



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

GABRIEL TEOFILO-GUEDES<sup>1</sup>   
MÁRCIO LUIZ DA SILVA<sup>2</sup>   
ALESSANDRO BATEZELLI<sup>1</sup>   
MARCOS MAGALHÃES DE SOUZA<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Geologia e Recursos Naturais, Instituto de Geociências, Universidade Estadual de Campinas, Cidade Universitária Zeferino Vaz, 13083-970, Barão Geraldo, Campinas, SP, Brasil.

<sup>2</sup>Laboratório de Geologia e Pedologia, Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Sul de Minas Gerais, Praça Tiradentes, Inconfidentes, 37576-000, MG, Brasil.

<sup>3</sup>Laboratório de Zoologia, Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Sul de Minas Gerais, Praça Tiradentes, Inconfidentes, 37576-000, MG, Brasil.

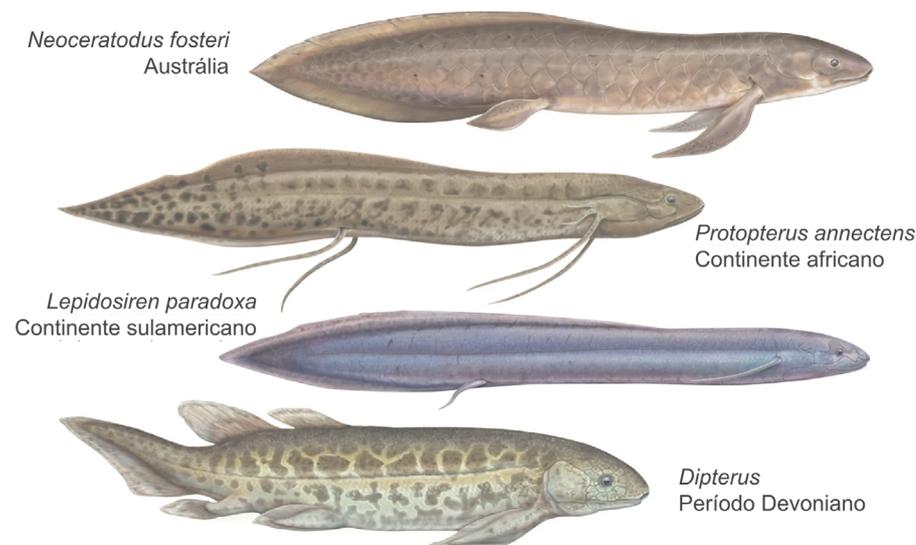
[gabrielteofiloguedes@gmail.com](mailto:gabrielteofiloguedes@gmail.com), [marcio.silva@ifsuldeminas.edu.br](mailto:marcio.silva@ifsuldeminas.edu.br), [batezelli@unicamp.br](mailto:batezelli@unicamp.br), [marcos.souza@ifsuldeminas.edu.br](mailto:marcos.souza@ifsuldeminas.edu.br)

\*Autor Correspondente: [gabrielteofiloguedes@gmail.com](mailto:gabrielteofiloguedes@gmail.com)

doi: 10.4072/paleodest.2022.37.77.06

Recebido em: 09 de dezembro de 2022

Aceito em: 10 de março de 2023



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

GABRIEL TEOFILU-GUEDES<sup>1\*</sup> 

MÁRCIO LUIZ DA SILVA<sup>2</sup> 

ALESSANDRO BATEZELLI<sup>1</sup> 

MARCOS MAGALHÃES DE SOUZA<sup>3</sup> 

<sup>1</sup>Departamento de Geologia e Recursos Naturais, Instituto de Geociências, Universidade Estadual de Campinas, Cidade Universitária Zeferino Vaz, 13083-970, Barão Geraldo, Campinas, SP, Brasil.

<sup>2</sup>Laboratório de Geologia e Pedologia, Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Sul de Minas Gerais, Praça Tiradentes, Inconfidentes, 37576-000, MG, Brasil.

<sup>3</sup>Laboratório de Zoologia, Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Sul de Minas Gerais, Praça Tiradentes, Inconfidentes, 37576-000, MG, Brasil.  
*gabrielteofiloguedes@gmail.com, marcio.silva@ifsuldeminas.edu.br, batezelli@unicamp.br, marcos.souza@ifsuldeminas.edu.br*

\*Autor Correspondente: *gabrielteofiloguedes@gmail.com*

## 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 indicadores seguros de paleoambiente.

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

## ABSTRACT

**Recognizing lungfish (Sarcopterygii, Dipnoi) aestivation 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.

## 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 grupo 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 como, por exemplo, o 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, rotacionando 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, o presente trabalho foi desenvolvido 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; (v) uma 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

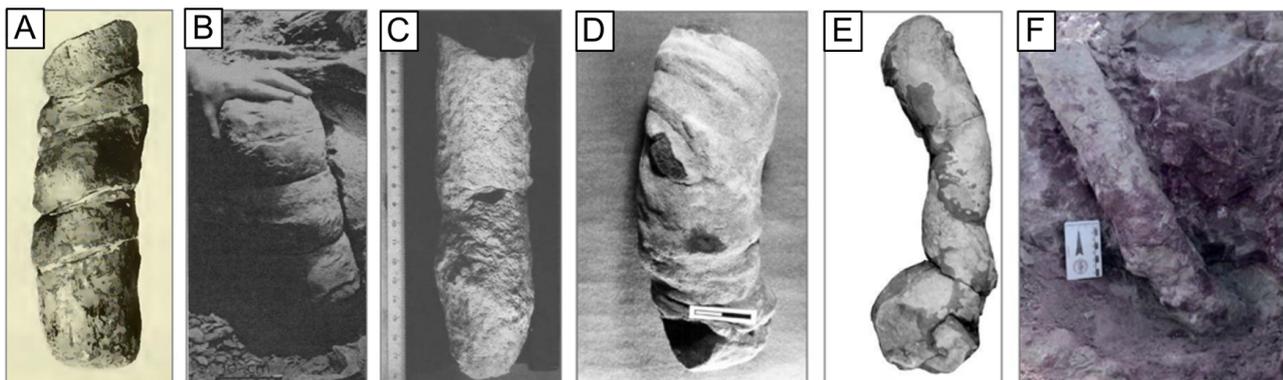
### Tocas da estivação de peixes pulmonados

#### 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 das informações 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 contexto 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). Romer & Olson (1954) foram os que descreveram, no Texas, a primeira estrutura reconhecidamente produzida por peixes pulmonados para estivação, atribuídas ao gênero *Gnathorhiza* (Figura 1A). 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 1B), também atribuídas ao mesmo gênero, devido à semelhança com o material de Romer & Olson (1954). 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).

Em outras regiões do mundo ocorre 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).



**Figura 1.** Exemplos de tocas de peixes pulmonados apresentadas em algumas das publicações aqui discutidas. Todas apresentam 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, F.

**Figure 1.** Lungfish burrows presented in some of the papers discussed herein. All of them present, at least, one of the ichnotaxonomical characteristics: simple shaft shaped, vertical to sub-vertical orientation, inclined striations and a lining over the walls, and a massive filling. Modified of: A, Romer & Olson, 1954; B, Carroll, 1965; C, Dubiel *et al.*, 1987; D, Fernandes & Carvalho, 2002; E, Gobetz *et al.*, 2006; F, F.

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 <i>et al.</i> (1986)	Devoniano, Irlanda	-	-	-	-	5-17	15-230
Thomas & Boldgett (1986)	Carbonífero, EUA	-	-	-	-	8	-
Dalquest <i>et al.</i> (1989)	Permiano, EUA	sim	-	-	bulbosa	5-25	-
LaGarry & Wellstead (1990)	Permiano, EUA	-	-	-	-	-	-

Tabela 1. Cont.

Publicações	Período e região em que foram encontradas	Presença de ossos	Descrição				
			Orientação	Topo	Base	Diam (cm)	Comp (cm)
*McAllister (1992)	–	–	–	–	–	–	–
Hasiotis <i>et al.</i> (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 <i>et al.</i> (2002)	Permiano, EUA	sim	vertical	–	bulbosa	1–5	10–30
Huttenlocker <i>et al.</i> (2005)	Permiano, EUA	sim	–	–	–	–	–
Gobetz <i>et al.</i> (2006)	Triássico, EUA	não	vertical	–	bulbosa	5–7	6–35
*Garcia <i>et al.</i> (2006)	Carbonífero, EUA	–	–	–	–	–	–
Surlyk <i>et al.</i> (2008)	Cretáceo, Dinamarca	–	subvertical	–	bulbosa	1–8,5	30–45
*Minikh & Minikh (2011)	Permiano, Rússia	–	–	–	–	–	–
Marshall & Rogers (2012)	Cretáceo, Madagascar	–	subvertical	–	bulbosa	5–11	15–60
Gaillard <i>et al.</i> (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 <i>et al.</i> (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 <i>et al.</i> (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).

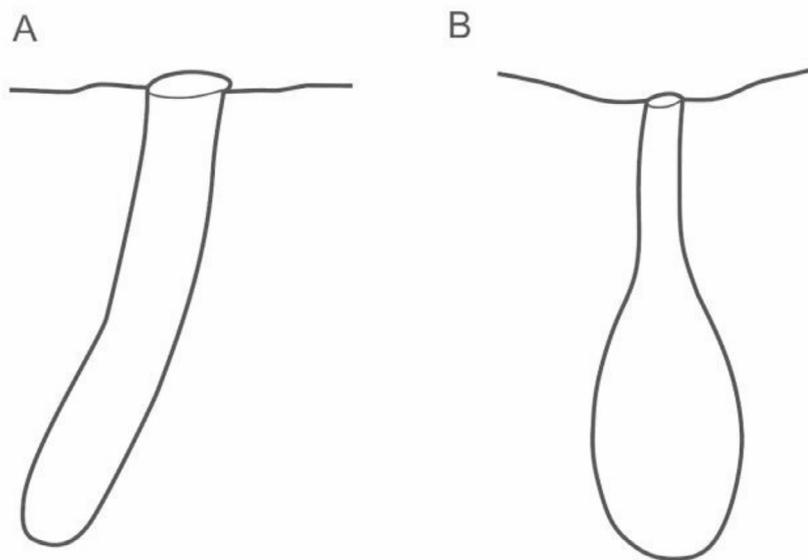
### Arquitetura das tocas

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.* (1993).

Para Voorhies (1975), as tocas de *Gnathorhiza* representaram o acréscimo sob óptica 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 a sua origem. Há casos de menor previsibilidade, como em Gobetz *et al.* (2006), que descreveram as estruturas de seu achado como apresentando arquitetura helical (Figura 1E), 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 deve ser aplicado às espécies extintas. Assim, as tocas reportadas por Gobetz *et al.* (2006) 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 esqueléticos. 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).



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

**Figure 2.** Variations in the morphological architecture of lungfish burrows (Based on Greenwood, 1987; Hasiotis *et al.*, 1993; Marshall & Rogers, 2012; Francischini *et al.*, 2018).

### Comportamento fossorial e estivação

A fossorialidade pode ser reconhecida tanto no registro fóssil quanto em espécies viventes de peixes pulmonados, de modo que é sabido que o comportamento de estivação se conservou no grupo desde o Paleozoico. Nesse sentido, a extinta família 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 da capacidade de estivação para ambas as famílias (Carlson, 1968; Kemp *et al.*, 2017).

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 & Svennson, 1954; Bouillon, 1961; Greenwood, 1987; Hembree, 2010).

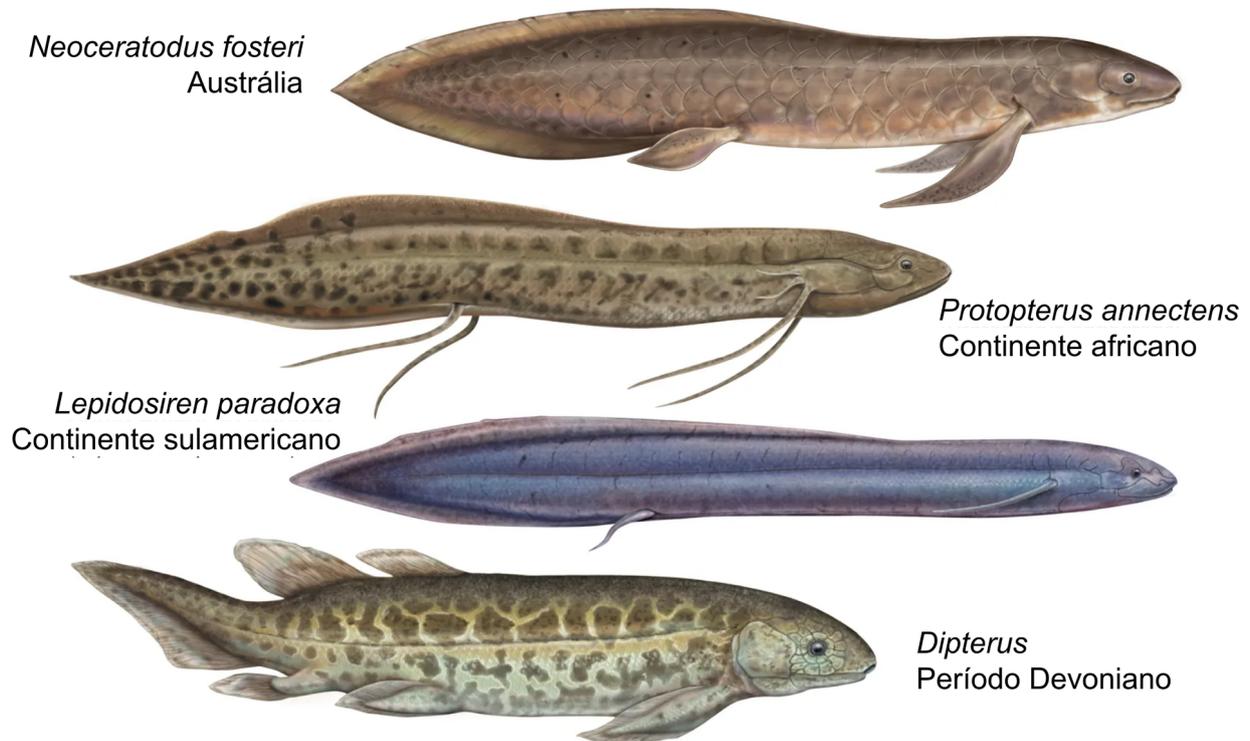
Como conhecido, as tocas constituem cilindros não ramificados, com terminação bulbosa, onde o escavador permanece convoluto por muitos meses, produzindo grande quantidade de muco pela pele, de modo que o ambiente interno da toca permaneça isolado do ambiente externo e não haja perda de água. Carlson (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. 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), e o mesmo deve ter se aplicado para os gêneros extintos.

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 têm 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

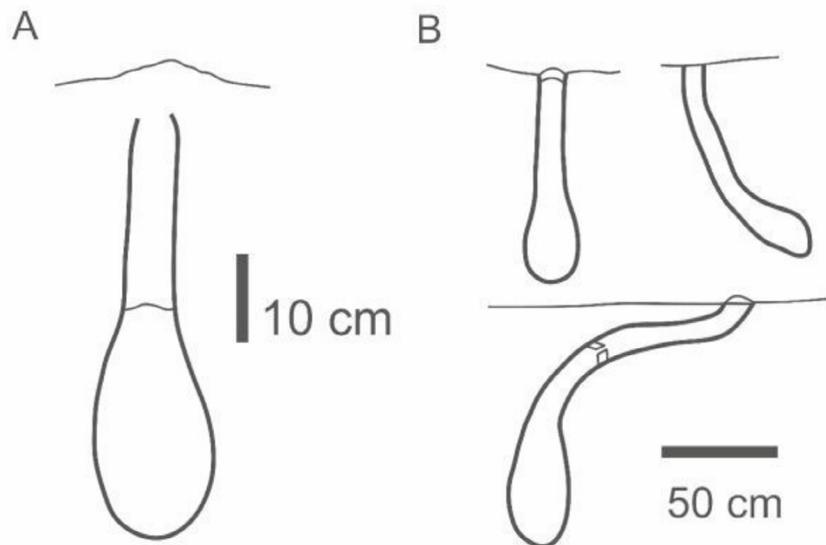
Há também pontos de divergência entre tocas de peixes pulmonados extintos e modernos. Por exemplo, Schultze (1985) considera que seu registro apresenta consideráveis diferenças com as tocas produzidas por peixes pulmonados modernos e conclui ainda tratar-se de evidência de que, diferentemente das espécies 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 cinco 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).

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).



**Figura 3.** Gêneros de peixes pulmonados vivos e um gênero paleozóico, do Período Devoniano. A comparação entre os morfotipos vivos em relação ao gênero paleozóico 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).

**Figure 3.** Living lungfish genera and one Paleozoic genus, from Devonian Period. Comparison between the living morphotypes in relation to the living ones demonstrates the group evolution favored their fossorial adaptation so that it strengthened the fusiform morphotype and vestigial character of fins, being *L. paradoxa* the probable specialized among the living genera (Art extracted from Encyclopædia Britannica)



**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).

**Figure 4.** Graphical scheme on modern lungfish burrows. The drawings show the basic morphological architecture of burrows of **A**, *Protopterus* and **B**, *Lepidosiren* genera (Based on Hasiotis *et al.*, 1993).

## 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 (1988), considera seu registro como de diagnóstico incerto, afirmando também, que a presença de câmara terminal é 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 1C), 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, argumentam 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 arquitetônicas características das tocas desses animais.

Em discussão similar, Toledo & Bertini (2005) consideraram duvidosa a atribuição do icnofóssil descrito por Fernandes & Carvalho (2002) à atividade de estivação de peixes pulmonados (Figura 1D). Os autores argumentaram que o fato de se tratar de uma estrutura única, fragmentada e sem a presença de restos esqueléticos, impossibilita tal atribuição com confiabilidade; não oferecendo, contudo, uma análise arquitetônica 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 deixaram 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 (2008) revisou ainda o registro do Cretáceo 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 e 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 um 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 cilindro, 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*, analisando diferentes materiais anteriormente descritos e sugerindo 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 referido a icnoespécie *H. teichonomos*, também para a Formação 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 diagenizadas (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. Gabelman (1955) cita 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, concluíram 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 cilindro, 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 Andrews (1991) reconhece a possível produção por peixes pulmonados. Há, contudo, outros aspectos que demonstram o contrário, por exemplo, a hipótese de que 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 se trata 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 diagnose, 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 a óptica 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 associações de tocas com certas similaridades aos registros de peixes pulmonados. O contexto paleoambiental, diferenças na seção transversal de ambos os registros, assim como em orientação e outros detalhes levaram Krapovickas *et al.* (2013) e Xing *et al.* (2017) 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 constituem um dos grupos que foge a essa regra (*e.g.*, Voorhies, 1975). Ainda, a esse respeito, Voorhies (1975) 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, 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, paleohidrologia e paleoecologia (Hasiotis & Mitchell, 1993).

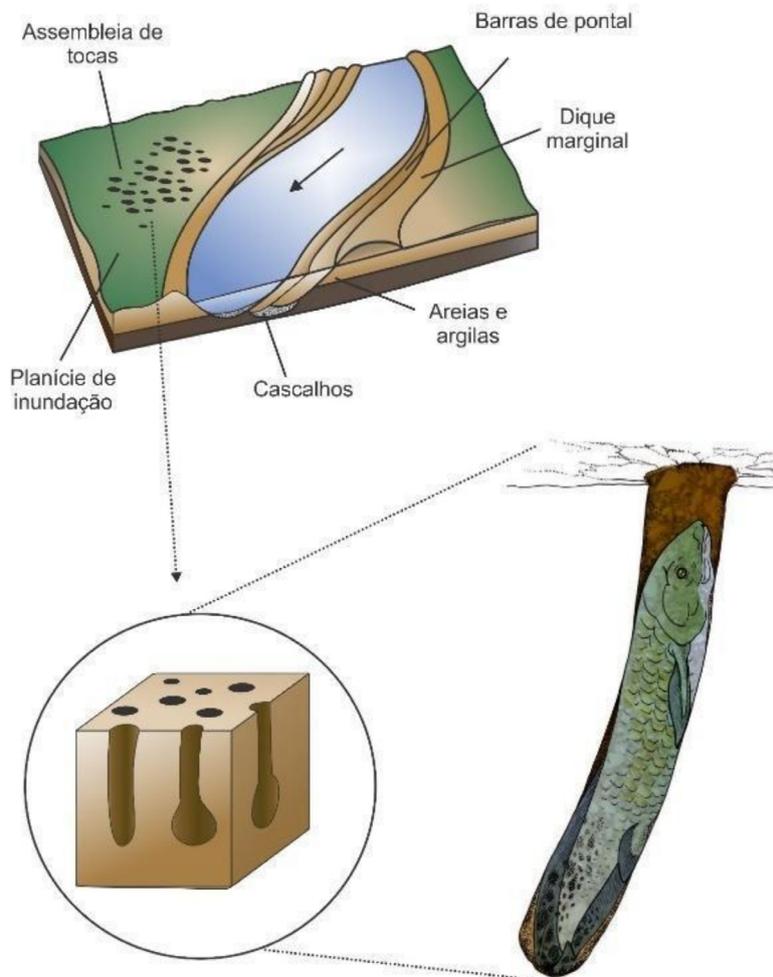
As condições ambientais mais propícias para a estivação são aquelas com elevadas temperaturas e baixa precipitação. Relação que é bem exemplificada no Permiano da América do Norte, para o qual muitos registros de escavações da estivação de vertebrados continentais, já foram feitos (Hasiotis *et al.*, 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, Voorhies (1975) 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 tocas de peixes pulmonados estão associadas à estivação. 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 evidenciam que grandes quantidades de indivíduos produziam escavações num mesmo contexto ambiental. 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 as 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. Voorhies (1975) 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 (1968) quem primeiro descreveu o comportamento dos peixes pulmonados de se posicionarem verticalmente sobre a cauda dentro da toca durante a estivação, o que foi corroborado mais tarde por Dalquest *et al.* (1989) (veja a Figura 5 para exemplo do contexto sedimentológico e comportamento fossorial).

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 que, além da ampla distribuição de *Gnathorhiza*, o seu papel como indicador de climas marcados por secas sazonais. Ainda, o achado constituiu evidência paleoicnológica de que tais condições ambientais e climáticas teriam se estabelecido primeiro naquela localidade do Permiano dos EUA, diferentemente do que antes se pensava.



**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).

**Figure 5.** Paleoenvironmental model for the occurrence of lungfish aestivation burrows within the landscape context (Based on Hasiotis *et al.*, 1993; Hembree, 2010; McCahon & Miller, 2015; Nascimento *et al.*, 2017; Francischini *et al.*, 2018).

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 costeiras, 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. O'Sullivan *et al.* (1986) 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, Thomas & Blodgett (1986) correlacionaram o achado a estudos prévios, utilizando dados paleobotânicos e paleoclimáticos. Aparecem elementos de arquitetura sedimentar interpretados como depósitos de rompimento de dique marginal (*crevasse*), lençóis de areia e rios meandrantés.

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, lençóis de areia (*sandsheets*), áreas de lagos, pântanos e deltas. A partir daí, Dubiel *et al.* (1987) inferiram um 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. A partir de uma óptica comparativa com *Protopterus* viventes, também ponderam 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. Isto é sustentado por dados paleomagnéticos, estudos faciológicos, de arquitetura das tocas e do registro fóssil associado, que traz, além de peixes pulmonados, também lagostins. Hasiotis *et al.* (1993), 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 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 um 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 associações 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. Huttenlocker *et al.* (2005) reafirmaram a ideia de que tais condições climáticas teriam influenciado a biota naquela localidade. Gobetz *et al.* (2006) 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 associação 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) considerou que a presença de *Hyperoethys 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, apontou considerável similaridade entre a morfologia das estruturas e interpretou 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. Marshall & Rogers (2012) 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 (2012) salientaram que a perda de massa corpórea e redução das taxas metabólicas influenciaram a saída da toca, no sentido de que o corpo do animal deveria deformar menos o sedimento adjacente à toca; e apontaram que a presença de aglomerações de mais de 100 tocas de peixes pulmonados constituía 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 indicaria 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 voltaria 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 ocorrência de tocas de peixes pulmonados da América Latina (Figura 1F). 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 por Francischini *et al.* (2018) como evidência de um período do Paleozoico brasileiro marcado por crise biótica relacionada à escassez de água. No mesmo ano, Sennikov (2018) descreveu o segundo sítio de tocas de peixes pulmonados para o Triássico Médio da depressão Cis-Urais, dos Montes Urais, oeste da Rússia. O paleoambiente de fácies, de depósitos de canal em área costeira, é interpretado como evidência de clima de secas sazonais, característico da ocorrência dos peixes pulmonados estivadores. A partir da ausência de restos corpóreos nas tocas, Sennikov (2018) conclui que as secas periódicas provavelmente teriam tido curta duração, de modo que não incidiriam em mortandade das populações no interior das tocas. Sennikov (2018) interpreta 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 estivaram 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 (1985) representou o primeiro achado de tocas de peixes pulmonados em ambiente marinho, nos depósitos costeiros do Megaciclótoma 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. Propuseram, 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 (1996) 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 se refere 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 se referia 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) reafirmam 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.

#### *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, 2022), referente a um sistema fluvial da Floresta Petrificada Cariri (Formação Missão Velha), 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.*, 2022), que se soma a evidências de escavação também para termorregulação de outros grupos, tais como crocodilos baurussuquídeos (Vasconcellos & Carvalho, 2006) e esfagossaurídeos (Martinelli *et al.*, 2019), lagostins (Nascimento *et al.*, 2017), e quelônios (Teofilo-Guedes *et al.*, 2022).

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

As publicações aqui discutidas, que trazem 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 mestrado a G.T.G. (processo nº 132617/2020-0) e bolsas de Produtividade em Pesquisa para A.B. (processo nº 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. *Geological Society America Bulletin*, **74**:23–46.
- Amemiya, C.T.; Alföldi, J.; Lee A.P.; Fan, S.; Philippe, H.; MacCallum, I.; Braasch, I.; Manousaki, T.; Schneider, I.; Rohner, N.; Organ, C.; Chalopin, D.; Smith, J.J.; Robinson, M.; Dorrington, R.A.; Gerdol, M.; Aken, B.; Biscotti, M.A.; Barucca, M.; Baurain, D.; Berlin, A., M.; Blatch, G.L.; Buonocore, F.; Burmester, T.; Campbell, M.S.; Canapa, A.; Cannon, J.P.; Christoffels, A.; Moro, G.; Edkins, A.L.; Fan, L.; Fausto, A.M.; Feiner, N.; Forconi, M.; Gamielien, J.; Gnerre, S.; Gnirke, A.; Goldstone, J.V.; Haerty, W.; Hahn, M.E.; Hesse, U.; Hoffmann, S.; Johnson, J.; Karchner, S.I.; Kuraku, S.; Lara, M.; Levin, J.Z.; Litman, G.W.; Mauceli, E.; Miyake, T.; Mueller, M.G.; Nelson, D.R.; Nitsche, A.; Olmo, E.; Ota, T.; Pallavicini, A.; Panji, S.; Picone, B.; Ponting, C.P.; Prohaska, S.J.; Przybylski, D.; Saha, N.R.; Ravi, V.; Ribeiro, F.J.; Sauka-Spengler, T.; Scapigliati, G.; Searle, S.M.J.; Sharpe, T.; Simakov, O.; Stadler, P.F.; Stegeman, J.J.; Sumiyama, K.; Tabbaa, D.; Tafer, H.; Turner-Maier, J.; van Heusden, P.; White, S.; Williams, L.; Yandell, M.; Brinkmann, H.; Volff, J.N.; Tabin, C.J.; Shubin, N.; Scharl, M.; Jaffe, D.B.; Postlethwait, J.H.; Venkatesh, B.; Palma, F.; Lander, E.S.; Meyer, A. & Lindblad-Toh, K. 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. doi: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. *The Geological Society of America, Abstracts*, **15**:285.
- Blodgett, R.H. 1984. Nonmarine depositional environments and paleosol development in the Upper Triassic Dolores Formation, southwestern Colorado. In: ANNUAL MEETING ROCKY MOUNTAIN SEE., 37, 1984. *Field Trip Guidebook*, Durango, The Geological Society of 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: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. doi: 10.1016/0031-0182(82)90031-1

- Breder Jr., C.M. & Rosen, D.E. 1966. Modes of reproduction in fishes. Neptune, T.F.H. Publications, 941p.
- Bromley, R.G. 1996. Trace fossils: biology, taphonomy and applications. 2<sup>ed</sup>. Abingdon-on-Thames, Taylor & Francis. 378p.
- Buatois, L. & Mángano, M.G. 2011. *Ichnology: organism-substrate interactions in space and time*. 1<sup>ed</sup>. Cambridge, Cambridge University Press, 366 p.
- Carlson, K.J. 1968. The skull morphology and estivation burrows of the Permian lungfish *Gnathorhiza serrata*. *The Journal of Geology*, **76**:641–663.
- Carroll, R.L. 1965. Lungfish burrows from the Michigan coal basin. *Science*, **148**:963–964.
- 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. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, **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. *Texas Journal of Science*, **26**:611.
- Dalquest, W.W.; Kocurko, M.J. & Grimes, J.V. 1989. Aspects of the postcranial skeleton of the Lower Permian lungfish, *Gnathorhiza*. *Journal of Paleontology*, **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. *Journal of Zoology*, **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. *Palaaios*, **33**:69-84. doi: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
- Gabelman, J.W. 1955. Cylindrical Structures in Permian(?) Siltstone, Eagle County, Colorado. *The Journal of Geology*, **63**. doi: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. *Palaeworld*, **22**:52–67. doi: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
- 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, *Journal of 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
- 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
- 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. *Geological Society of America Abstracts*, **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. 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. 2<sup>ed</sup>. Hoboken, John Wiley & sons, Inc., 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. Springer-Verlag, p. 245–262. doi: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. *Palaogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **203**:127–152. doi: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: S.G. Lucas & K.E. Zeigler K.E. (eds.) The nonmarine Permian. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, p. 133-143.
- Johansen, K. 1968. Air-breathing fishes. *Scientific American*, **219**:102–111.
- Johnels, A.G. & Svensson, S.O. 1954. On the biology of *Protopterus annectens* (Owen). *Arkiv för Zoologi*, **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, Dissertação de Mestrado, 251 p.

- Joss, J.M.P. 2006. Lungfish evolution and development. *General and Comparative Endocrinology*, **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. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **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*, 61–62.
- Langston, W.W. 1963. Fossil vertebrates and the Late Paleozoic red beds of Prince Edward Island. *Bulletin of the National Museum of Canada*, **187**:1–36.
- Lülling, K.H. Lungfish: fish. Encyclopædia Britannica. Available at <https://www.britannica.com/animal/lungfish> om February/28/2023.
- Marshall, M.S. & Rogers, R.R. 2012. Lungfish burrows from the Upper Cretaceous Maevarano Formation, Mahajanga Basin, northwestern Madagascar. *Palaio*, **27**:857–866. doi: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. doi: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. *Izvestiya Vysshikh Uchebnykh Zavedenii Geologiya i Razvedka*, **2**:6–11.
- Nelson, J.S. 2006. *Fishes of the world*. 4<sup>th</sup>ed. Hoboken, John Wiley & Sons, Inc., p. 461–464.
- Olson, E.C. & Bolles, K. 1975. Permo-Carboniferous freshwater burrows. *Fieldiana Geology*, **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 Gortabinn, 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. doi:10.1371/journal.pone.0108542
- Rangel, C.C.; Francischini, H.; Rodrigues, S.C.; Netto, R.G.; Buck, P.B. & Sedorko, D. 2022. A possible lungfish burrow in the Upper Cretaceous Adamantina Formation (Bauru Basin, Brazil) and its palaeoecological 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-Seyler’s Zeitschrift für Physiologische Chemie*, **365**: 639–49. doi:10.1515/bchm2.1984.365.1.639.
- Romer, A.S. & Olson, E.C. 1954. Aestivation in a Permian lungfish. *Breviora - Museum of Comparative Zoology*, **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.
- Schultze, H.P. 1985. Marine to onshore vertebrates in the Lower Permian of Kansas and their paleoenvironmental implications. *The University of Kansas Paleontological Contributions*, **113**:1–18.
- 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.
- Shinomiya, N. 1970. Biologia de Tambaji-Mboya – *Lepidosirenparadoxa* (Fitz, 1836) - peixe dipnoico e metabolismo da glicose. Departamento de Fisiologia Geral, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Tese de Doutorado.
- Smith H.W. 1930. Metabolism of the lungfish, *Protopterus aethiopicus*. *Journal of Biological Chemistry*, **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. *Journal of Experimental Zoology*, **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.
- Thomas, T.M. & Blodgett, R.H. 1986. Depositional environments of lungfish burrows, Pennsylvanian Breathitt Formation, northeastern Kentucky. *The Ohio Journal of Science*, **86**:9.
- 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
- 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: Frey R.W. (ed.) *The Study of Trace Fossils: A Synthesis of Principles, Problems, and Procedures in Ichnology*. Springer, p. 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, 49, 2014. 49th Annual Meeting*, Lancaster.
- 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