellow arrow) touches the substrate. Photos are courtesy of Florida Fish and Wildlife Conservation. G) Gopher tortoise inside the burrow. Note the flat burrow floor (yellow arrow). The photo is courtesy of Bryce Wade. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

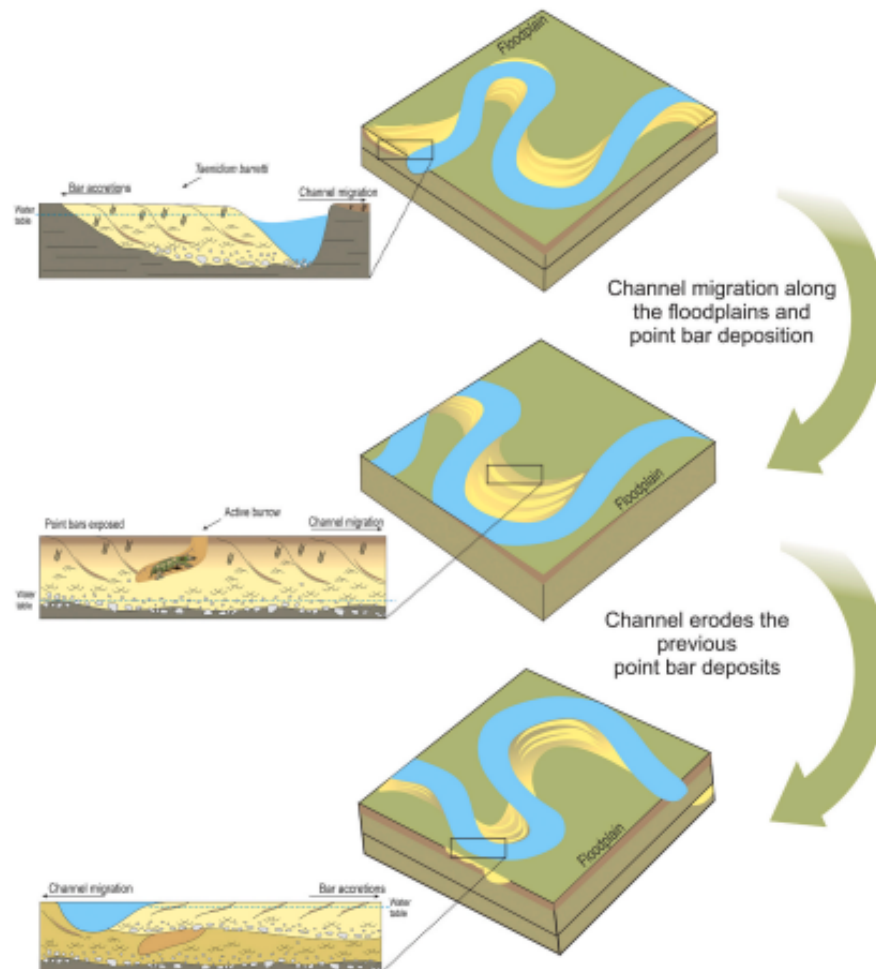


Fig. 7. Conceptual model of burrow occurrence in point bar deposits concerning depositional paleoenvironment of Adamantina Formation.

5.3. Implications to evolutionary origin of the turtle shell

The turtle shell is an evolutionary novelty of more than 210 Ma of evolution that resulted in high diversity of forms, sizes, hard and soft-shelled varieties of shells (Cordero, 2017). In extant turtles the shell provides diverse benefits, among them shelter, predator defense and thermoregulation despite the locomotory cost (Lyson, 2016; Lyson and Bever, 2020), however the origin and their original function intrigued the biologists due to the skeletal changes necessary for shell development.

Recent studies provided a revision about the shell development and their function in early stem turtle *Eumotosaurus* (260 Ma) and the earliest fully shelled turtles *Proganochelys* (~210 Ma) and concluded that the osteological modification observed in *Eumotosaurus* (series of T-shaped ribs) provided a stable base to operate a shoulder and forelimb digging mechanism like the found in gopher tortoises (*Gopherus*). Therefore, the original function of shell is an adaptation to fossorial behavior, and the current protective function of the shell can be an exaptation (Lyson,

2016; Lyson and Bever, 2020).

Eumotosaurus and *Proganochelys* were found in continental settings between terrestrial and lacustrine environments (Lyson, 2016), supporting the hypothesis that the earliest known stem turtles occurred in terrestrial environments with adaptations to stressful conditions, such as aestivation (Lyson, 2016). The fossil record suggests remarkable similarities in fossorial and osteological adaptations between extant gopher tortoise (*Gopherus*) and *Eumotosaurus*, however until now burrows of early turtles has not been documented in geological record. Our results suggest that the aestivation is present in turtles during the Cretaceous, therefore it is reasonable to infer that fully shelled stem-turtles had predominantly terrestrial habits with fossorial behavior to survive during harsh periods at least since the Late Triassic.

6. Conclusions

The structures reported occurring in fluvial deposits and cross-cutting sedimentary structures also present grooves and ridges that

suggest active excavation and biogenic origin. The plausible producer of this burrow is based on the dimensions and morphology with semi-circular/convex (ratios 1,7 and 2,7) roof pattern that narrows at the edges with the flattened floor and the surficial grooves and ridges in the floor and walls is a turtle or tortoise. The semi-circular/convex roof pattern that narrows at the edges with the flattened base is not known for any other vertebrate burrow in literature. Therefore, these characteristics are crucial for the correct assignment of trace fossils to turtles due to the simple vertical shafts produced by other organisms.

The paleoenvironment of the Adamantina Formation is composed of shallow rivers and lakes of low energy and poorly drained floodplains. The occurrence of *T. barretti* in the same deposits suggests short times of subaerial exposure of point bars of low-energy floodplain with seasonal dry and periods. Therefore, the burrow can be associated with thermo-regulation or aestivation. The exceptional record of turtle fossils of *Bauruemys elegans* near the study area reinforces the hypothesis that the producer organism is a terrapin. Therefore, this work reports the first record of freshwater turtle burrows from the Cretaceous of South America. This work corroborates with the hypothesis that the original function of the turtle shell is an adaptation of fossorial behavior and aestivation in turtles.

Declaration of Competing Interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Acknowledgments

Thanks to the São Paulo State Research Support Foundation (FAPESP) for funding the Project "Sedimentation and pedogenesis of the Upper Cretaceous of the Bauru, Sanfranciscana, Parecis, and Neuquén Basins" (2015/17632-5); to the National Council for Scientific and Technological Development (CNPq) for the productivity grants provided to AB (process 310734/2020-7) and FSBL (307951/2018-9), MSc grant provided to GTGS (132617/2020-0), Ph.D. and Post-doc grant provided to DLN. (140807/2017-9; 164546/2020-0); to the Geosciences Institute, State University of Campinas (IGE/UNICAMP), to ensure fieldwork and laboratory analyses. We thank Lora Smith, Florida Fish and Wildlife Conservation Commission, and Bryde Wade for providing the extant gopher tortoise and burrow photos. We thank the editor Howard Falcon-Lang and the anonymous reviewers that helped us improve our manuscript.

References

- Batistelli, A., 2017. Continental systems tracts of the Brazilian cretaceous Bauru Basin and their relationship with the tectonic and climatic evolution of South America. *Basin Res.* 29, 1–25.
- Batistelli, A., Ladeira, F.S.B., 2016. Stratigraphic framework and evolution of the cretaceous continental sequences of the Bauru, Sanfranciscana, and Parecis basins, Brazil. *J. S. Am. Earth Sci.* 65, 1–24.
- Batistelli, A., Ladeira, F.S.B., Nascimento, D.L.D., De Silva, M.L., 2019. Facies and paleosol analysis in a progradational distributive fluvial system from the Campanian-Maastrichtian Bauru Group, Brazil. *Sedimentology* 66, 699–735.
- Bédou, E., Melchor, R.N., Bellou, E., Genise, J.F., 2008. Crayfish burrows from Late Jurassic-Late Cretaceous continental deposits of Patagonia Argentina. Their paleoenvironmental, paleoclimatic, and paleobiogeographical significance. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 257, 169–184.
- Bertini, R.J., Marshall, L.G., Gayet, M., Brito, P.M., 1993. Vertebrate faunas from the Adamantina and Marília formations (Upper Bauru Group, late cretaceous, Brazil) in their stratigraphic and paleobiogeographic context. *Neues Jahrb. Mineral. Geol. Palaeontol.* 188, 71–101.
- Bertini, R.J., Santucci, R.M., Toledo, C.E.V., Menegazzo, M.C., 2006. Taphonomy and depositional history of an upper cretaceous turtle-bearing outcrop from the Adamantina Formation, southwestern São Paulo State. *Rev. Bras. Paleontol.* 9, 181–186.
- Bertling, M., Braddy, S.J., Bromley, R.G., Demathieu, G.R., Genise, J., Mikuláš, R., Uchman, A., 2006. Names for trace fossils: a uniform approach. *Lethaia* 39, 265–286.
- Bradshaw, M.A., 1981. Paleoenvironmental interpretations and systematics of Devonian trace fossils from the Taylor Group (lower Beacon Supergroup), Antarctica. *New Zealand J. Geol. Geophys.* 24, 615–652.
- Bridge, J.S., 2003. Rivers and Floodplains: Forms, Processes, and Sedimentary Record. Blackwell Science, Oxford, p. 491.
- Bromley, R.G., 1996. Trace Fossils: Biology, Taphonomy and Applications, 2nd ed. Chapman & Hall, London, p. 361.
- Brum, A.S., Machado, E.B., de Almeida Campos, D., Kellner, A.W.A., 2016. Morphology and internal structure of two new abelisaurids remain (Theropoda, Dinosauria) from the Adamantina Formation (Turonian-Maastrichtian), Bauru Group, Paraná Basin, Brazil. *Cretac. Res.* 60, 287–296.
- Bustois, L.A., Mangano, M.G., 2007. Invertebrate ichnology of continental freshwater environments. In: Miller III, W. (Ed.), *Trace Fossils: Concepts, Problems, Prospects*. Elsevier, Amsterdam, pp. 285–323.
- Bustois, L.A., Mangano, M.G., 2011. Ichnology: Organism-Substrate Interactions in Space and Time. Cambridge University Press, Cambridge, p. 356.
- Bulova, S.J., 1994. Patterns of burrow use by desert tortoises: gender differences and seasonal trends. *Herpetol. Monogr.* 133–143.
- Burda, H., Sambers, R., Begall, S., 2007. Microclimate in burrows of subterranean rodents revisited. In: Begall, S., Burda, H., Schleich, C.E. (Eds.), *Subterranean Rodents: News from Underground*. Subterranean Rodents. Springer, Berlin, Germany, pp. 21–31.
- Candeiro, C.R.A., Abrantes, C.T., Abrantes, E.A., Avilla, L.D.S., Martins, V.C., Moreira, A.L., Bergqvist, L.P., 2004. Dinosaurs remain from western São Paulo state, Brazil (Bauru Basin, Adamantina Formation, Upper cretaceous). *J. S. Am. Earth Sci.* 18, 1–10.
- Cardozo, M.C., Melchor, R.N., 2018. Large mammal burrows in late Miocene calcic paleosols from Central Argentina: paleoenvironment, taphonomy, and producers. *Post 6*, e4787.
- Carvalho, I.S., Campos, A.D.C.A., Nobre, P.H., 2005. *Bauriarchas salgadoensis*, a new crocodylomorph from the Bauru Basin (Cretaceous), Brazil. *Gondwana Res.* 8, 11–30.
- Castro, M.C., Góes, F.J., Ortiz-Jauregizar, E., Vireyes, E.C., Truká, K., Ramezani, J., Langer, M.C., 2018. A late cretaceous mammal from Brazil and the first radiometric age for the Bauru Group. *R. Soc. Open Sci.* 5, 180482.
- Claassen, D.L., Daniel, P.M., Jiang, S., Adams, N.A., 1991. Hibernation in the Eastern Box Turtle, *Terrapene carolina*. *J. Herpetol.* 25 <https://doi.org/10.2307/1564593>.
- Colomati, C.E., Fernandez, E., Carru, B.S., Almondo, O.A., Martinez, R., Correa, G., 2012. Large-diameter burrows of the Triassic Ichthyosaurus Basin, NW Argentina: paleoecological and paleoenvironmental implications. *PLoS One* 7, e30662.
- Coriari, G.A., 2017. The turtle's shell. *Curr. Biol.* 27, 166–169.
- Czorny, J.W., Huskoti, S.T., 2009. Neotectonic experiments with masked chisel beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): implications for backfilled continental trace fossils. *Palaeos* 24, 74–91.
- D'Alessandro, A., Bromley, R.G., 1987. Meniscate trace fossils and the Münster-Triassic problem. *Palaeontology* 30, 743–763.
- de la Fuente, M.S., et al., 2021. Triassic turtles from Fungos: the legacy from South America. *J. S. Am. Earth Sci.* 105, 102910.
- Delcourt, R., Iori, F.V., 2018. A new Abelisauridae (Dinosauria: Theropoda) from São José do Rio Preto Formation, Upper Cretaceous of Brazil, and comments on the Bauru Group fauna. *Hist. Biol.* 32.
- Dentzien-Dias, P.C., Figueiredo, A.E.Q., 2015. Burrow architecture and burrowing dynamics of *Ceromya* in foredunes and paleoenvironmental implications. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 439, 166–175.
- Donadeo, J., Rodriguez-Tovar, P.J., 2018. High-resolution image treatment in ichnological core analysis: initial steps, advances, and prospects. *Earth-Sci. Rev.* 177, 226–237.
- Doroff, A., Keith, L., 1990. Demography and ecology of an ornate Box Turtle (*Terrapene ornata*) population in South-Central Wisconsin. *Copeia* 2. <https://doi.org/10.2307/1446344>.
- Dukiel, R.F., Blodgett, R.H., Brown, T.M., 1989. Lungfish burrows in the Upper Triassic Chinle and Dolores formations, Colorado Plateau: Reply. *J. Sediment. Res.* 59.
- Eklund, A.A., De Gisi, J.M., 2010. Paleontological significance of biogenic fingerprints of the subterranean. *Palaeos* 25, 540–545.
- Fernandes, L.A., 1998. Estratigrafia e Evolução Geológica da Parte Oriental da Bacia Bauru (Rio, Brasil). PhD Thesis. Geoscience Institute, São Paulo University - USP, p. 216.
- Fernandes, A.C.S., Carvalho, I.S., 2006. Invertebrate Ichnofossils from the Adamantina Formation (Bauru Basin, Late Cretaceous), Brazil. *Rev. Bras. de Paleontol.* 9.
- Fernandes, L.A., Coimbra, A.M., 2000. Revisão estratigráfica da parte oriental da Bacia Bauru (Neocretáceo). *Rev. Bras. Geoc.* 30, 717–720.
- Fernandes, L.A., Ribeiro, C.M.M., 2015. Evolution and paleoenvironment of the Bauru Basin (Upper Cretaceous, Brazil). *J. S. Am. Earth Sci.* 61, 71–90.
- Francichini, H., Dentzien-Dias, P., Guerra-Sommer, M., Menegat, R., Santos, J.O.S., Manfroi, J., Schultz, C.L., 2018. A middle Permian (Roadian) lungfish aestivation burrow from the Rio do Rasto Formation (Paraná Basin, Brazil) and associated U-Pb dating. *Palaeos* 33, 69–84.
- Gaillard, C., Olivero, D., Chevalier, M., 2013. Probable aestivation burrows from the Eocene/Oligocene transition in southeastern France and their paleoenvironmental implications. *Palaeoworld* 22, 52–67.
- Genise, J.F., Melchor, R.N., Bellou, E.S., Verde, M., 2010. Invertebrate and vertebrate trace fossils from continental carbonates. *Dev. Sedimentol.* 61, 319–368.
- Góhbo-Rodrigues, S.R., 2001. Carofitas e Ostracodas Do Grupo Bauru. Masters Science Thesis. Geosciences and Exact Sciences Institute, São Paulo State University - UNESP, Rio Claro, São Paulo, p. 137.

- Grigg, G.C., Johansen, K., Harlow, P., Beard, L.A., Taplin, L.E., 1986. Facultative aestivation in a tropical freshwater turtle *Chelodina rugosa*. *Comp. Biochem. Physiol. A Physiol.* 83, 321–323.
- Hartley, A.J., et al., 2013. Soil development on modern distributive fluvial systems: preliminary observations with implications for interpretation of paleosols in the rock record. *SEPM Spec. Publ.* 104, 149–158.
- Hasiotis, S.T., Mitchell, C.E., 1993. A comparison of crayfish burrow morphologies: Triassic and Holocene fossil, paleo- and neo-ichnological evidence, and the identification of their burrowing signatures. *Ichnos* 2, 291–314.
- Hasiotis, S.T., Mitchell, C.E., Dubiel, R.F., 1993. Application of morphologic burrow interpretations to discern continental burrow architects: langfish or crayfish? *Ichnos* 2, 315–333.
- Hasiotis, S.T., Platt, B.F., Hembree, D.I., Everhart, M.J., 2007. The trace-fossil record of vertebrates. In: Müller III, W. (Ed.), *Trace Fossils: Concepts, Problems, Prospects*. Elsevier, New York, pp. 196–218.
- Hembree, D.I., 2009. Aestivation in the Fossil Record: evidence from ichnology. In: Navas, A.C., Carvalho, J.E. (Eds.), *Aestivation: Molecular and Physiological Aspects*, 49. *Prog. Mol. Subcell. Biol.* https://doi.org/10.1007/978-3-642-02421-4_12.
- Hembree, D.I., 2016. Using experimental neotechnology and quantitative analyses to improve the interpretation of continental trace fossils. *Ichnos* 23, 262–297.
- Hembree, D.I., Hasiotis, S.T., 2008. Miocene vertebrate and invertebrate burrows defining compound paleosols in the Pawnee Creek Formation, Colorado, USA. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 270, 349–365.
- Jackson, F.D., et al., 2015. Taphonomy of Extant Desert Tortoise (*Gopherus agassizii*) and Loggerhead Sea Turtle (*Caretta caretta*) Nesting Sites: implications for Interpreting the Fossil Record. *Palaios* 30, 207–223.
- Jones, C.A., Franz, R., 1990. Use of gopher tortoise burrows by Florida mice (*Peromyscus floridanus*) in Putnam County, Florida, Fla. *Field Nat.* 18, 45–51.
- Keighley, D.G., Pickrell, R.E., 1994. The ichnogenus *Scapanites* and its distinction from *Ancorichnus* and *Taenidium*. *Palaeontol.* 37, 305–337.
- Kennett, R., Christian, K., 1994. Metabolic depression in estivating long-neck turtles (*Chelodina rugosa*). *Physiol. Zool.* 67, 1087–1102.
- Kinlaw, A., 1999. A review of burrowing by semi-fossorial vertebrates in arid environments. *J. Arid Environ.* 41, 127–145.
- Kinlaw, A., Grossnick, M., 2012. Evidence for and geomorphologic consequences of a reptilian ecosystem engineer: the burrowing cascade initiated by the gopher tortoise. *Geomorphology* 157, 108–121.
- Kzaporickas, V., Mancuso, A.C., Mancuso, C.A., Donnanovich, N.S., Schultz, C.L., 2013. Large tetrapod burrows from the mid-Cretaceous (Albian-Cenomanian) of Idaho and Montana, USA. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 330, 300–311.
- Ligon, D.B., Peterson, C., 2002. Physiological and behavioral variation in estivation among mud turtles (*Kinosternon* spp.). *Physiol. Biochem. Zool.* 75 <https://doi.org/10.1086/342808>.
- Loose, D.B., 2006. Burrows dug by large vertebrates into rain-moistened Middle Jurassic sand dunes. *J. Geol.* 114, 753–762.
- Lopes, R.P., Frank, H.T., Buchmann, F.S.D.C., Caron, F., 2017. *Megachirus* igen. Nov.: giant paleoburrows attributed to extinct Cenozoic mammals from South America. *Ichnos* 24, 133–145.
- Lyons, T.R., 2016. Fossorial Origin of the Turtle Shell. *Curr. Biol.* 26, 1887–1894.
- Lyons, T.R., Bever, G.S., 2020. Origin and Evolution of the Turtle Body Plan. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 51, 143–166.
- MacDonald, L.A., Minkley, H.R., 1988. Foraging ecology of the gopher tortoise, *Gopherus polyphemus*, in a sandhill habitat. *Herpetologica* 345–353.
- Marinho, T.S., Carvalho, L.S., 2009. An armadillo-like sphagnumid crocodylomorph from the late cretaceous of Brazil. *J. S. Am. Earth Sci.* 27, 36–41.
- Marshall, M.S., Rogers, R.R., 2012. Langfish burrows from the upper cretaceous Maevaroa formation, Mahajanga Basin, northwestern Madagascar. *Palaios* 27, 857–866.
- Martin, A.J., 2009. Dinosaur burrows in the Otway (Albian) of Victoria, Australia, and their relation to cretaceous polar environments. *Cretac. Res.* 30, 1223–1237.
- Martini, A.G., Bonifazi, G., Fiorelli, L.E., Klock, C., Karfinkel, J., Diniz, A.C., 2019. Palaeoecological implications of an Upper cretaceous tetrapod burrow (Bauru Basin; Petrópolis, Minas Gerais, Brazil). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 528, 147–159.
- Matias, W., 2007. Redescoberta da anatomia craniana e pós-craniana do fóssil *Bauruensis elegans* (Sauria, 1969) do Cretáceo Superior da Bacia Bauru e seu posicionamento filogenético dentro da Epifamília Podocnemidinae (Testudines, Podocnemididae). Doctoral dissertation, Universidade de São Paulo.
- McRae, W.A., Landers, J.L., Garner, J.A., 1981. Movement patterns and home range of the gopher tortoise. *Am. Midl. Nat.* 106 <https://doi.org/10.2307/2425146>.
- Mekcher, R.N., 2015. Application of vertebrate trace fossils to palaeoenvironmental analysis. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 439, 79–95.
- Mekcher, R.N., Genise, J.F., Farina, J.L., Sánchez, M.V., Sorrenti, L., Viscanti, G., 2010. Large striated burrows from fluvial deposits of the Neogene Vinchina Formation, La Rioja, Argentina: a crab origin suggested by neotechnology and sedimentology. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 291, 400–418.
- Miall, A.D., 1996. The Geology of Fluvial Deposits: Sedimentary Facies, Basin Analysis, and Petroleum Geology. Springer, p. 562.
- Minkley, H.R., McCoy, E.D., Berish, J.S., Ashton, R., Wilson, D.S., 2006. Biology and conservation of Florida turtles: *Gopherus polyphemus* — the gopher tortoise. *Chelonian Res. Monogr.* 3, 350–375.
- Netto, R.G., 2007. Skolobos-dominated pipe rock in nearshore environments: An example from the Triassic Caturrita Formation, southern Brazil. In: Bromley, R.G., Bastin, L.A., Mangano, M.G., Genise, J.F., Melcher, R.N. (Eds.), *Sediment-Organism Interactions: A Multifaceted Ichnology*, vol. 88. SEPM Special Publication, pp. 109–121.
- Nix, E., 2018. Gopher Tortoise Burrow Identification Guide. Alabama Department of Conservation and Natural Resources, p. 2.
- Olsen, E., Bolles, K., 1975. Permo-Carboniferous freshwater burrows. *Fieldiana Geol.* 33, 271–290.
- Peterson, C.C., Stone, P.A., 2000. Physiological capacity for estivation of the Sonoran mud turtle, *Kinosternon sonoriense*. *Copeia* 2000. [https://doi.org/10.1643/0045-8511\(2000\)000\[0684:PCFEDT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1643/0045-8511(2000)000[0684:PCFEDT]2.0.CO;2).
- Rodríguez-Torres, F.J., Alcalá, L., Cobos, A., 2016. Taenidium at the lower Eocene El Hoyo dinosaur track site (Teruel, Spain): Assessing palaeoenvironmental conditions for the invertebrate community. *Cretac. Res.* 65, 48–58.
- Romano, P.S.R., et al., 2013. New information about Pelomedusoides (Testudines: Pleurodira) from the Cretaceous of Brazil. In: Brinkman, D. R., Holroyd, P. A., Gardner, J. D. (eds) *Morphology and Evolution of Turtles: Origin and Early Diversification*. Springer.
- Santucci, R.M., Arruda-Campos, A.D., 2011. A new sauropod (Macronaria, Titanosauria) from the Adamantina Formation, Bauru Group, Upper cretaceous of Brazil, and the phylogenetic relationships of Abelisaurid. *Zootaxa* 3085, 1–33.
- Santucci, R.M., Bertini, R.J., 2001. Distribuição Paleogeográfica e Biocronológica dos Titanossaurios (Saurischia, Saurópoda) do Grupo Bauru, Cretáceo Superior do Sudeste Brasileiro. *Braz. J. Geol.* 31, 307–315.
- Savda, C.E., Blanton-Hook, A.D., Collier, J.W., Drake, R.A., Graves, R.L., Hall, A.G., Wood, H.A., 2000. Taenidium and associated ichnofossils in fluvial deposits, cretaceous Tuscaloosa Formation, eastern Alabama, southeastern USA. *Ichnos* 7, 227–242.
- Shiers, M.N., Mountney, N.P., Hodgson, D.M., Colombero, L., 2019. Controls on the depositional architecture of fluvial point-bar elements in a coastal plain succession. In: Ghinassi, M., Colombero, L., Mountney, N.P., Reestrik, A.J.H. (Eds.), *Fluvial Meanders and their Sedimentary Products in the Rock Record*, 48. Int. Assoc. Sedimentol. Spec. Publ., pp. 15–46.
- Sider, C.A., Miller, M.F., Isbell, J.L., 2008. Tetrapod burrows from the Triassic of Antarctica. *J. Vertebr. Paleontol.* 28, 277–284.
- Smith, M.H.R., 1987. Helical burrow casts of therapsid origin from the Beaufort Group (Permian) of South Africa. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 60, 155–170.
- Smith, R.M.H., Angielczyk, K.D., Bemo, J., Fernandez, V., 2021. Neonate aggregation in the Permian dicynodont *Dicynodon* (Therapsida, Anomodontia): evidence for a reproductive function for burrows? *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 569 <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2021.110311>.
- Storn, L., Needle, M.D., Smith, C.J., Fillmore, D.L., Szajma, M., Simpson, E.L., Lucas, S.G., 2010. Large vertebrate burrow from the Upper Mississippian Meach Creek Formation, eastern Pennsylvania, USA. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 298, 341–347.
- Suárez, J.M., 2002. Sítio fossilífero do Pirapetinho, SP. In: Schobbenhaus, C., Campos, D. A., Queiroz, E.T., Winge, M., Berber-Born, M. (Eds.), *Sítios geológicos e paleontológicos do Brasil, Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e Paleobiológicos*, p. 554.
- Sugito, K., Barcelos, J.H., 1983. Calceotes of the Bauru Group (Cretaceous) Brazil: petrology and Geological significance. *Bol. IG.* 14, 31–47.
- Tanner, L.H., Lucas, S.G., 2009. Tetrapod trace fossils from lowermost Jurassic strata of the Moenave Formation, northern Arizona, USA. *Vol. J. Geol.* 6, 133–141.
- Tavares, S.A.S., Ricciardi-Branco, F., Carvalho, L.S., 2015. Osteoderms of *Montalbanosuchus armadacanthus* (Crocodyliformes, Pelosauridae) from the Turonian-Santonian (Upper cretaceous) of Bauru Basin, Brazil. *Cretac. Res.* 56, 651–661.
- Varricchio, D.J., Martin, A.J., Katsura, Y., 2007. First trace and body evidence of a burrowing, denning dinosaur. *Proc. R. Soc. B* 274, 1361–1368.
- Verde, M., Uchida, M., Jiménez, J.J., Genise, J.F., 2007. A new earthworm trace fossil from paleosols: aestivation chambers from the late Pleistocene Sopas formation of Uruguay. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 243, 339–347.
- Voechies, M.R., 1975. Vertebrate burrows. In: Frey, R.W. (Ed.), *The Study of Trace Fossils: A Synthesis of Principles, Problems, and Procedures in Ichnology*. Springer-Verlag, New York, pp. 325–350.
- Whitaker, R., Barr, B., de Silva, A., Ratnayake, P., 2007. Observations on burrows dug by mugger crocodiles (*Crocodilus palustris*) in Bandula National Park, Sri Lanka. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 104, 19–24.
- Wilson, D.S., 1991. Estimates of survival for juvenile Gopher Tortoises, *Gopherus polyphemus*. *J. Herpetol.* 25, 376–379.

ANEXO II

Teófilo-Guedes GS, Silva ML, Batezelli A, Souza MM (2023). Reconhecendo tocas fósseis da estivação de peixes pulmonados (Sarcopterygii, Dipnoi): icnotaxonomia e paleoambiente. Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia - PALEODEST. Aceito para publicação.

RECONHECENDO TOCAS FÓSSEIS DA ESTIVAÇÃO DE PEIXES PULMONADOS (SARCOPTERYGII, DIPNOI): ICNOTAXONOMIA E PALEOAMBIENTE

GABRIEL TEÓFILO-GUEDES

Departamento de Geologia e Recursos Naturais, Instituto de Geociências, Universidade Estadual de Campinas,
Cidade Universitária Zeferino Vaz, 13083-970, Barão Geraldo, Campinas, SP, Brasil.
gabrielteofiloguedes@gmail.com

MÁRCIO LUIZ DA SILVA

Laboratório de Geologia e Pedologia, Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Sul de Minas
Gerais, Praça Tiradentes, Inconfidentes, 37576-000, MG, Brasil.
marcio.silva@ifsuldeminas.edu.br

ALESSANDRO BATEZELLI

Departamento de Geologia e Recursos Naturais, Instituto de Geociências, Universidade Estadual de Campinas,
Cidade Universitária Zeferino Vaz, 13083-970, Barão Geraldo, Campinas, SP, Brasil.
batezelli@unicamp.br

MARCOS MAGALHÃES DE SOUZA

Laboratório de Zoologia, Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Sul de Minas Gerais, Praça
Tiradentes, Inconfidentes, 37576-000, MG, Brasil.
marcos.souza@ifsuldeminas.edu.br

ABSTRACT – RECOGNIZING LUNGFISH (SARCOPTERYGII, DIPNOI) ESTIVATION BURROWS: ICHNOTAXONOMY AND PALEOENVIRONMENT. Lungfishes first appeared on Earth around 350 million years ago in freshwater environments from Gondwana, since when they suffered harsh adaptations through the geological time, among which, the aestivation capability. Such a behavior keeps preserved in the geological record along the eras and the fossil burrows own a high potential for environmental inferences. From so much we developed this work aiming to (i) gather the records once published on this theme, (ii) to discuss the adopted standard by the authors for interpreting the burrows and their burrowers, and (iii) to discuss the paleoenvironmental significance of the lungfish burrows presenting a model of its probable occurrence in the landscape context. For such a purpose, we made the literature review searching for terms related to the theme, in different basis and pages of scientific journals. We have found 35 articles reporting new occurrences of lungfish burrows, besides uncertain or refuted records, according to ichnotaxonomical parameters. A large proportion of the papers inform about sedimentary facies and paleoenvironmental conditions. Essentially, the records occur in areas of shallow rivers and lakes of a semiarid to subtropical climate, with seasonal humidity variations, but also in coastal environments. Still, from the presented publications, we consider lungfish aestivation burrows to be safe paleoenvironmental indicators.

Keywords: lungfish; aestivation; ichnofossils; ichnotaxonomy; floodplains; semiarid.

RESUMO – Os peixes pulmonados surgiram há 350 milhões de anos em ambientes dulcícolas do Gondwana, desde quando passaram por importantes adaptações para sua sobrevivência ao longo do tempo geológico, dentre as quais, a capacidade de estivação. Esse comportamento fica preservado no registro geológico ao longo das eras na forma de tocas fósseis, que possuem elevado potencial para inferências paleoambientais. A partir de tanto, desenvolveu-se o presente trabalho, visando a (i) reunir os registros já publicados nesse tema, (ii) discutir o critério adotado pelos autores para a interpretação das tocas e seus escavadores, e (iii) discutir o significado paleoambiental das tocas de peixes pulmonados apresentando um modelo de suas prováveis ocorrências no contexto da paisagem. Para tal

propósito foi feita a revisão de literatura, por meio da busca de termos relacionados ao tema, em distintas plataformas e páginas de revistas científicas. Foram encontradas 35 publicações comunicando novas ocorrências de tocas de peixes pulmonados, além de registros incertos ou refutados, segundo parâmetros icnotaxonômicos. Grande parte das publicações informa sobre as fácies sedimentares e condições paleoambientais. Essencialmente, os registros ocorrem em áreas de rios e lagos rasos de clima semiárido a subtropical, com variações sazonais de umidade, mas também em ambientes costeiros, testificando que peixes pulmonados do passado eram tolerantes à água salgada. Ainda, a partir das publicações apresentadas, considera-se que as tocas da estivação de peixes pulmonados são seguros indicadores de paleoambiente.

Palavras-chave: peixes pulmonados; estivação; icnofósseis; icnotaxonomia; planícies de inundação; semiárido.

INTRODUÇÃO

A presença de icnofósseis no registro geológico constitui uma rica base de informações a respeito do modo de vida de animais e plantas do passado e seu estudo é essencial para uma melhor compreensão dos ambientes em que esses organismos viveram (Miller, 2007). Muitos comportamentos e relações ecológicas podem ser compreendidos a partir desses registros, que, em geral, manifestam-se em forma de pistas de pegadas, rizólitos, ninhos, restos de fezes diageneizados, túneis, sulcos, tocas etc. (Bromley, 1996; Buatois & Mángano, 2011). Mais recentemente, um tipo específico de escavação vem sendo cada vez mais reportado ao redor do planeta, geralmente em áreas sedimentares de rios rasos, lagos ou lagunas, em associações de rochas e paleossolos de clima semiárido a subtropical (e.g. Hasiotis & Mitchell, 1993; McCahon & Miller, 2015; Sennikov, 2018). Trata-se de estruturas com forma de um cilindro simples, com seção transversal circular a elíptica, com terminação alargada em forma de gota, cujo interior é geralmente preenchido por lama sem estrutura e as paredes externas apresentam estriações sub-horizontais a inclinadas. Tais icnofósseis são atribuídos à atividade de estivação dos peixes pulmonados (Sarcopterygii: Dipnoi) popularmente conhecidos como peixes pulmonados (Carlson, 1968; Voorhies, 1975; Dubiel et al., 1987; Hasiotis et al., 2007).

Os peixes pulmonados são peixes ósseos surgidos na Era Paleozoica. Atualmente o táxon é composto pelas famílias Ceratodontidae, Protopteridae e Lepidosirenidae. Ceratodontidae

possui uma única espécie vivente, *Neoceratodus fosteri* (Krefft, 1870), que ocorre ao norte da Austrália. Protopteridae é representada pelo gênero *Protopterus*, com as quatro espécies, *P. aethiopicus* Heckel, 1851, *P. amphibius* (Peters, 1844), *P. annectens* (Owen, 1839), e *P. dolloi* Boulenger, 1900; distribuídas no Centro-Sul do continente africano. Lepidosirenidae, também monoespecífica, apresenta *Lepidosiren paradoxa* (Fitzinger, 1837), que se distribui do norte do Brasil ao Paraguai (Nelson, 2006; Helfman et al., 2009).

Das famílias viventes, Ceratodontidae é considerada a mais antiga, o que é testemunhado por feições morfológicas tais como o corpo fusiforme, posição ventral das nadadeiras peitorais e cauda heterocerca, além da ausência de comportamentos mais derivados e complexos tais como cuidado parental e estivação em tocas sob a lama. Nesse caso, durante as estiagens, o gênero *Neoceratodus* se limita a buscar áreas pantanosas para se refugiar e realizar a oviposição no substrato coberto por folhas. Os Lepidosirenidae, por outro lado, durante os períodos de seca, produzem tocas, mordendo o substrato lamacento, rotacinando o corpo e eliminando o material removido, pelas brânquias. Isso é feito com o objetivo de encontrar condições de maior umidade e temperaturas mais amenas, de modo a evitar a desidratação (Shinomiya, 1970; Helfman et al., 2009). O peixe pulmonado tem, então, reduzidas suas taxas metabólicas a fim de poupar energia, num estado em que ele pode permanecer por até muitos meses, até que voltem as chuvas (Voorhies, 1975; Hasiotis & Mitchell, 1993). Assim, a ocorrência das tocas fósseis está associada a paleoambientes semiáridos, de chuvas sazonais.

Além da interpretação paleoambiental, as tocas de peixes pulmonados foram utilizadas para caracterizar associações ecológicas e comportamentais, assim como a evolução do metabolismo no grupo (e.g. McCahon & Miller, 2015). Seu reconhecimento e descrição ainda guarda divergências, sobretudo quanto à identificação dos produtores e do critério adotado para

tanto (e.g. Woodrow & Fletcher, 1969; Hasiotis et al., 1993; Daeschler & Mullison, 2004; Friedman & Daeschler, 2006; Jones, 2008). Portanto, desenvolveu-se o presente trabalho com o objetivo de (i) demonstrar a evolução dos conhecimentos acerca das tocas fósseis da estivação dos peixes pulmonados em diferentes regiões do planeta, (ii) discutir o critério adotado pelos autores para atribuir seus registros de tocas aos peixes pulmonados, e (iii) discutir, à luz da literatura especializada, seu papel como indicadores de paleoambiente.

MATERIAL E MÉTODOS

O presente trabalho foi conduzido entre julho de 2020 e abril de 2021, e consistiu em revisão de literatura sobre tocas da estivação de peixes pulmonados, discussão a respeito do critério utilizado para atribuir as tocas a peixes pulmonados e a construção de um modelo paleoambiental da ocorrência dessas bioturbações no contexto da paisagem. Para a revisão de literatura, foi feita uma busca por artigos tratando das tocas da estivação de peixes pulmonados, publicados ao redor do planeta, em periódicos científicos internacionais e locais. Essa busca foi feita nas plataformas Scholar Google, Scielo, Web of Science e Sci-Hub, além de páginas de periódicos de áreas relacionadas, utilizando-se as palavras “lungfish burrows”, “dipnoi burrows”, “dipnoan burrows”, “vertebrate burrows”, “lungfish ichnology”, “tocas de peixes pulmonados”, “tocas de dipnoicos”, dentre outras combinações de termos. As conclusões trazidas nos artigos encontrados foram confrontadas no sentido de se discutir o critério adotado pelos autores na atribuição de suas tocas reportadas, à estivação dos peixes pulmonados. Para tanto, adaptaram-se as icnotaxobases de Hasiotis et al. (1993, as quais preconizam que as tocas devem apresentar (i) uma arquitetura de cilindro simples, (ii) de orientação vertical a subvertical, (iii) preenchido por lamas e areias sem estrutura, e com paredes apresentando (iv) estriações inclinadas e uma (v) casca nítida de sedimento. Para a criação do modelo paleoambiental, foi criado um bloco

diagrama, situando as tocas no contexto de fácies sedimentares mais plausível da paisagem, tendo como base as informações da literatura especializada.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Tocas da estivação de peixes pulmonados

Ocorrências ao redor do mundo

Ao todo, 35 trabalhos foram publicados reportando tocas fósseis da estivação de peixes pulmonados (Tabela 1), além de outros registros com atribuição considerada incerta quanto aos escavadores ou quanto a serem de origem orgânica ou não. Tais publicações referem-se a distintas localidades do mundo e a diversos períodos geológicos desde o Devoniano. Embora a maioria desses registros seja do Paleozoico dos EUA, há um crescente número para diferentes regiões do mundo e períodos.

Os primeiros registros que suscitaram a discussão sobre o comportamento de estivação de peixes pulmonados no registro fóssil são do Permiano(?) do Condado Eagle, e Formação Chinle (Triássico do Arizona e Utah), dos EUA, tendo sido apresentadas formas cilíndricas e diageneizadas, sem que houvesse convicção de sua natureza biogênica (Gabelman, 1955; Abdel-Gaward & Kerr, 1963). Foram Romer & Olson (1954) que descreveram, no Texas, a primeira estrutura reconhecidamente produzidas por peixes pulmonados para estivação, atribuídas ao gênero *Gnathorhiza* (Figura 1.A). Nos anos seguintes, outras ocorrências se seguiram a essa para o Paleozoico e Mesozoico dos EUA, dentre as quais, a de Vaughn (1964), para o Permiano inferior do Novo México, de tocas contendo câmara terminal, também interpretadas como produto da ação de *Gnathorhiza*. Após, Carrol (1965) comunicou novo registro de escavação para o Carbonífero dos EUA (Figura 1.B), também atribuídas ao mesmo

gênero, devido à semelhança com o material de Romer & Olson (op cit). Essas tocas foram tomadas como evidência de que a estivação aparecera, na história dos vertebrados, muito antes do que se imaginava. Muitas outras ocorrências foram comunicadas nos EUA desde então, para o Devoniano (Woodrow & Fletcher, 1969), Carbonífero (Thomas & Blodgett, 1986; Garcia et al., 2006), Permiano (Carlson, 1968; Shelton, 1971; Olson & Bolles, 1975; Berman, 1976; Dalquest & Carpenter, 1975; Schultze, 1985; Dalquest et al., 1989; LaGarry-Guyon & Wellstead, 1990; Hasiotis et al., 1993; 2002; Huttenlocker et al., 2005; McCahon & Miller, 2015), Triássico (Blodgett, 1983; Gobetz et al., 2006) e Cretáceo (Orsulak, 1997).

Tabela 1. Publicações sobre tocas da estivação de peixes pulmonados.

Publicações	Período e região em que foram encontradas	Presença de ossos	Descrição				
			Orientação	Topo	Base	Diam (cm)	Comp (cm)
Romer & Olson, 1954	Permiano, EUA	sim	vertical	---	arredondada	5,5-10	28-45
Langston, 1963	Carbonífero, Canadá	não	vertical	---	arredondada	8-10	28
Vaughn, 1964	Permiano, EUA	sim	subvertical	dilatado	bulbosa	4,5-6,5	23-28
Carrol, 1965	Carbonífero, EUA	não	vertical	---	---	15	≤41
Carlson, 1968	Permiano, EUA	sim	subvertical	---	arredondada	1-10	---
Woodrow & Fletcher, 1969	Devoniano, EUA	não	vertical	---	arredondada	5-15	≤52
Shelton, 1971	Permiano, EUA	sim	vertical	---	simples	15	30
Olson & Bolles, 1975	Permiano, EUA	sim	subvertical	---	arredondada	1-10	≤50
Berman, 1976	Permiano, EUA	sim	vertical	---	---	3-10	---
*Dalquest & Carpenter, 1975	Permiano, EUA	sim	---	---	---	---	---
Bown, 1982	Paleógeno, Egito	não	vertical	---	arredondada	4-8,6	33-62
Blodgett, 1983	Triássico, EUA	não	subvertical	---	---	2-9	≤130
Schultze, 1985	Permiano, EUA	sim	---	---	---	---	---
O'Sullivan et al., 1986	Devoniano, Irlanda	---	---	---	---	5-17	15-230
Thomas & Boldgett, 1986	Carbonífero, EUA	---	---	---	---	8	---
Dalquest et al., 1989	Permiano, EUA	sim	---	---	bulbosa	5-25	---
LaGarry & Wellstead, 1990	Permiano, EUA	---	---	---	---	---	---
*McAllister, 1992	---	---	---	---	---	---	---
Hasiotis et al., 1993	Permiano, EUA	---	subvertical	---	---	10	≤50
Orsulak, 1997	Cretáceo, EUA	---	vertical	---	bulbosa	6	31
Fernandes & Carvalho, 2002	Devoniano, Brasil	não	vertical	---	---	4-5	13
Hasiotis et al., 2002	Permiano, EUA	sim	vertical	---	bulbosa	1-5	10-30
Huttenlocker et al., 2005	Permiano, EUA	sim	---	---	---	---	---
Gobetz et al., 2006	Triássico, EUA	não	vertical	---	bulbosa	5-7	6-35
*Garcia et al., 2006	Carbonífero, EUA	---	---	---	---	---	---
Surlyk et al., 2008	Cretáceo, Dinamarca	---	subvertical	---	bulbosa	1-8,5	30-45
*Minikh&Minikh, 2011	Permiano, Rússia	---	---	---	---	---	---
Marshall & Rogers, 2012	Cretáceo, Madagascar	---	subvertical	---	bulbosa	5-11	15-6

						0	
Gaillard et al., 2013	Paleógeno, França	---	vertical	---	---	≤17	≤90
Wiest-Krull & Davatzes, 2014	Devoniano, EUA	sim	vertical	---	---	15	45
McCahon & Miller, 2015	Permiano, EUA	sim	---	---	bulbosa	1-5	8-22
Francischini et al., 2018	Permiano, Brasil	não	subvertical, J	---	---	8	62
Sennikov, 2018	Triássico, Rússia	---	---	---	bulbosa	6-10	≤70
Barreto Junior & Fambrini, 2022	Jurássico, Brasil	não	subvertical	---	simples e bulbosa	3-5	≤11
Rangel et al. 2022	Cretáceo, Brasil	sim	subvertical	estreito	bulbosa	32	~35

Convenções: *: trabalho não disponível. ---: indefinido ou sem informação disponível. J: eixo longitudinal recurvado em forma de “J”. Todos os registros apresentam, pelo menos, dois dos critérios propostos por Hasiotis et al. (1993). Aquelas publicações, cuja atribuição a peixes pulmonados foi considerada incerta, não foram considerados na presente relação (modificado de Dubiel et al., 1987).

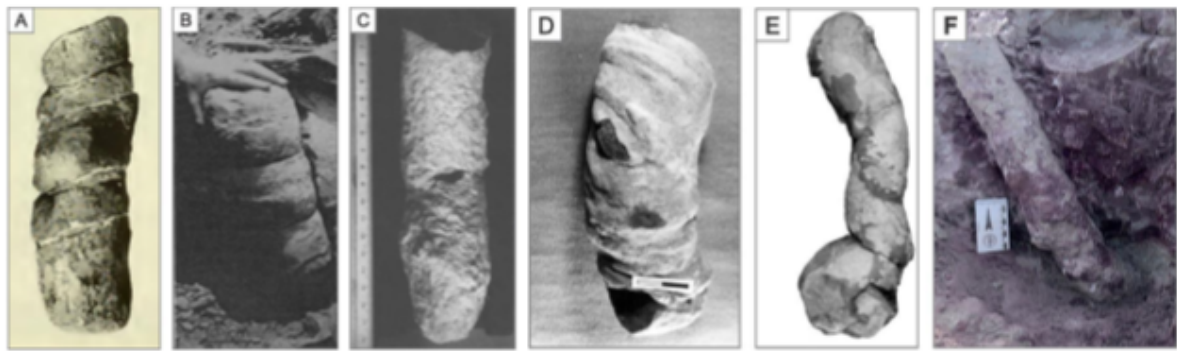


Figura 1. Tocas de peixes pulmonados apresentadas em algumas das publicações aqui discutidas. Todas pelo menos uma das características icnotaxonômicas: forma de cilindro simples, orientação vertical a subvertical, estrias inclinadas, casca de sedimento nas paredes e preenchimento maciço no interior (A. Romer & Olson, 1954; B. Carroll, 1965; C. Dubiel et al., 1987; D. Fernandes & Carvalho, 2002; E. Gobetz et al., 2006; F. Francischini et al., 2018).

Em outras regiões do mundo houve registros para o Devoniano da Irlanda (O'Sullivan et al., 1986); Devoniano, Permiano, Jurássico e Cretáceo do Brasil (Fernandes & Carvalho, 2002; Francischini et al., 2018; Barreto Junior & Fambrini, 2022; Rangel et al., 2022), Permiano e Triássico da Rússia (Minikh & Minikh, 2011; Sennikov, 2018), Permo-Carbonífero do Canadá (Langston, 1963), Cretáceo da Dinamarca (Surlyk et al., 2008), Cretáceo de Madagascar (Marshall & Rogers, 2012), Paleógeno do Egito (Bown, 1982) e Paleógeno da França (Gaillard et al., 2013).

Arquitetura das tocas

Há duas variações morfológicas, uma das quais apresenta-se em forma de cilindro sem variações de diâmetro, desde o topo até a base; o outro exibe uma base amplamente alargada, em forma de gota (Figura 2). O topo frequentemente não se mostra nitidamente definido (Carlson, 1968; Dalquest et al. 1989) e sua vista em corte transversal pode apresentar variações em seção circular, elíptica ou em forma de “8” (Marshall & Rodgers, 2012), o que se aplica tanto para espécies extintas, quanto para os atuais *Protopterus*.

Quanto às suas dimensões, as tocas apresentam diâmetro entre 1 e 25 cm e comprimento muito variável, sendo que as menores registradas possuíam cerca de 6 cm e, as maiores, 130 e 230 cm de comprimento (Blodgett, 1983; O’Sullivan et al., 1986). Hasiotis et al. (1993) consideram que uma das formas de se distinguir tocas de peixes pulmonados daquelas produzidas por lagostins (Crustacea, Astacidea), seria seu comprimento, de tal forma que essas últimas alcançam até muitos metros, diferentemente das tocas de peixes pulmonados, cujo comprimento não deveria ultrapassar 1 m. Assim, ficam descaracterizados os registros de Blodgett (1983) e O’Sullivan et al. (1986) como tocas produzidas por peixes pulmonados, uma vez que apresentam comprimento significativamente maior do que o previsto por Hasiotis et al. (op cit).

Para Voorhies (1975), as tocas de *Gnathorhiza* representaram o acréscimo sob ótica paleoicnológica da então conhecida relação de parentesco próximo desses com os lepidossirenídeos modernos, uma vez que, segundo o autor, o comportamento permanece praticamente inalterado desde sua origem. Há casos de menor previsibilidade, como Gobetz et al. (2006), que descreveram as estruturas de seu achado como apresentando arquitetura helical (Figura 1.E), diferentemente dos demais casos, que apresentam pequena angulação, sem desconfigurar a prevista estrutura de cilindro simples sub-vertical (Hasiotis et al., 1993). A diversidade morfológica apresentada pelas tocas dos peixes pulmonados modernos sugere que o

mesmo se aplicasse às espécies extintas. Assim, as tocas reportadas por Gobetz et al. (op cit) teriam sido as primeiras e únicas até então, a apresentarem tão grande divergência arquitetural das formas básicas conhecidas, de modo que, após analisados os padrões arquiteturais deixados por diferentes escavadores, como insetos, mamíferos e outros, concluiu-se tratar de tocas de peixes pulmonados.

No tocante à arquitetura superficial, as tocas apresentam paredes com estriações sub-horizontais a inclinadas e um revestimento distinto do sedimento adjacente, geralmente composto por lamitos, com possibilidade de haver restos esqueletais. O interior é normalmente, preenchido por arenitos e siltitos, e com maior potencial para abrigar restos dos escavadores, inclusive esqueletos completos, em alguns casos (Carlson, 1968; Olson & Bolles, 1975; Hasiotis et al., 1993).

Comportamento fossorial e estivação

A fossorialidade pode ser reconhecida tanto no registro fóssil quanto em espécies viventes de Dipnoi, de modo que é sabido que o comportamento de estivação conservou-se no grupo desde o Paleozoico. Nesse sentido, a extinta Família extinta Gnathorhizidae Miles, 1977 é reconhecida como a mais proximamente aparentada à moderna Lepidosirenidae. Essa compreensão foi possível a partir de estudos dos ossos do topo do crânio, que apresentam uma sensível diferença entre as espécies de peixes pulmonados; além de estudos filogenéticos e também da capacidade de estivação para ambas as famílias (Carlson, 1968; Kemp et al., 2017).

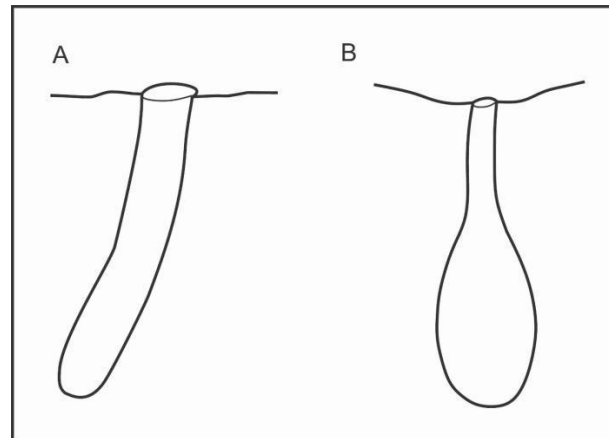


Figura 2. *Variações da arquitetura morfológica das tocas de peixes pulmonados (Baseado em Greenwood, 1987; Hasiotis et al., 1993; Marshall & Rogers, 2012; Francischini et al., 2018).*

Em termos gerais, a análise comparativa entre peixes pulmonados extintos e modernos tem revelado importantes características a respeito do comportamento e biologia desses animais (e.g. Dubiel et al., 1988; Hasiotis et al., 1993; Jones, 2008). Sabe-se, por exemplo, que os lepidossirenídeos modernos produzem suas tocas da estivação em planícies aluviais e margens de lagos. Para tanto, eles mordem o substrato enquanto rotacionam o corpo com movimentos ondulatórios, expelindo o sedimento pelas aberturas branquiais (Carter & Beadle, 1930; Johnels & Svensson, 1954; Bouillon, 1961; Greenwood, 1987; Hembree, 2010).

Como conhecido, as tocas constituem cilindros não ramificados, com terminação bulbosa, onde o escavador permanece convoluto por muitos meses, produzindo grande quantidade de muco pela pele, de modo que o ambiente interno da toca permaneça isolado do ambiente externo e não hajase perda de água. Carlson (1968) interpretou a ausência de feições do topo da toca como possível produto do retrabalhamento da matriz sedimentar circunvizinha. O mesmo ocorre unanimemente nos demais registros (Tabela 1), pelo que se conclui tratar-se de um fenômeno de origem comportamental e não diagenética. Ocorre que, para peixes pulmonados modernos a entrada da toca pode ser preenchida por lama, no caso dos lepidossirenídeos do gênero

Lepidosiren, enquanto representantes do gênero *Protopterus* a mantêm aberta, de modo que possam entrar e sair livremente durante a estivação para respirar quando necessário (Smith, 1930; Bouillon, 1961; Fishman et al., 1992); o mesmo deve ter se aplicado para os gêneros extintos.

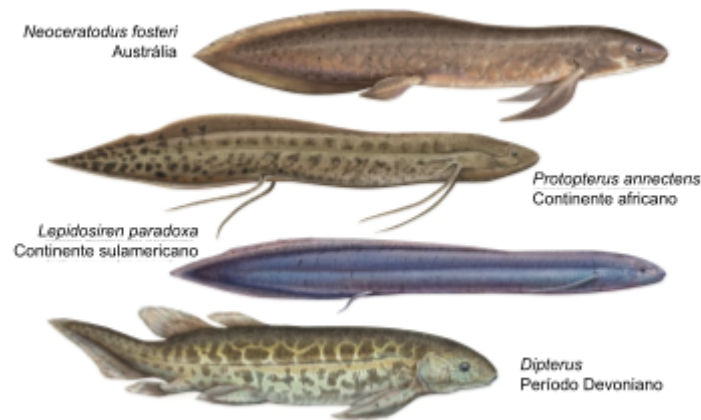


Figura 3. Gêneros de peixes pulmonados vivos e um gênero paleozoico, do Período Devoniano. A comparação entre os morfotipos vivos em relação ao gênero paleozoico demonstra que a evolução do grupo favoreceu a adaptação à fossorialidade, de modo a acentuar o morfotipo fusiforme e caráter vestigial das nadadeiras, sendo que *L. paradoxa*, aparenta a maior especialização dentre os gêneros vivos (Arte de Encyclopædia Britannica).

Quanto à nutrição, os peixes pulmonados perdem até 15% de sua massa corporal, pois não se alimentam durante esse período (Smith, 1930; Janssens, 1964), e o fim do período de estivação é ocasionado pelo retorno das chuvas sazonais, que induz a volta das habituais taxas metabólicas (Johnels & Svennson, 1954; Greenwood, 1987; Hasiotis et al., 1993). Os atuais lepidossirenídeos tem o período de estivação caracterizado pela construção de casulos na lama e no meio de folhas caídas, em planícies de inundação aluviais e margens de lagos, assim escapam da dessecação durante a estação seca (Bouillon, 1961). Anatomicamente, os representantes dessa família apresentam o corpo esguio e alongado, e nadadeiras filiformes, adaptações essas, propícias à estivação (Figura 3, Carter & Beadle, 1930; Sawaya, 1946; Johnels & Svennson, 1954; Romer & Olson, 1954; Greenwood, 1987).

Comparação com peixes pulmonados modernos

Há também pontos de divergência entre tocas de peixes pulmonados extintos e modernos. Por exemplo, Schultze (1985), considera que seu registro apresenta consideráveis diferenças com as tocas produzidas por peixes pulmonados modernos e conclui ainda tratar-se de evidência de que, diferentemente das espécies viventes, registros do Paleozoico apresentam espécies tolerantes à salinidade. Ainda, peixes pulmonados modernos deixam outros tipos de bioturbações no substrato, como o africano *Protopterus*, que produzem tubos em forma de “U” e “T” nos quais costumam nidificar, o que não é conhecido em se tratando das espécies extintas (Hasiotis et al., 1993). Os representantes desse gênero habitam planícies de inundação do Rio Gâmbia, cujo clima sazonal pode testemunhar estações chuvosas de até 5 meses, períodos durante os quais, os peixes pulmonados estão ativos nos rios e pântanos; na estação seca, pelo contrário, tem início o período de estivação (Greenwood, 1987).

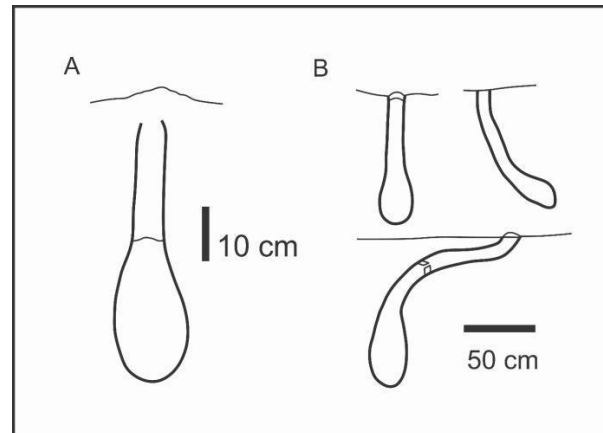


Figura 4. Esquema das tocas de peixes pulmonados modernos. As ilustrações mostram a arquitetura morfológica básica das tocas dos gêneros (A) *Protopterus* e (B) *Lepidosiren* (Baseado em Hasiotis et al., 1993).

Também a respeito dos *Protopterus*, foi observado que naturalmente escavam suas tocas de estivação por meio de mordedura, geralmente posicionam-se com a cauda voltada para o fundo e cabeça à entrada; eventualmente suas tocas podem apresentar câmara terminal (Figura 4A), geralmente nos casos de secas mais severas, de modo que podem permanecer ali por muitos

meses, produzindo grande quantidade de muco, que o auxilia na manutenção da umidade do ambiente interno (Voorhies, 1975; Fishman et al. 1992; Greenwood 1987; Sturla et al. 2002; Hembree, 2010). *Lepidosiren*, por outro lado, apresenta variados padrões na arquitetura morfológica de suas tocas (Figura 4B). Diferentemente, os extintos *Gnathorhiza*, ainda que sejam o grupo extinto mais bem conhecido quanto às tocas da estivação, apresentam somente dois morfotipos (Figura 2A e 3B, Romer & Olson 1954; Carlson 1968; Berman 1976; Hasiotis et al. 1993; Hembree, 2010).

Biogenicidade e icnotaxonomia

Restos esqueléticos x análise da arquitetura

A presença ou não de restos corpóreos no interior das tocas de peixes pulmonados é um ponto de discussão na literatura. McAllister (1988), por exemplo, argumenta que a presença de ossos de um peixe pulmonado dentro de uma toca é a mais conspícua evidência para identificá-lo como escavador da mesma, o que realmente ocorre em algumas das publicações (Romer & Olson, 1954; Carlson, 1968; Berman, 1976; Dalquest & Carpenter, 1975; Thomas & Blodgett, 1986; McAllister, 1988). Na maioria dos casos, porém, não há restos esqueléticos no interior das tocas. Então, a análise da arquitetura da toca se torna um fator essencial para tal, principalmente considerando-se que a proporção de casos de tocas que possuem ossos em seu interior é consideravelmente pequena (Tabela 1). Ainda Andrews (1991), partindo da mesma premissa que McAllister (op cit), considera seu registro como de diagnóstico incerto, afirmando também, que a presença de câmara terminal é também consistente com a atividade de lagostins.

De igual modo, uma sucessão de publicações a respeito do trabalho de Dubiel et al. (1987) demonstra a problemática associada à diagnose de escavadores de tocas. A atribuição

desses icnofósseis a peixes pulmonados, pelos autores (Figura 1.C), foi questionada por McAllister (1988), que apontou a ausência de restos esqueléticos como fonte de dúvida na ocorrência, para uma atribuição acurada. Dubiel et al. (1988), por outro lado, argumenta que a revisão crítica tão somente reitera a ausência de ossos, não oferecendo, qualquer hipótese alternativa para a natureza das estruturas; reafirmando assim, a partir de estudos comparativos com tocas de peixes pulmonados modernos, além de interpretações paleoclimáticas, que a ocorrência de Dubiel et al. (1987) terá sido corretamente atribuída à atividade de estivação de peixes pulmonados. Hasiotis et al. (1989), todavia, por meio de abordagem icnotaxonômica, demonstraram finalmente, que as referidas tocas eram mais similares a registros já conhecidos de lagostins do que de peixes pulmonados. Ainda Hasiotis & Mitchel (1993) associaram a maior parte das tocas encontradas na região do Platô do Colorado, em Utah, EUA, à atividade de crustáceos, e não de peixes pulmonados. Isso teria sido ignorado por Dubiel et al. (1987; 1988), que, além de não terem reportado ocorrências de somatofósseis de peixes pulmonados no mesmo contexto sedimentar, não apresentaram também, as feições arquiteturais características das tocas desses animais.

Em discussão similar, Toledo & Bertini (2005) consideraram duvidosa a atribuição do icnofóssil descrito por Fernandes & Carvalho (2002), de seu , à atividade de estivação de peixes pulmonados (Figura 1.D). Os autores argumentaram que o fato de tratar-se de uma estrutura única, fragmentada e sem a presença de restos esqueléticos, deve impossibilitar tal atribuição com confiabilidade; não oferecendo, contudo, uma análise arquitetural detalhada tal que pudesse refutar o achado. Todavia, os próprios Fernandes & Carvalho (2002) ponderaram, em suas conclusões, que a ausência de somatofósseis poderia ser considerado fator de incerteza e deixam em aberto a conclusão quanto ao táxon escavador.

Também Daeschler & Mullison (2004) e Friedman & Daeschler, (2006) questionaram o achado de Woodrow & Fletcher (1969) no sentido de que teria sido incorretamente interpretado como de tocas de peixes pulmonados, pela mesma razão, qual seja, a ausência de restos corpóreos. Jones (2008), porém, partindo da constatação de que a presença de ossos não constitui fator essencial para tal diagnóstico, e considerando o critério de Hasiotis et al. (1993), confirmou que o material de Woodrow & Fletcher (1969) fora corretamente atribuído ao táxon. Jones (op cit) revisou ainda o registro cretáceoico de Orsulak (1997), cuja atribuição a peixes pulmonados julgou duvidosa, por não ter havido descrição detalhada, além de apresentarem maior variação na orientação e sinuosidade na forma, assim como aparente ramificação, características não esperadas para tocas de peixes pulmonados.

Classificação icnotaxonômica

Um grande avanço, na direção de se estabelecer um padrão conceitual e científico no estudo das tocas de peixes pulmonados, deu-se com os primeiros esforços para sua classificação icnotaxonômica. Foram O'Sullivan et al. (1986) quem primeiro propuseram a classificação de tais registros como *Beaconites barreti*. Hasiotis et al. (2002), demonstraram a necessidade de que novo icnogênero fosse criado para abrigar as escavações de peixes pulmonados. As publicações seguintes não apresentaram similar preocupação, de modo que somente Gaillard et al. (2013) e Francischini et al. (2018) fizeram menção à toponímia Hypichnia em seus manuscritos. Entretanto, Jones (2008), foi quem estabeleceu o icnogênero *Hypero euthys* Jones & Hasiotis, 2008 para as tocas de peixes pulmonados, caracterizando-o como escavações verticais a subverticais, em forma de bastão cilíndrico, com terminação bulbosa e estriações subhorizontais na parede, afirmando ainda que os demais registros conhecidos de tocas de estivação de peixes pulmonados devem ser representados pelo mesmo icnogênero.

Quanto a seu registro, na Formação Castkill, Devoniano tardio dos EUA, Jones (2008) propôs a icnoespécie *Hypero euthys teichonomos*. Jones (op cit), ao propor *H. teichonomos*, analisou diferentes materiais anteriormente descritos e sugeriu que as demais variações conhecidas de tocas de peixes pulmonados deveriam ser consideradas diferentes icnoespécies de *Hypero euthys*. Mais tarde, Lucas et al. (2010) revisaram os materiais de Gobetz et al. (2006), e propuseram a classificação *Redondarefugium abercrombieorum*, sem, no entanto, fazer menção à contribuição de Jones (2008). Considerando que a revisão de Jones (2008) esteja correta, pelo princípio da prioridade do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN), o icnogênero *Redondarefugium* seria sinonímia de *Hypero euthys*, e as tocas de Gobetz et al. (2006) deveriam ser submetidas a nova revisão de icnoespécie. Desde então, somente Wiest-Krull & Davatzes (2014) fizeram menção à icnotaxonomia das tocas de peixes pulmonados, tendo registrado nova ocorrência da mesma icnoespécie, *H. teichonomos*, também para a Fm. Castkill.

Biogenicidade e diagnóstico incertos

A literatura traz ainda, casos de escavações de origens diferentes daquelas produzidas por peixes pulmonados, ou mesmo de origem indefinida. Nesse sentido, Marshall & Rogers (2012) ressaltam que a existência das tocas no contexto deposicional implica em deformações na matriz sedimentar em até alguns centímetros ao redor das bioturbações. Há, porém, estruturas de origem inorgânica, referidas como concreções tubulares, interpretadas como produzidas pela atividade de nascentes diageneizadas (Gabelman, 1955) e alteração hidrotermal (Abdel-Gaward & Kerr, 1963); e há, ainda, estruturas de origem orgânica, cujos táxons produtores são considerados incertos pelos autores (Andrews, 1991; Bordy & Krummeck, 2016). Essas ocorrências são assumidas aqui como não produzidas por peixes pulmonados, dadas as divergências gerais

apresentadas em relação à maioria dos registros conhecidos e ainda, em relação aos critérios icnotaxonômicos.

As estruturas de Gabelman (1955) apresentam evidências de fluxo de água no interior, orientação predominantemente horizontal (raramente vertical, apenas conectando os tubos horizontais), e acentuadas variações de diâmetro. Esses autores citam ainda muitos trabalhos reportando material similar, o que, fuge, contudo, ao escopo do presente trabalho. Abdel-Gaward & Kerr (1963) apresentam “tubos silicificados” em afloramentos da Formação Chinle, Permiano dos EUA, cuja origem atribuem à ação hidrotermal. A atribuição a uma fonte inorgânica foi questionada posteriormente, por Dubiel et al. (1987), que, comparando o citado registro aos seus novos icnofósseis, concluiu que esses teriam sido produzidos por peixes pulmonados, interpretação não compartilhada pelos autores do presente manuscrito.

Quanto às referidas escavações biogênicas, Andrews (1991) apresenta um sítio de tocas em forma de bastão cilíndrico, verticais a subverticais, com nítido envoltório, preenchimento maciço e distinto do material ao redor, mas sem feições arquiteturais na parede, em função de fatores diagenéticos (Tabela 1). A mais bem preservada estrutura possui ainda a base dilatada em câmara. A partir desse conjunto de feições o autor reconhece a possível produção por peixes pulmonados. Há, contudo, outros aspectos que demonstram o contrário, por exemplo, a hipótese de que 2 dois tubos poderiam ter estado unidos pelo topo, a ramificação em “Y” na base de um dos tubos, o que não é conhecido em outros relatos de tocas de peixes pulmonados extintos.

Quanto à dilatação na base, é mencionado no próprio trabalho, que trata-se de feição esperada também para crustáceos de água doce. Os icnofósseis descritos por Bordy & Krummeck (2016), por sua vez, apresentam um conjunto de feições de difícil diagnóstico, a ponto de os autores deixarem em aberto a atribuição entre peixes pulmonados, lagostins, anfíbios

lisorofídeos e terápsidos. A orientação das tocas varia de vertical a subhorizontal, a seção é predominantemente circular e não há câmara ou qualquer alargamento na base ou estriações na parede externa (Tabela 1). As tocas de peixes pulmonados, sob ótica icnotaxonômica, mostram orientação vertical a subvertical, nenhuma ramificação, seção predominantemente elíptica, frequentemente apresentam câmara ou ligeira dilatação na base e estriações quase horizontais na parede externa (Hasiotis et al., 1993). Ainda Krapovickas et al. (2013) e Xing et al. (2017) apresentam assembleias de tocas com certas similaridades aos registros de peixes pulmonados, inclusive quanto a seu contexto paleoambiental; diferenças na seção transversal de ambos os registros, assim como em orientação e outros detalhes levaram os autores a considerarem tetrápodes como os mais prováveis escavadores dessas tocas.

Estivação e paleoambiente

Implicações paleoambientais das tocas da estivação de peixes pulmonados

Existe um abundante registro paleoicnológico para ambientes continentais, todavia uma pequena quantidade relacionada ao comportamento de estivação de vertebrados (Hembree, 2010). A maior parte dos vertebrados escavadores explora ambientes que não ficam preservados no registro geológico, tais como áreas mais elevadas e com solos bem drenados, reduzindo as chances de preservação. Os peixes pulmonados constitui um dos grupos que foge a essa regra (e.g. Voorhies, 1975). Ainda, a esse respeito, Voorhies (op cit) deduz que a presença de tocas de vertebrados é menos comum na literatura científica do que nas rochas sedimentares, por limitações, sobretudo, de ordens tafonômica e metodológica. O autor observa ainda, a partir daquele contexto de desenvolvimento do conhecimento sedimentológico, que até então, pouco cuidado os pesquisadores demonstravam pouco cuidado com a descrição e análise da matriz

sedimentar adjacente às tocas, tal que pouco se extraía de informação quanto à relação do escavador com a bioturbação e com o substrato.

Hoje se sabe que a interpretação de tocas como abrigos para estivação no registro paleoicnológico, depende da presença de feições sedimentares que indicam períodos sazonais de maior e menor umidade (Hembree, 2010). Além disso, a partir da análise da sedimentologia e da arquitetura das tocas podem-se inferir aspectos do paleoclima, paleogeografia, paleoidrologia e paleoecologia (Hasiotis & Mitchell, 1993).

As condições ambientais mais propícias para a estivação são aquelas com elevadas temperaturas e baixa precipitação. Relação que é bem exemplificada pelo no Permiano da América do Norte, para o qual muitos registros de escavações da estivação de vertebrados continentais, já foram feitos (Hasiotis et al., 2002; Hembree, 2010; Hembree et al., 2004). Voorhies (1975) considerou que a presença de tocas da estivação de peixes pulmonados, associada a outros diversos fatores constitui forte evidência da condição de aridez sazonal em diversas áreas da América do Norte durante o Permiano. Outrossim, o autor (op cit) reforçou que outros desses achados, relativos ao Carbonífero da porção leste do continente, representaram ainda uma mudança na antiga compreensão de condições climáticas uniformemente úmidas.

Há diferentes argumentos para demonstrar que esse grupo de icnofósseis está associado à estivação de peixes pulmonados. A presença de restos esqueléticos e marcas deixadas pelas nadadeiras nas paredes das tocas, a grande similaridade entre os icnofósseis e tocas da estivação de peixes pulmonados modernos, assim como a ocorrência das tocas em concentradas aglomerações ao longo de um mesmo estrato evidenciando que grandes quantidades de indivíduos produziam escavações num mesmo contexto ambiental. Essa Esta última propriedade, somada à usual associação de feições como gretas de ressecção, evaporitos e rizólitos,

demonstram que essas ocorrências se devem a eventos periódicos de seca. Ainda a existência de estratos sobrepostos com essas bioturbações, é indicativo de regime sazonal de sucessivos períodos de seca (Hembree, 2010). Voorhies (1975) defendeu que as tocas fósseis da estivação de peixes pulmonados permitem afirmar que tal comportamento permanecera inalterado por mais de 300 milhões de anos, além de constituírem testemunho autóctone da história de vida e morte de populações de peixes pulmonados extintos. O autor predisse ainda que futuros achados de idade ainda mais antiga, deveriam apontar para a origem da estivação nos peixes pulmonados durante o Devoniano, período crítico para a evolução do grupo.

Tocas foram usadas para interpretar o passado geológico

Historicamente, as primeiras correlações entre tocas de peixes pulmonados com o contexto paleoambiental foram feitas já por Romer & Olson (1954), apontando que seu registro reafirmava o conhecimento tido até então sobre o clima do Texas paleozoico, marcado por crescente aridização com variações sazonais de chuva. Depois, Carlson (1968) propôs uma interpretação paleoambiental de deposição de sedimentos finos característicos de planície de inundação ou margem de lago, em que a toca então descrita, teria sido produzida por um dipnoico também para fins de estivação e proteção contra predadores, num regime de secas sazonais. Foi ainda Carlson (op cit) quem primeiro descreveu o comportamento dos peixes pulmonados de se posicionarem verticalmente sobre a cauda dentro da toca durante a estivação, o que foi reafirmado mais tarde por Dalquest et al. (1989).

Já em dolomitos da Formação Wellington, Permiano dos EUA, Shelton (1971) observou o empilhamento de camadas contendo tocas de peixes pulmonados, interpretadas como sucessivos eventos sazonais de períodos mais úmidos e secos. Similarmente, Berman (1976), concluiu seu estudo constatando, além da ampla distribuição de *Gnathorhiza*, também seu papel como

indicador de climas marcados por secas sazonais. Ainda, o achado constituiu evidência paleoicnológica de que tais condições ambientais e climáticas se teriam estabelecido primeiro naquela localidade do Permiano dos EUA, diferentemente do que antes se pensava.

Posteriormente, Bown (1982) descreveu, para a Formação Jebel Qatrani, Paleógeno do Egito, icnofósseis diversos, associados a ambiente deposicional fluvial, com comunidade vegetal típica de áreas pantanosas de mangues costeiros, de clima tropical a subtropical de chuvas de monção. O'Sullivan et al. (1986) trouxeram, para a Bacia de Munster, Devoniano Superior da Irlanda, análise de fácies incidente num contexto paleoambiental de rios efêmeros com áreas de inundação, reafirmando o conhecimento já tido previamente a respeito daquela localidade. Os autores (op cit) fizeram ainda associação entre o comportamento dos peixes pulmonados para escavação e relacionam-no com aquele demonstrado pelas espécies viventes. Dentre outras observações, apontaram o fato de as ocorrências referirem-se a ambientes de clima semiárido, com secas sazonais. Thomas & Blodgett (1986) comunicaram a primeira ocorrência de tocas de peixes pulmonados para a Formação Breathitt, Carbonífero Superior dos EUA, assumindo tratar-se de evidência de condições climáticas semiáridas. Para tanto, os autores correlacionaram o achado a estudos prévios utilizando dados paleobotânicos e paleoclimáticos. Aparecem elementos de arquitetura sedimentar interpretados como depósitos de crevasse, lençóis de areia e rios meandantes.

Já os depósitos das formações Chinle e Dolores, Triássico Superior dos EUA (Dubiel et al., 1987), continham fácies continentais características de canais de rios e planícies de inundação, mantos de areia, áreas de lagos, pântanos e deltas. A partir daí, os autores inferiram ambiente de clima semiárido com oscilações sazonais de umidade e temperatura, tomando ainda, a abundância dos supostos icnofósseis como indício de relativa estabilidade nas condições

ambientais ao longo do tempo de deposição das unidades litoestratigráficas. Os autores ponderam, a partir de uma ótica comparativa com os *Protopterus* viventes, que o paleoambiente das formações Chinle e Dolores, caracterizado por áreas de lagos e pântanos, teria também apresentado clima sazonalmente variado, consistentemente ainda com estudos anteriores citados pelos autores.

O trabalho de Hasiotis et al. (1993) reiterou que os achados relacionados ao Permiano e Triássico dos EUA se referem ao mesmo contexto deposicional e paleoambiental, de área continental com sistemas de rios e lagos, e períodos secos alternados com chuvas sazonais, o que é sustentado por dados paleomagnéticos, além de estudos faciológicos, de arquitetura das tocas e do registro fóssil associado, que traz, além de peixes pulmonados, também lagostins. Os autores, observando aspectos da morfologia arquitetural e superficial de tocas de peixes pulmonados e lagostins extintos e modernos, demonstraram a estreita relação entre icnofósseis, seus produtores e o paleoambiente. Orsulak (1997), a partir da análise de fácies, constatou ambiente de clima com períodos alternados entre seco e úmido, reiterando tratar-se de registro típico para de peixes pulmonados.

O registro de Hasiotis et al. (2002) refere-se a um contexto paleoambiental terrestre e de água doce, de topografia deprimida, com paleossolos mal drenados, distribuídos em uma sequência de transição entre um clima semiárido a monção, no Grupo Chase, Permiano do Kansas. Também a ocorrência descrita por Wiest-Krull & Davatzes (2014), remete a ambiente sedimentar de planície de inundação, com arranjo de arenitos e lamitos, característico de eventos periódicos de cheias. Huttenlocker et al. (2005), ao analisar as assembleias fósseis de jazigos do Permiano continental dos EUA, concluíram, a partir da predominância de espécies estivadoras, incluindo a ocorrência de tocas do gênero *Gnathorhiza*, ser aquele, um paleoambiente de clima

sazonal, já afirmado anteriormente por meio de outras fontes. Os autores reafirmaram a ideia de que tais condições climáticas teriam influenciado a biota naquela localidade. Gobetz et al. (2006), em tocas do Grupo Chinle, Permiano dos EUA, observaram feições de oxirredução características de ambiente com variações sazonais de umidade em tocas do Grupo Chinle, Permiano dos EUA. Surlyk et al. (2008) concluíram, a partir da integração entre a mineralogia, palinomorfos, estruturas sedimentares e arquitetura de seus icnofósseis, que seu registro constitui uma assembleia de tocas de peixes pulmonados e de lagostins, num ambiente de fundo de lago ou pântano, com períodos intermitentes de seca, no Membro Skyttegård, Cretáceo Inferior da Dinamarca. Jones (2008) considera considerou que a presença de *Hypero euthys teichonomos* na Formação Castkill, Permiano superior da Pensilvânia, constitui um importante elemento na reconstrução do paleoclima e paleobiota locais, dado seu elevado número, consideravelmente superior àquele de fósseis corpóreos de peixes pulmonados. Também Jones (2008), comparando tocas fósseis da Formação Castkill, do Triássico dos EUA, com aquelas de lepidossirenídeos modernos, aponta considerável similaridade entre a morfologia das estruturas e interpreta equivalente similaridade para o comportamento de estivação. Marshall & Rogers (2012) atribuíram às variações da seção transversal das tocas, entre circular, elíptica e em forma de “8”, somado à aglomeração de estruturas, ranhuras nas paredes e sinais de oxidação, como evidências de serem essas, estruturas de estivação. Esses autores reconheceram, ainda, que a elevada concentração de estruturas localizadas reforça o conhecimento tido até então, acerca do paleoambiente da Formação Maevarano, Cretáceo Superior de Madagascar, no sentido de ter sido aquele, paleoambiente de região seca, com clima de variações sazonais entre seco e úmido. Marshall & Rogers (op cit) salientam que a perda de massa corpórea e redução das taxas metabólicas influenciam a saída da toca, no sentido de que o corpo do animal deve deformar menos o sedimento adjacente à toca; e apontam que a presença de aglomerações de mais de 100

tocas de peixes pulmonados constitui uma das mais conspícuas evidências do paleoambiente do Cretáceo Superior do nordeste de Madagascar, como um complexo pantanoso marcado por períodos de severas secas.

Já no Oligoceno do sudeste da França, Gaillard et al. (2013) interpretaram que a presença das tocas indica os períodos de seca na planície de inundação, ao longo do limite da bacia de mar raso, além de representar a confirmação de ideias prévias sobre as condições paleoambientais da localidade. Note-se, por fim, que as secas representadas pelas tocas estão ainda associadas à aridização crescente durante a chegada do Oligoceno.

McCahon & Miller (2015), por sua vez, comunicaram a ocorrência de vasta assembleia de tocas, com múltiplas sobreposições de camadas de bioturbações, indicando sucessivos períodos de seca ao longo dos anos. A grande quantidade de tocas com restos esqueléticos no interior sugere períodos prolongados de seca, de tal modo que a umidade não voltasse a tempo de reativar o metabolismo dos animais e, esses, frente ao severo estresse hídrico e nutricional, morreriam no interior dos abrigos. A assembleia encontra-se associada a rizólitos, em um contexto deposicional de sucessivos horizontes de paleossolos característicos de clima semiárido de chuvas de monção, em paleoambiente costeiro, do Permiano dos EUA.

Na Formação Rio do Rasto, Permiano Médio da Região Sul do Brasil, Francischini et al. (2018) descreveram detalhadamente a segunda e última ocorrência de tocas de peixes pulmonados da América Latina (Figura 1.F). Uma vez mais, a análise de fácies sedimentares e paleossolos remete a paleoambiente lacustre de clima quente e seco com variações sazonais, na então região sudoeste do Pangeia. Esse estudo é ainda suportado por datação absoluta e dados bioestratigráficos previamente produzidos. O cenário descrito pela análise de fácies é interpretado pelos autores como evidência de um período do Paleozoico brasileiro marcado por crise biótica

relacionada à escassez de água. No mesmo ano (2018), Sennikov (2018) descreveu o segundo sítio de tocas de peixes pulmonados para o Triássico Médio da depressão Cis-Urais, das Montanhas Urais, Oeste oeste da Rússia. O paleoambiente de fácies de depósitos de canal em área costeira, é interpretado pelos autores como evidência de clima de secas sazonais, característico da ocorrência dos peixes pulmonados estivadores. A partir da ausência de restos corpóreos nas tocas, os autores concluem que as secas periódicas provavelmente teriam tido curta duração, de modo que não incidiriam em mortandade das populações no interior das tocas. Os autores interpretam ainda, que a conhecida riqueza biótica do Triássico região de dos Cis-Urais teria criado as condições apropriadas para abrigar numerosas populações de consumidores, assim como os peixes pulmonados.

Peixes pulmonados paleozoicos estiveram à beira-mar: tolerância à salinidade

Em se tratando de ambientes marinhos, Schultze (1985) discutiu as condições paleoambientais das localidades de seu registro interpretando as tocas de peixes pulmonados (dentre outros vertebrados) ali encontradas, como um recurso para passar pelas mudanças ambientais, quando das oscilações de maré, o que foi questionado mais tarde, por Cunningham & Dickinson (1996), considerando o estudo citado, insuficiente em detalhes para tais conclusões. Esse trabalho de Schultze (op cit) representou o primeiro achado de tocas de peixes pulmonados em ambiente marinho, nos depósitos costeiros do Megaciclotema Wreford, Permiano Inferior dos EUA.

A maioria dos peixes pulmonados do paleozoico, sobretudo do Devoniano, eram espécies marinhas (Schultze & Chorn, 1997), e, similarmente ao atual *Neoceratodus*, não apresentavam o comportamento de estivação, justificando o registro de tocas relativamente pobre. Cunningham & Dickinson (1996), correlacionando a exposição subaérea, formação de paleossolos, elementos de

arquitetura sedimentar e as tocas da estivação de peixes pulmonados, apontam-nos como *proxies* de um padrão paleoclimático de sucessivos períodos de maior e menor umidade, propondo, a partir da hipótese de variações cíclicas da influência marinha, que a consequente mudança na salinidade implicaria que as populações de vertebrados variassem ao longo do ano, pois seriam, principalmente estenohalinas.

Cunningham & Dickinson (op cit) apresentam variações sazonais de umidade inseridas num contexto de maior e menor influência marinha em planícies costeiras no Paleozoico dos EUA. Nesse mesmo sentido, Schultze & Chorn (1997) demonstram que seu registro refere-se a tocas de espécie tolerante à salinidade, típica de ambiente de topografia deprimida, entretanto com capacidade para transitar entre áreas de planícies de maré, planícies costeiras e canais de rios de água doce.

Na Formação Ponta Grossa, Devoniano do Brasil, Fernandes & Carvalho (2002), tendo comunicado o primeiro caso de uma toca fóssil de peixe pulmonado na América Latina, trouxeram a interpretação de um paleoambiente de planície de maré, da supra-maré, com períodos intermitentes de estiagem. Os autores reforçam que a maior parte dos antecedentes referia-se a áreas continentais de ambientes dulcícolas, enquanto seu registro dera-se em uma unidade geológica de origem marinha.

Ainda com respeito da tolerância dos peixes pulmonados paleozoicos à salinidade, Pardo et al. (2014) reafirma sua presença em nichos marinhos, sobretudo em áreas de recifes de corais e estuários, mas também crescentemente em ecossistemas dulcícolas. Assim, a diminuição da biomineralização nos peixes pulmonados desde o Devoniano pode ser indício da migração desses organismos de ambientes marinhos a dulcícolas, em resposta ao baixo risco de predação por inimigos naturais dotados de mandíbulas suficientemente fortes para tal.

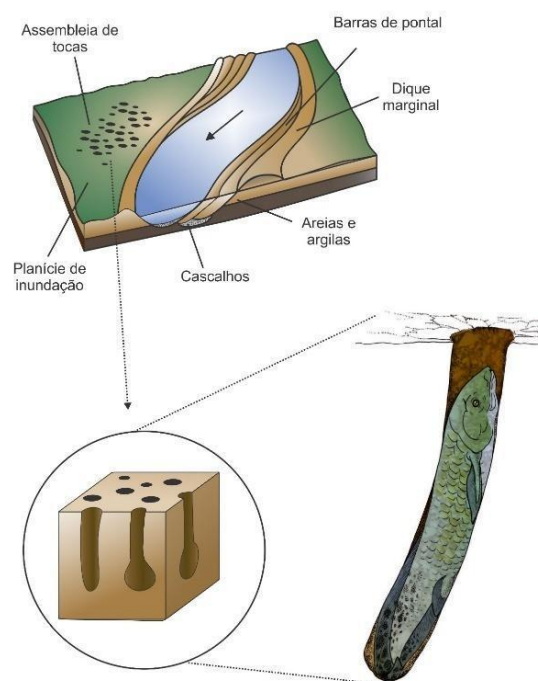


Figura 5. Modelo paleoambiental da ocorrência de tocas da estivação de peixes pulmonados no contexto da paisagem (Baseado em Hasiotis et al., 1993; Hembree, 2010; McCahon & Miller, 2015; Nascimento et al., 2017; Francischini et al., 2018).

Tocas de peixes pulmonados e o Mesozoico Brasileiro

Os dois registros mais recentes de que se tem notícia de tocas de peixes pulmonados se referem ao Mesozoico Brasileiro, respectivamente Jurássico Superior da Bacia do Araripe (Barreto Junior & Fambrini, 2022) e Cretáceo Superior da Bacia Bauru (Rangel et al., 2022). O primeiro caso (Barreto Junior & Fambrini op cit), referente a um sistema fluvial da Floresta Petrificada Cariri (Formação Missão Vellha), constitui testemunho paleoicnológico de que o paleoambiente dessa unidade litoestratigráfica apresentava umidade suficiente para formar canais e planícies de inundação durante as chuvas, com pronunciados períodos de seca, que exigiam da biota, recursos homeostáticos tais como a estivação. Note-se ainda, que essa é a primeira ocorrência de tocas de peixes pulmonados do Gondwana mesozoico, de modo que amplia o conhecimento de tal comportamento ao longo do tempo geológico. No outro registro, o

paleoambiente de lagos e rios rasos de baixa energia, com clima semiárido do Cretáceo Superior da Bacia Bauru, é reafirmado por mais uma ocorrência de estivação (Rangel et al. op cit), que se soma a evidências de escavação também para termorregulação de outros grupos, tais como crocodilos baurussuquídeos (Vasconcellos & Carvalho, 2006) e esfagessaurídeos (Martinelli et al., 2019), lagostins (Nascimento et al., 2017), e quelônios (Teófilo-Guedes et al., 2022).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

As publicações aqui discutidas, que traziam dados sobre o paleoambiente, apresentam padrão sedimentológico previsível. As ocorrências passam em áreas de topografia plana e deprimida, ora em planícies de inundação e fundos de rios e lagos em contexto continental, ora em áreas de lagunas e estuários de regiões costeiras. Predominam fácies areníticas e lamíticas intercaladas com perfis de paleossolos, indicando condições climáticas semiáridas com padrão sazonal de umidade (Figura 5).

A partir da revisão de literatura, conclui-se que (i) muitos dos trabalhos apresentados mostram abordagens distintas de descrição das tocas fósseis de peixes pulmonados, enquanto a abordagem icnotaxonômica traz parâmetros mais tangíveis. Conclui-se também que (ii) considerável parte dos registros apresentados não correspondem aos critérios icnotaxonômicos, o que sugere que devam ser revisados. Finalmente, a revisão da literatura no presente tema mostra que (iii) as tocas fósseis constituem seguros indicadores paleoambientais.

AGRADECIMENTOS

Ao CNPq pela bolsa de MSc a G.T.G. (processo 132617/2020-0) e bolsas de Produtividade em Pesquisa para A.B. (processo 310734/2020-7). Os autores agradecem ao IG/Unicamp, pelo suporte à execução do projeto do qual provém o presente manuscrito.

REFERÊNCIAS

- Abdel-Gawad, A.M. & Kerr, P.F. 1963. Alteration of Chinle siltstone and uranium emplacement, Arizona and Utah. *Geol. Soc. America Bull.*, **74**:23-46.
- Amemiya, C.T.; Alföldi, J. & Lee A.P. et al. 2013. The African coelacanth genome provides insights into tetrapod evolution. *Nature*, 496:311–316. doi:10.1038/nature12027.
- Andrews, J.E. 1991. Unusual nonmarine burrows from the Middle Jurassic of Scotland. *Ichnos*, **1**:247-253. doi:10.1080/10420949109386359
- Appudurai, A. 2016. The Lungfishes from a Historical Perspective: How Humans See the Other. *Otherness: Essays and Studies*, **5**:79-110.
- Barreto Junior, A.M. & Fambrini, G.L. 2022. First Mesozoic lungfish aestivation burrows of West Gondwana (Late Jurassic of Araripe Basin, northeastern Brazil). *Journal of South American Earth Sciences*, **119**:104028. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2022.104028>
- Berman, D.S. 1976. Occurrence of *Gnathorhiza* (Osteichthyes: Dipnoi) in aestivation burrows in the Lower Permian of New Mexico with description of a new species. *Journal of Paleontology*, **50**:1034-1039.
- Blodgett, R.H. 1983. Depositional environments of the Upper Triassic Dolores Formation, southwestern Colorado. *Geol. Soc. America, Abst. w. Progr.*, **15**:285.
- Blodgett, R.H. 1984. Nonmarine depositional environments and paleosol development in the Upper Triassic Dolores Formation, southwestern Colorado. In: 37th ANNUAL MEETING ROCKY MOUNTAIN SEE., 1984. *Field Trip Guidebook*, Colorado, Geol. Soc. America, p. 46-92.
- Bordy, E.M. & Krummeck, W.D. 2016. Enigmatic continental burrows from the Early Triassic transition of the Katberg and Burgersdorp formations in the main Karoo Basin, South Africa. *PALAIOS*, **31**:389–403. doi:<https://doi.org/10.2110/palo.2016.021>
- Bouillon, J. 1961. The lungfish of Africa. *Natural History*, **70**:57-76.
- Bown, T.M. 1982. Ichnofossils and rhizoliths of the nearshore fluvial Jebel Qatrani Formation (Oligocene), Fayum Province, Egypt. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **40**:255-309.
- Breder Jr., C.M. & Rosen, D.E. 1966. *Modes of reproduction in fishes*. T.F.H. Publications, USA, 941p.
- Bromley, R.G. 1996. *Trace fossils: biology, taphonomy and applications*. 2^aed. Denmark: Springer-Science Business Media, B.V.
- Buatois, L. & Mángano, M.G. 2011. *Ichnology: organism-substrate interactions in space and time*. 1^aed. Cambridge, Cambridge University Press.
- Carroll, R.L. 1965. Lungfish burrows from the Michigan coal basin. *Science*, **148**:963–964.
- Carlson, K.J. 1968. The skull morphology and estivation burrows of the Permian lungfish *Gnathorhiza serrata*. *J. Geol.*, **76**:641–663.
- Carter, G.S. & Beadle, L.C. 1930. Notes on the habits and development of *Lepidosiren paradoxa*. *Journal of the Linnean Society Zoology*, **37**:197–203.
- Cunningham, C.R. & Dickson, E.D. 1996. Distribution of Kansas Permo-Carboniferous vertebrate assemblages as a function of wet and dry seasons. *Trans. Kansas Acad. Sci.*, **99**:16-28.
- Daeschler, E.B. & Mullison, C.F. 2004. Using the latex peel method to collect and cast a Late Devonian lungfish from the Catskill Formation in Pennsylvania. *The Mosasaur*, **7**:1-8.
- Dalquest, W.W. & Carpenter, R.M. 1975. A new discovery of fossil lungfish burrows. *Tex. J. Sci.*, **26**:611.
- Dalquest, W.W.; Kocurko, M.J. & Grimes, J.V. 1989. Aspects of the postcranial skeleton of the Lower Permian lungfish, *Gnathorhiza*. *J. Paleont.*, **63**:919-930
- Dubiel, R.F., Blodgett, R.H. & Bown, T.M. 1987. Lungfish burrows in the Upper Triassic Chinle and Dolores formations, Colorado Plateau. *Journal of Sedimentary Petrology*, **57**:512-521.
- Dubiel, R.F., Blodgett, R.H. & Bown, T.M. 1988. Lungfish burrows in the Upper Triassic Chinle and Dolores formations, Colorado Plateau: Reply. *Journal of Sedimentary Petrology*, **58**:367-369.

- Fernandes, A.C.S. & Carvalho, I.S. 2002. Uma provável escavação de dipnoico na Formação Ponta Grossa, Devoniano da Bacia do Paraná. *Arquivos do Museu Nacional*, **60**:207–211.
- Fishman, A.P.; Galante, R.J.; Winokur, A. & Pack, A.I. 1992. Estivation in the African Lungfish. *Proceedings of the American Philosophical Society*. **136**:61–72.
- Fox, H. 1989. Tail skin of the dipnoan *Neoceratodus* larva: fine structure and differentiation. *J. Zool. Lond.*, **217**:213–226.
- Francischini, H.; Dentzien-Dias, P.; Guerra-Sommer, M.; Menegat, R.; Santos, J.O.S.; Manfroi, J. & Schultz, C.L. 2018. A middle Permian (Roadian) lungfish aestivation burrow from the Rio do Rastro Formation (Paraná Basin, Brazil) and associated U-Pb dating. *PALAIOS*, **33**:69–84.
doi:<http://dx.doi.org/10.2110/palo.2017.050>
- Friedman, M. & Daeschler, E.B. 2006. Late Devonian (Famennian) lungfishes from the Catskill Formation of Pennsylvania, USA. *Paleontology*, **49**:1167–1183. *doi*:[10.1111/j.1475-4983.2006.00594.x](https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2006.00594.x)
- Gabelman, J.W. 1955. Cylindrical Structures in Permian(?) Siltstone, Eagle County, Colorado. *The Journal of Geology*, **63**. *doi*:[10.2307/30080171](https://doi.org/10.2307/30080171)
- Gaillard, C.; Olivero, D. & Chebance, M. 2013. Probable aestivation burrows from the Eocene/Oligocene transition in south-eastern France and their palaeoenvironmental implications. *Palaeoworld*, **22**:52–67. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2012.12.001>
- Garcia, W.; Storrs, G. & Greb, S. 2006. Lungfish burrows from the Mississippian (Chesterian) of north-western Kentucky. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **26**:65A.
- Giles, J.M.; Soreghan, M.J.; Benison, K.C.; Soreghan, G.S. & Hasiotis, S.T. 2013. Lakes, loess, and paleosols in the permian Wellington Formation of Oklahoma, U.S.A.: implications for paleoclimate and paleogeography of the midcontinent. *Journal of Sedimentary Research*, **83**:825–846. *doi*:[10.2110/jsr.2013.59](https://doi.org/10.2110/jsr.2013.59)
- Gobetz, K.; Lucas, S.G. & Lerner, A.J. 2006. Lungfish burrows of varying morphology from the Upper Triassic Redonda Formation, Chinle Group, Eastern New Mexico. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, **37**:140–146.
- Greenwood, P.H. 1987. The natural history of african lungfishes. In: Bemis, W.E., Burggren, W.W. & Kemp, N.E. (eds.) *The biology and evolution of lungfishes*. J. Morphology Supplement, **1**:63–179.
- Hasiotis, S.T. & Michelle, C.E. 1989. Lungfish burrows in the Upper Triassic Chinle and Dolores formations, Colorado Plateau- discussion- New evidence suggests origin by a burrowing decapod crustacean. *Journal of Sedimentary Petrology*, **59**:871–875.
- Hasiotis, S.T. & Mitchell, C.E. 1993. A comparison of crayfish burrow morphologies: Triassic and Holocene fossil, paleo and neoichnological evidence, and the identification of their burrowing signatures. *Ichnos*, **2**:291–314. *doi*:[10.1080/10420949309380104](https://doi.org/10.1080/10420949309380104)
- Hasiotis, S.T., Mitchell, C.E. & Dubiel, R.F. 1993. Application of morphologic burrow interpretations to discern continental burrow architects: Lungfish or crayfish? *Ichnos*, **2**:315–333. *doi*:[10.1080/10420949309380105](https://doi.org/10.1080/10420949309380105)
- Hasiotis, S.T.; Miller, K.B. & McCahon, T.J. 2002. Burrows of the lungfish *Gnathorhiza* within paleosols of the lower Permian (Wolfcampian) of eastern Kansas: a unique paleoenvironmental setting and justification for a new ichnotaxon. *GSA Abstr. Prog.* **34**:212.
- Hasiotis, S.T.; Platt, B.F.; Hembree, D.I. & Everheart, M.J. 2007. The trace-fossil record of vertebrates. In: Miller III, W. (ed.) *Trace Fossils - Concepts, Problems, Prospects*. Amsterdam, Elsevier Press. p. 196–218.
- Helfman, G.S.; Collette, B.B.; Facey, D.E. & Bowen, B.W. 2009. *The diversity of fishes - Biology, evolution and ecology*. 2nd ed. New Jersey, John Wiley & sons, Inc., Hoboken. p.231–260.
- Hembree, D.I. 2010. Aestivation in the fossil record: evidence from ichnology. In: C.A. Navas, C.A. & J.E. Carvalho (eds.) *Aestivation: Molecular and Physiological Aspects*. Berlin, Springer-Verlag, p. 245–262. *doi*:[10.1007/978-3-642-02421-4_12](https://doi.org/10.1007/978-3-642-02421-4_12)
- Hembree, D.I.; Martin, L.D. & Hasiotis, S.T. 2004. Amphibian burrows and ephemeral ponds of the Lower Permian Speiser Shale, Kansas: Evidence for seasonality in the midcontinent. January 2004
PalaeogeographyPalaeoclimatologyPalaeoecology, **203**:127–152. *doi*:[10.1016/S0031-0182\(03\)00664-3](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(03)00664-3)
- Huttenlocker, A.K.; Pardo, J.D. & Small, B.J. 2005. An earliest Permian nonmarine vertebrate assemblage from the Eskridge Formation, Nebraska. In: Lucas, S.G.; K.E. Zeigler. *The nonmarine Permian*. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin. eds. No. 30.
- Johansen, K. 1968. Air-breathing fishes. *Sci. Amer.*, **219**:102–111.
- Johnels, A.G. & Svensson, S.O. 1954. On the biology of *Protopterus annectens* (Owen). *Arkiv Zool.*, **7**:131–164.
- Jones, W.T. 2008. Ichnotaxonomy and paleoenvironmental analysis of trace fossils in the Late Devonian Catskill Formation, North-Central Pennsylvania, USA. Department of Geology of the University of Kansas, M.Sc. thesis, 251 p.

- Joss, J.M.P. 2006. Lungfish evolution and development. *Gen Comp Endocrinol.*, **148**:285.
doi:10.1016/j.ygcen.2005.10.010.
- Kemp, A.; Cavin, L. & Guinot, G. 2017. Evolutionary history of lungfishes with a new phylogeny of post-Devonian genera. *PalaeogeographyPalaeoclimatologyPalaeoecology*, **471**:209-219. doi:10.1016/j.palaeo.2016.12.051
- Krapovickas, V.; Mancuso, A.C.; Marsicano, A.A.; Domnanovich, N.S. & Schultz, C.L. 2013. Large tetrapod burrows from the Middle Triassic of Argentina: a behavioural adaptation to seasonal semi-arid climate? *Lethaia*, **46**:155-169. doi:10.1111/j.1502-3931.2012.00329.x
- LaGarry-Guyon, H.E. & Wellstead, C. 1990. New Permian vertebrate localities in the Eskridge Formation, Richardson County, Nebraska. *Proceedings of the One-Hundredth Annual Meeting of the Nebraska Academy of Science*. p. 61-62
- Langston, W.W. 1963. Fossil vertebrates and the Late Paleozoic red beds of Prince Edward Island. *Nat. Mus. Can. Bull.*, **187**:1-36.
- Lüling, K.H. Lungfish: fish. *Encyclopædia Britannica*. <https://www.britannica.com/animal/lungfish>. Accessed 28 February 2023.
- Marshall, M.S. & Rogers, R.R. 2012. Lungfish burrows from the Upper Cretaceous Maevarano Formation, Mahajanga Basin, northwestern Madagascar. *PALAIOS*, **27**:857-866. <https://doi.org/10.2110/palo.2012.p12-018r>
- McAllister, J.A. 1988. Lungfish burrows in the Upper Triassic Chinle and Dolores formations, Colorado Plateau—Comments on the recognition criteria of fossil lungfish burrows: Discussion. *Journal of Sedimentary Petrology*, **58**:365-367.
- McAllister, J.A. 1992. *Gnathorhiza* (Dipnoi) life aspects, and lungfish burrows. *Academia* (Tallinn), **1**:91-105.
- McCahon, T.J. & Miller, K.B. 2015. Environmental significance of lungfish burrows (*Gnathorhiza*) within Lower Permian (Wolfcampian) paleosols of the US midcontinent. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **435**:1-12. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2015.05.032>
- Miller, W. 2007. *Trace Fossils - Concepts, Problems, Prospects*. Amsterdam, Elsevier Press. p. 196-218.
- Minikh, A.V. & Minikh, M.G. 2011. Dipnoan burrows as an indicator of physiographic conditions of sedimentation conditions in the Middle and Late Permian of southeastern European Russia, *Izv. Vyssh. Uchebn. Zaved. Geol. Razved.*, **2**:6-11.
- Nelson, J.S. 2006. *Fishes of the world*. 4thed. John Wiley &sonz, Inc., Hoboken, New Jersey. p. 461-464.
- Olson, E.C. & Bolles, K. 1975. Permo-Carboniferous fresh water burrows. *Fieldiana Geol.*, **33**:271-290.
- Orsulak, M. 1997. A lungfish burrow in Late Cretaceous Upper Capping Sandstone Member of the Wahweap Formation Cockscomb area, Grand Staircase-Escalante National Monument, Utah. *Geological Society of America Abstracts with Programs*, **39**:43.
- O'Sullivan, M.J.; Cooper, M.A.; MacCarthy, I.A.J. & Forbes, W.H. 1986. The paleoenvironment and deformation of *Beaconites*-like burrows in the Old Red Sandstone at Gortabinná, SW Ireland. *Journal of the Geological Society, London*, **143**:897-906.
- Pardo, J.D.; Huttenlocker, A.K. & Small, B.J. 2014. An Exceptionally Preserved Transitional Lungfish from the Lower Permian of Nebraska, USA, and the Origin of Modern Lungfishes. *PLoS ONE*, **9**. e108542. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0108542>
- Rangel, C.C.; Francischini, H.; Rodrigues, S.C.; Netto, R.G.; Buck, P.B.; Sedorko, D. A possible lungfish burrow in the Upper Cretaceous Adamantina Formation (Bauru Basin, Brazil) and its paleoecological and paleoenvironmental significance. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **25**:167-179. doi:10.4072/rbp.2022.3.01
- Rodewald, K.; Stangl, A. & Braunitzer, G. 1984. Primary structure, biochemical and physiological aspects of hemoglobin from south american lungfish (*Lepidosirenparadoxus*, dipnoi). *Hoppe Seylers Z Physiol Chem.*, **365**:639-49. doi:10.1515/bchm2.1984.365.1.639.
- Romer, A.S. & Olson, E.C. 1954. Aestivation in a Permian lungfish. *Breviora Mus. Comp. Zool.*, **30**:1-8.
- Sawaya, P. 1946. Sobre a biologia de alguns peixes de respiração aérea (*Lepidosirenparadoxae Arapaima gigas*). *Boletins da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras - Zoologia*, **11**:255-285.
- Sennikov, A.G. 2018. Lungfish (Dipnoi) Burrows from the Triassic of the Southern Cis-Urals. *Paleontological Journal*, **52**:1408-1411. doi:10.1134/S003103011812016X
- Shelton, J.W. 1971. Lungfish burrows in Dolomite of the Wellington Formation. *Oklahoma Geology Notes*, **31**:50.
- Schultze, H.P. 1985. Marine to onshore vertebrates in the Lower Permian of Kansas and their paleoenvironmental implications. *Univ. Kans. Paleontol. Contrib. Pap.*, **113**:1-18.

- Shinomiya, N. 1970. Biologia de Tambaji-Mboya - *Lepidosiren paradoxa* (Fitz, 1836) - peixe dipnoico e metabolismo da glicose. Departamento de Fisiologia Geral, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, D.Sc. thesis.
- Smith H.W. 1930. Metabolism of the lung-fish, *Protopterus aethiopicus*. J. Biol. Chem., **88**:97-130.
- Sturla M., Paola, P.; Carlo, G.; Angela, M.M. & Maria, U.B. 2002. Effects of induced aestivation in *Protopterus annectens*: a histomorphological study. J Exp Zool, **292**:26-31.
- Surlyk, F.; Milàn, J. & Noe-Nygaard, N. 2008. Dinosaur tracks and possible lungfish aestivation burrows in a shallow coastal lake; lowermost Cretaceous, Bornholm, Denmark. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **267**:292–304.
- Toledo, C.E.V. & Bertini, R.J. 2005. Occurrences of the fossil dipnoiformes in Brazil and its stratigraphic and chronological distributions. Revista Brasileira de Paleontologia, **8**:47-56
- Thomas, T.M. & Blodgett, R.H. 1986. Depositional environments of lungfish burrows, Pennsylvanian Breathitt Formation, northeastern Kentucky. Ohio J. Sci., **86**:9.
- Vaughn, P.P. 1964. Evidence of aestivating lungfish from the Sangre de Cristo Formation, Lower Permian of northern New Mexico. Contributions in Science Los Angeles, **80**:2.
- Voorhies, M.R. 1975. Vertebrate Burrows. In: Robert W. Frey. *The Study of Trace Fossils: A Synthesis of Principles, Problems, and Procedures in Ichnology*. Springer. pp 325-350
- Wiest L.A. & Krull-Davatzes, A.E. 2014. Filled burrows fill gaps in the rock record: an example from a Late Devonian lungfish burrow and host rock, Catskill Formation, Lycoming County, Pennsylvania. In: GSA NORTHEASTERN SECTION - 49TH ANNUAL MEETING. Lancaster, PA.
- Woodrow, D.L. & Fletcher, F.W. 1969. Devonian dipnoan aestivation cylinders. Geological Society of America Special Papers, **121**:283–284.
- Xing, L.; Peng, G.; Klein, H.; Ye, Y.; Jiang, S.; Burns, M.E. & Ran, H. 2017. Middle Jurassic tetrapod burrows preserved in association with the large sauropod *Omeisaurus jiaoi* from the Sichuan Basin, China, Historical Biology, **29**:931-936. doi:10.1080/08912963.2016.1263627