

Universidade Federal do Rio Grande – FURG

Instituto de Oceanografia

Programa de Pós-Graduação em
Oceanologia

**INTERAÇÕES ECOLÓGICAS EM CONCHAS DE
ZIDONA DUFRESNII DONOVAN, 1823
(CAENOGASTROPODA: VOLUTIDAE) DO RIO
GRANDE DO SUL**

KEILA MARINI DOS SANTOS

Dissertação apresentada ao
Programa de Pós-Graduação em
Oceanologia, como parte dos
requisitos para a obtenção do Título
de Mestre.

Orientador: *Profa. Dra.* PAULA DENTZIEN-DIAS
Universidade Federal do Rio Grande (FURG), Brasil.

Rio Grande, RS, Brasil

Setembro/2025

INTERAÇÕES ECOLÓGICAS EM CONCHAS DE
***ZIDONA DUFRESNII* DONOVAN, 1823**
(CAENOGASTROPODA: VOLUTIDAE) DO RIO
GRANDE DO SUL

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em
Oceanologia, como parte dos requisitos para a obtenção do Título de
Mestre

por

KEILA MARINI DOS SANTOS

Rio Grande, RS, Brasil

Setembro/2025

© A cópia parcial e a citação de trechos desta dissertação são permitidas sobre a condição de que qualquer pessoa que a consulte reconheça os direitos autorais do autor. Nenhuma informação derivada direta ou indiretamente desta obra deve ser publicada sem o consentimento prévio e por escrito do autor.

Ficha Catalográfica

S237i Santos, Keila Marini dos
Interações Ecológicas em Conchas de *Zidona Dufresnii* Donovan, 1823
(Caenogastropoda: volutidae) do Rio Grande do Sul / Keila Marini dos Santos. –
2025.
90 f. : il. color.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Rio Grande – FURG,
Programa de Pós-Graduação em Oceanologia, Rio Grande/RS, 2025.
Orientadora: Dra. Paula Dentzien-Dias

1. Conchas de moluscos 2. Interações paleoecológicas 3. Parasitismo 4.
Bioerosão 5. Gastrópodes 6. Trematoda I. Dias-Dentzien, Paula II. Título

CDU: 551.46

Catálogo na fonte: Bibliotecária Doris de Souza Santana CRB10/1806

ATA ESPECIAL DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO DE MESTRADO – 09/2025

Às treze horas e trinta minutos do dia vinte e quatro de setembro do ano dois mil e vinte e cinco, por Vídeo conferencia sala: <https://conferenciaweb.rnp.br/sala/paula-dentzien-dias-franciscchi-paula>, reuniu-se a Comissão Examinadora da Dissertação de **MESTRADO** intitulada: “INTERAÇÕES ECOLÓGICAS EM CONCHAS DE ZIDONA DUFRESNII DONOVAN, 1823 (CAENOGAS-TROPODA: VOLUTIDAE) DO RIO GRANDE DO SUL”, da Acad. Keila Marini dos Santos. A Comissão Examinadora foi composta pelos seguintes membros: Profa. Dra. Paula Dentzien Dias - Orientadora- (PPGO/FURG-UFRGS); Profa. Dra. Adriana Leonhardt (IO/FURG); Profa. Dra. Ana Santos - (Universidad de Oviedo-ES) e Profa. Dra. Sol Bayer – (Universidad Nacional de Córdoba-AR). Dando início à reunião, a Coordenadora do PPGO, Profa. Dra. Grasiela Lopes Leães Pinho, agradeceu a presença de todos e fez a apresentação da Comissão Examinadora. Logo após esclareceu que a candidata teria um tempo de 45 a 60 min para explanação do tema, e cada membro da Comissão Examinadora, um tempo máximo de 30 min para perguntas. A seguir, passou à palavra a candidata que apresentou o tema e respondeu às perguntas formuladas. Após ampla explanação, a Comissão Examinadora reuniu-se em reservado para discussão do conceito a ser atribuído a candidata. Foi estabelecido que as sugestões de todos os membros da Comissão Examinadora, que seguem em pareceres em anexo, foram aceitas pela Orientadora/Candidata para incorporação na versão final da Dissertação. Finalmente, a Comissão Examinadora considerou a candidata APROVADA, por unanimidade. Nada mais havendo a tratar, foi lavrada a presente ATA, por mim, Clabisei Moura de Melo – Secretário PPGO, que após lida e aprovada, será assinada pela Comissão Examinadora, pela Candidata e pela Coordenadora do Programa de Pós-Graduação em Oceanologia.

Documento assinado digitalmente
 **ADRIANA LEONHARDT**
Data: 26/09/2025 14:09:45-0300
Verifique em <https://validar.itl.gov.br>

Profa. Dra. Adriana Leonhardt

Dra. M. Sol Bayer  INSTITUTO DE GEOLOGIA
DE COSTAS Y DEL CUATERNARIO
"Dr. Enrique Jorge Solari"
CONICET
Universidad Nacional de Mar del Plata

Profa. Dra. Sol Bayer

Documento assinado digitalmente
 **PAULA DENTZIEN DIAS FRANCISCHINI**
Data: 24/09/2025 16:36:00-0300
Verifique em <https://validar.itl.gov.br>

Profa. Dra. Paula Dentzien Dias

Documento assinado digitalmente
 **GUERREIRO DOS SANTOS ANA ALEXANDRA**
Data: 29/09/2025 13:33:54-0300
Verifique em <https://validar.itl.gov.br>

Profa. Dra. Ana Santos

 **KEILA MARINI DOS SANTOS**
Data: 29/09/2025 13:33:54-0300
Verifique em <https://validar.itl.gov.br>

Acad. Keila Marini dos Santos

Documento assinado digitalmente
 **GRASIELA LOPES LEAES PINHO**
Data: 30/09/2025 16:51:52-0300
Verifique em <https://validar.itl.gov.br>

Prof^a. Dr^a Grasiela Lopes Leães Pinho
Coordenadora PPGO

“Pensar o passado
para compreender o presente
e idealizar o futuro.”

Heródoto

Agradecimentos

À minha mãe, Maria Aparecida, por todo o apoio e suporte que sempre me ofereceu. Sou eternamente grata e me sinto honrada por ter sido gerada e criada por uma mulher tão maravilhosa. Só nós duas, e a Amorzinha, sabemos o quanto esse período foi difícil e cheio de saudades, mas conseguimos completar mais essa etapa!

À minha orientadora, Paula, a quem digo sem medo, que sou completamente fã! Muito obrigada por tudo, fostes o meu alicerce em toda essa jornada. Toda essa construção só foi possível com o teu apoio. Jamais me esquecerei que “não podemos se entregar pros home”.

Aos meus amigos que me acolheram e me ajudaram em todo esse tempo. Obrigada pelas risadas, pelas lágrimas, pelos conselhos, pelas refeições compartilhadas, pelos encontros. Vocês são minha família, e tia Keila ama cada um de vocês. Que conquistem coisas grandes e maravilhosas em suas vidas, estarei sempre na torcida.

À toda equipe do LGP pelo auxílio nas coletas, preparação e análise das amostras, pelas conversas e pelo café. Obrigado prof. Silvia, que embarcou conosco nessa jornada nas últimas etapas, mas que contribuiu muito para a sua conclusão.

À FURG, universidade pública, gratuita e de qualidade, e aos programas de assistência estudantil que me permitiram permanecer estudando e me deram suporte quando eu precisei. Que muitas outras vidas sejam transformadas através da educação.

Ao programa de Pós-Graduação em oceanologia, que me permitiu executar essa pesquisa e conseguir responder algumas pequenas perguntas em meio à tantas incertezas que ainda existem nesse mundo. À CAPES-Proex pelo apoio financeiro, em forma de bolsa, e de recurso para a realização da pesquisa.

Índice

Agradecimentos	vi
Lista de Figuras da Dissertação	viii
Lista de Figuras do Artigo	xiv
Lista de Tabelas da Dissertação	x
Lista de Tabelas do Artigo	xi
Lista de Acrônimos, Abreviações e Símbolos	xii
Resumo	xiii
Abstract	ix
Capítulo I: Introdução	15
Capítulo II: Objetivos	23
Capítulo III: Material e Métodos	24
Capítulo IV: Artigo Científico	29
Capítulo V: Síntese dos Resultados e Discussão	70
Capítulo VI: Síntese da Conclusão	76
Capítulo VII: Perspectivas Futuras	78
Referências Bibliográficas	79
Referências Bibliográficas	87

Lista de Figuras da Dissertação

Figura 1. Traços e malformações documentados para bivalves. **A e B)** Pits (modificada de Huntley e Scarponi, 2021). **C e D)** Imagem de microscopia eletrônica de varredura exibindo igloo (modificada de Ituarte *et al.* 2005). **E e F)** Valvas com estrutura blister (modificada de Marini *et al.* 2022). **G)** Sheet em valva (modificada de Marini *et al.* 2022). **H)** Valva com attached pearl (modificada de Huntley e De Baets 2015).

Figura 2. Mapa da área de estudo, indicando a praia do Cassino como local de coleta.

Figura 3. Conchas de *Z. dufresnii* de uma mesma coleta, ilustrando a diversidade de cores, estados de preservação, tamanhos e formatos das conchas.

Figura 4. Escala de cores elaborada para determinar a coloração das conchas de *Z. dufresnii* estudadas.

Figura 5. Esquema das medidas que serão realizadas. CT (Comprimento Total); CUV (Comprimento da última volta); LT (Largura Total); CA (Comprimento da Abertura); LA (Largura da Abertura). Adaptado de Medina *et al.* 2020.

Figura 6. Figura esquemática de *Z. dufresnii* com as principais bioerosões encontradas. 1. *Gastrochaenolites*; 2. *Oichnus*; 3. *Caulostrepis* 4. *Finichnus*; 5. *Iramena* 6. *Entobia* 7; *Radulichnus*; 8. *Pennatichnus*.

Figura 7. Crescimentos anormais internos em *Z. dufresnii*. **A)** Figura esquemática dos crescimentos e malformações. **B)** Sheet. **C)** Pits. **D)** Verrucouse. **E)** Needle. **F)** Attached pearl. **G)** Blister.

Figura 8. Moluscos com processos anômalos de encapsulação Trematoda. **A)** Parte interna da valva esquerda de um bivalve com um saco (s) com numerosas metacercárias; **B)** Porção interna de uma valva de bivalve com calcificação (c) anormal (Modificado de Cremonte and Ituarte 2003).

Lista de Figuras do Artigo

Figure 1. Study area location map. **A**, Extension of the RSCP, indicated Barrier IV and Cassino Beach. **B**, Google Earth© image of the non-urbanized field-dune zone of Cassino beach. **C**, Conchiliferous deposit.

Figure 2. A-E, Scale for determining the color of the shells of *Z. dufresnii*. The scale includes the colors yellow, white, brown, grayish and gray. **F**, Diagram of the shell of *Zidona dufresnii*. Measurements used in the analysis: total length (TL), Last whorl length (LWL), total width (TW), aperture length (AL), aperture width (AW).

Figure 3. Bioerosions found in shells of *Z. dufresnii*. **A**, *Caulostrepis* (D376). **B**, *Gastrochaenolites* (LGP-W2758t). **C**, *Iramena* (D349). **D**, *Radulichnus* (D428). **E**, *Entobia* (LGP-W2755o). **F**, *Pennatichnus* (D444). **G**, *Oichnus* (D515). **H**, *Podichnus* (D444). **I**, *Maeandropolydora* (LGP-W2758t). **J**, *Finichnus* (D444). **K – L**, shells showing distinct overlapping bioerosions (**K**, LGP-W2757t; **L**, D239). Scale bar = 0.5 cm.

Figure 4. Malformations of the type Pits in the shells of *Z. dufresnii*. **A (a) - B (b)**, shells exhibiting the malformation within their interior (**A**, LGP-W2759; **B**, D458). Scale bar = 2 cm. **C**, Detail of a Pit structure in SEM image (LGP-W2756j).

Figure 5. Blister, Sheet, and Attached Pearl in shells of *Z. dufresnii*. **A (a) - B**, Blister (D194). **C(c)**, Sheet presented the internal layer of the structure broken (LGP-W2760a). **D (d)**, Attached Pearl (D445). Scale bar = 1 cm.

Figure 6. Malformations of the type Verrucose in shells of *Z. dufresnii*. **A (a) - B (b)**, shells exhibiting the malformation within their interior (**A**, D549; **B**, LGP-WW2761g). Scale bar = 1 cm. **C**, Detail of a Verrucose structure in SEM image (LGP-W2760a).

Figure 7. Malformations of the type Needle in shells of *Z. dufresnii*. **A (a) - C (c)**, shells exhibiting the malformation within their interior (**A**, D372; **B**, D374; **C**, LGP-W2756d). **D**, Detail of a Needle structure in SEM, where it is possible to perceive its rod-like shape (B70).

Figure 8. Malformations of the type Igloo-like in shells of *Z. dufresnii*. **A (a) - B (b)**, shells exhibiting the malformation within their interior (**A**, D190; **B**, B46). **C**, Detail of an Igloo-like structure in SEM, where it is possible to perceive its rod-like shape (B46).

Figure 9. Bioclastration in *Z. dufresnii* shells (**A (a)**, D496; **B (b)**, D460).

Figure 10. Modelled dating of the samples LGP-W2758i, B113, LGP-W2757l, LGP-W2757d, LGP-W2754p and LGP-W2754e using OxCal (v4.4.4).

Figure 11. Dated shells. **A**, LGP-W2758i; **B**, B113; **C**, LGP-W2757l; **D**, LGP-W2757d; **E**, LGP-W2754p; **F**, LGP-W2754e. Scale bar = 2cm.

Figure 12. Reconstruction of coastal ridges during recent variations in sea level. Each profile demonstrates the position of the coastline at each period (40k, 18k, 11k, 9k, 3k years and the current period), illustrating the location of sub-sea deposition of biodepositional material and terrestrial deposits.

Lista de Tabelas da Dissertação

Tabela 1. Descrição das alterações anteriormente encontradas em conchas de bivalves.

Lista de Tabelas do Artigo

Table 1. Relationship between the color of *Zidona dufresnii* shells with the presence of ornamentation and brightness.

Table 2. Shells with external, internal, or both-side bioerosions, or without bioerosion in *Z. dufresnii* specimens, by ichnogenus.

Table 3. Percentage of *Z. dufresnii* shells classified by color, brightness, and ornamentation, showing external, internal, and malformation bioerosions.

Table 4. Calibrated and modeled 14C ages (95.4%) for the samples, using the Marine20 curve (Heaton et al., 2020).

Lista de Acrônimos e Abreviações

A

AMS – Accelerator Mass Spectrometry

D

DIC – Deposição irregular de calcário

I

ICA – International Chemical Analyses

ICD – irregular calcium deposits

L

LGM – last glacial maximum

LGP – Laboratório de Geologia e Paleontologia

M

MEV – Microscopia Eletrônica de Varredura

P

PCRS – Planície Costeira do Rio Grande do Sul

R

RSCP – Rio Grande do Sul Coastal Plain

S

SEM – Scanning Electron Microscopic

Resumo

O estudo das interações paleoecológicas é de grande importância para compreender as mudanças ecossistêmicas e ambientais que ocorreram ao longo do tempo. Os traços fósseis muitas vezes são as únicas informações sobre um grupo de organismos, como grande parte dos invertebrados, que não possuem partes rígidas possíveis de serem preservadas. Conchas de moluscos muitas vezes são capazes de armazenar essas informações, seja com a presença de bioerosões provocadas por organismos que utilizam suas conchas para fixação, habitação ou predação, ou até mesmo por crescimentos e malformações que indicam que houve uma interação vida-vida. Tendo em vista a importância desses estudos e sua escassez, principalmente em gastrópodes, este trabalho tem o objetivo de identificar as interações ecológicas preservadas em conchas do gastrópode *Zidona dufresnii*, e suas implicações paleoecológicas. Para tanto, foi realizada a análise de 894 conchas, coletadas na praia do Cassino. Foram avaliadas a cor, presença e ausência de brilho e ornamentações, a presença e tipo de bioerosões, além de crescimentos internos e malformações nas conchas. Seis amostras foram datadas pelo método ^{14}C . Como resultados, foram observadas 709 conchas bioerodidas, apresentando 10 icnogêneros diferentes. O mais frequente foi *Caulostrepsis*, seguido por *Iramena* e *Pennatichnus*. Adicionalmente, 328 conchas continham malformações, indicando que o molusco estava vivo quando a interação ocorreu. O tipo de malformação mais abundante foi Pits, em 19,02% das conchas, seguido por Verrucose e Attached Pearl. Em menos frequência, foram encontrados Blister, Needle, Sheet e Igloo-like. Não é possível distinguir quais bioerosões foram produzidas antes ou após a morte do molusco, uma vez que se trata apenas de perfurações. Em relação às malformações, Pits e Igloo-like foram produzidos por parasitas trematódeos, enquanto Blister está associado a perfurações externas do tipo *Caulostrepsis*, provocado por poliquetas. As idades das conchas indicam um grande Time-averaging, com conchas datando do Holoceno e Pleistoceno Tardio, apresentando um hiato temporal que inclui o último Máximo Glacial.

Palavras-Chave: Parasitismo, Bioerosão, Gastrópodes, Trematoda.

Abstract

The study of paleoecological interactions is of great importance for understanding the ecological and environmental changes that have occurred over time. Fossil traces often represent the only available information about a group of organisms, particularly among invertebrates, which may lack rigid parts capable of preservation. Shell structures frequently serve as a repository of such information, whether through the presence of bioerosion caused by organisms that use shells for attachment, shelter, or predation, or even through growth patterns and malformations indicating life-life interactions. Given the importance of these studies and their scarcity, particularly in gastropods, this work aims to identify the ecological interactions preserved in shell structures of the gastropod *Zidona dufresnii* and their paleoecological implications. To achieve this, 894 shells were analyzed, collected from Cassino beach. The color, presence or absence of shine and ornamentation, the presence and type of bioerosion, as well as internal growth and malformations within the shells were assessed. Six samples were dated using the ^{14}C method. As results, 709 bioeroded shells were observed, representing 10 different ichnogenera. The most frequent was *Caulostrepsis*, followed by *Iramena* and *Pennatichnus*. Additionally, 328 shells contained malformations, indicating that the mollusk was alive when the interaction occurred. The most abundant type of malformation was Pits, occurring in 19.02% of the shells, followed by Verrucose and Attached Pearl. In lesser frequency, Blister, Needle, Sheet, and Igloo-like were also observed. It is not possible to distinguish which bioerosions were produced before or after the mollusk's death, as they are all punctures. Regarding malformations, Pits and Igloo-like were caused by trematodes, while Blister is associated with external punctures of the type *Caulostrepsis*, caused by polychaetes. The ages of the shells indicate a significant time averaging, with shells dated from the Holocene and Late Pleistocene, showing a temporal gap coinciding with the last Glacial Maximum.

Keywords: Parasitism, Bioerosion, Gastropods, Trematoda.

Capítulo I: Introdução

Nas praias de todo mundo não é difícil encontrar grandes acumulações de conchas, compostas tanto por bivalves como gastrópodes. À primeira vista, aquelas mais bonitas, ainda com brilho e sem imperfeições, se mostram muito interessantes. Entretanto, olhando com cuidado, é possível descobrir um universo escondido naquelas conchas que já perderam a coloração e o brilho, foram erodidas e perfuradas. Mas o que isso pode nos dizer?

As conchas de moluscos marinhos, tanto enquanto estes ainda estão vivos quanto após a sua morte, são utilizadas por diversos organismos como substrato para fixação e habitação, como refúgio e também para alimentação [Lopes 2012; Aguirre *et al.* 2016; Richiano *et al.* 2021; Marini *et al.* 2022]. As principais interações ecológicas com as conchas de moluscos são em associação com briozoários, anelídeos e até mesmo outros moluscos. Além disso, muitas espécies, enquanto vivas, servem também como hospedeiros intermediários para inúmeros grupos de parasitas [Ituarte *et al.* 2005; Huntley &

De Baets 2015; Huntley *et al.* 2021].

Na Planície Costeira do Rio Grande do Sul (PCRS), são encontradas acumulações de cascalhos biodetríticos, conhecidas como “Concheiros”, formadas principalmente por ossos, dentes e conchas de moluscos, que antes estavam em depósitos submersos, posteriormente remobilizados pela ação de tempestades e depositados na face praial [Lopes & Buchmann 2008]. Segundo Ritter & Erthal [2016], essas acumulações são representadas por conchas de diferentes idades, podendo ser composta por espécimes fósseis e recentes. Isto se deve ao processo de formação da PCRS, marcada por eventos de regressão e transgressão do nível do mar, os quais formaram um complexo Sistema Laguna-Barreira [Villwock 1984; Villwock *et al.* 1986; Calliari & Klein 1993; Lopes & Buchmann 2008]. A cada regressão do nível do mar, com a expansão da planície, formava-se uma nova linha de costa, na qual ocorria embancamento de conchas, posteriormente soterradas pela areia [Villwock 1984; Villwock *et al.* 1986; Lopes & Buchmann 2008; Ritter & Erthal 2016]. Por outro lado, a cada transgressão, o mar avançava sobre a plataforma, afogando a antiga linha de praia, formando os depósitos submersos, que poderiam ser remobilizados e novamente depositados na praia. Durante a formação da PCRS, ocorreram 4 grandes eventos de regressão e transgressão marinha, de forma que estes depósitos podem incluir conchas e fósseis de diferentes idades (Villwock 1984; Villwock *et al.* 1986; Calliari & Klein 1993) que hoje se encontram acima do nível do mar.

Nas acumulações biodetríticas, são comumente encontradas conchas com traços deixados como registros das interações ecológicas. Neste contexto, a Icnologia, o ramo da geologia que estuda vestígios de comportamentos dos

organismos, busca compreender o que estes traços podem indicar, tanto no cenário atual (Neoicnologia), quanto no registro fóssil (Paleoicnologia) [Carvalho et al. 2007; Sedorko & Francischini 2020].

Todavia, uma grande dificuldade é determinar se o traço foi produzido por uma interação ante-mortem ou post-mortem. Para melhor compreensão, Huntley & De Baets [2015] categorizam os traços e malformações encontradas em dois grupos: (1) interações onde há apenas perfurações, escavações ou a destruição da concha pelo organismo, não possibilitando a distinção entre uma interação vida-morte ou vida-vida; e (2) interações que resultam em uma reação de crescimento por parte do molusco, para isolar o organismo invasor, indicando que o traço ou malformação foi resultante de uma interação vida-vida. Dessa forma, muitas vezes ainda se torna difícil diferenciar quais traços se trata de parasitismo e quais são resultados de bioerosão.

No litoral sul do Rio Grande do Sul, a maioria dos traços encontrados nas conchas dos moluscos são classificados como bioerosões, tratando-se de perfurações e escavações, que, isoladamente, impossibilita afirmar se foram produzidas antes ou após a sua morte [Lopes & Buchmann 2008; Lopes 2012; Erthal et al. 2017; Erthal & Ritter 2020]. Como exemplos têm-se os icnogêneros *Entobia* Bronn, 1838 e *Iramena* Boekschoten, 1970, cujos traços são produzidos por esponjas que utilizam a superfície das conchas como substrato, e escavam galerias no seu interior [Lopes & Buchmann 2008; Lopes 2012; Charó et al. 2017; Richiano et al. 2021]. Esses traços podem ter sido causados enquanto o molusco ainda estava vivo, bem como após a sua morte, uma vez que não há reação de crescimento por parte do hospedeiro. No mesmo grupo de traços, podem ser incluídos os icnogêneros *Pennatichnus* Mayoral, 1988, causado por briozoários

ctenostomados; *Maeandropolydora* Voigt, 1965, causado por poliquetas, entre outros [Lopes & Buchmann 2008; Charó et al. 2017; Richiano et al. 2021].

Por outro lado, as interações parasita-hospedeiro no registro fóssil têm sido alvo de muita atenção por parte dos pesquisadores nas últimas décadas em diferentes organismos ou estruturas, como moluscos, mamíferos e até mesmo em fezes fossilizadas, denominadas coprólitos [Ruiz & Lindberg 1989; Poinar & Boucot 2006; Dentzien-Dias *et al.* 2012; Huntley & De Baets 2015; Huntley *et al.* 2021; Marini *et al.* 2022]. Apesar dos moluscos marinhos comumente servirem como hospedeiros para diversos grupos de parasitas, destaca-se que nem todas as interações resultam em traços ou malformações nas conchas, as únicas partes a serem preservadas no registro fóssil [Huntley & De Baets 2015], de forma que o reconhecimento de estruturas relacionadas ao parasitismo em conchas de moluscos atualmente ainda é escasso. Ainda assim, o estudo dos vestígios de parasitismo tem um grande potencial para rastrear mudanças na prevalência de doenças marinhas durante extinções ou mudanças ambientais ao longo do tempo [Huntley & Scarponi 2021].

Ruiz & Lindberg [1989] identificaram traços de parasitas trematóides em bivalves marinhos da família Veneridae como pequenas covas produzidas pelo molusco no interior de suas conchas, descrito como “pits”. Segundo o estudo, esses traços foram encontrados em conchas do Neógeno ao Quaternário, indicando que essa interação ocorre há pelo menos 5 milhões de anos na América do Norte [Ruiz & Lindberg 1989]. Ituarte et al. [2001] descreveram outro tipo de traço formado devido a mesma interação entre trematódeos e bivalves. Uma estrutura em formato de “iglu”, com uma pequena abertura circular achatada, resultante da tentativa do bivalve de isolar o parasita [Ituarte et al.

2001].

Outros estudos também descreveram evidências de interação parasita-hospedeiro, como pérolas fixas, pérolas livres, deposição irregular de calcário (DIC), descoloração da concha e “blister” [Stunkard & Uzmann 1958; Johannessen 1973; Campbell 1985; Cremonte & Ituarte 2003]. No Brasil, temos ainda poucos estudos sobre esta interação, destacando-se um trabalho que observou malformações do tipo “blister” na parte interna de conchas de *Macra isabelleana*, associadas a bioerosões do icnogênero *Caulostrepsis* externamente [Marini *et al.* 2022]. Este estudo também descreveu um novo tipo de crescimento anômalo, denominado “sheet” (Tab. 1, Fig. 1).

Tabela 1. Descrição das alterações anteriormente encontradas em conchas de bivalves.

Malformação	Agente	Descrição	Referência
Igloo-like (crescimento interno)	Trematodes	Domo semi-elíptico com abertura	Presente estudo
Pits (crescimento interno)	Trematodes	Poços ovais com bordas elevadas	Ruiz and Lindberg 1989
Attached pearl (crescimento interno)	Vários agentes	Estruturas maciças, pequenas e arredondadas, formadas na superfície interna das conchas	Liljedahl 1985
Blister (crescimento interno)	Vários agentes	Bolhas elevada dentro da concha	Liljedahl 1985
Needle	Desconhecido	Crescimento em forma de agulha	Da Rosa et al., 2025
Verrucose	Areia/Trematodes (cluster de	Crescimentos internos de esféricos a elípticos, com	Da Rosa et al., 2025

	metacercariae)	textura rugosa	
Sheet	Vários agentes	Camada dupla do invólucro que cobre parcialmente a superfície interna da válvula, criando um amplo espaço oco entre essas duas camadas	Marini et al., 2022

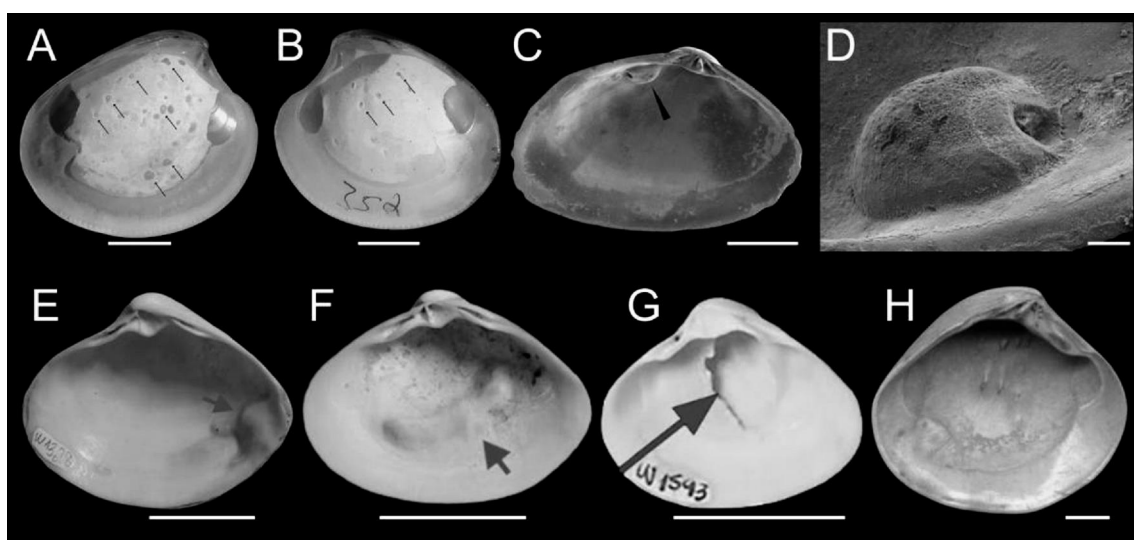


Figura 1. Traços e malformações documentados para bivalves. **A e B)** Pits (modificada de De Huntley e Scarponi, 2021). **C e D)** Imagem de microscopia eletrônica de varredura exibindo igloo (modificada de Ituarte et al. 2005). **E e F)** Valvas com estrutura blister (modificada de Marini et al. 2022). **G)** Sheet em valva (modificada de Marini et al. 2022). **H)** Valva com attached pearl (modificada de Huntley e De Baets 2015).

Entretanto, apesar dos estudos sobre a interação parasita-hospedeiro estarem em crescimento nos últimos anos, ainda há inúmeras lacunas a serem preenchidas. Uma das grandes lacunas é sobre as interações parasito-hospedeiro em gastrópodes, uma vez que a maioria dos trabalhos identificaram os traços de parasitismo apenas em bivalves [Ituarte *et al.* 2001, 2005; Huntley & De Baets 2015; Scarponi *et al.* 2017; Huntley & Scarponi 2021; Huntley *et al.* 2021; Marini *et al.* 2022].

A área de estudo deste trabalho é a praia do Cassino, localizada ao sul

da PCRS, logo após a desembocadura da Lagoa dos Patos, sendo uma praia dissipativa, com sedimento fino, declive suave e com a face praial larga [Calliari & Klein 1993] (Fig. 2). Devido à orientação da costa, são dominantes ondas de swell, geradas nas latitudes meridionais e ondas geradas pelo vento produzidas por fortes brisas marítimas de primavera-verão [Dillenburg *et al.* 2004]. A altura significativa média de onda é 1,5 m, porém, em eventos de tempestade, que geralmente ocorrem no período de outono-inverno, as ondas podem ultrapassar 2 m, e o nível médio do mar ao longo da costa pode chegar a 1,3 m [Barletta & Calliari 2001]. Esses eventos podem revolver o fundo onde há depósitos submersos, principalmente de ossos e conchas, e depositá-los na face praial [Lopes & Buchmann 2008].

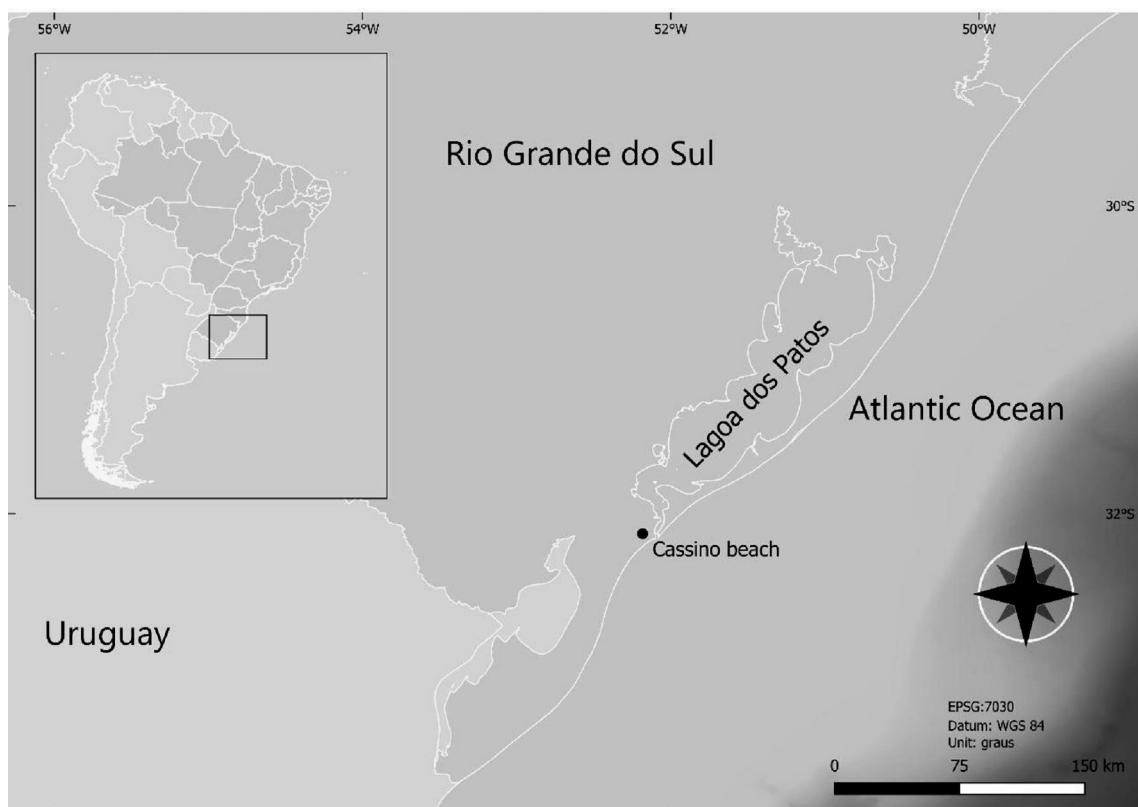


Figura 2. Mapa da área de estudo, indicando a praia do Cassino como local de coleta.

Dessa forma, tendo como objeto de estudo o gastrópode *Zidona dufresnii*, muito abundante na região, serão identificados os vestígios resultantes de

interações ecológicas do molusco com outros organismos, buscando compreender as mudanças e alterações ambientais que ocorreram ao longo do tempo através desses registros.

Capítulo II: Objetivos

O objetivo geral deste trabalho é identificar as interações ecológicas entre o gastrópode *Zidona dufresnii* e outros organismos no cenário atual e no registro fóssil (Quaternário). Para alcançá-lo, estabeleceu-se os seguintes objetivos específicos:

- I. Estabelecer um padrão de identificação de conchas fósseis e não fósseis;
- II. Determinar se os crescimentos internos são resultados de uma relação parasito-hospedeiro.

Capítulo III: Material e Métodos

Para este estudo, foram utilizadas conchas do gastrópode *Zidona dufresnii* (Caenogastropoda: Volutidae), que habita a margem oeste do Oceano Atlântico Sul, a 35 a 60 m de profundidade, em fundos arenosos desde o Rio de Janeiro, Brasil (22°S) até águas patagônicas, Golfo de San Matias, Argentina (42°S) [Giménez & Penchaszadeh 2002, 2003; Giménez *et al.* 2004, 2008; Medina *et al.* 2017, 2020]. A espécie foi elegida por ser muito abundante nesta região - inclusive sendo explorada comercialmente no Uruguai e Argentina [Giménez *et al.* 2004; Riestra *et al.* 2006], apresentar variação de coloração, formato e densidade, podendo indicar uma mistura temporal, além de visivelmente apresentar distintos traços de bioerosão nas conchas, indicando que comumente são utilizadas como substrato para diversos organismos (Fig 3).



Figura 3. Conchas de *Z. dufresnii* de uma mesma coleta, ilustrando a diversidade de cores, estados de preservação, tamanhos e formatos das conchas.

As coletas foram realizadas manualmente em pontos de concentração fossilífera na praia do Cassino, nos quais todas as conchas da espécie avistadas foram recolhidas, independente do seu estado de preservação, tamanho ou outros fatores. No laboratório, todas as conchas foram lavadas em água corrente para remoção do sedimento presente no interior, evitando interferência nas análises posteriores. As amostras foram secas em estufa e tombadas na coleção de malacologia do Laboratório de Geologia e Paleontologia (LGP) da FURG.

Todas as conchas foram analisadas quanto à coloração (a partir de uma escala de cores elaborada com a própria amostra, abrangendo desde conchas ainda com as ornamentações presentes até as mais escuras) (Fig. 4) e a presença ou ausência de brilho. Também foram tomadas medidas do tamanho das conchas, incluindo altura, largura, tamanho da abertura e espessura da concha.

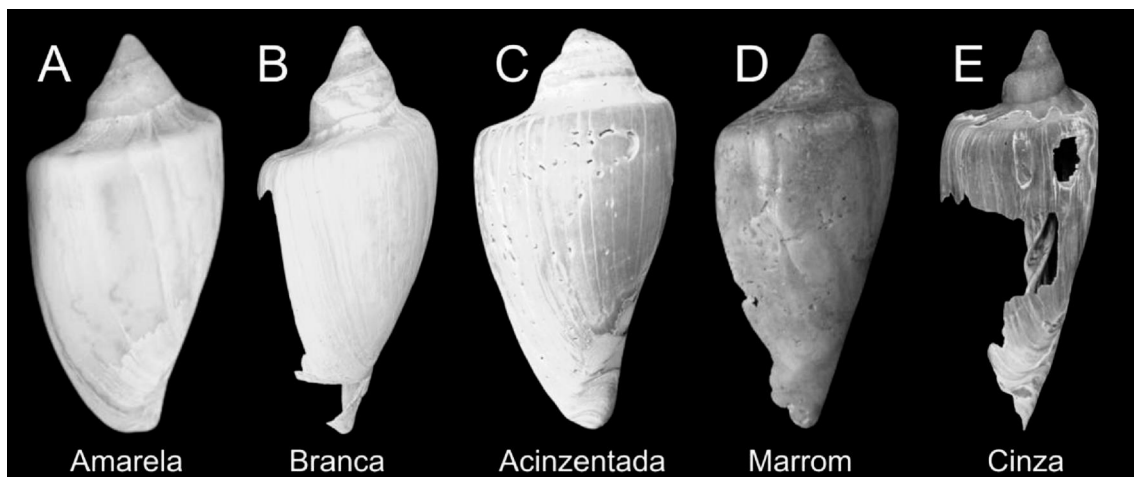


Figura 4. Escala de cores elaborada para determinar a coloração das conchas de *Z. dufresnii* estudadas.

Os espécimes bem preservados, ou seja, sem quebras que prejudicasse as medições das suas dimensões, ou bioerosões e bioincrustações que interferissem no peso das mesmas, foram mensuradas, conforme indicado na Figura 5, com o auxílio de um paquímetro digital e pesadas em balança semi-analítica. Como *Z. dufresnii* possui um ápice estreito e frágil, as conchas coletadas apresentaram essa estrutura fragmentada ou ausente. Para que este fator não interferisse nas análises, os cálculos foram realizados utilizando o comprimento da última volta da concha, ao invés do comprimento total.

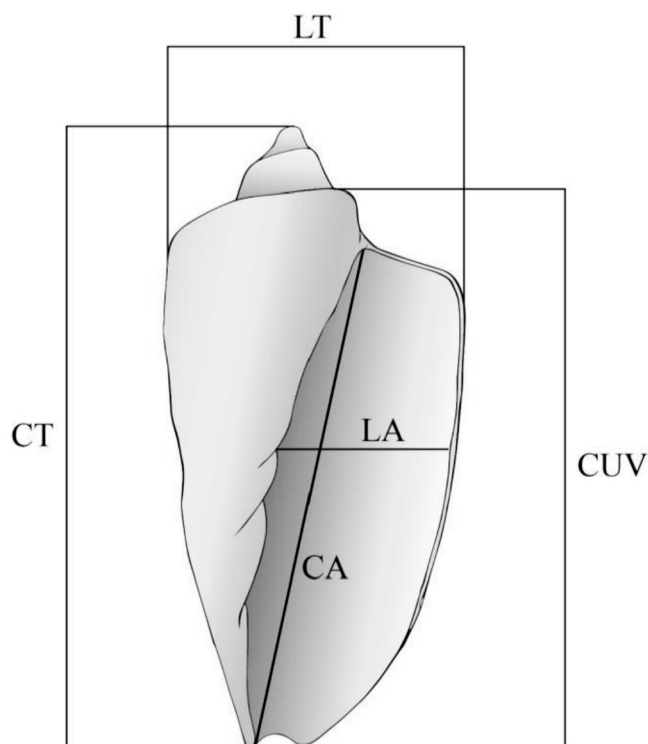


Figura 5. Esquema das medidas que serão realizadas. CT (Comprimento Total); CUV (Comprimento da última volta); LT (Largura Total); CA (Comprimento da Abertura); LA (Largura da Abertura). Adaptado de Medina et al. 2020.

Índices de arredondamento e estimativa da densidade foram calculados relacionando estas medidas, onde: peso da concha (PC), redondeza geral ($RG = LT/CUV$), comprimento relativo da abertura ($CRA = CA/CUV$), largura relativa da abertura ($LRA = LA/CUV$), formato relativo da abertura ($FRA = LA/CA$), expansão relativa da abertura ($ERA = LA/LT$) e peso relativo da concha ($PRC = PC/LT$).

Adicionalmente, as conchas de *Z. dufresnii* foram analisadas com o auxílio de um estereomicroscópio (lupa), para identificar os tipos de bioerosão presentes, bem como alterações na face interna, como crescimentos, deposições e outras estruturas que pudessem indicar a presença de parasitismo. Para complementar essa análise, foram realizadas fotografias por Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV), no CEME-Sul/FURG, possibilitando uma visualização mais detalhada das estruturas observadas. Posteriormente, essas

estruturas internas foram comparadas com registros da literatura especializada, com o objetivo de identificar os possíveis parasitas responsáveis por sua formação.

Para determinação da idade aproximada das conchas, foram realizadas análise de radiocarbono (^{14}C), realizada por Espectrometria de Massas com Acelerador (AMS), em seis espécimes, com características tafonômicas distintas, como coloração, presença ou ausência de brilho e ornamentações. Três destas amostras foram enviadas ao International Chemical Analyses (ICA), USA, e outras três ao Vilnius Radiocarbon, Lithuania. As amostras passaram por pré-tratamento físico e químico, em ambos os laboratórios. Utilizando o software OxCal (versão 4.4.4), foram realizadas as calibrações necessárias [Bronk Ramsey 2009]. Para as idades de radiocarbono, foi utilizada a curva Marine20 [Heaton *et al.* 2020], e feito um ajuste, considerando o efeito de reservatório marinho, com variação local (ΔR) de 117 ± 29 [Alves *et al.* 2015], utilizando os dados do SHCal20 para calibração do hemisfério sul [Hogg *et al.* 2020].

Para melhor interpretação e compreensão dos dados obtidos, foram realizadas análises estatísticas simples, como medidas de média e dispersão, e análise de regressão logística, integrando os dados tafonômicos com as interações, buscando identificar os principais fatores que contribuem para a presença ou ausência das bioerosões e dos indícios de parasitismo.

Capítulo IV: Artigo Científico

Para a obtenção do título de Mestre pelo Programa de Pós-graduação em Oceanologia, é requerido que o discente realize a submissão de pelo menos um artigo científico como primeiro autor em periódico com corpo indexado. Desse modo, os resultados da pesquisa desenvolvida durante o período de mestrado e a discussão dos resultados serão apresentados em forma de artigo neste Capítulo. O manuscrito, de autoria de Keila Marini dos Santos, Cristiane da Rosa, Silvia Regina Bottezini e Paula Dentzien Dias, é intitulado “***Trace fossil evidence of biological live-live interactions on gastropod *Zidona dufresnii****” e foi submetido para publicação no periódico “***Journal of Paleontology***”.

Trace fossil evidence of biological live-live interactions on gastropod *Zidona dufresnii*

Keila Marini dos Santos^{1*}, Cristiane da Rosa¹, Silvia Regina Bottezini² and Paula Dentzien-Dias^{1,3}

¹Programa de Pós-Graduação em Oceanologia, Instituto de Oceanografia, Universidade Federal do Rio Grande, Rio Grande, 96203-900 Brazil. Email: marinikeila2@gmail.com

²Instituto de Oceanografia, Universidade Federal do Rio Grande, Rio Grande, 96203-000 Brazil.

³Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 91540-000 Brazil.

Abstract

Ecological live-live interactions in fossil invertebrates, although providing valuable information about the past environment and ecology, are still largely underexplored. Trematode parasites possess a complex life cycle, often utilizing mollusks as their intermediate hosts. However, since they lack a rigid skeleton, these interactions can only be detected when there is anomalous growth in the shell, the sole preserved part of the mollusk. When internal growths or malformations produced by the host are preserved, it may be concluded that the mollusk was alive at the time of interaction. Therefore, this study aimed to assess the different ecological interactions preserved in the shells of *Zidona dufresnii* and determine which were results of a life-to-life relationship, as well as the organisms involved in that interaction. A total of 894 shells collected from dead associations of Quaternary deposits in southern Brazil were analyzed regarding the presence and morphology of bioerosions and internal growths. As a result, ten ichnogenera of bioerosion were identified, with *Caulostrepsis*, *Iramena*, and *Entobia* being the most frequent. Additionally, seven types of malformations were observed, including pits and igloo-like structures, which are results of infestation by trematodes; blister and sheet forms, which respond to the presence of spionid species that perforate the shell; and verrucose, which we suggest here is also an indicator of trematode infestation. Furthermore, ^{14}C dating shows that these shells are derived from both Holocene and Late Pleistocene deposits, indicating significant time-averaging.

Non-Technical Summary

Shells from marine mollusks offer valuable clues about life in the oceans of the past – including how they interacted with parasites. In this study, we examined shells from a common gastropod, *Zidona dufresnii*, to see whether any evidence suggests that other

animals used their shells for shelter or predation, such as holes, growth patterns, and malformations. We found that some of these markings formed while the mollusks were still alive, demonstrating ancient parasitic relationships. Furthermore, we discovered that the shells vary in age, ranging from ~3,000 to almost 40,000 years, showing that the shells collected in the beach have a wide range of temporal variation. These findings contribute to a better understanding of how parasites and mollusks coexisted and provide new insights into the dynamics of marine ecosystems throughout history – illustrating how marine life evolved over time.

Introduction

Marine mollusk shells, both during an animal's lifetime and after death, are widely used by other organisms as substrate for attachment, habitat, refuge, and feeding (Lopes 2012; Aguirre et al. 2016; Richiano et al. 2021; Marini et al. 2022). The primary ecological interactions involve bryozoans, annelids, and other mollusks, with many species serving as intermediate hosts for numerous parasite groups (Ituarte et al. 2005; Huntley and De Baets 2015; Huntley et al. 2021). However, not all these interactions leave marks on the shells - only the typically preserved structures in the fossil record - limiting the identification of traits related to parasitism (Huntley and De Baets 2015). Nevertheless, the study of these remains holds significant potential for understanding variations in marine disease prevalence over time, particularly during periods of extinctions or environmental changes (De Baets et al 2021).

However, a major challenge is determining whether the trait was produced by an ante-mortem interaction or a post-mortem one. To gain a better understanding, Huntley and De Baets (2015) categorize the traits and malformations found into two groups: (1) interactions where only perforations, excavations, or destruction of the shell by the organism occur, making it impossible to distinguish ante-mortem from post-mortem interactions; and (2) interactions that result in a growth response from the mollusk, allowing for the isolation of the invading organism, indicating that the trait or malformation was produced by an ante-mortem interaction. Thus, it is often difficult to differentiate which traits are related to parasitism and which are results of bioerosion. Most studies conducted on Southern Atlantic mollusks indicate that the traits observed in the shells refer to bioerosions, such as perforations and excavations, which, by themselves, do not allow the determination of whether they were produced while the animal was alive or after its death (Lopes and Buchmann 2008; Lopes 2012; Richiano et

al. 2015; Charó et al. 2017; Erthal et al. 2017; Erthal and Ritter 2020; Richiano et al. 2021; Verde et al. 2022; Schmidt-Neto et al. 2023; Anzai et al. 2024).

On the other hand, parasite-host interactions in the fossil record have been the focus of much attention by researchers across different organisms or structures, including mollusks, mammals, and even fossilized feces, called coprolites (Ruiz and Lindberg 1989; Poinar and Boucot 2006; Dentzien-Dias et al. 2012; Huntley and De Baets 2015; Huntley et al. 2021; Marini et al. 2022). Ruiz and Lindberg (1989) identified marks left by trematode parasites in bivalves of the family Veneridae, in the form of small internal pits in the shells (“pits”), present since the Neogene, indicating interactions dating back at least 5 million years. Ituarte et al. (2001) described another type of structure, in the shape of an “iglu,” formed by the bivalve’s attempt to isolate the parasite. Other studies also point to evidence of parasitism, such as fixed and free pearls, irregular calcium deposits (ICD), discoloration, and structures of the “blister” type (Stunkard and Uzman 1958; Johannessen 1973; Campbell 1985; Cremonese and Ituarte 2003). In Brazil, there are few records, with particular emphasis on Marini et al. (2022), who observed blisters in *Macra isabelleana* associated with external bioerosions of the ichnogenus *Caulostrepsis*, as well as describing a new type of malformation, the Sheet.

However, despite the growing number of studies on parasite-host interactions in recent years, there are still numerous gaps that need to be filled. One of the major gaps concerns parasite-host interactions in gastropods, since most studies have identified only parasitic traits in bivalves (Ituarte et al. 2001, 2005; Huntley and De Baets 2015; Scarponi et al. 2017; De Baets et al 2021; Huntley and Scarponi 2021; Huntley et al. 2021; Marini et al. 2022).

Material and Methods

Study area

The study area is the Cassino Beach (Fig. 1), located to the south of the Rio Grande do Sul Coastal Plain (RSCP), immediately following the outflow of the Patos Lagoon. It is a dissipative beach with fine sediment, a gentle slope, and a wide coastal face (Calliari and Klein 1993). Due to the orientation of the coast, the dominant waves are of the swell type, generated in the mid-latitudes, as well as local waves produced by strong maritime breezes, especially during spring and summer (Dillenburg et al. 2004). The mean significant wave height is approximately 1.5 m, potentially exceeding 2 m during storm events, which generally occur between autumn and winter. In such cases, the average sea level along the coast may reach 1.3 m (Barletta and Calliari 2001).

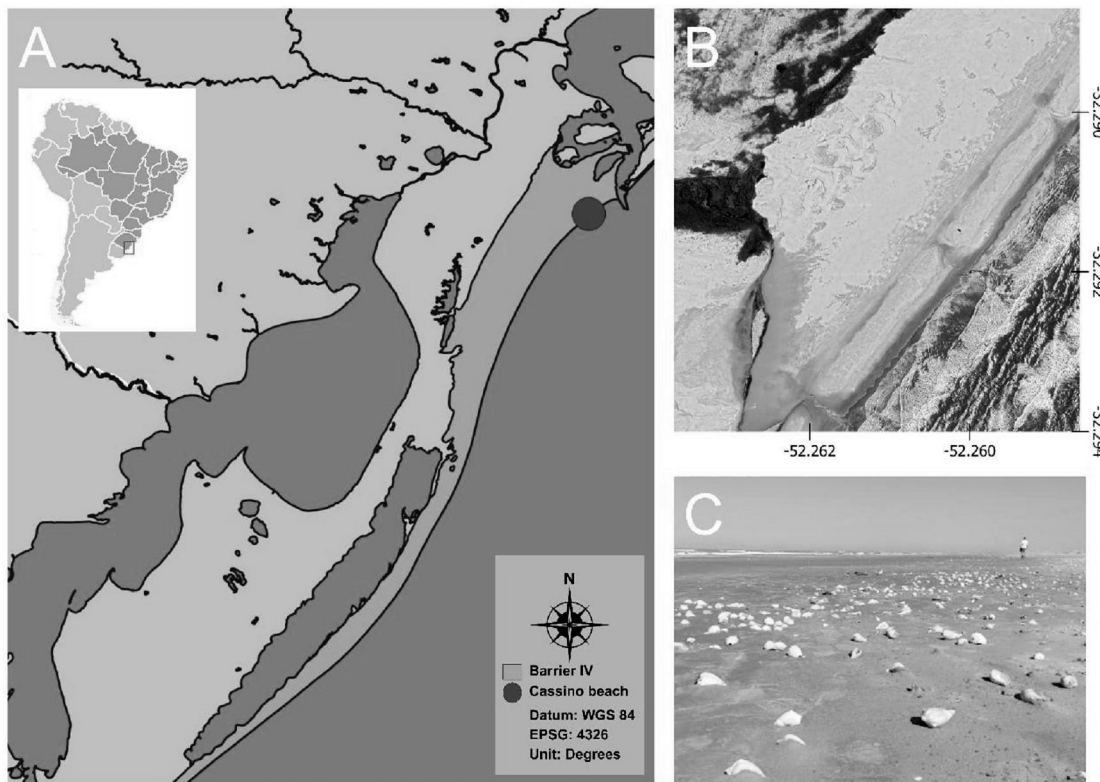


Figure 1. Study area location map. **A**, Extension of the RSCP, indicated Barrier IV and Cassino Beach. **B**, Google Earth© image of the non-urbanized field-dune zone of Cassino beach. **C**, Conchiferous deposit.

The south Brazil continental shelf sediments were accumulated in various

environments formed under different sea levels during the Late Pleistocene, following a Lagoon-Barrier System (Correa 1996a). Paleocostlines are known between 17,500 and 6,500 years BP. These sediments, deposited in an earlier environment, but not yet buried on a continental shelf (relict sediments), were largely exposed due to low sea levels during the last glacial maximum (LGM) period of the Pleistocene epoch (Correa 1996a, 1996b).

As a result, this dynamic process is frequently observed on Cassino Beach, including accumulations of shells, teeth, and mollusk bones that were previously buried and are now remobilized and redistributed by wave action (Lopes and Buchmann 2008). According to Ritter and Erthal (2016), these accumulations may contain shells of different ages, including fossil specimens and recent ones. This is due to the geological evolution of the RSPC, characterized by successive marine regressions and transgressions, which resulted in the formation of a complex Lagoon-Barrier System (Villwock 1984; Villwock et al. 1986; Calliari and Klein 1993; Lopes and Buchmann 2008). During each regression of the sea, with the advance of the coastal plain, a new coastline was formed where shell accumulation occurred, later buried by sand (Villwock 1984; Villwock et al. 1986; Lopes and Buchmann 2008; Ritter and Erthal 2016). During transgressions, the sea advanced over these old coastlines, forming submersed deposits that, as mentioned, may be remobilized by storms and redeposited on the current coastal face. Over the formation of the RSPC, at least four major cycles of regression and transgression occurred, resulting in mixed deposits containing shells of different ages (Villwock 1984; Villwock et al. 1986; Calliari and Klein 1993).

On the Rio Grande do Sul continental shelf, features were identified and interpreted as submerged beaches, mainly located at depths between 20 and 40 meters. These quartzose, well-selected sandy deposits, arranged in submerged chains, represent ancient coastal lines formed during temporary stabilization phases of sea level throughout

the Quaternary. Considered relic sediments, these deposits are no longer in equilibrium with current sedimentary dynamics but preserve relevant paleoenvironmental evidence for the reconstruction of the paleogeographic evolution of the region (Corrêa 1996a).

Sampling

For this study, shells of the gastropod *Zidona dufresnii* (Caenogastropoda: Volutidae) were analyzed. This gastropod inhabits the western margin of the South Atlantic Ocean at depths of 35 to 60 meters in sandy substrates from the Rio de Janeiro coast, Brazil (22°S), to the Patagonian waters, San Matias Gulf, Argentina (42°S) (Giménez and Penchaszadeh 2002; 2004, 2008; Giménez and Penchaszadeh 2003; Medina et al. 2017, 2020). The species was selected due to its high abundance in this region - being commercially exploited in Uruguay and Argentina (Giménez et al. 2004; Riestra et al. 2006) - and its variation in coloration (Fig. 2), shape, and density, which may indicate temporal mixing. Additionally, the shells exhibit distinct bioerosion features, suggesting their frequent use as substrates by various organisms.

Collecting was performed manually at Praia do Cassino, where all shells of the species were collected regardless of their preservation state, size, or other factors. In the laboratory, all shells were washed in flowing water to remove sediment from within, thereby minimizing interference in subsequent analyses. The samples were dried in an oven regulated at 40°C for 6 hours and deposited in the malacology collection of the Laboratório de Geologia e Paleontologia (LGP) at FURG. All shells were examined for coloration (based on a color scale developed from the specimen itself, covering both the original ornamentation and the darker shades), as well as the presence or absence of brightness. Measurements of shell size were also taken, including height, width, aperture size, and shell thickness (Fig. 2F).

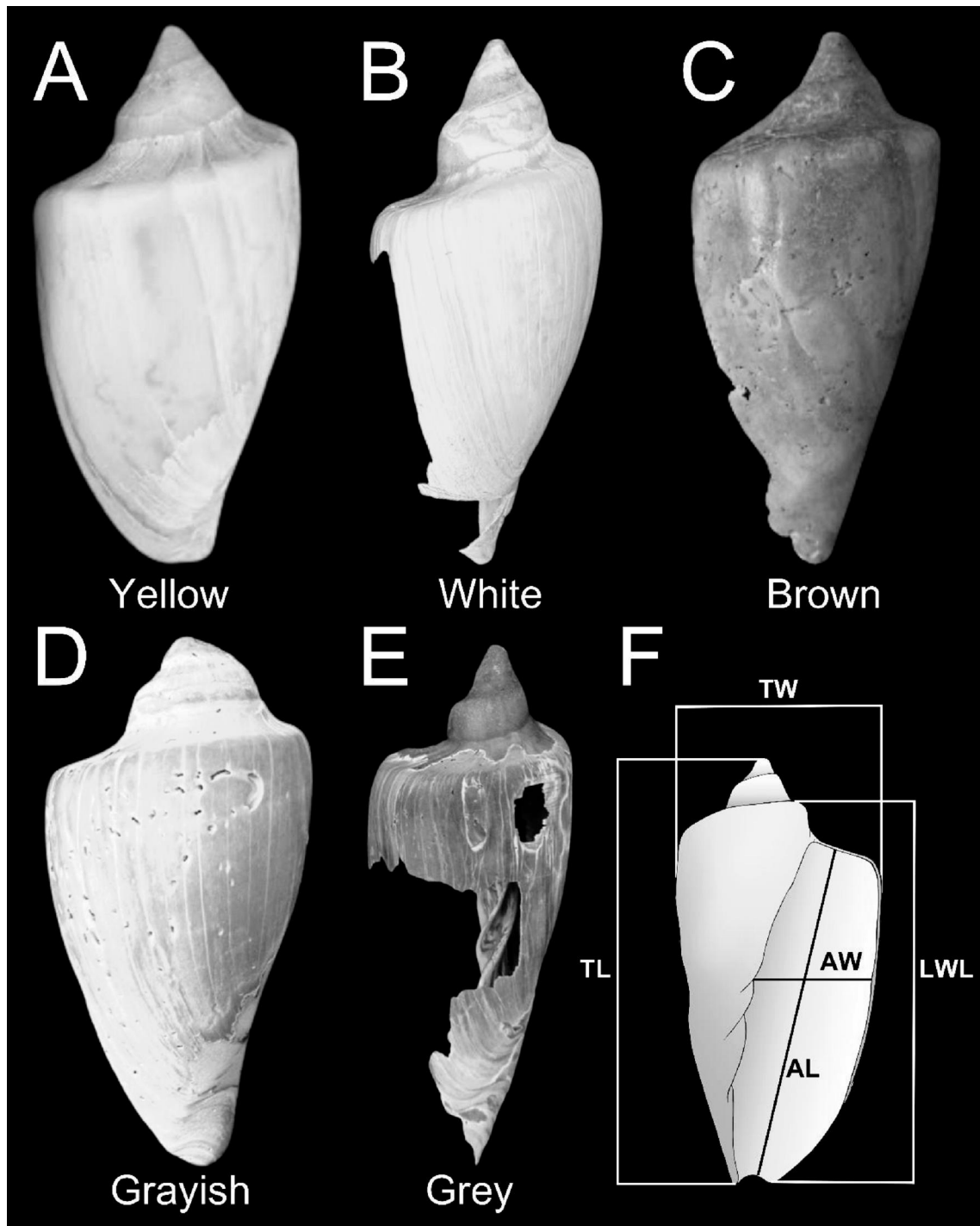


Figure 2. A-E, Scale for determining the color of the shells of *Z. dufresnii*. The scale includes the colors yellow, white, brown, grayish and gray. F, Diagram of the shell of *Zidona dufresnii*. Measurements used in the analysis: total length (TL), Last whorl length (LWL), total width (TW), aperture length (AL), aperture width (AW).

Additionally, *Z. dufresnii* shells were examined using a stereomicroscope

(magnifier) when necessary to identify the types of bioerosion present, as well as internal changes such as growth patterns, deposition, and other structures. To complement this analysis, photographs were taken using Scanning Electron Microscopy (SEM) at CEME-Sul/FURG, enabling a more detailed visualization of the observed structures. Subsequently, these internal structures were compared with specialized literature records to identify potential causes of malformation.

To estimate the age of the shells, radiocarbon dating (^{14}C) was performed using Accelerator Mass Spectrometry (AMS) on six specimens exhibiting distinct taphonomic characteristics, such as coloration, presence or absence of brightness, and ornamentation. Three of these samples were sent to International Chemical Analysis (ICA), USA, while the other three were sent to Vilnius Radiocarbon, Lithuania. The samples underwent physical and chemical pre-treatment in both laboratories. Using the software OxCal (version 4.4.4), necessary calibrations were performed (Bronk Ramsey 2009). For radiocarbon ages, the Marine20 curve (Heaton et al. 2020) was used, with an adjustment considering the marine reservoir effect, using a local variation (ΔR) of 117 ± 29 (Alves et al. 2015), based on SHCal20 for southern hemisphere calibration (Hogg et al. 2020).

To facilitate interpretation and understanding of the obtained data, simple statistical analyses were performed, such as measures of mean and dispersion, the chi-square test (χ^2) to determine whether there is a significant relationship, and logistic regression analysis, integrating taphonomic data with interactions to identify the main factors contributing to the presence or absence of bioerosion and indications of parasitism. For this analysis, color, presence or absence of ornamentation, and brightness were considered independent variables, while internal growth patterns were utilized as dependent variables.

Results

The current shells of *Zidona dufresnii* are fusiform, bright, and thick, with an elongated apex and a fine whorl. The surface is orange-yellow with reddish-brown axial zigzag lines. The aperture is subquadrangular, elongated, and comprises three-quarters of the total shell length (Rios 1994; Rios 2009).

A total of 894 shells of *Zidona dufresnii* were analyzed (Supplementary Table 1); 464 were complete, without significant cracks or excessive bioerosion, allowing for accurate measurements, however, no shells studied herein had the thin elongated apex, that broke easily. The mean height of the shells, derived from the last whorl since the apex is always incomplete, was 91.80 mm (min. 50.44 mm, max. 146.45 mm), and the width was 52.90 mm, varying between 30.37 mm and 76.50 mm (Supplementary Figure 1).

The shells analyzed exhibited varied coloration, ranging from yellow (their original color) to completely gray. Regarding brightness, 310 shells (34.68%) still displayed brightness, while in 584 shells (65.32%) brightness was absent. In terms of zigzag ornamentation, 601 shells (67.23%) retained the original ornamentation, whereas 293 shells (32.77%) no longer exhibited any type of ornamentation. Additionally, shell color was related to the presence or absence of brightness and ornamentation, as shown in Table 1, indicating that, for the most part, shells with a color close to the original (yellow) still exhibited ornamentation, and half of them still showed brightness. Shells with color changes, particularly those that are more gray, show decreasing ornamentation and, primarily, brightness.

Table 1. Relationship between the color of *Zidona dufresnii* shells with the presence of ornamentation and brightness.

Color	Total	Shells with Ornamentation	Shells With Brightness
-------	-------	---------------------------	------------------------

Yellow	370	364 (98,38%)	204 (55,14%)
Brown	216	138 (63,89%)	66 (30,56%)
Grayish	155	37 (23,87%)	20 (12,90%)
White	126	57 (45,24%)	13 (10,32%)
Grey	27	0	0

Indistinguishable Between Live-Death and Live-Live Interactions

Bioerosions were identified in 709 shells, representing 79.3% of the sample. These perforations occurred in a variety of ways: in some cases, restricted to the outer face; in others, limited to the inner face (the aperture); and, in some shells, present on both faces (Table 2).

Table 2. Shells with external, internal, or both-side bioerosions, or without bioerosion in *Z. dufresnii* specimens, by ichnogenus.

Ichnogenus/Trace fossil	External	Internal	Both-sides	Absent
<i>Caulostrepsis</i>	605 (67,67%)	499 (55,82%)	479 (55,58%)	269 (30,09%)
<i>Entobia</i>	134 (14,99%)	112 (12,53%)	103 (11,52%)	751 (84,00%)
<i>Finichnus</i>	115 (12,86%)	105 (11,74%)	45 (5,03%)	719 (80,43%)
<i>Pennatichnus</i>	97 (10,85%)	259 (28,97%)	66 (7,38%)	604 (67,56%)
<i>Iramena</i>	333 (37,25%)	328 (36,69%)	258 (28,86%)	491 (54,92%)
<i>Gastrochaenolites</i>	9 (1,01%)	3 (0,34%)	2 (0,22%)	884 (98,88%)
<i>Oichnus</i>	7 (0,78%)	1 (0,11%)	1 (0,11%)	887 (99,22%)
<i>Maeandropolydora</i>	16	1	1	878

	(1,79%)	(0,11%)	(0,11%)	(98,21%)
<i>Podichnus</i>	10	102	4	786
	(1,12%)	(11,41%)	(0,45%)	(87,92%)
<i>Radulichnus</i>	0	1	0	0
		(0,11%)		

In the group of bioeroded shells, nine distinct ichnogenera were recorded, often allowing a single shell to exhibit more than one type of bioerosion (Fig. 3). The most frequent ichnogenus, both on the outer and inner faces, was *Caulostrepsis*, characterized by a U-shaped tunnel excavated by polychaetes (Charó et al. 2017;), followed by: *Iramena*, produced by ctenostome bryozoa, exhibiting a system of tunnels with openings leading to the surface in an irregular pattern (Charó et al. 2017; Pereira et al. 2009); *Finichnus*, formed by groups of shallow pits in the shape of an ellipse or pear, produced by cheilostome bryozoa (Taylor et al. 2013); *Entobia*, produced by clionid sponges, consisting of interconnected galleries parallel to the surface, with perforations in the form of a network often covering the entire shell; *Pennatichnus*, which is also the result of interaction with cheilostome bryozoa, but with axial openings leading to the surface in a feather-like pattern (Charó et al. 2017; Taylor et al. 2013); *Gastrochaenolites*, characterized by a perforation in the shape of a wedge, with the narrowest part of the aperture narrower than the main chamber, potentially circular or oval, produced by bivalves (Charó et al. 2017; De Gibert et al. 2007), which use the shell of *Z. dufresnii* as a substrate for permanent habitat; *Oichnus*, characterized by circular or oval perforations perpendicular to the substratum, which may or may not penetrate the surface (Charó et al. 2017; Wisshak et al. 2023), representing traces left by carnivorous gastropods due to predation; *Maeandropolydora*, formed by long cylindrical galleries, sinuous or irregular, and sometimes more rectilinear (Bromley and D'Allessandro 1983), associated with excavations by polychaetes; *Podichnus*, a bioerosion resulting from the dissolution of

carbonate on the shell surface caused by pedunculate brachiopods, presenting a compact group of small, shallow, narrow pits (Bromley and Surlyk, 1973); and *Radulichnus*, consisting of short, shallow grooves with parallel rows of small clusters, resulting from mollusk grazing activity (Gibert et al. 2007; Lopes and Pereira 2018).

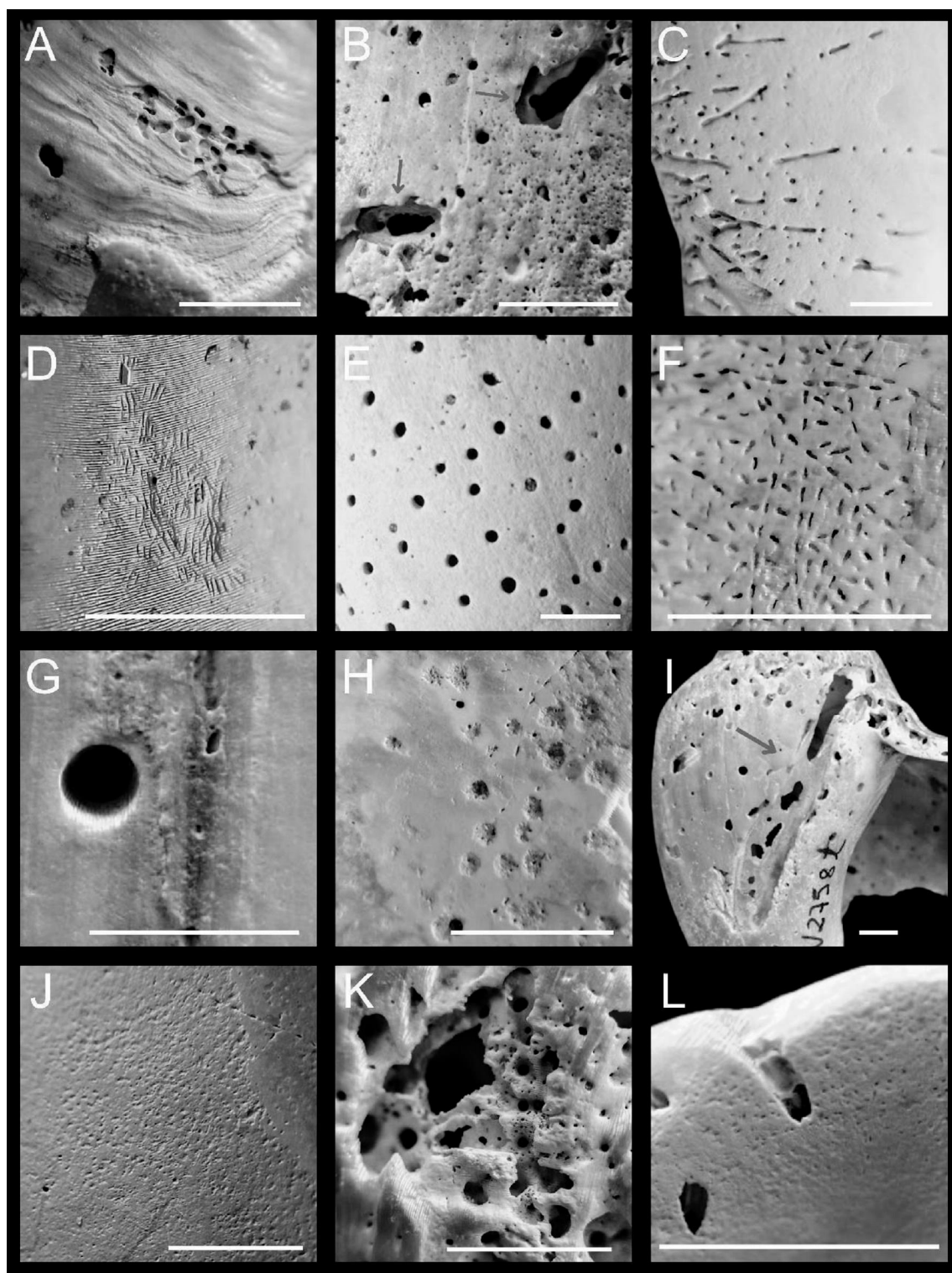


Figure 3. Bioerosions found in shells of *Z. dufresnii*. **A**, *Caulostrepis* (D376). **B**, *Gastrochaenolites* (LGP-W2758t). **C**, *Iramena* (D349). **D**, *Radulichnus* (D428). **E**, *Entobia* (LGP-W2755o). **F**, *Pennatichnus* (D444). **G**, *Oichnus* (D515). **H**, *Podichnus* (D444). **I**, *Maeandropolydora* (LGP-W2758t). **J**, *Finichnus* (D444). **K – L**, shells showing distinct overlapping bioerosions (**K**, LGP-W2757t; **L**, D239). Scale bar = 0.5 cm.

Live-Live Interactions

Abnormal internal growths (malformations or pathologies) were identified on the inner face of *Z. dufresnii* shells: pits in 170 shells (19.02%), Verrucous in 115 (12.86%), Attached Pearls in 112 (12.53%), Blisters and Needles in 47 (5.26%), Sheets in 12 (4.70%), and Igloo-like structures in two (0.22%). Pits (Fig. 4) are small, oval-shaped cavities with raised edges that may occur throughout the inner face of the shell. Their production is induced by parasitism caused by trematodes, serving as a defensive mechanism to encompass the parasite (Ruiz and Lindberg 1989). In some shells, the number of pits reached 16, indicating high levels of infestation. Attached Pearls (Fig. 5) are large, solid structures, usually rounded, sometimes elongated, fixed on the inner wall of the shell, produced as a defensive mechanism by the gastropod against small particles, such as sand grains, entering the space between the shell and the visceral mass. Additionally, they may be associated with the activity of trematode parasites (Taylor et al. 2013; De Baets et al. 2015). Blisters (Fig. 5) are elevated structures inside the shell, with an empty interior resembling a bubble, formed when foreign bodies penetrate the shell. This structure is generally associated with bioerosions on the outer face (Huntley and Scarponi 2012; De Baets et al. 2015; Huntley and De Baets 2015; Marini et al. 2022). Sheets (Fig. 5D) cover a significant portion of the inner surface of the shell, resembling two layers, creating an empty space between them without a defined shape (Marini et al.

2022). They are larger than blisters but not as elevated. They may also be associated with bioerosion on the outer face (Marini et al. 2022). Verrucous structures (Fig. 6) are growths with a rough texture, spherical or elongated, possibly showing variation in color (Da Rosa et al. Submitted). Needles (Fig. 7) are structures resembling small needles, approximately 1.5 mm in length, suggesting that unusual straight foreign bodies were isolated within the shell (Da Rosa et al. Submitted). The SEM images (Fig. 7D) show that some of these structures have the shape of rods with rounded ends.

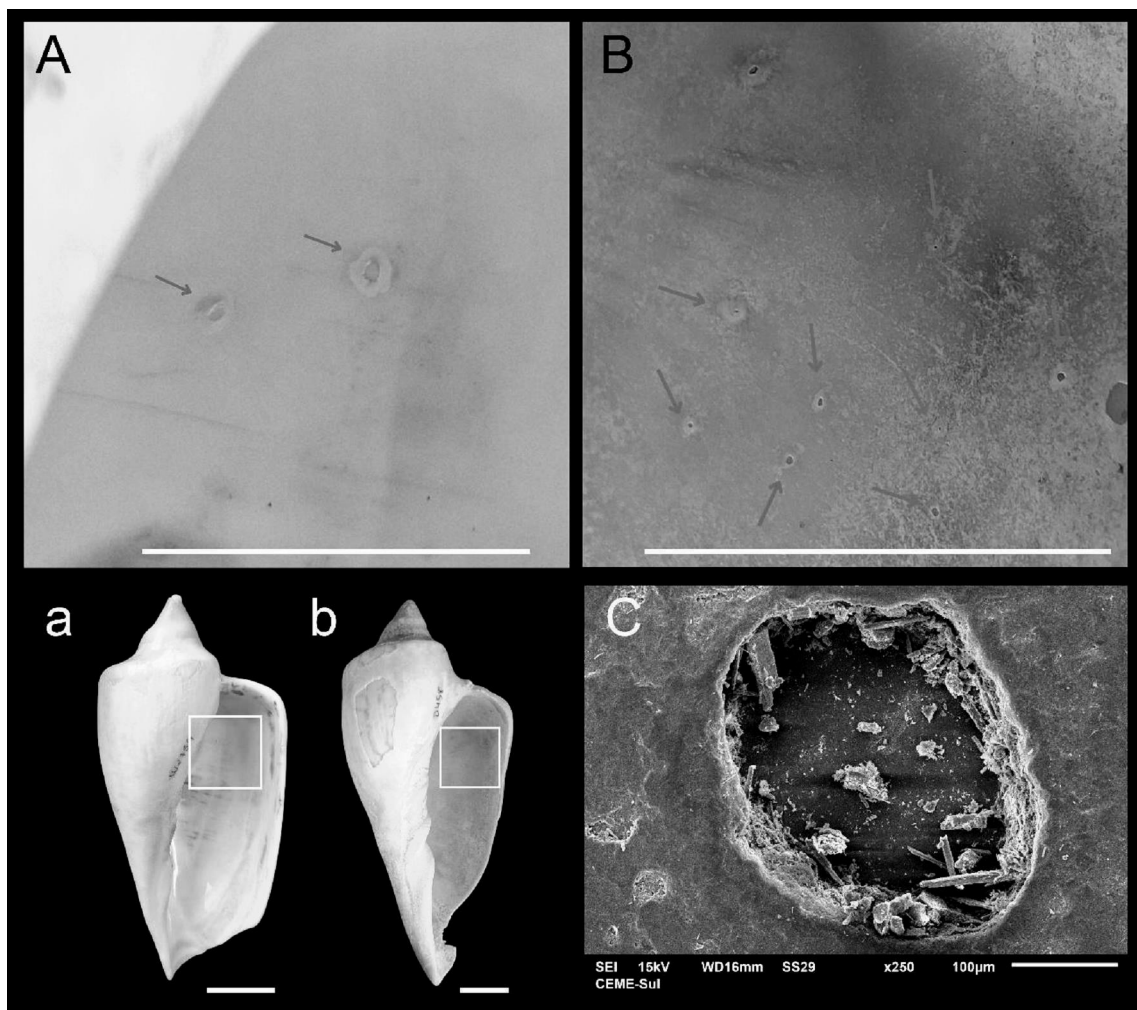


Figure 4. Malformations of the type Pits in the shells of *Z. dufresnii*. **A (a) - B (b)**, shells exhibiting the malformation within their interior (**A**, LGP-W2759; **B**, D458). Scale bar = 2 cm. **C**, Detail of a Pit structure in SEM image (LGP-W2756j).

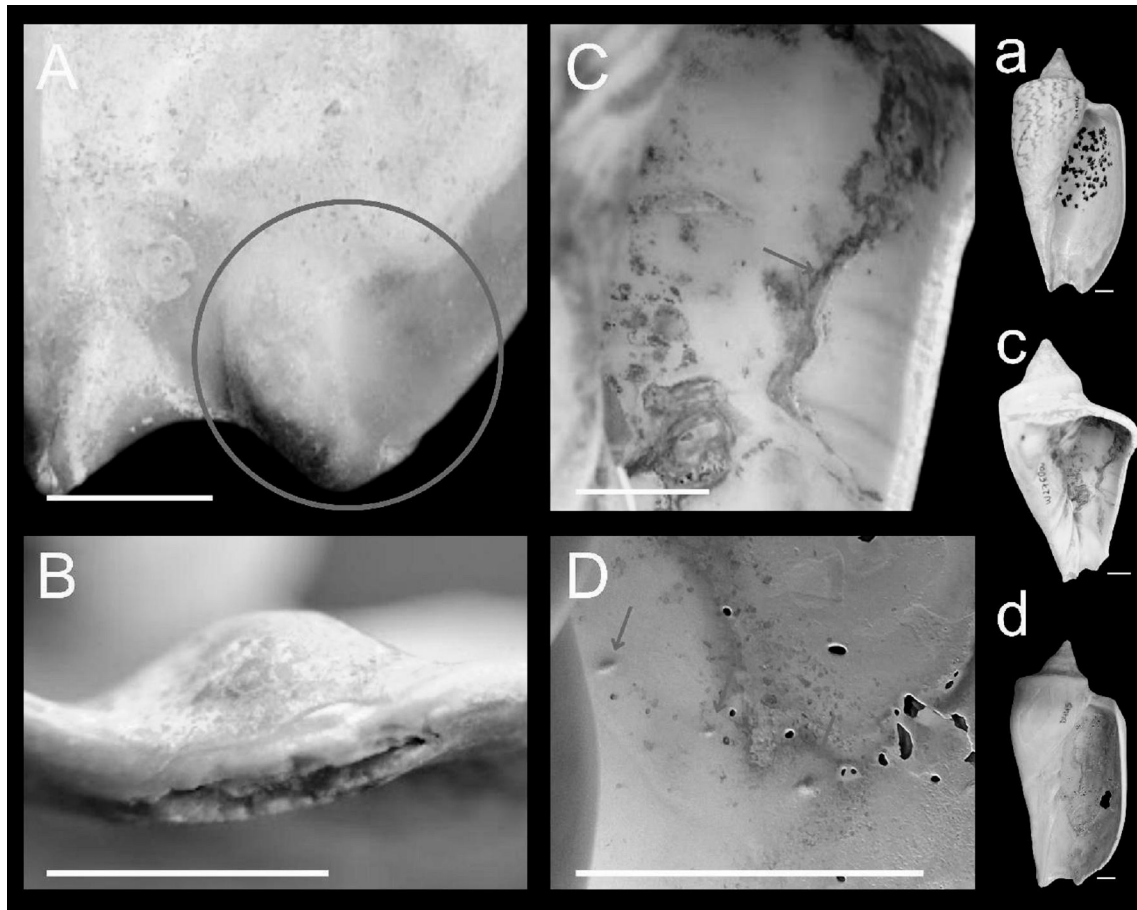


Figure 5. Blister, Sheet, and Attached Pearl in shells of *Z. dufresnii*. **A (a) - B**, Blister (D194). **C(c)**, Sheet presented the internal layer of the structure broken (LGP-W2760a). **D (d)**, Attached Pearl (D445). Scale bar = 1 cm.

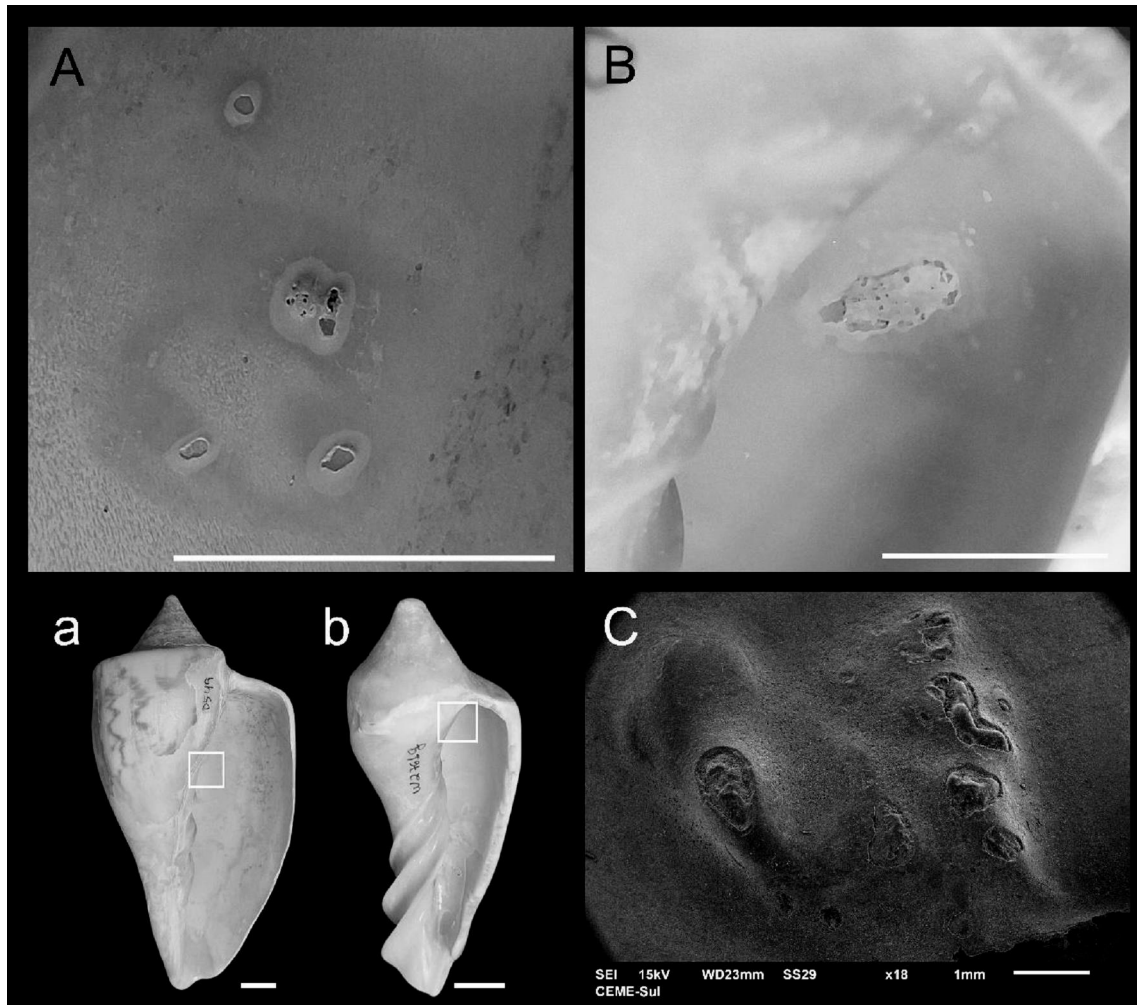


Figure 6. Malformations of the type Verrucose in shells of *Z. dufresnii*. **A (a) - B (b)**, shells exhibiting the malformation within their interior (**A**, D549; **B**, LGP-WW2761g). Scale bar = 1 cm. **C**, Detail of a Verrucous structure in SEM image (LGP-W2760a).

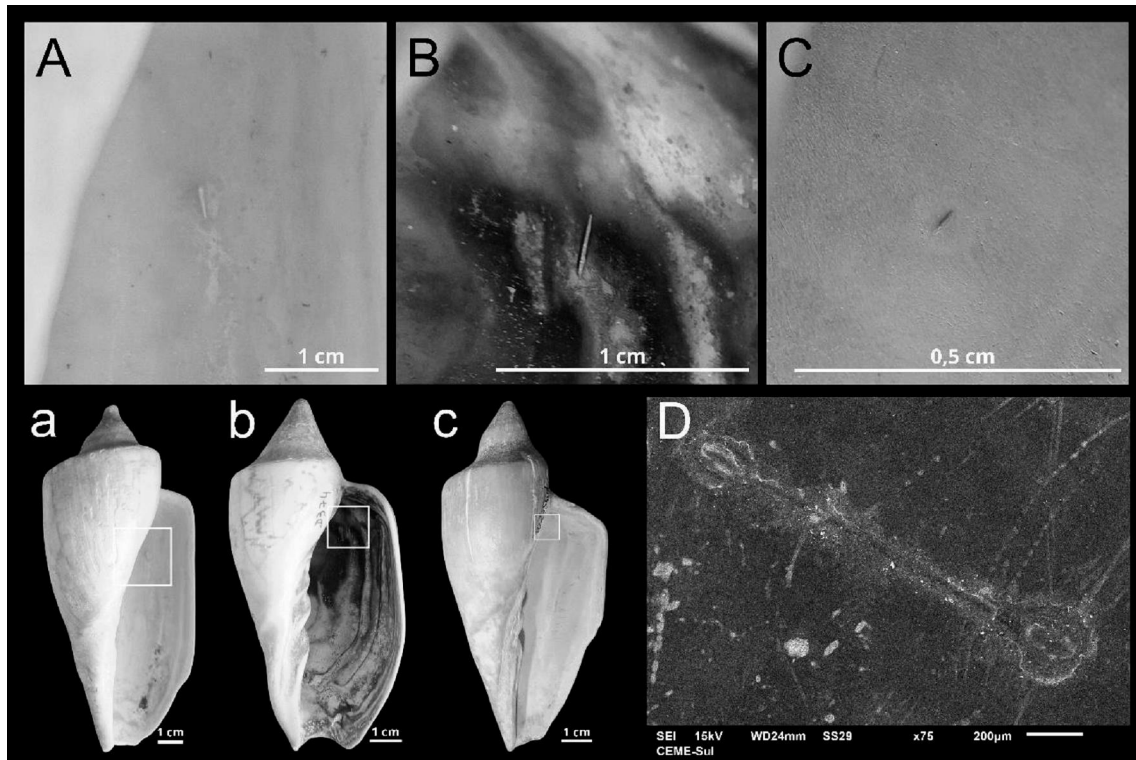


Figure 7. Malformations of the type Needle in shells of *Z. dufresnii*. **A (a) - C (c)**, shells exhibiting the malformation within their interior (**A**, D372; **B**, D374; **C**, LGP-W2756d). **D**, Detail of a Needle structure in SEM, where it is possible to perceive its rod-like shape (B70).

The igloo-like morphology resembles the description by Ituarte et al. (2001), in which an igloo is described as a dome-shaped structure with an aperture. However, the igloo-like structures found in *Z. dufresnii* shells are semi-elliptical domes with an aperture (Fig. 8), measuring approximately 1 cm. According to Huntley et al. (2021), the igloo can be formed when the pit walls grow over the pit and fuse together, creating a hollow blister-like appearance with a tiny opening that represents the anterior metacercaria. Given that the igloo structures may be viewed as unsuccessful attempts to isolate the parasite, as it may continue to communicate with the outside world, their construction may be more intricate since the parasite may stimulate or modify them. Besides this aperture, there may or may not be an erosional hollow or divot on the shell surface (Huntley et al. 2021).

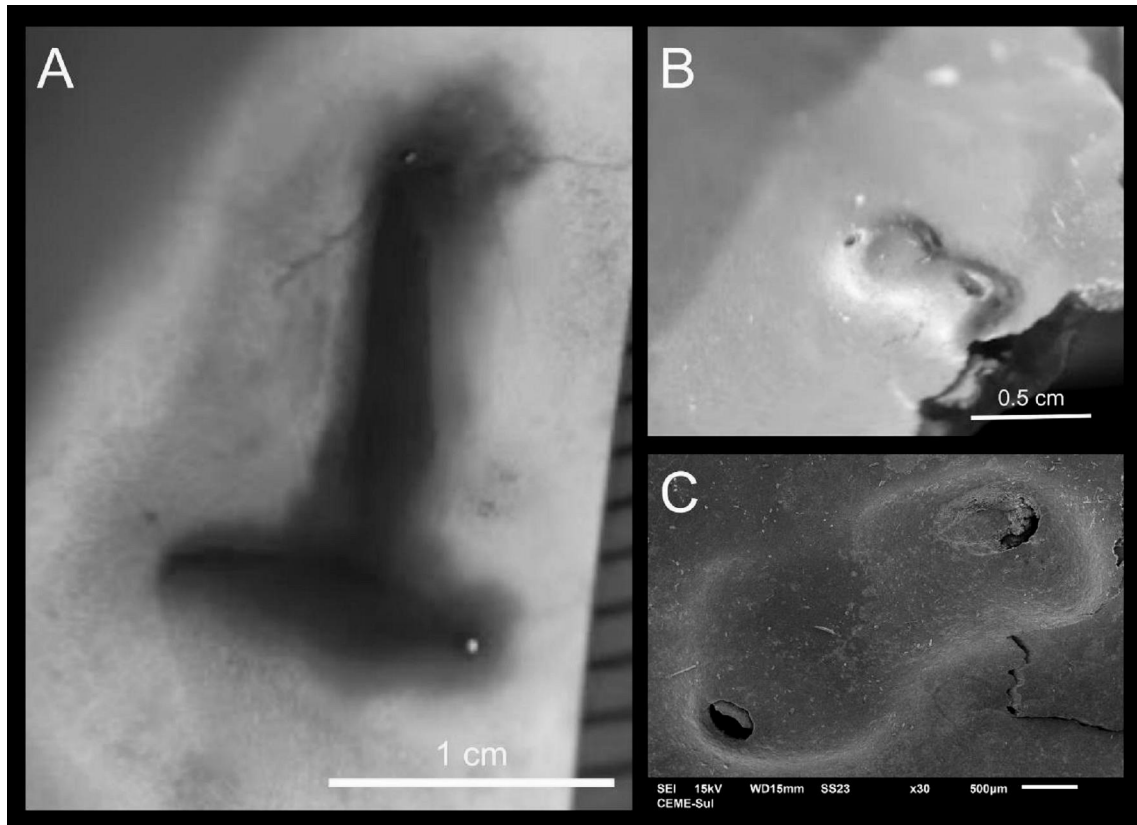


Figure 8. Malformations of the type Igloo-like in shells of *Z. dufresnii*. **A (a) - B (b)**, shells exhibiting the malformation within their interior (**A**, D190; **B**, B46). **C**, Detail of an Igloo-like structure in SEM, where it is possible to perceive its rod-like shape (B46).

Abnormal external growth: Another malformed structure observed on the outer surface of *Z. dufresnii* shells is rounded and occurs around barnacles adhered to the shell (Fig. 9). These formations are known as bioclaustrations and are located in the posterior region of the shells, particularly near the apex. In total, eight specimens exhibited this structure, with two retaining residual barnacle remains.

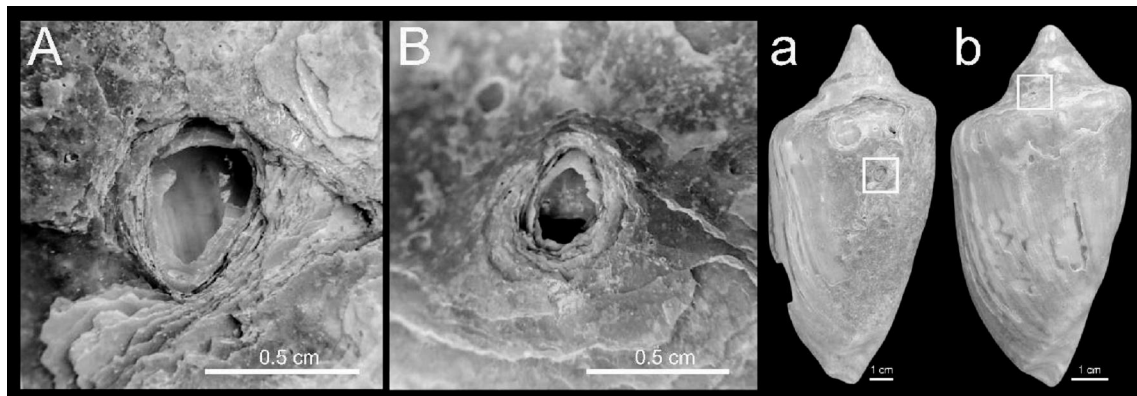


Figure 9. Bioclaustration in *Z. dufresnii* shells (**A (a)**, D496; **B (b)**, D460).

Shell coloration was correlated with the presence of bioerosions on both inner and outer surfaces, as well as with malformations (Table 3). A statistically significant association between coloration and malformations was confirmed by the chi-square test ($\chi^2 = 29.495$, $df = 4$, $p = 6.2 \times 10^{-6}$). A significant statistic correlation was also detected between coloration and bioerosions on the outer surface ($\chi^2 = 50.944$, $df = 4$, $p = 2.293 \times 10^{-10}$), and a similar result was found for coloration and bioerosions on the inner surface ($\chi^2 = 51.517$, $df = 4$, $p = 1.741 \times 10^{-10}$).

Table 3. Percentage of *Z. dufresnii* shells classified by color, brightness, and ornamentation, showing external, internal, and malformation bioerosions.

		External bioerosion	Apertural bioerosion	Malformations
Color	Yellow	63,78	68,92	45,68
	Brown	81,48	84,26	34,72
	White	75,40	80,16	30,95
	Grayish	88,39	93,55	25,16
	Grey	96,30	96,30	14,81
Brightness	Presence	61,61	65,16	53,23
	Absence	82,02	86,82	27,57
Ornamentation	Presence	70,88	74,71	40,27
	Absence	83,28	88,74	28,67

Logistic regression analysis indicated that the only taphonomic characteristic of the shells representing a robust predictor is the presence of brightness. This result suggests that shells still exhibiting brightness are more likely to present internal growths (Supplementary Appendice 1).

Age of the Shells

The shells analyzed exhibited ages ranging between approximately 2,730 and 39,640 years (Table 4). Three of them date to less than 7,000 years, attributed to the Holocene,

while the remaining shells are older than 30,000 years, belonging to the Late Pleistocene (Fig. 10, Supplementary Appendix 2).

Table 4. Calibrated and modeled 14C ages (95.4%) for the samples, using the Marine20 curve (Heaton et al., 2020).

ID	Color	Ornamentation	Brightness	Lab.	14C age (14C age BP)	Calibrated Age (cal. yr. BP)
LGP- W2758i	Grey	Absence	Absence	ICA	35940±1 70	39640- 38960
B113	Grayish	Absence	Absence	Vilnius	35618±5 78	38966- 36843
LGP- W2757l	Grey	Absence	Absence	Vilnius	30576±3 12	32974- 31661
LGP- W2757d	Grayish	Presence	Absence	Vilnius	6129±34	4566- 4256
LGP- W2754p	Grayish	Presence	Absence	ICA	5290±40	3590- 3190
LGP- W2754e	Yellow	Presence	Presence	ICA	4920±40	3170- 2730

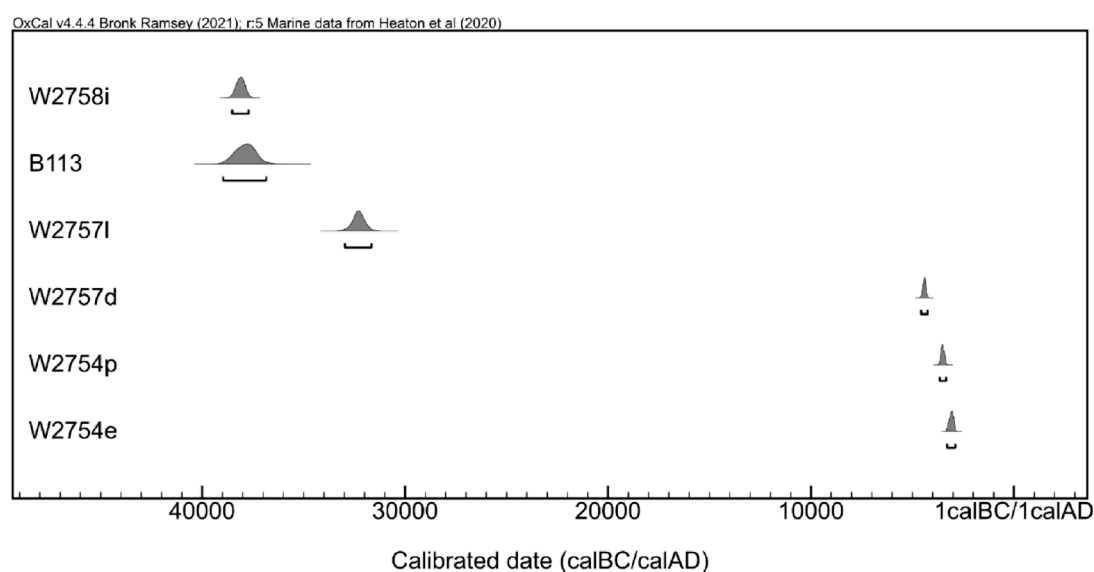


Figure 10. Modelled dating of the samples LGP-W2758i, B113, LGP-W2757l, LGP-W2757d, LGP-W2754p and LGP-W2754e using OxCal (v4.4.4).

The dated specimens exhibited distinct taphonomic characteristics (Fig. 11), including coloration, presence or absence of brightness, and ornamentation. Holocene shells still retained ornamentation, with the most recent also exhibiting brightness. In contrast, Late Pleistocene shells did not display brightness or ornamentation, presenting coloration in shades of gray.

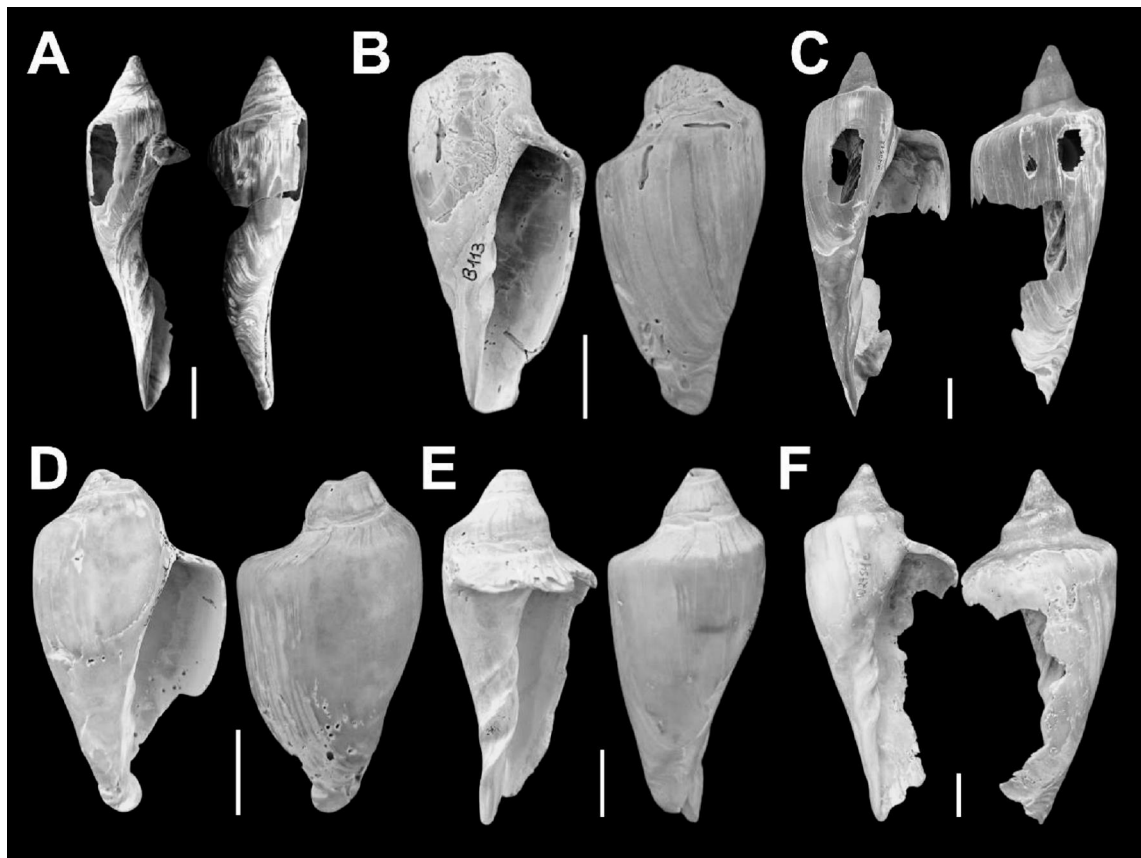


Figure 11. Dated shells. A, LGP-W2758i; B, B113; C, LGP-W2757l; D, LGP-W2757d; E, LGP-W2754p; F, LGP-W2754e. Scale bar = 2cm.

Discussion

The occurrence of bioerosion in the shells of *Z. dufresnii* in the RSCP is rarely reported in the scientific literature. Lopes (2012, 2013) identified only bioerosions

attributed to the ichnogenera *Entobia* and *Caulostrepsis*. Subsequently, Schmidt-Neto et al. (2023) expanded this record by documenting structures compatible with the ichnogenera *Gastrochaenolites* and *Rogerella* in shells of the same species. Additionally, other types of bioerosions were recorded in conchiferous deposits from the same region, in shells of different mollusk species, including both gastropods and bivalves (Schmidt-Neto et al. 2023; Lopes 2012; Anzai et al. 2024; Da Rosa et al. Submitted).

According to previous studies, the predominant bioerosion in associations of mollusk shells found at *Cassino Beach* was the ichnogenera *Entobia*, followed by *Maeandropolydora* and *Pennatichnus* (Lopes and Buchmann 2008; Lopes 2012), with few records of other ichnogenera. These structures are indicative of deep-layer perforation, suggesting that these shells remained exposed to seawater for extended periods, sufficient for the development of a mature community (Bromley and Asgaard 1993). According to Lopes (2012), although *Entobia* remains the most abundant, some shells of bivalves and gastropods also exhibited the presence of *Caulostrepsis*, indicating a change in the fauna of bioeroding mollusks. However, in more recent studies, other ichnogenera have begun to be identified more frequently, such as *Iramena*, *Finichnus*, and *Podichnus* (Lopes and Buchmann, 2008; Lopes, 2012; Anzai et al. 2024). This may indicate that these bioerosions occurred recently, as they are shallow and rapidly obliterated when exposed to erosive agents (Bromley and Asgaard 1993). Therefore, it is believed that these shells, once remobilized from their original deposits, remained available for some time to be bioeroded by organisms using the shells as a substratum before being transported to the beach.

The ichnogenera *Gastrochaenolites*, *Oichnus*, and *Maeandropolydora* exhibit low occurrence (Lopes and Buchmann, 2008; Lopes 2011, 2012; Da Rosa et al. Submitted). The ichnogenus *Radulichnus* was previously identified only in samples from

barrier III (Lopes and Pereira 2018) and has not been documented at Cassino Beach or on the shallow platform.

It is important to note that the majority of the bioerosions found on the external part of the shell do not exhibit a direct association with internal growth patterns. Therefore, it is not possible to determine whether these structures were produced before or after the death of the mollusk. Additionally, many shells display not only different types of bioerosions but also ecological succession, evidenced by the superposition of traces, indicating that during the period they remained exposed and functioning as a substratum, these shells experienced multiple distinct episodes of bioerosion.

All malformations found in the shells of *Z. dufresnii* occurred while the mollusk was still alive, as this is a reaction involving calcium carbonate production to isolate an external foreign body that entered the shell. However, not all of these malformations are necessarily results of parasitism, in which one species benefits at the expense of another. Some structures have been previously described in mollusks, particularly bivalves, such as Pits and Igloo (Ituarte et al. 2005; Huntley and De Baets 2015; Huntley et al. 2021), which represent the animal's response to the presence of trematode parasites that reached the visceral mass. Blister and Sheet are usually associated with external bioerosion of *Caulostrepsis* (Huntley and Scarponi 2012; Huntley et al. 2021; Marini et al. 2022), caused by a spionid polychaete that perforates the shell to its interior, leading the mollusk to produce a protective response.

On the other hand, many cases of malformations found in shells may merely indicate that some external particle caused discomfort to the mollusk, such as sand grains, spicules, or rigid parts of animals. In this context, malformations of the types Pearl, Needle, and Verrucous are considered internal growths that can occur either due to the entry of an external object between the shell and the visceral mass (Da Rosa et al.

Submitted) or due to a parasite, and cannot be distinguished without additional evidence (Huntley and De Baets 2015). However, in the shells of *Z. dufresnii* analyzed, there are indications that the Verrucous malformation may also be related to trematode parasites. Through SEM observation, an aggregation pattern is noted in these structures, characterized by an irregular distribution at the center, covered with a layer of shell and a gentle depression around it. The size and shape of this malformation are compatible with clusters of metacercariae, commonly found in live tissues of mollusks and occasionally causing changes in the formation of their shells (Cremonte and Ituarte 2003; Averbuj and Cremonte 2010; Cremonte et al. 2013; Di Giorgio et al. 2014; Ribeiro et al. 2017). Additionally, in 53.04% of shells exhibiting Verrucous malformations, Pits were also present, indicating that these mollusks were infected by trematode parasites. Considering the relationship with Pearl, indicative of foreign bodies within the mollusk, 35.65% of the shells with Verrucous malformations also displayed this structure.

The Needle malformation may have been caused by the presence of sponge spicules inside the shells (Da Rosa et al. Submitted). This hypothesis was proposed after observing needle-shaped structures in SEM images, where the two ends of the Needle form a ring-like structure. Although considerable variation in shape and size exists, some types of sponge spicules exhibit the same structure (Łukowiak 2016, 2020; Rasbold et al. 2019; Łukowiak et al. 2022).

Similar morphological malformations associated with the presence of barnacles were documented by Da Rosa et al. (Submitted). According to the authors, due to the large size of gastropods and cirripede lodging only in the apical regions, parasitism is not considered, since no significant detriment occurs to the host organism. Furthermore, shells of *Z. dufresnii* exhibit no internal alterations resulting from this interaction. Consequently, bioclastration by barnacles can be considered a commensal or borderline

interaction.

The rising sea level over the past several thousand years may be a factor contributing to an increase in the prevalence of trematode parasites in mollusks. Secondary factors, such as temperature, productivity, salinity, taxon abundance, and other factors associated with the rise in sea level, can make this increase favorable (Huntley et al. 2014). Thus, the increased presence of parasitism indicators in recent shells, evidenced by the persistence of the brightness layer, may indicate that the relationship between trematode parasites and *Z. dufresnii* is increasing. Another factor that might influence the greater number of malformations in shells with brightness compared to older shells is that these shells are less exposed in the system due to a shorter time period, experiencing fewer effects from reworking and bioerosion, thereby preserving these structures more effectively.

Several authors have claimed that shell color changes with age (Wehmiller et al. 1995; Erthal et al. 2017; Martinez and Rojas 2023), indicating that the darker the shell, the older the sample. However, as observed in this study, shell color can vary with age, with specimens dated to the Holocene and others to the Late Pleistocene. Consequently, it is not possible to assert age using only this parameter. The same result was observed by Da Rosa and colleagues (Submitted), where darker shells of *Pachycymbiola brasiliiana* showed younger ages compared to those of lighter coloration. Nevertheless, brightness and ornamentation are present only in shells from the Holocene, potentially serving as an indicator of age. The presence of brightness indicates that the shells have not yet remained exposed long enough to the environment to lose this superficial layer, suggesting they are less ancient than shells without brightness. In contrast, the zig-zag ornamentation is located in the inner layers of shell walls and persists for a longer period before being lost or replaced.

All shells collected from beaches and the shallow platform in southern Brazil were dated from the present to 8,615 years and between 31,661 and 41,167 years (Supplementary Appendice 3), forming a hiatus from approximately 9,000 to 30,000 years, corresponding to the Last Glacial Maximum. A possible explanation for the absence of shells from this period is that they are preserved in sediment layers currently located at depths greater than 80 meters, thus not undergoing reworking. The only dating of this hiatus is based on the terrestrial mammal *Notiomastodon platensis* (Lopes et al. 2010). Between 30,000 and 40,000 years ago, the coastline was at a depth of about 60 meters below the present sea level (Spratt and Lisieck 2015), meaning that these sediments are positioned close to those of the Holocene (Fig. 12). This proximity facilitates reworking and transport of fossil materials together, contributing to the formation of associations with significant time-averaging.

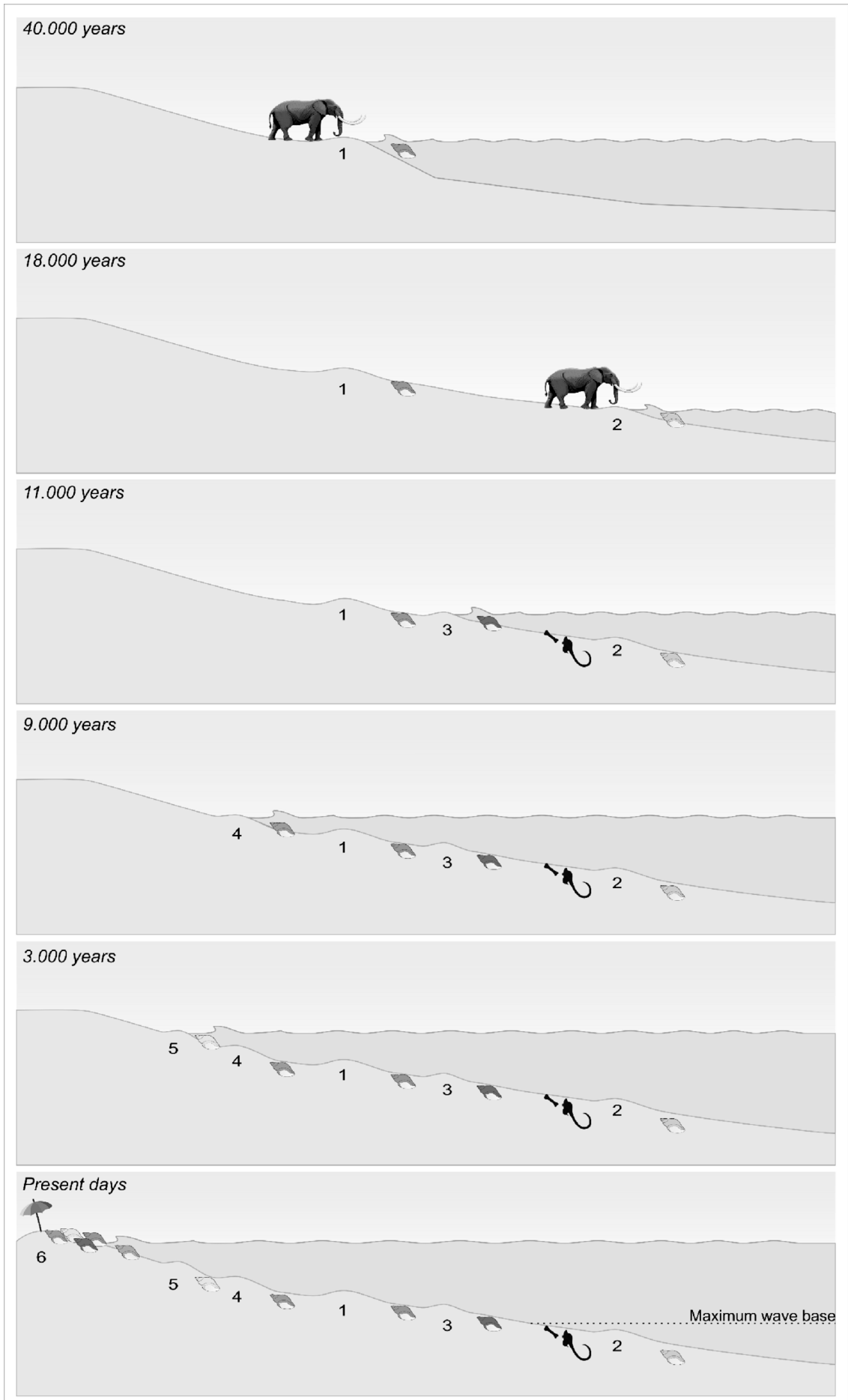


Figure 12. Reconstruction of coastal ridges during recent variations in sea level. Each profile demonstrates the position of the coastline at each period (40k, 18k, 11k, 9k, 3k years and the current period), illustrating the location of sub-sea deposition of biodepositional material and terrestrial deposits.

In addition, relic sediments are widely distributed on the southern Brazilian shelf, where they are extensively reworked by the combined effects of the modern hydrodynamic regime, terrestrial sediment input, and post-glacial sea-level rise.

Conclusions

Pathologies in gastropod shells are poorly documented. A total of 894 *Zidona dufrenoyi* shells from the same locality (Cassino Beach) were surveyed for malformations and 332 presented pathologies. Various malformations were identified, the most common being pits, followed by verrucous structures and attached pearls. Among these, four were associated with parasitism: pits, verrucous, and igloo-like structures resembling trematodes, as well as blister features similar to those produced by spionid species. Parasitism evidence in gastropods is rare in the fossil record, being found, until now, as far as we know, only in the South Atlantic. Bioclastration has been known since Early Paleozoic, but poorly studied in the Quaternary, being this study one of the few between gastropod and barnacle of the Brazilian Coast. Our results indicate that the current beach contains shells from periods both preceding and following the Last Glacial Maximum (LGM), reflecting a wide time-averaging. Among all of these findings, the analysis of gastropod shells must be more detailed and reveal different biological interactions in the paleontological record.

Acknowledgements.

We are grateful to the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior Financing code 001, through the Programa de Pós-Graduação em Oceanologia of Universidade Federal do Rio Grande (PPGO-FURG), and Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico for funding this research. We thank Vilnius Radiocarbon for the academic support to students, which made radiocarbon dating accessible. We thank the CEME-Sul (FURG) team that helped with the SEM analyses. We thank Dr. John Huntley for his prior assistance with the structures found and to Dr. Kenneth de Baets for the discussions we had at the beginning of the analysis of the material. We thank Dr. Duane Fonseca for the statistical analysis and Sheron Medeiros for the illustration prepared for this work. We also thank the entire LGP team for their help with the collections and preparation of the studied materials.

Competing Interests. The authors declare no competing interests.

Literature Cited

- Aguirre, M. L., S. Richiano, A. Álvarez, and E. A. Farinati.** 2016. Reading shell shape: implications for palaeoenvironmental reconstructions. A case study for bivalves from the marine Quaternary of Argentina (south-western Atlantic). *Historical Biology* **28**:753–773.
- Alves, E., K. Macario, R. Souza; A. Pimenta, K. Douka, F. Oliveira, I. Chanca, and R. Angulo.** 2015. Radiocarbon reservoir corrections on the Brazilian coast from pre-bomb marine shells. *Quaternary Geochronology* **29**:30–35.
- Anzai, F. N. U., D. Diniz, P. Spotorno, and P. Dentzien-Dias.** 2024. Fossil oysters from the southernmost coast of Brazil: Bioerosion and palaeoenvironmental implications. *The Holocene* **34**:1321–1328.
- Averbuj, A., and F. Cremonte.** 2010. Parasitic castration of *Buccinanops cochlidium*

- (Gastropoda: Nassariidae) caused by a lepecoreadiid digenean in San José Gulf, Argentina. *Journal of Helminthology* **84**:381–389.
- Barletta, R. D. C., and L. J. Calliari.** 2001. Determinação da Intensidade das Tempestades que atuam no Litoral do Rio Grande do Sul, Brasil. *Pesquisas em Geociências* **28**:117.
- Bromley R., and A. D’Alessandro.** 1983. Bioerosion in the Pleistocene of southern Italy: Ichnogenera *Caulostrepsis* and *Macandropolydora*. *Rivista Italiana Di Paleontologia e Stratigrafia* **89**(2).
- Bromley, R. G., and U. Asgaard.** 1993. Two bioerosion ichnofacies produced by early and late burial associated with sea-level change. *Geologische Rundschau* **82**:276-280.
- Bromley, R. G., and F. Surlyk.** 1973. Borings produced by brachiopod pedicles, fossil and Recent. *Lethaia* **6**:349–365.
- Bronk Ramsey, C.** 2009. Bayesian Analysis of Radiocarbon Dates. *Radiocarbon* **51**:337–360.
- Calliari, L. J., and A. H. Klein.** 1993. Características Morfodinâmicas e Sedimentológicas das Praias Oceânicas Entre Rio Grande e Chuí, RS. *Pesquisas em Geociências* **20**:45.
- Campbell, D.** 1985. The life cycle of *Gymnophallus rebecqui* (Digenea: Gymnophallidae) and the response of the bivalve *Abra tenuis* to its metacercariae. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **65**:589–601.
- Charó, M. P., J. L. Cavallotto, and G. Aceñolaza.** 2017. Macrobioerosion and microbioerosion in marine molluscan shells from Holocene and modern beaches (39°–40°S, south of Buenos Aires Province, Argentina). *Acta Geologica Sinica - English Edition* **91**:1215–1230.

- Corrêa, I. C. S.** 1996a. Les variations du niveau de la mer durant les derniers 17.500 ans BP: l'exemple de la plate-forme continentale du Rio Grande do Sul-Brésil. *Marine Geology* **130**:163-178.
- Correa, I. C.** 1996b. Evidence of sea level fluctuation on the Rio Grande do Sul continental shelf, Brazil. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, **40**:237-249.
- Cremonte, F., and C. Ituarte.** 2003. Pathologies elicited by the gymnophallid metacercariae of *Bartolius pierrei* in the clam *Darina solenoides*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **83**:311–318.
- Cremonte, F., S. Pina, C. Gilardoni, P. Rodrigues, J.Y. Chai, and C. Ituarte.** 2013. A new species of Gymnophallid (Digenea) and an amended diagnosis of the genus *Gymnophalloides* Fujita, 1925. *Journal of Parasitology* **99**:85–92.
- Da Rosa et al.** Submitted.
- De Baets, K., P. Dentzien-Dias, I. Upeniece, O. Verneau, P. C. Donoghue.** 2015. Constraining the deep origin of parasitic flat-worms and host-interactions with fossil evidence. *Advances in Parasitology* **90**:93–135.
- De Baets, K., J. W. Huntley, A. A. Klompmaker, J. D. Schiffbauer, and A. D. Muscente.** 2021. The fossil record of parasitism: Its extent and taphonomic constraints. In: K. De Baets, J. W. Huntley (eds.), *The Evolution and Fossil Record of Parasitism, Topics in Geobiology* 1-50.
- Dentzien-Dias, P., G. J. Poinar, A. E. Q. Figueiredo, A. C. L. Pacheco, B. L. D. Horn, and C. L. Schultz.** 2013. Tapeworm eggs in a 270-million-year-old shark coprolite. *PLoS ONE* **8**:811.
- Di Giorgio, G., C. Gilardoni, and C. Ituarte.** 2014. Pathology of *Haplosporidium patagon* affecting siphonariid gastropods in Patagonia. *Diseases of Aquatic*

Organisms **112**:59–67.

Dillenburg, S. R., L. J. Tomazelli, and E. G. Barboza. 2004. Barrier evolution and placer formation at Bujuru southern Brazil. *Marine Geology* **203**:43–56.

Erthal, F., M. N. Ritter. 2020. Taphonomy of Recent bioclastic deposits from the southern Brazil shelf: stratigraphic potential, in S. Martínez et al. (eds.), *Actualistic Taphonomy in South America: Topics in Geobiology* **48**:1–16.

Erthal, F., M. D. N. Ritter, and C. B. Kotzian. 2017. Assinaturas tafonômicas em moluscos recentes e seu significado paleoambiental. *Terrae Didactica* **13**:4.

Gibert, J. M. D., R. Domènech, and J. Martinell. 2007. Bioerosion in shell beds from the Pliocene Roussillon Basin, France: Implications for the (macro)bioerosion ichnofacies model. *Acta Palaeontologica Polonica* **52**(4):783–798.

Giménez, J., and P. Penchaszadeh. 2002. Reproductive cycle of *Zidona dufresnei* (Caenogastropoda: Volutidae) from the southwestern Atlantic Ocean. *Marine Biology* **140**:755–761.

Giménez, J., and P. E. Penchaszadeh. 2003. Size at first sexual maturity in *Zidona dufresnei* (CAENOGASTROPODA: VOLUTIDAE) of the south-western Atlantic Ocean (Mar del Plata, Argentina). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **83**:293–296.

Giménez, J., P. E. Penchaszadeh, T. Brey, and A. Mackensen. 2004. Age, growth, and mortality of the prosobranch *Zidona dufresnei* (Donovan, 1823) in the Mar del Plata area, south-western Atlantic Ocean. *Marine Biology* **1**:1–1.

Giménez, J., J. M. Healy, G. N. Hermida, F. L. Nostro, and P. E. Penchaszadeh. 2008. Ultrastructure and potential taxonomic importance of euspermatozoa and paraspermatozoa in the volutid gastropods *Zidona dufresnei* and *Provocator mirabilis* (Caenogastropoda, Mollusca). *Zoomorphology* **127**:161–173.

- Heaton, T. J., P. Köhler, M. Butzin, E. Bard, R. W. Reimer, W. E. N. Austin, C. Bronk Ramsey, P. M. Grootes, K. A. Hughen, B. Kromer, P. J. Reimer, J. Adkins, A. Burke, M. S. Cook, J. Olsen, and L. C. Skinner.** 2020. Marine20—The Marine Radiocarbon Age Calibration Curve (0–55,000 cal BP). *Radiocarbon* **62**:779–820.
- Hogg, A. G., T. J. Heaton, Q. Hua, J. G. Palmer, C. S. Turney, J. Southon, A. Bayliss, P. G. Blackwell, G. Boswijk, C. Bronk Ramsey, C. Pearson, F. Petchey, P. Reimer, R. Reimer, and L. Wacker.** 2020. SHCal20 Southern Hemisphere Calibration, 0–55,000 Years cal BP. *Radiocarbon* **62**:759–778.
- Huntley J. W., and K. De Baets.** 2015. Trace fossil evidence of trematode-bivalve parasite-host interactions in deep time. *In*: K. De Baets, D. T. J. Littlewood (eds) Fossil Parasites, *Advances in parasitology* **90**:201–232.
- Huntley, J. W., and D. Scarponi.** 2012. Evolutionary and ecological implications of trematode parasitism of modern and fossil northern Adriatic bivalves. *Paleobiology* **38**(1):40-51.
- Huntley, J. W., and D. Scarponi.** 2021. Parasitism and host behavior in the context of a changing environment: The Holocene record of the commercially important bivalve *Chamelea gallina*, northern Italy. *PLOS ONE* **16**:e0247790.
- Huntley, J. W., F. T. Fürsich, M. Alberti, M. Hethke, and C. Liu.** 2014. A complete Holocene record of trematode–bivalve infection and implications for the response of parasitism to climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **111**:18150–18155.
- Huntley, J., De Baets, K., Scarponi, D., Linehan, L., Epa, Y., Jacobs, G., and Todd, J.** 2021. Bivalve Mollusks as Hosts in the Fossil Record. *In*: K. De Baets, J. W. Huntley (eds) The Evolution and Fossil Record of Parasitism. *Topics in*

Geobiology **50**:251–287.

Ituarte, C., F. Cremonete, and G. Deferrari. 2001. Mantle-shell complex reactions elicited by digenean metacercariae in *Gaimardia trapesina* (Bivalvia: Gaimardiidae) from the Southwestern Atlantic Ocean and Magellan Strait. *Diseases of Aquatic Organisms* **48**:47–56.

Ituarte, C., F. Cremonete, and D. G. Zelaya. 2005. Parasite-mediated shell alterations in Recent and Holocene sub-Antarctic bivalves: the parasite as modeler of host reaction. *Invertebrate Biology* **124**:220–229.

Johannessen, O. H. 1973. Deformations of the inner shell surface of *Venerupis pullastra* (Montagu) (Lamellibranchia) as a result of infection by a trematod metacercaria with a note of Parasitism Leading to Parasitic Castration. *Sarsia* **52**:117–122.

Lopes, R. P. 2011. Ichnology of fossil oysters (Bivalvia, Ostreidae) from the southern Brazilian coast. *Gaea - Journal of Geoscience* **7**:94–103.

Lopes, R. P. 2012. Bioerosion and bioincrustation in body fossils from the Coastal Plain of Rio Grande do Sul State Southern Brazil. In: R. G. Netto, N. Carmona and F. M. W. Tognoli (eds) *Ichnology of LatinAmerica*, Porto Alegre, Brasil, Sociedade Brasileira de Paleontologia **2**:179–194.

Lopes, R. P. 2013. Biostratigraphy of the Pleistocene fossiliferous deposits of the southern Brazilian coastal area. *Journal of Mammal Evolution* **20**:69–82.

Lopes, R., and F. S. Buchmann. 2008. Comparação tafonômica entre duas concentrações fossilíferas (shell beds) da Planície Costeira do Rio Grande do Sul, Brasil. *Gaea - Journal of Geoscience* **4**:65–77.

Lopes, R. P., and J. C. Pereira. 2018. Molluskan grazing traces (ichnogenus *radulichnus* Voigt, 1977) on a Pleistocene bivalve from southern Brazil, with the proposal of a new ichnospecies. *Ichnos* **26**:141–157.

- Lopes, R. P., L. C. Oliveira, A. M. G. Figueiredo, A. Kinoshita, O. Baffa, and F. S. Buchmann.** 2010. ESR dating of pleistocene mammal teeth and its implications for the biostratigraphy and geological evolution of the coastal plain, Rio Grande do Sul, southern Brazil. *Quaternary International* **212**:213–222.
- Łukowiak, M.** 2016. Spicular analysis of surficial sediments as a supplementary tool for studies of modern sponge communities. *Helgoland Marine Research* **70**:5.
- Łukowiak, M.** 2020. Utilizing sponge spicules in taxonomic, ecological and environmental reconstructions: a review. *PeerJ* **8**:e10601.
- Łukowiak, M., R. Van Soest, M. Klautau, T. Pérez, A. Pisera, and K. Tabachnick.** 2022. The terminology of sponge spicules. *Journal of Morphology* **283**:1517–1545.
- Marini, K., P. Spotorno, D. Diniz, and P. Dentzien-Dias.** 2022. Ecological interactions on shells of *Macra isabelleana* d'Orbigny, 1846 (Mollusca: Bivalvia) from southern Brazil: first record of a unique host–parasite interaction. *Aquatic Ecology* **56**:1205–1216.
- Martínez, S., and A. Rojas.** 2023. Millennial-scale time averaging inferred by discolored shells in beach death assemblages. *Palaios* **38**:315–330.
- Medina, A. I., M. A. Romero, C. Bidau, and M. A. Narvarte.** 2017. Demographic analysis among three populations of *Zidona dufresnei* from the southwestern Atlantic. *Latin American Journal of Aquatic Research* **43**:446–456.
- Medina, A. I., M. A. Romero, A. Crespi-Abril, and M. A. Narvarte.** 2020. Morphological shell variation of *Zidona dufresnei* (Caenogastropoda: Volutidae) from the Southwestern Atlantic Ocean. *Marine and Fishery Sciences (MAFIS)* **33**:53–68.
- Pereira, S., P. Mocho, and J. Lourenço.** 2009. Bioerosão sobre *Megacardita jouanetti*

- (BIVALVIA) do Miocénico da Foz do Rego (Costa de Caparica, Portugal). *Paleolusitana* **1**:328-329.
- Poinar, G. J., A. J. Boucot.** 2006. Evidence of intestinal parasites of dinosaurs. *Parasitology* **133**(2):245–249.
- Rasbold, G. G., M. M. McGlue, J. C. Stevaux, M. Parolin, A. Silva, and I. Bergier.** 2019. Sponge spicule and phytolith evidence for Late Quaternary environmental changes in the tropical Pantanal wetlands of western Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **518**:119–133.
- Ribeiro, V. M. A., A. L. Coaglio, F. L. P. Oliveira, C. A. D. J. Pereira, and W. D. S. Lima.** 2017. Dynamics of haemocytes from *Pseudosuccinea columella* circulating infected by *Fasciola hepatica*. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária* **26**:411–418.
- Richiano, S., M. L. Aguirre, and L. Giachetti.** 2021. Bioerosion on marine Quaternary gastropods from the southern Golfo San Jorge, Patagonia, Argentina: What do they tell US? *Journal of South American Earth Sciences* **107**:103106.
- Riestra, G., J. P. Lozoya, G. Fabiano, and D. Carrizo.** 2006. Benthic macroinvertebrate bycatch in the snail *Zidona dufresnei* (Donovan) fishery from the Uruguayan continental shelf. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* **1**(2):104-113.
- Rios, E. C.** 1994. Seashells of Brazil. Fundação Universidade Do Rio Grande, Rio Grande, Brazil.
- Rios, E. C.** 2009. Compendium of brazilian sea shells. Evangraf, Rio Grande, Brazil.
- Ritter, M. D. N., and F. Erthal.** 2016. Time-averaging e suas implicações para o registro fóssil marinho. *Terrae Didactica* **12**:81.
- Ritter, M. N, F. Erthal, M. A. Kosnik, J. C. Coimbra, and D. S. Kaufman.** 2017.

- Spatial variation in the temporal resolution of subtropical shallow-water molluscan death assemblages. *Palaios* **32**:572–583.
- Ruiz, G. M., and D. R. Lindberg.** 1989. A fossil record for trematodes: extent and potential uses. *Lethaia* **22**:431–438.
- Scarponi, D., M. Azzarone, M. Kowalewski, and J. W. Huntley.** 2017. Surges in trematode prevalence linked to centennial-scale flooding events in the Adriatic. *Scientific Reports* **7**:5732.
- Schmidt-Neto, H., R. S. Horodyski, M. D. N. Ritter, and S. Dasgupta.** 2023. Abandoned Quaternary gastropod shells: Incrustation, bioerosion, and fragmentation approaches. *Journal of South American Earth Sciences* **131**:104634.
- Sebastián, R., A. Marina, F. Ester, D. Karen, and C. Ignacio.** 2015. Bioerosion structures in *Crepidula* (Mollusca, Gastropoda) as indicators of latitudinal palaeoenvironmental changes: Example from the marine Quaternary of Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **439**:63–78.
- Spratt, R. M., and L. E. Lisiecki.** 2016. A Late Pleistocene sea level stack. *Climate of the Past* **12**:1079–1092.
- Stunkard, H. W., and J. R. Uzzmann.** 1958. Studies on digenetic trematodes of the genera *Gymnophallus* and *Parvatrema*. *The Biological Bulletin* **115**:276–302.
- Taylor, P. D., M. A. Wilson, and R. G. Bromley.** 2013. *Finichnus*, a new name for the ichnogenus *Leptichnus* Taylor, Wilson and Bromley, 1999, preoccupied by *Leptichnus* Simroth, 1896 (Mollusca, Gastropoda). *Palaeontology* **56**:456–456.
- Verde, M., C. Castillo, E. Martín-González, P. Cruzado-Caballero, E. Mayoral, and A. Santos.** 2022. A new miocene–pliocene ichnotaxon for vermetid anchoring bioerosion structures. *Frontiers in Earth Science* **10**:906493.

- Villwock, J. A.** 1984. Geology of the Coastal Province of Rio Grande do Sul, Southern Brazil. A Synthesis. *Pesquisas em Geociências* **16**:5–49.
- Villwock, J. A., L. J. Tomazelli, E. L. Loss, N. F. Dehnhardt, F. A. Bachi, and B. A. Dehnhardt.** 1986. Geology of the Rio Grande do Sul Coastal Province. Pp.79–97 in *Quaternary of the South America and Antarctic Peninsula*. Vol. 4. A.A. Balkema, Rotterdam.
- Wehmiller, J. F., L. L. York, and M. L. Bart.** 1995. Amino acid racemization geochronology of reworked Quaternary mollusks on U.S. Atlantic coast beaches: implications for chronostratigraphy, taphonomy, and coastal sediment transport. *Marine Geology* **124**:303–337.
- Wisshak, M., S. Schneider, R. Mikuláš, S. Richiano, F. Ramil, and M. A. Wilson.** 2023. Putative hydroid symbionts recorded by bioclaustrations in fossil molluscan shells: a revision and reinterpretation of the cecidogenus *Rodocanalis*. *Papers in Palaeontology* **9**:e1484.

Capítulo V: Síntese dos Resultados e Discussão

No total, foram analisadas 894 conchas de *Z. dufresnii*. As conchas recentes são amarelo-alaranjadas, com padrões de zig zag em tons de castanho, e com intenso brilho nacarado [Rios 1994, 2009]. Todavia, na amostra estudada, encontrou-se conchas em diversos estados de preservação, desde praticamente íntegras, ainda com a presença de brilho e das ornamentações, até conchas fragmentadas e/ou bioerodidas, além de variações na cor, sem a presença de brilho e também das ornamentações características.

Foram identificados 10 icnogêneros de bioerosão (Fig. 6), presentes em 709 conchas (79,30%). O mais abundante foi *Caulostrepsis*, com ocorrência em 625 conchas (69,91%), seguido por *Iramena* em 403 (45,07%), *Pennatichnus* em

290 (32,44%), *Finnichnus* em 175 (19,57%), *Entobia* em 143 (15,99%) e *Podichnus* em 108 (12,08%). Com menor frequência de ocorrência, também foram observados os icnogêneros *Maeandropolydora* em 16 conchas (1,79%), *Gastrochaenolites* em 10 (1,11%), *Oichnus* em sete (0,78%) e *Radulichnus* em apenas uma concha (0,11%). Ressalta-se que a grande maioria das conchas apresenta mais de um tipo de bioerosão, muitas vezes sobrepostas.

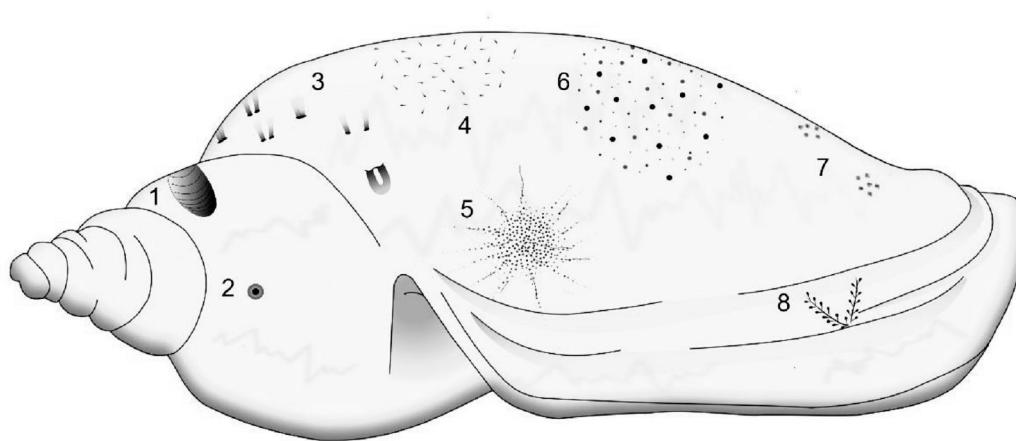


Figura 6. Figura esquemática de *Z. dufresnii* com as principais bioerosões encontradas. 1. *Gastrochaenolites*; 2. *Oichnus*; 3. *Caulostrepis* 4. *Finichnus*; 5. *Iramena* 6. *Entobia* 7; *Radulichnus*; 8. *Pennatichnus*.

Dentre as conchas analisadas, 328 apresentaram algum tipo de crescimento interno (Fig. 7), produzido enquanto o organismo estava vivo. Presente em 170 conchas (19,02%), o mais comumente observado foi Pits, um pequeno poço com as bordas elevadas e que é um indício de infestação por parasitas trematodos. Em seguida Verrucose em 115 (12,86%), Attached pearl em 112(12,53%), Blister e Needle em 47 (5,26%), Sheet em 12 (4,70%) e Igloo-like em duas (0,22%).

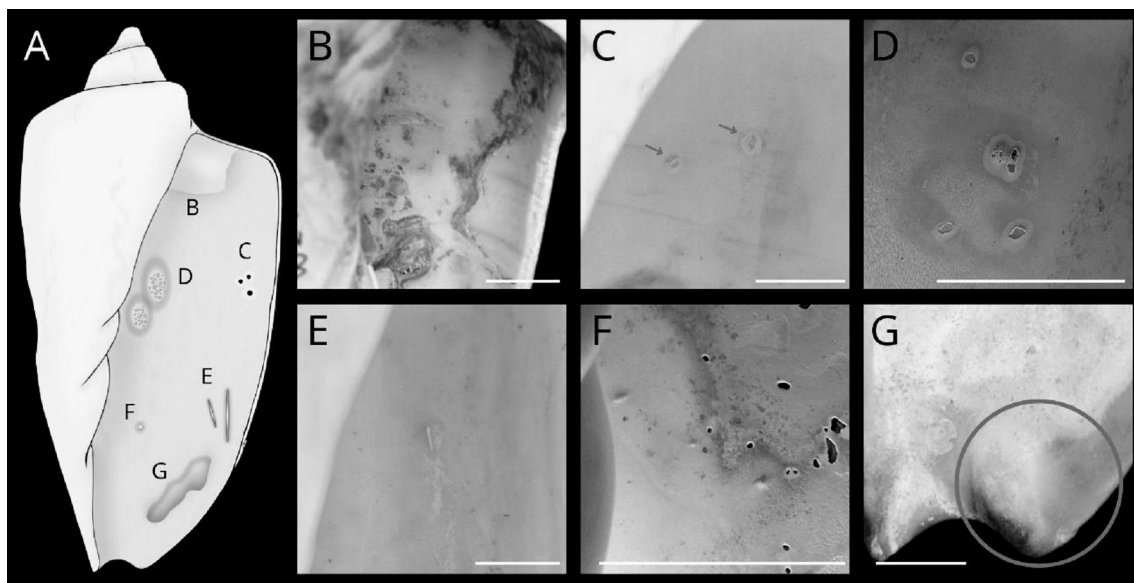


Figura 7. Crescimentos anormais internos em *Z. dufresnii*. **A)** Figura esquemática dos crescimentos e malformações. **B)** Sheet. **C)** Pits. **D)** Verrucose. **E)** Needle. **F)** Attached pearl. **G)** Blister.

Em apenas 8 conchas observou-se a presença de bioclaustação, ou seja, o envolvimento de um organismo bioincrustado pela parede da própria concha. Esses espécimes apresentaram cracas aderidas à face externa das conchas e envoltas por ela, conforme o seu crescimento. Todas essas interações foram encontradas localizadas na região próxima ao ápice das conchas.

As conchas datadas apresentaram idades variando entre 2.730 e 39.640. Além da variação de idades, as conchas também apresentaram distintas características tafonômicas, desde a perda de brilho e ornamentações até a mudança de coloração. Três das conchas são de origem holocênica e as demais são pleistocênicas.

Apesar da mudança de cor ser descrita por vários autores como indicativo direto de variação de idade, este atributo, por si só, não é suficiente para indicar quais conchas são as mais antigas. Como observado nos resultados de datação deste estudo, conchas tanto do Holoceno quanto do Pleistoceno Tardio podem apresentar a mesma coloração. É possível apenas inferir que essas conchas não

são atuais, uma vez que se iniciou o processo de substituição dos minerais que compõem essas conchas.

Por outro lado, a presença de brilho ocorre apenas nas conchas mais recentes, independentemente de sua cor. Por ser uma fina camada recobrindo a concha, é natural que seja destruída, ou erodida rapidamente após a morte do molusco, não resistindo aos processos de transporte e deposição. Já as ornamentações em forma de zig zag estão em camadas mais profundas da concha e, portanto, sua ausência indica que o processo tafonômico já está atuando neste material há mais tempo. Neste estudo observou-se que conchas do Holoceno ainda apresentam, ainda que vestigiais, estas ornamentações, enquanto as conchas do Pleistoceno Tardio já perderam completamente essa característica.

As bioerosões observadas nas conchas de *Z. dufresnii* são diferentes e mais variadas do que as anteriormente citadas para a região. Estudos pretéritos indicam que os icnogêneros mais frequentes nas conchas da PCRS eram *Entobia*, seguido por *Maeandropolydora* e *Pennatichnus* [Lopes & Buchmann 2008; Lopes 2012]. Porém, este estudo mostra que *Caulostrepsis*, *Iramena*, *Finichnus*, *Pennatichnus* e *Podichnus* têm ocorrido mais frequentemente, indicando que possa haver uma alteração na fauna de invertebrados ou no tempo de exposição aos dessas conchas a agentes bioerosivos após a remobilização [Bromley & Asgaard 1993]. Por serem estruturas que ocorrem em camadas rasas, algumas bioerosões não persistem nas conchas após o processo de soterramento e exumação, indicando que foram produzidas recentemente.

Entre as malformações encontrados nas conchas de *Z. dufresnii*, algumas

estruturas já foram anteriormente descritas para bivalves, como os Pits e Igloo, que são resposta do animal para isolar parasitas trematódeos que alcançaram a massa visceral [Ituarte *et al.* 2001, 2005; Huntley & De Baets 2015; Huntley *et al.* 2021], além de Blister e Sheet, que normalmente estão relacionados com a bioerosão *Caulostrepsis* externamente, provocada por um poliqueta espionídeo que perfura a concha até o seu interior, levando o molusco a produzir uma proteção [Scarponi *et al.* 2017; Marini *et al.* 2022]. Outros crescimentos, como Attached Pearl, por sua vez, podem ser resultado apenas de um corpo estranho rígido que atingiu o interior da concha. Needle e Verrucose foram descritos pela primeira vez por Da Rosa *et al.* [2025], e indicam a presença de espículas de esponja e grãos de areia, respectivamente. Entretanto, este estudo sugere que Verrucose possa ser resultado também da infestação por trematódeos, uma vez que sua estrutura é semelhante a clusters de metacercárias, comumente encontrados em tecidos vivos de moluscos e que podem também causar alterações nas conchas [Cremonte & Ituarte 2003; Averbuj & Cremonte 2010; Cremonte *et al.* 2013; Di Giorgio *et al.* 2014; Ribeiro *et al.* 2017] (Fig. 8).

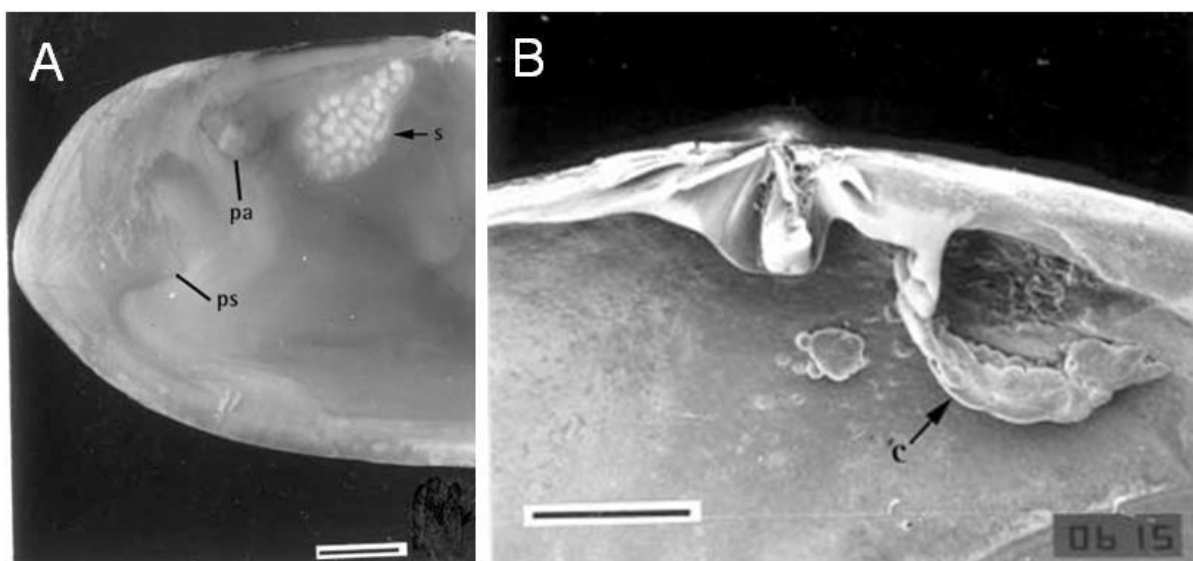


Figura 8. Moluscos com processos anômalos de encapsulação Trematoda. **A)** Parte interna da valva esquerda de um bivalve com um saco (s) com numerosas metacercárias; **B)** Porção interna de uma valva de bivalve com calcificação (c) anormal (Modificado de Cremonte & Ituarte 2003).

Considerando os estudos realizados com amostras coletadas nas praias e plataforma rasa do Rio Grande do Sul, há um hiato entre cerca de 9 mil a 30 mil anos - Todas as conchas datadas dessa região possuem idades inferiores a 9 mil anos ou superiores a 30 mil - que coincide com o último máximo glacial. De acordo com a batimetria atual e a localização das paleolinhas de praia [Correa 1996a, 1996b] os depósitos holocênicos e do Pleistoceno Tardio possuem localização próximas, com exceção do Último Máximo Glacial, o que permite seu retrabalhamento e transporte dos materiais fossilíferos em conjunto, formando as associações com expressivo time-averaging.

Capítulo VI: Síntese da Conclusão

Ainda são escassos os estudos abordando as patologias e interações ecológicas em conchas de gastrópodes. Entre as 894 conchas coletadas, 332 apresentaram algum tipo de malformação ou indício de interação vida-vida, podendo, em muitos casos, se tratar de parasitismo, como o caso dos Pits, Verrucose e Igloo-like, resultados de infestação por parasitas trematódeos, e Blister, causado por perfurações de poliquetas. Bioclaustração, apesar de ser já conhecida, ainda é pouco estudada em materiais quaternários e no Atlântico Sul, e, se tratando de gastrópodes, este é um dos primeiros registros. Ademais, os resultados indicam que os depósitos encontrados nas praias atualmente são oriundos de depósitos do Holoceno e Pleistoceno Tardio, pulando o Último Máximo Glacial, refletindo em um amplo time-averaging. Dentre todas as descobertas feitas, destaca-se a análise de conchas de gastrópodes, que até

então foi pouco estudada e deve revelar diferentes interações ecológicas do registro paleontológico ao ser mais detalhada.

Capítulo VII: Perspectivas Futuras

Planeja-se realizar estudos abrangentes, envolvendo outras espécies de moluscos, a fim de identificar se há variação na prevalência de bioerosões e parasitismo em diferentes espécies. Além disso, novas datações devem ser realizadas, para ampliar o conhecimento sobre os processos de retrabalhamento e transporte dos materiais conchilíferos de seus depósitos originais até a praia. Ademais, pretende-se fazer uma integração dos índices morfométricos calculados das conchas com as características tafonômicas, como integridade da concha, coloração, presença e ausência de brilho e ornamentações e também com as bioerosões e evidências de parasitismo, para buscar compreender como estes estão relacionados, bem como desenhar um cenário paleoecológico entre moluscos e outros organismos.

Capítulo VIII: Referências Bibliográficas

Aguirre ML, Richiano S, Álvarez A, Farinati EA (2016) Reading shell shape: implications for palaeoenvironmental reconstructions. A case study for bivalves from the marine Quaternary of Argentina (south-western Atlantic). *Hist Biol* 28:753–773. doi:10.1080/08912963.2015.1026898

Alves E, Macario K, Souza R, Pimenta A, Douka K, Oliveira F, Chanca I, Angulo R (2015) Radiocarbon reservoir corrections on the Brazilian coast from pre-bomb marine shells. *Quat Geochr* 29:30–35. doi:10.1016/j.quageo.2015.05.006

Averbuj A, Cremonte F (2010) Parasitic castration of *Buccinanops cochlidium* (Gastropoda: Nassariidae) caused by a lepecreadiid digenean in San José Gulf, Argentina. *Journal of Helminthology* 84:381–389. doi:10.1017/S0022149X10000052

Barletta RDC, Calliari LJ (2001) Determinação da Intensidade das Tempestades

que atuam no Litoral do Rio Grande do Sul, Brasil. Pesq em Geoc 28:117.
doi:10.22456/1807-9806.20276

Bromley RG, Asgaard U (1993) Two bioerosion ichnofacies produced by early and late burial associated with sea-level change. Geologische Rundschau 82.

Bronk Ramsey C (2009) Bayesian Analysis of Radiocarbon Dates. Radiocarbon 51:337–360. doi:10.2458/azu_js_rc.51.3494

Calliari LJ, and Klein AH (1993) Características Morfodinâmicas e Sedimentológicas das Praias Oceânicas Entre Rio Grande e Chuí, RS. Pesq em Geoc 20:45. doi:10.22456/1807-9806.21281

Campbell D (1985) The Life Cycle of *Gymnophallus Rebecqui*(Digenea: Gymnophallidae) and the Response Of The Bivalve *Abra Tenuis* to Its Metacercariae. Journal of the Mar Biol Ass of the UK 65:589–601.
doi:10.1017/S0025315400052449

Carvalho I, Fernandes A, Agostinho S (2007) Icnofósseis: Conc Ger. pp. 8–23.

Charó MP, Cavallotto JL, Aceñolaza G (2017) Macrobioerosion and Microbioerosion in Marine Molluscan Shells from Holocene and Modern Beaches (39°–40°S, South of Buenos Aires Province, Argentina). Acta Geol Sinica - English Edition 91:1215–1230. doi:10.1111/1755-6724.13356

Correa, ICS (1996a) Les variations du niveau de la mer durant les derniers 17.500 ans BP: l'exemple de la plate-forme continentale du Rio Grande do Sul-Brésil. Mar Geol 130:163-178. doi:10.1016/0025-3227(95)00126-3

Correa, ICS (1996b) Evidence of sea level fluctuation on the Rio Grande do Sul

continental shelf, Brazil. Quat of South Amer and Antar Penin, 40:237-249.
doi:10.1201/9781003079316-12

Cremonte F, Ituarte C (2003) Pathologies elicited by the gymnophallid metacercariae of *Bartolius pierrei* in the clam *Darina solenoides*. Journal of the Mar Biol Ass of the UK 83:311–318. doi:10.1017/S0025315403007136h

Cremonte F, Pina S, Gilardoni C, Rodrigues P, Chai JY, Ituarte C (2013) A New Species of Gymnophallid (Digenea) and an Amended Diagnosis of the Genus *Gymnophalloides* Fujita, 1925. Journal of Parasit 99:85–92. doi:10.1645/GE-2909.1

Da Rosa C (2025) Bioerosões em conchas do Gastrópode *Pachycymbiola brasiliana* (Lamarck, 1811) da Planície Costeira do Rio Grande do Sul (Quaternário) e suas implicações paleoecológicas. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio Grande. Rio Grande.

Dentzien-Dias P, Figueiredo AEQ, Horn B, Cisneros JC, Schultz CL (2012) Paleobiology of a unique vertebrate coprolites concentration from Rio do Rasto Formation (Middle/Upper Permian), Paraná Basin, Brazil. Journal of South Amer Earth Sciences 40:53–62. doi:10.1016/j.jsames.2012.09.008

Di Giorgio G, Gilardoni C, Ituarte C (2014) Pathology of Haplosporidium patagon affecting siphonariid gastropods in Patagonia. Disea of Aq Org 112:59–67. doi:10.3354/dao02798

Dillenburg SR, Tomazelli LJ, Barboza EG (2004) Barrier evolution and placer formation at Bujuru southern Brazil. Mar Geol 203:43–56. doi:10.1016/S0025-3227(03)00330-X

Erthal F, Ritter MN (2020) Taphonomy of Recent Bioclastic Deposits from the Southern Brazil Shelf: Stratigraphic Potential. Pp.1–16 *in* Topics in Geobiology. Springer Intern Publis, Cham. doi:10.1007/978-3-030-20625-3_1

Erthal F, Ritter MN, Kotzian CB (2017) Assinaturas tafonômicas em moluscos recentes e seu significado paleoambiental. *Terrae Didactica* 13:4. doi:10.20396/td.v13i1.8648624

Giménez J, Penchaszadeh PE (2002) Reproductive cycle of *Zidona dufresnei* (Caenogastropoda: Volutidae) from the southwestern Atlantic Ocean. *Mar Biol* 140:755–761.

Giménez J, Penchaszadeh PE (2003) Size at first sexual maturity in *Zidona dufresnei* (CAENOGASTROPODA: VOLUTIDAE) of the south-western Atlantic Ocean (Mar del Plata, Argentina). *Journal of the Mar Biol Ass of the UK* 83:293–296. doi:10.1017/S0025315403007100h

Giménez J, Penchaszadeh PE, Brey T, Mackensen A (2004) Age, growth, and mortality of the prosobranch *Zidona dufresnei* (Donovan, 1823) in the Mar del Plata area, south-western Atlantic Ocean. *Mar Biol* 1:1–1. doi:10.1007/s00227-004-1364-0

Giménez J, Healy JM, Hermida GN, Nostro FL, Penchaszadeh PE (2008) Ultrastructure and potential taxonomic importance of euspermatozoa and paraspermatozoa in the volutid gastropods *Zidona dufresnei* and *Provocator mirabilis* (Caenogastropoda, Mollusca). *Zoomorphology* 127:161–173. doi:10.1007/s00435-008-0060-x

Heaton TJ, Köhler P, Butzin M, Bard E, Reimer RW, Austin WEN, Bronk Ramsey

C, Grootes PM, Hughen KA, Kromer B, Reimer PJ, Adkins J, Burke A, Cook MS, Olsen J, Skinner LC (2020) Marine20—The Marine Radiocarbon Age Calibration Curve (0–55,000 cal BP). *Radiocarbon* 62:779–820. doi:10.1017/RDC.2020.68

Hogg AG, Heaton TJ, Hua Q, Palmer JG, Turney CS, Southon J, Bayliss A, Blackwell PG, Boswijk G, Bronk Ramsey C, Pearson C, Petchey F, Reimer P, Reimer R, Wacker L (2020) SHCal20 Southern Hemisphere Calibration, 0–55,000 Years cal BP. *Radiocarbon* 62:759–778. doi:10.1017/RDC.2020.59

Huntley JW, Baets K (2015) Trace Fossil Evidence of Trematode—Bivalve Parasite—Host Interactions in Deep Time. Pp.201–231 *in* *Advances in Parasitology*. Elsevier. doi:10.1016/bs.apar.2015.05.004

Huntley JW, Scarponi D (2021) Parasitism and host behavior in the context of a changing environment: The Holocene record of the commercially important bivalve *Chamelea gallina*, northern Italy. *PLOS ONE* 16:e0247790. doi:10.1371/journal.pone.0247790

Huntley JW, De Baets K, Scarponi D, Linehan LC, Epa YR, Jacobs GS, Todd JA (2021) Bivalve Mollusks as Hosts in the Fossil Record. Pp.251–287 *in* *Topics in Geobiology*. Springer Int Publis, Cham. doi:10.1007/978-3-030-52233-9_8

Ituarte C, Cremonte F, Deferrari G (2001) Mantle-shell complex reactions elicited by digenean metacercariae in *Gaimardia trapesina* (Bivalvia: Gaimardiidae) from the Southwestern Atlantic Ocean and Magellan Strait. *Disea of Aquat Org* 48:47–56. doi:10.3354/dao048047

Ituarte C, Cremonte F, Zelaya DG (2005) Parasite-mediated shell alterations in Recent and Holocene sub-Antarctic bivalves: the parasite as modeler of host

reaction. *Invert Biol* 124:220–229. doi:10.1111/j.1744-7410.2005.00021.x

Johannessen OH (1973) Deformations of the inner shell surface of *Venerupis pullastra*(Montagu) (Lamellibranchia) as a result of infection by a trematod metacercaria with a note of Parasitism Leading to Parasitic Castration. *Sarsia* 52:117–122. doi:10.1080/00364827.1973.10411235

Liljedahl L (1985) Ecological aspects of a silicified bivalve fauna from the silurian of Gotland. *Lethaia* 18:53–66. doi: 0.1111/j.1502-3931.1985.tb00684.x

Lopes RP, Buchmann FS (2008) Comparação tafonômica entre duas concentrações fossilíferas (shell beds) da Planície Costeira do Rio Grande do Sul, Brasil. *Gaea - Journal of Geos* 4:65–77. doi:10.4013/gaea.20082.03

Lopes RP (2012) Bioerosion and bioincrustation in body fossils from the Coastal Plain of Rio Grande do Sul State Southern Brazil. In: R. G. Netto, N. Carmona and F. M. W. Tognoli (eds) *Ichonology of LatinAmerica*, Porto Alegre, Brasil, Soc Bras de Paleont 2:179–194.

Marini K, Spotorno P, Diniz D, Dentzien-Dias P (2022) Ecological interactions on shells of *Mactra isabelleana* d'Orbigny, 1846 (Mollusca: Bivalvia) from southern Brazil: first record of a unique host–parasite interaction. *Aquat Eco* 56:1205–1216. doi:10.1007/s10452-022-09986-2

Medina AI, Romero MA, Bidau C, Narvarte MA (2017) Demographic analysis among three populations of *Zidona dufresnei* from the southwestern Atlantic. *Latin Amer Journal of Aqua Res* 43:446–456. doi:10.3856/vol43-issue3-fulltext-6

Medina AI, Romero MA, Crespi-Abril A, Narvarte MA (2020) Morphological shell variation of *Zidona dufresnei* (Caenogastropoda: Volutidae) from the

Southwestern Atlantic Ocean. Mar and Fish Sci (MAFIS) 33:53–68.
doi:10.5281/zenodo.3925519

Poinar G, Boucot AJ. 2006: Evidence of intestinal parasites of dinosaurs. Parasitology 133:245–249. doi:10.1017/S0031182006000138

Ribeiro VMA, Coaglio AL, Oliveira FLP, Pereira CADJ, Lima WDS (2017) Dynamics of haemocytes from *Pseudosuccinea columella* circulating infected by *Fasciola hepatica*. Rev Bras de Parasit Vet 26:411–418. doi:10.1590/S1984-29612017057

Richiano S, ML, Giachetti L (2021) Bioerosion on marine Quaternary gastropods from the southern Golfo San Jorge, Patagonia, Argentina: What do they tell US? Journal of South Amer Earth Sci 107:103106. doi:10.1016/j.jsames.2020.103106

Riestra G, Lozoya JP, Fabiano G, Carrizo D (2006) Benthic macroinvertebrate bycatch in the snail *Zidona dufresnei* (Donovan) fishery from the Uruguayan continental shelf. Pan-Amer Journal of Aqua Sci 1(2):104-113.

Ritter MN, Erthal F (2016) Time-averaging e suas implicações para o registro fóssil marinho. Terrae Didatica 12:81. doi:10.20396/td.v12i2.8646318

Rios EC (1994) Seashells of Brazil. Fundação Universidade Do Rio Grande, Rio Grande, Brazil.

Rios EC (2009) Compendium of brazilian sea shells. Evangraf, Rio Grande, Brazil.

Ruiz GM, Lindberg DR (1989) A fossil record for trematodes: extent and potential uses. Lethaia 22:431–438. doi:10.1111/j.1502-3931.1989.tb01447.x

Scarponi D, Azzarone M, Kowalewski M, Huntley JW (2017) Surges in trematode prevalence linked to centennial-scale flooding events in the Adriatic. *Scientific Reports* 7. doi:10.1038/s41598-017-05979-6

Sedorko D, Francischini H (2020) ICNOLOGIA: interações entre organismos e substratos. EDITORA CRV. doi:10.24824/978655578074.1

Stunkard HW, Uzmann JR (1958) STUDIES ON DIGENETIC TREMATODES OF THE GENERA GYMNOPHALLUS AND PARVATREMA. *The Biol Bulletin* 115:276–302. doi:10.2307/1539032

Villwock JA (1984) Geology of the Coastal Province of Rio Grande do Sul, Southern Brazil. A Synthesis. *Pesq em Geoc* 16:5–49. doi:10.22456/1807-9806.21711

Villwock JA, Tomazelli LJ, Loss EL, Dehnhardt NF, Bachi FA, Dehnhardt BA (1986) Geology of the Rio Grande do Sul Coastal Province. Pp.79–97 *in* Quaternary of the South America and Antarctic Peninsula. Vol. 4. A.A. Balkema, Rotterdam. doi:10.22456/1807-9806.21711

ANEXOS

Anexo 1. Material suplementar submetido juntamente com o manuscrito (Artigo do Cap. IV). A formatação segue os padrões exigidos pela revista.



Marinisupplementap
pendice1.pdf



Marinisupplementap
pendice2.pdf



Marinisupplementap
pendice3.pdf



Marinisupplementtab
le1.xlsx



Marinisupplementfig
ure1.png