

Universidade Federal de São Carlos
Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais

**Estudo e descrição de uma nova icnoespécie de
artrópode da Formação Botucatu (Jurássico
superior — Cretáceo inferior) da Bacia do Paraná,
Estado de São Paulo, Brasil**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPGERN) da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar), como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Autor: Bernardo de C. P. e M. Peixoto
Orientador: Marcelo Adorna
Fernandes

São Carlos — SP

Abril/2017

Universidade Federal de São Carlos
Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais

**Estudo e descrição de uma nova icnoespécie de
artrópode da Formação Botucatu (Jurássico
superior — Cretáceo inferior) da Bacia do Paraná,
Estado de São Paulo, Brasil**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPGERN) da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar *campus* São Carlos), como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Autor: Bernardo de C. P. e M. Peixoto
Orientador: Marcelo Adorna
Fernandes

São Carlos — SP

Abril/2017



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

Folha de Aprovação

Assinaturas dos membros da comissão examinadora que avaliou e aprovou a Defesa de Dissertação de Mestrado do candidato Bernardo de Campos Pimenta e Marques Peixoto, realizada em 10/04/2017:

Prof. Dr. Marcelo Adorna Fernandes
UFSCar

Prof. Dr. Marcelo Nivert Schlindwein
UFSCar

Prof. Dra. Aline Marcele Ghilardi
UFPE

Agradecimentos

Primeiramente gostaria de agradecer ao meu orientador, Dr. Marcelo Adorna Fernandes, por todo auxílio, dedicação, coleta dos icnofósseis e principalmente por acreditar em mim.

A Dra Luciana Bueno dos Reis Fernandes pelo tratamento das fotografias digitais, preparação das pranchas, coleta dos icnofósseis e pelas discussões muito produtivas.

A equipe do Laboratório de Paleoecologia e Paleoicnologia (LPP) da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar), *campus* São Carlos, pelo auxílio na separação do material paleontológico e pelas discussões.

Ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPGERN) da (UFSCar) pelo apoio institucional.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) do Brasil, pela bolsa de mestrado concedida a mim, que fez possível levar a campo o presente estudo com dedicação exclusiva.

Ao Dr. Roy E. Ritzmann, por ceder vídeos de alta velocidade de baratas caminhando, utilizados no trabalho.

Aos membros da banca de defesa deste trabalho, Dr. Marcelo Nivert Schlindwein, Aline Marcele Ghilardi pelas sugestões e comentários muito relevantes e que contribuíram para enriquecer esta dissertação.

Dedicatória

Dedico este trabalho, primeiramente a minha família. Aos meus pais, Teresa e Marcelo, que sempre me apoiaram em minhas escolhas, ampararam nos momentos difíceis, e tanto dedicaram a mim.

A minha avó, Lúcia, e meu irmão Guilherme.

A minha namorada, Fernanda, que sempre me apoiou, principalmente nos momentos emocionalmente mais exigentes, e com todo o seu companheirismo, me fazia esquecer do mundo.

Aos meus amigos de Sorocaba e de São Carlos.

Obrigado por tudo.

Resumo

Estudo e descrição de uma nova icnoespécie de artrópode da Formação Botucatu (Jurássico superior – Cretáceo inferior) da Bacia do Paraná, Estado de São Paulo, Brasil

Descreve-se aqui uma nova icnoespécie, *Lithographus araraquarensis isp. nov.*, pista composta por duas trilhas, cuja largura interna entre as trilhas é menor que 1/3 da largura externa; com séries alternadas a sub-alternadas, compostas por três pegadas elípticas que podem variar de levemente alongadas, adelgadas (forma de gota) a circulares. As Pistas foram encontradas na região de Araraquara, Estado de São Paulo, nos arenitos amarelos/avermelhados da Formação Botucatu, interpretada como testemunho de um gigantesco sistema deposicional eólico, um mar de dunas (*erg*), com clima árido que se desenvolveu durante o final do Jurássico até o início do Cretáceo, na parte centro-sul do Gondwana. Por meio de comparações com estudos neoicnológicos e dedução morfológica, a produção dessas pistas é atribuída aos insetos pterigotos caminhando sobre o substrato arenoso inconsolidado. *Lithographus araraquarensis isp. nov.*, provavelmente, foi produzido por besouros com dieta flexível e que faziam parte da fauna de onívoros detritívoros, os quais se alimentavam de partículas de biomassa que se acumulavam no sotavento das dunas do paleodeserto Botucatu, podendo adotar dieta herbívora e saprófaga quando oportuno. A descrição dessa nova pista amplia o conhecimento sobre a composição faunística do paleodeserto Botucatu e fornece subsídios para entender melhor seu paleoambiente e as relações ecológicas vigentes à época. Provavelmente, o produtor de *Lithographus araraquarensis isp. nov.*, junto aos produtores de *Taenidium isp.* e *Skolithos linearis*, seriam fonte de alimento para os consumidores primários, representados por aracnídeos, como escorpiões e aranhas, e mamaliformes de pequeno porte. O nível trófico acima seria constituído por dinossauros terópodes do grupo Coelurosauria e Carnosauria, e por mamaliformes de maior porte, que predavam terópodes menores e dinossauros do grupo Ornithopoda. Novas ocorrências de *Lithographus araraquarensis isp. nov.* em unidades estratigráficas de outras épocas e localidades, devem ser analisadas à luz do modelo de icnofácies. A recorrência de *Lithographus araraquarensis isp. nov.* em formações eólicas, e com abundância diferenciada em relação às unidades não eólicas, poderia indicar paleoambiente análogo ao da Formação Botucatu, ou seja, um deserto árido. Desta forma, tanto a confirmação quanto a refutação de recorrência enriquecer-se-ia o arcabouço teórico da icnofácies de invertebrados *Octopodichnus–Entradichnus* para ambiente eólico.

Palavras-chave: Mesozoico, Insetos, Eólico, América do Sul, Continental, Deserto, Paleogeo, Gondwana.

Abstract

Study and description of a new ichnospecies of arthropod of the Botucatu Formation (Late Jurassic – Early Cretaceous) of Paraná Basin, São Paulo State, Brazil

Here we describe the new ichnospecies *Lithographus araraquarensis isp. nov.* A trackway composed by two rows, whose internal width between the rows is less than 1/3 of the external width; with alternating to staggered series, composed of three elliptical tracks that can vary from slightly elongated, tapered or circular. The slabs were found in the Araraquara region, São Paulo State, in the yellowish/reddish sandstones of the Botucatu Formation, interpreted as a testimony of a gigantic aeolian depositional system, a sandsea (*erg*), with an arid climate that developed during the Late Jurassic to Early Cretaceous in the Center-South part of Gondwana. Through comparisons with neoichnological studies and morphological deduction, the production of these trackways is assigned to the pterygote insects, which have walked over the unconsolidated sandy substrate. *Lithographus araraquarensis isp. nov.* was probably produced by beetles that had a flexible diet and were part of the fauna of detritivores omnivores that fed on biomass particles that accumulated in the slipface of the dunes of the Botucatu paleodesert, being able to adopt herbivorous and saprophagous diet when opportune. The description of this new trackway amplifies the knowledge about the faunistic composition of the Botucatu paleodesert and provides subsidies to better understand its paleoenvironment and the ecological relations prevailing at the time. Probably, the producer of *Lithographus araraquarensis isp. nov.*, together with the producers of *Taenidium isp.* and *Skolithos linearis*, were a source of food for primary consumers, represented by arachnids, such as scorpions and spiders, and small mammaliforms. The above trophic level was constituted by theropod dinosaurs of the group Coelurosauria and Carnosauria, and large mammaliforms, which predated smaller theropods and dinosaurs of the Ornithopoda group. Any new occurrences of *Lithographus araraquarensis isp. nov.* in stratigraphic units of other localities, representing other times, should be analyzed in the light of the ichnofacies model. The recurrence of *Lithographus araraquarensis isp. nov.* in aeolian units, and with differentiated abundance in relation to non-aeolian units, could indicate an analogous paleoenvironment to the Botucatu Formation, that is, an arid desert. Both the confirmation and the refutation of recurrence would enrich the theoretical framework of the invertebrate ichnofacies *Octopodichnus-Entradichnus* for eolian environment.

Keyword: Mesozoic, Insects, Aeolian, South America, Continental, Trackway, Desert, Paleoenvironment, Gondwana.

Índice de figuras

- Figura 1: Área de afloramento da Formação Botucatu e Pirambóia no Estado de São Paulo, Brasil. Modificado de Fernandes et al. (2004).....33
- Figura 2: Coluna estratigráfica simplificada mostrando a litologia, a idade relativa e as relações de contato entre as Formações Pirambóia, Botucatu e Serra Geral no Estado de São Paulo. Produzida com base nos dados das seguintes publicações: Cabral (2011); Giannini et al. (2004); Janasi et al. (2011); Scherer (2002); Scherer et al. (2007); Tamrat et al. (2006); Wu et al.,(1992).....36
- Figura 3: Nomenclatura e medidas utilizadas para a análise de *Lithographus araraquarensis isp. nov.*.....44
- Figura 4: Holótipo de *Lithographus araraquarensis isp. nov.*, LPP-IC-0028; A: Fotografia da laje LPP-IC-0028 exibindo o hiporelevo positivo da pista *Lithographus araraquarensis isp. nov.*; B: esquema representativo do holótipo; c-d: exemplos de variações na disposição das pegadas em uma série. O sentido do movimento do icnoprodutor é de baixo para cima.....51
- Figura 5: Fotografias das lajes contendo *Lithographus araraquarensis isp. nov.*. A: LPP-IC-0028 (Holótipo); B: LPP-IC-0029 e C: LPP-IC-0030. O sentido do movimento do icnoprodutor nas fotografias das pistas é de baixo para cima.. 53
- Figura 6: Fotografias das lajes contendo *Lithographus araraquarensis isp. nov.*. A: LPP-IC-0031; B: LPP-IC-0032; C: LPP-IC-0033; D: LPP-IC-0034; E: LPP-IC-0035. O sentido do movimento do icnoprodutor nas fotografias das pistas é de baixo para cima.....54
- Figura 7: espécime LPP-IC-0035 de *Lithographus araraquarensis isp. nov.* em epirelevo negativo exibindo deformação no sedimento pelo esforço de locomoção do animal. Flechas vermelhas: deformações pelo esforço de locomoção; Flecha branca: direção do movimento do animal. A fonte de luz está na parte superior da fotografia.....58
- Figura 8: Ilustração simulando as marcas deixadas por uma barata ao caminhar. A: As fotografias mostram o avanço de uma barata e as marcas que seriam deixadas por seus pés. As pegadas vermelhas sobre a fotografia indicam pegadas que acabaram de ser produzidas; As pegadas magentas indicam pegadas já produzidas. B. Pegadas produzidas em cada passo, discriminadas por cor. Step: Passo. C. Associação entre as pegadas dentro da série e os pares de pés que as produziram. As fotografias são quadros de um vídeo onde a barata (*Blaberus discoidalis*) movimenta suas pernas sobre uma placa de vidro com óleo. Imagens cedidas por Roy E. Ritzmann (2016).....62

Figura 9: Fotografias das lajes contendo *Lithographus araraquarensis isp. nov.*, mostrando as séries mensuradas e sua numeração. A: LPP-IC-0028 (Holótipo); B: LPP-IC-0029 e C: LPP-IC-0030. Cada número corresponde a uma série mensurada, assinalada com as setas brancas. e: série esquerda; d: série direita. O sentido do movimento do icnoproductor nas fotografias das pistas é de baixo para cima.....90

Figura 10: Fotografias das lajes contendo *Lithographus araraquarensis isp. nov.*, mostrando as séries mensuradas e sua numeração.. A: LPP-IC-0031; B: LPP-IC-0032; C: LPP-IC-0033; D: LPP-IC-0034; E: LPP-IC-0035. Cada número corresponde a uma série mensurada, assinalada com as setas brancas. e: série esquerda; d: série direita. O sentido do movimento do icnoproductor nas fotografias das pistas é de baixo para cima. O sentido do movimento do icnoproductor nas fotografias das pistas é de baixo para cima.....91

Índice de tabelas

Tabela 1: Ocorrência de Icnofósseis de Invertebrados da Formação Botucatu...	26
Tabela 2: Médias em milímetros e Desvio Padrão Relativo das medidas de Largura externa; Largura interna; Largura interna/Largura externa (I/E); Passo; Stride. LPP-IC-0033 e 0034 não foram mensurados dada a má preservação.....	56
Tabela 3: Médias em milímetros e Desvio Padrão Relativo das medidas das pegadas além da relação média entre Diâmetro e Largura (D/L). LPP-IC-0033 e 0034 não foram mensurados dada a má preservação.....	56

Lista de abreviaturas

cm: Centímetros

Dr.: Doutor

Dra.: Doutora

E.U.A.: Estados Unidos da América

Fm.: Formação geológica

I/E: Razão entre a largura interna de uma pista, sobre a largura externa

D/L: Razão entre o diâmetro da pegada (comprimento), sobre a largura da pegada

Km: Quilômetros

Km²: Quilômetros quadrados

LPP: Laboratório de Paleoecologia e Paleoicnologia

LPP-IC: Laboratório de Paleoecologia e Paleoicnologia – Coleção de Icnologia

nov. isp.: Icnoespécie nova

m: Metros

Ma: Milhões de anos

mm: Milímetros

NE: abreviação do inglês *northeast*, em português, nordeste.

p.: Página

PPGERN: Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais

S: abreviação do inglês *south*, para sul

SW: abreviação do inglês *southwest*, em português, sudoeste

S-SW: abreviação em inglês para *south-southwest*, em português: sul-sudoeste

SP: Estado de São Paulo

UFSCar: Universidade Federal de São Carlos

UNESP: Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”

W: abreviação do inglês *west*, em português, oeste

Sumário

1	Introdução.....	23
1.1	Histórico das pesquisas sobre invertebrados da Formação Botucatu.....	24
2	Objetivos.....	29
3	Contexto Geológico.....	31
3.1	Bacia Paraná.....	31
3.2	Formação Botucatu.....	33
3.2.1	Relações de contato da Formação Botucatu.....	34
3.2.2	Contato basal com as Formações Caturrita, Sanga do Cabral e Rio do Rastro.....	34
3.2.3	Contato basal com a Formação Guará.....	34
3.2.4	Contato basal com a Formação Pirambóia.....	36
3.2.5	Contato superior com a Formação Serra Geral e considerações sobre a idade da Formação Botucatu.....	39
4	Material e Métodos.....	43
4.1	Material paleontológico analisado.....	43
4.2	Medições das pegadas.....	44
5	Resultados e Discussão.....	49
5.1	Iconotaxonomia.....	49
5.2	Dedução do produtor da pista por meio da morfologia das pegadas.....	62
5.3	Paleoecologia do produtor.....	64
5.4	Relação com a icnofácies de ambiente eólico <i>Octopodichnus-Entradichnus</i>	68
6	Conclusão.....	71
7	Referências Bibliográficas.....	73
	Apêndice A – Medidas dos exemplares de <i>Lithographus araraquarensis isp. nov.</i>	84
	Apêndice B – Pranchas com as indicações das séries medidas.....	90

1 Introdução

A Formação Botucatu, unidade estratigráfica da Bacia Paraná, é o testemunho de um gigantesco deserto de areia que existiu desde o final do Jurássico até o início do Cretáceo, na parte centro sul do supercontinente Gondwana, totalizando uma área de $1,5 \times 10^6$ Km², abrangendo partes do Brasil, Argentina, Uruguai, Paraguai, Namíbia e África do Sul (SCHERER; GOLDBERG, 2007).

A vida animal desse deserto pretérito ficou registrada na forma de icnofósseis encontrados na Formação Botucatu, os quais têm papel central para conhecer a diversidade animal e as relações ecológicas vigentes à época, uma vez que, até o momento, não foram encontrados fósseis corporais de animais provenientes dos estratos dessa unidade geológica.

Os únicos registros vegetais para a Formação Botucatu são troncos de coníferas, encontrados na região de Araguari (Estado de Minas Gerais), norte do Triângulo Mineiro, no limite da área de ocorrência dos arenitos dessa unidade (PIRES et al., 2011).

Na Formação Botucatu são reportados icnofósseis atribuídos a organismos com afinidade mamaliforme em locomoção cursorial, de pequeno porte: *Brasilichnium elusivum* (FERNANDES; CARVALHO, 2008; LEONARDI, 1981); e de maior porte, descritos como *B. anaiti* (D'ORAZI PORCHETTI; BERTINI; LANGER, 2017b); de pequeno porte em locomoção em saltos

(D'ORAZI PORCHETTI; BERTINI; LANGER, 2017a), descritos como *B. saltatorium* (BUCK et al., 2017); Dinossauros terópodes do grupo Coelurosauria e Carnosauria, além de dinossauros do grupo Ornithopoda (FERNANDES, 2005; FERNANDES et al., 2010; FRANCISCHINI et al., 2015; LEONARDI, 1979, 1980, 1981, 1984, 1987; LEONARDI et al., 2002; LEONARDI; CARVALHO; FERNANDES, 2007; LEONARDI; GODOY, 1980; LEONARDI; SARJEANT, 1986). É notável, também, a ocorrência de um Urólito, uma marca biogênica interpretada como resultado da extrusão líquida de um dinossauro no sedimento inconsolidado (FERNANDES; FERNANDES; SOUTO, 2004).

1.1 Histórico das pesquisas sobre invertebrados da Formação Botucatu

Os primeiros achados paleontológicos na Formação Botucatu foram feitos pelo engenheiro de minas Joviano Pacheco, em 1911 (PACHECO; AMARAL, 1913). Eram pistas de vertebrados e invertebrados encontradas em lajes de calçamento da cidade de São Carlos (Estado de São Paulo).

Posteriormente, Friedrich von Huene (1931) analisou o material supracitado, depositado no Instituto Geológico de São Paulo, e descreveu uma pista fóssil atribuída a vertebrado. Possivelmente esta seria a primeira pista descrita para a América do Sul (LEONARDI et al., 2002, p. 40).

Em 1976, o padre missionário e paleontólogo Giuseppe Leonardi visitou Araraquara (Estado de São Paulo) pela primeira vez, e descobriu novos icnofósseis, principalmente pegadas de mamaliformes e dinossauros, em calçadas, o que desencadeou os primeiros estudos mais abrangentes e sistemáticos sobre os icnofósseis da Formação Botucatu, conduzido por ele e colaboradores (LEONARDI, 1979, 1980, 1981, 1984, 1987; LEONARDI et al., 2002; LEONARDI; CARVALHO; FERNANDES, 2007; LEONARDI; GODOY, 1980; LEONARDI; SARJEANT, 1986). São reportados icnofósseis no calçamento de cidades de seis estados brasileiros: Sacramento (Minas Gerais), Rifaina, Franca, Brodósqui, Analândia, Araraquara, São Carlos e Botucatu (São Paulo);

Murtinho (Mato Grosso do Sul); Jacarezinho (Paraná), Serra do Rio do Rasto (Santa Catarina), Taquari, Tramandaí e Santa Cruz do Sul (Rio Grande do Sul) e também em Assunção, no Paraguai (LEONARDI et al., 2002, p. 46).

Durante os anos 90, inaugurou-se uma nova fase de estudos sobre tais icnofósseis, com a coleta de centenas de lajes diretamente da pedreira São Bento, em Araraquara (Estado de São Paulo), fonte das lajes para o calçamento da região, gerando diversos trabalhos (BUCK et al., 2017; FERNANDES, 2005; FERNANDES et al., 2010; FERNANDES; CARVALHO, 2008; FERNANDES; FERNANDES, 2010; FERNANDES; FERNANDES; SOUTO, 2004; FERNANDES; GHILARDI; CARVALHO, 2014; FRANCISCHINI et al., 2015). Ademais, houve estudos com lajes depositadas na Universidade Estadual Paulista (UNESP) *campus* Rio Claro-SP (D’ORAZI PORCHETTI; BERTINI; LANGER, 2017a, 2017b).

De todos os registros, a maioria dos estudos focou-se nos icnofósseis de vertebrados, havendo apenas duas publicações: (FERNANDES; CARVALHO; NETTO, 1990; FERNANDES; NETTO; CARVALHO, 1988) em que o foco foram os traços produzidos por invertebrados, neste caso, os coletados e ilustrados em Pacheco e Amaral (1913). Apesar desses fósseis serem considerados raros (LEONARDI; CARVALHO; FERNANDES, 2007, p. 386), diversos trabalhos citam a ocorrências de icnofósseis de invertebrados (Tabela 1).

Tabela 1: Ocorrência de Icnofósseis de Invertebrados da Formação Botucatu

Localidade	Descrição do Icnofóssil	Referência
Pedreira a 3-4 km de São Carlos (SP) (provável pedreira Migliato ou Araújo)	Túneis de vermes	Pacheco (1913)
Serra de Botucatu	Tubos de vermes	Almeida (1954)
Bairro Pacaembú, São Carlos (SP)	Rastros de vermes	Bjomberg & Tolentino (1959)
Pedreira do rancho São Tomás, Município de Ibaté	Pistas fósseis de conchostráceos(?)	Paraguassu (1970)
Pedreiras próximas à Araraquara (SP)	Traços vermiformes e rastros de artrópodes	Leonardi (1980)
Pedreira São Bento, Araraquara (SP)	Pista de artrópodes (Leonardi, 1984); Rastros de artrópodes (Leonardi & Sarjeant, 1986); Pistas ou galerias de invertebrados (Leonardi & Godoy, 1980)	
Pedreira da Fazenda Itaguaçu, São Carlos (SP)	Pistas de invertebrados vermiformes	Leonardi & Godoy (1980)
Caverna Campo Minado, Serra do Itaqueri, Ipeúna (SP)	<i>Taenidium serpentinum</i> e <i>Skolithos linearis</i>	Peixoto et al. (2016)

A primeira menção indubitável da ocorrência de pistas de invertebrados epiestratais na Formação Botucatu está atrelada à inferência sobre a alimentação do produtor de *Brasilichnium elusivum* em Leonardi, 1981 (p. 803):

“No ambiente desértico ou semi-árido, com toda a probabilidade, um animalzinho deste tipo deveria encontrar-se no nicho ecológico do pequeno predador, à custa de invertebrados reptantes e artrópodos (**dos quais se encontraram pistas associadas**), tetrápodes menores, ovos, etc.”.

Em Leonardi, 1984 (p. 54), é publicada a primeira fotografia de icnofóssil de invertebrado epiestratal, com a legenda “[...] uma pista de coleóptero retirada da pedreira São Bento. Gravadas no arenito Botucatu [...]” (repositório do icnofóssil é desconhecido). Em Leonardi e Sarjeant, 1986 (p. 83), também há uma fotografia de pistas de invertebrados epiestratais da Pedreira

São Bento, interpretados apenas como artrópodes, sem maiores considerações, e cujo repositório também é desconhecido.

Em Fernandes et al. (2014, Fig. 6), é publicada uma fotografia das pistas que serão descritas neste trabalho, interpretadas como “Pista produzida por um artrópode, possivelmente um Coleoptera”.

2 Objetivos

O presente estudo descreve uma nova icnoespécie de pista de invertebrado epiestratal: *Lithographus araraquarensis isp. nov.*; fazendo também considerações sobre icnogêneros morfologicamente semelhantes: *Lithographus* (HITCHCOCK, 1858), *Stiaria* (SMITH, 1909) e *Paleohelcura* (GILMORE, 1926). Ademais, por meio de comparações com estudos neoicnológicos e dedução morfológica, atribui-se à produção da pista a insetos pterigotos, por fim, inserindo-os no contexto paleoambiental e paleoecológico da Formação Botucatu, e a nova icnoespécie no modelo de icnofácies de invertebrados *Octopodichnus–Entradichnus* (BUATOIS; MÁNGANO, 2011, p. 78), para sistemas deposicionais eólicos.

3 Contexto Geológico

A seguir, a Formação Botucatu é descrita com considerações sobre sinéclise (Bacia Sedimentar), onde se desenvolveu, suas relações de contato, e considerações sobre a litologia e sedimentologia.

É importante salientar que a maioria dos estudos sobre a Formação Botucatu citados aqui analisaram rochas da parte sul da Bacia. Mais estudos na parte norte da bacia possibilitariam correlações e inferências paleontológicas mais precisas sobre o paleoerg do Botucatu na região de Araraquara-SP e São Carlos-SP, de onde vem os fósseis descritos nessa dissertação.

3.1 Bacia Paraná

A Formação Botucatu é um pacote sedimentar que se desenvolveu sobre a sinéclise da Bacia do Paraná (MILANI et al., 2007a). Trata-se de uma bacia intracratônica localizada na plataforma Sulamericana, com formato alongado no sentido NE/SW, com seu eixo maior medindo 1750 km, o menor 900 km, ocupa uma área total de $1,7 \times 10^6$ km² (HOLZ et al., 2010, p. 381), abrangendo o território do Brasil meridional, Paraguai oriental, norte do Uruguai e nordeste da Argentina (MILANI et al., 2007a, p. 265).

O preenchimento da Bacia Paraná alcança 7 km de espessura, apresentando diversidade de ambientes deposicionais representados por pacotes de origem continental, marítima, e magmática (MILANI et al., 2007a, p.

266).

Observa-se que a evolução do preenchimento da Bacia deu-se em ciclos bem definidos, delimitados por discordâncias e hiatos deposicionais. Tais ciclos foram sistematizados em 6 supersequências (MILANI et al., 1995, 1998, 2007a, 2007b; MILANI; FRANÇA; SCHNEIDER, 1994) :

- Rio Ivaí (Ordoviciano-Siluriano);
- Paraná (Devoniano);
- Gondwana I (Carbonífero-Eotriássico);
- Gondwana II (Meso a Neotriássico);
- Gondwana III (Neojurássico-Eocretáceo);
- Bauru (Neocretáceo).

Cabe salientar que o conhecimento sobre a estratigrafia e idade dos pacotes sedimentares da Bacia Paraná evoluiu desde a sistematização das 6 supersequências de Milani, e Formações que pertenceriam a uma determinada supersequência, hoje, poderiam pertencer a outra. Um exemplo é a Formação Pirambóia, antes pertencente ao Gondwana I, mas que há fortes indícios de que tenha se desenvolvido durante o Jurássico (conforme explanado em 3.2.4 Contato basal com a Formação Pirambóia), pertencendo então a supersequência Gondwana III.

3.2 Formação Botucatu

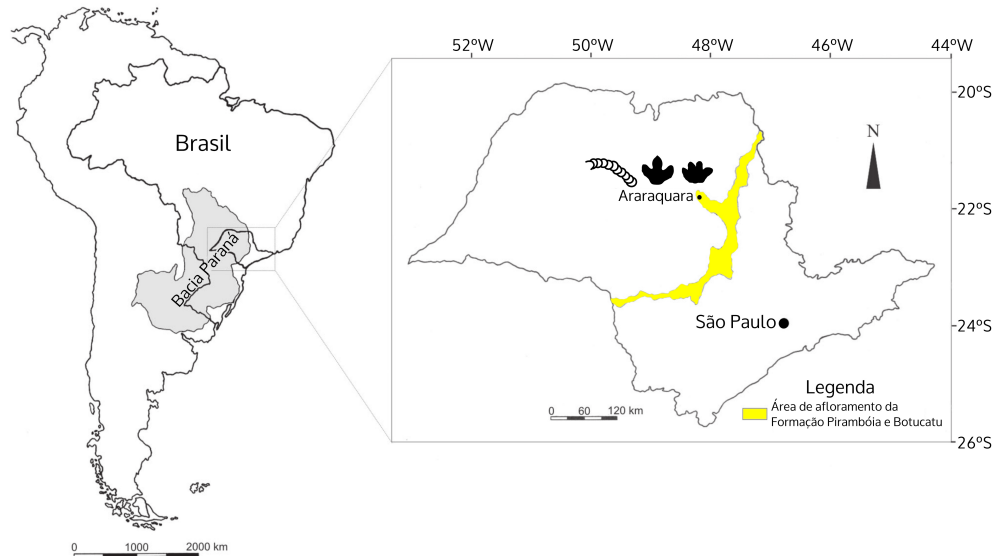


Figura 1: Área de afloramento da Formação Botucatu e Pirambóia no Estado de São Paulo, Brasil. Modificado de Fernandes et al. (2004)

Os arenitos da Formação Botucatu afloram como uma faixa orientada de nordeste a sudoeste, na parte central Estado de São Paulo (Figura 1), onde é composta predominantemente, por quartzo-arenitos e subordinadamente subarcóseos amarelados a avermelhados, mineralogicamente supermaturos e texturalmente maduros a supermaturos, com granulometria que varia de muito fina a grossa (WU; CAETANO-CHANG, 1992) e com estratificações cruzadas de médio e grande porte (SCHERER; GOLDBERG, 2007).

Tais características apontam para um sistema de deposição eólico árido em uma paisagem dominada por dunas (*erg*) com ventos que, na região (centro do estado de São Paulo), predominantemente vinham do norte (SCHERER; GOLDBERG, 2007).

No topo, os arenitos da Formação Botucatu fazem contato concordante com as rochas ígneas extrusivas da Formação Serra Geral, com indícios de que o sistema eólico era ativo quando do derrame basáltico (3.2.5 Contato superior com a Formação Serra Geral e considerações sobre a idade da

Formação Botucatu). Datações de basaltos da parte basal do derrame no estado de São Paulo, apontam idades de aproximadamente 134 Ma (JANASI; DE FREITAS; HEAMAN, 2011) e, por causa do contato concordante, podem ser tomadas como referência para o fim da deposição da Formação Botucatu.

Somando-se a dados paleomagnéticos (TAMRAT; ERNESTO, 2006), infere-se que o sistema eólico representado pela Formação Botucatu provavelmente foi vigente entre o final do Jurássico e início do Cretáceo.

3.2.1 Relações de contato da Formação Botucatu

A formação Botucatu faz contato basal com Formações sedimentares Paleozóicas e Mesozóicas e está sotoposta à Formação Serra Geral, de natureza magmática extrusiva. A natureza das relações de contato é importante para se entender a evolução do paleoambiente para o estabelecimento do sistema eólico de deposição que desenvolveu a Formação Botucatu, e as condições paleoclimáticas e tectônicas posteriores, durante e depois do cessar da sedimentação da Formação Botucatu.

3.2.2 Contato basal com as Formações Caturrita, Sanga do Cabral e Rio do Rastro

A Formação Botucatu faz contato basal discordante com a Formação Caturrita, no estado do Rio Grande do Sul (SOARES; SOARES; HOLZ, 2008a, p. 122), discordante com a Formação Sanga do Cabral no estado do Rio Grande do Sul (HOLZ et al., 2010, p. 394), e discordante com a Formação Rio do Rastro na porção central da bacia (estado de Santa Catarina) (HOLZ et al., 2010, p. 394; MILANI et al., 2007b).

3.2.3 Contato basal com a Formação Guará

O contato entre a Formação Botucatu e Formação Guará, que ocorre no Estado do Rio Grande do Sul, é classificado como abrupto (SCHERER; LAVINA, 2005, p. 1324, 2006; SOARES; SOARES; HOLZ, 2008a, p. 123), Para

Scherer et al. (2005, p. 1324; 2006, p. 483) há superfície de deflação e o contato é discordante. Já Soares et al. (2008a, p.123) aponta que não há feições erosivas e a existência de fraturas poligonais preenchidas com sedimentos da Formação Botucatu indicaria que o sedimento da Formação Guará não estaria litificado quando do começo do desenvolvimento da Formação Botucatu¹. Fenômeno observado também em outras Formações (e.g. (SWEET; SOREGHAN, 2008))

1- Soares et al. (2008a), na página 131, afirma: “Após o Meso-Jurássico, uma deflação generalizada é marcada através do pavimento conglomerático e pela mudança das correntes do vento.” Apesar de ter observado fraturas poligonais na Formação Guará, que indicariam pouco tempo de hiato até o começo da deposição da Formação Botucatu

3.2.4 Contato basal com a Formação Pirambóia

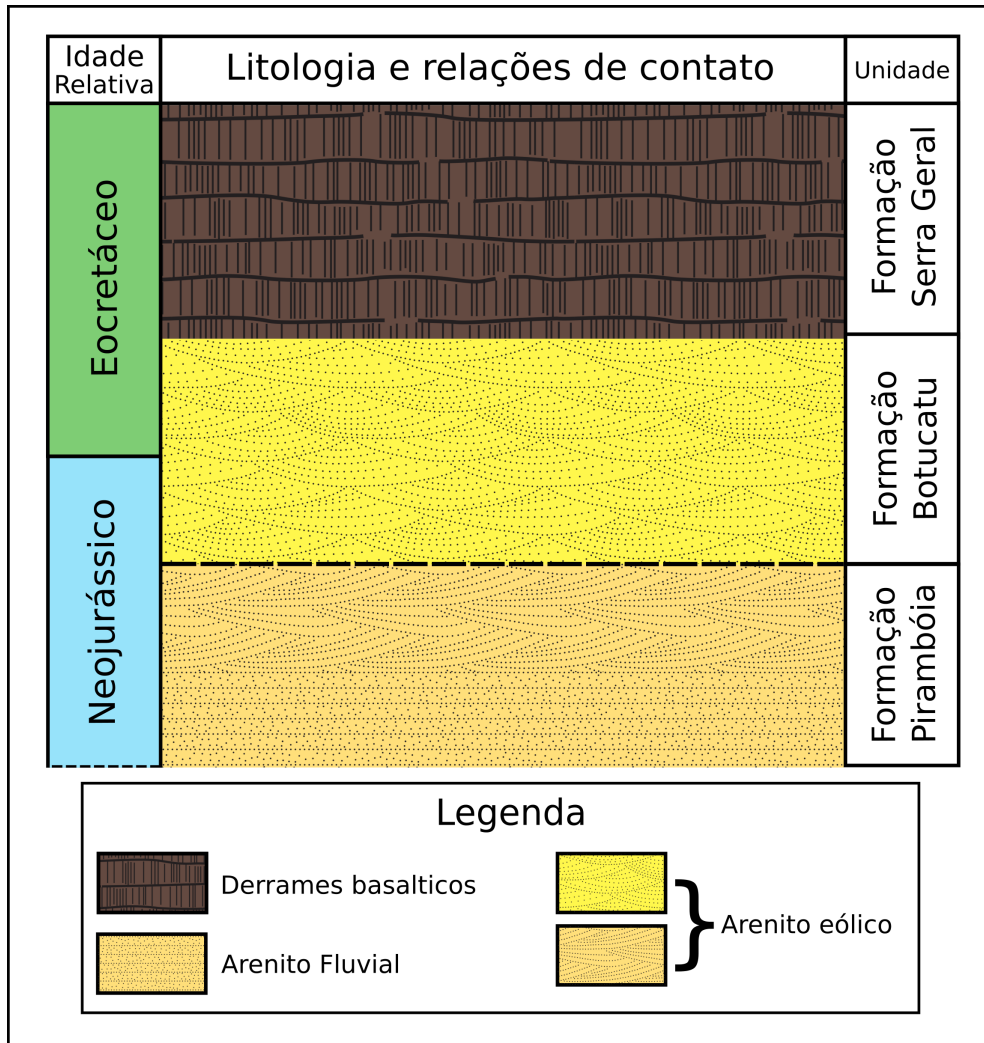


Figura 2: Coluna estratigráfica simplificada mostrando a litologia, a idade relativa e as relações de contato entre as Formações Pirambóia, Botucatu e Serra Geral no Estado de São Paulo. Produzida com base nos dados das seguintes publicações: Cabral (2011); Giannini et al. (2004); Janasi et al. (2011); Scherer (2002); Scherer et al. (2007); Tamrat et al. (2006); Wu et al.,(1992).

O contato inferior da Formação Botucatu com os arenitos da Formação Pirambóia (Figura 2), que acontece por quase toda a Bacia Paraná, merece ser tratado separadamente, em uma subseção, pois sua natureza ainda não está bem resolvida (GESICKI, 2007, p. 112,113; GIANNINI et al., 2004, p. 282; MILANI et al., 2007a, p. 274; PERINOTTO et al., 2008, p. 486).

A maioria dos autores sustentam que o contato é discordante e sugerem que haveria um grande hiato até o começo da deposição da Formação

Botucatu (DIAS; SCHERER, 2008; DONATTI, 2002; DONATTI et al., 2001; GESICKI, 2007; MASSOLI, 2007; MASSOLI; CAETANO-CHANG, 2007; MILANI; FRANÇA; SCHNEIDER, 1994; NOWATZKI; KERN, 2000, p. 254). Porém, foram observados contatos graduais e difíceis de determinar, onde há gradativa mudança granulométrica e mineralógica, e mudança entre as fácies eólicas com fácies fluviais subordinadas na Formação Pirambóia, para o predomínio de fácies eólicas na Formação Botucatu (DONATTI, 2002; GESICKI, 2007, p. 113; RICCOMINI; GIMENEZ FILHO; ALMEIDA, 1984; SOARES; SOARES; HOLZ, 2008a, p. 126; SOARES, 1973, 1975). Mesmo assim, os autores que observaram os contatos graduais consideraram o contato discordante.

Talvez, a generalização de um contato discordante com um grande hiato para toda a Formação Pirambóia seja fortemente influenciada por observações restritas geograficamente, e pela idade que era atribuída à Formação Pirambóia nessas publicações, que variavam entre Permiana, Triássica e Jurássica, sustentada apenas por relações estratigráficas, algumas vezes equivocadas².

Cabral (2011), identificou conchostráceos que indicam uma idade Mesojurássica (ou mesmo Neojurássica) para a Formação Pirambóia, situando-a com maior precisão temporalmente. Ademais, Soares et al. (2008a, p126) assinala que há continuidade física entre a Formação Guará³, atribuída ao Jurássico superior (FRANCISCHINI et al., 2015), e Formação Pirambóia, o que indica correlação cronológica e, somado-se aos dados paleontológicos de Cabral (2011) reforçaria uma idade Meso/Neojurássica para a Formação Pirambóia.

Observa-se que há contatos de diferentes naturezas entre a Formação Pirambóia e a Formação Botucatu em diferentes pontos da bacia:

2- Exemplo: Dias e Scherer (2008, p.407) acreditavam que a Formação Pirambóia estava sotoposta a Formação Sanga do Cabral, hoje sabe-se que a Formação Pirambóia é sobreposta e esta.

3- Não fica claro quais evidências fazem o autor inferir continuidade entre a Formação Guará e Pirambóia.

Pode ser marcado por um nível de arenito conglomerático, comum no estado de São Paulo (GESICKI, 2007; MASSOLI, 2007, p. 147,156,159; MASSOLI; CAETANO-CHANG, 2007, p. 126,267; SOARES; SOARES; HOLZ, 2008a, fig. 17, B), descrito como Arenito Itirapina (CAETANO-CHANG; WU, 2006; MASSOLI; CAETANO-CHANG, 2007).

Apresentar fraturas poligonais (*frentes en coin*) preenchidas pelos sedimentos da Formação Botucatu (SOARES; SOARES; HOLZ, 2008a, fig. 17, B, 2008b, p. 601).

Ou dar-se na forma de uma transição gradativa, com mudança na granulometria (SOARES; SOARES; HOLZ, 2008a, fig. 17, A). E, por vezes, o contato é até incerto, como observado em algumas regiões do estado de São Paulo (GESICKI, 2007, p. 113; SOARES; SOARES; HOLZ, 2008a, p. 126).

Essa diversidade de tipos de contatos pode indicar que a transição entre os sistemas deposicionais que desenvolveram a Formação Pirambóia e a Formação Botucatu não foi homogênea ou simultânea, ao longo da área de toda a Bacia do Paraná.

Nos pontos onde a transição é gradativa, a mudança do sistema deposicional (e possivelmente climática) pode ter sido gradual.

As fraturas poligonais na Formação Pirambóia, preenchidas com sedimentos da Formação Botucatu, atestam que houve interrupção na sedimentação, mas com um hiato relativamente curto temporalmente, pois para a formação das fraturas, é necessário que o sedimento da Formação Pirambóia não estivesse litificado (KOCUREK; HUNTER, 1986; SWEET; SOREGHAN, 2008).

Já, onde foram observadas superfícies de deflação (SOARES; SOARES; HOLZ, 2008a, fig. 17,B, 2008b, p. 603), o hiato de deposição poderia ter sido maior.

Com as heterogeneidades encontradas nos contatos entre a Formação Pirambóia e a Formação Botucatu em diferentes pontos da bacia, e as idades

das Formações Pirambóia e Guará estabelecidas, são necessários mais estudos, analisando as características litológicas, sedimentares, paleontológicas, e dos contatos, com abrangência geográfica, a fim de entender como se deu e a natureza da transição paleoambiental ao longo da bacia, representada pela sucessão desses pacotes sedimentares.

3.2.5 *Contato superior com a Formação Serra Geral e considerações sobre a idade da Formação Botucatu*

A Formação Botucatu é recoberta de forma concordante pelos basaltos da Formação Serra Geral. Tais rochas ígneas, juntamente com formações correlatas, compõem a Província Ígnea Paraná-Etendeka, formada por extensos derrames de lava na parte centro-sul do Gondwana durante o Eocretáceo (BRYAN et al., 2010; MILANI et al., 1998, 2007a; PEATE et al., 1999; PEATE; HAWKESWORTH; MANTOVANI, 1992),

O desenvolvimento da Formação Serra Geral começou quando o sistema eólico do paleoerg Botucatu ainda era ativo, fato comprovado pela preservação da topografia das dunas no basalto, além de marcas que atestam a interação entre a lava fluida e a areia inconsolidada durante o derrame, feições estas observadas na Bacia Paraná, no estado do Mato Grosso do Sul (HOLZ; SOARES; SOARES, 2008), e no estado do Rio Grande do Sul (SCHERER, 2002, p. 106; WAICHEL; SCHERER; FRANK, 2008), e na Bacia Huab, na Namíbia (JERRAM et al., 2000; JERRAM; STOLLHOFEN, 2002).

Havia controvérsia em relação a quando iniciou-se e quanto tempo durou o derrame basáltico. Isso acontecia porque as datações utilizando-se a técnica *40Ar/39Ar laser total fusion spot analyses* e *40Ar/39Ar laser incremental step heating* produziam dados conflitantes (THIEDE; VASCONCELOS, 2010).

Hoje acredita-se que as datações por meio de *40Ar/39Ar laser total fusion spot analysis*, que geravam idades mais antigas e derramea mais amplos temporalmente (entre 140Ma e 129Ma), são resultado de artefatos da

metodologia e, portanto, apenas as datações utilizando a técnica *laser incremental step heating* são confiáveis (THIEDE; VASCONCELOS, 2010).

Novas calibrações das datações confiáveis de $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$, utilizando novos dados de datações do *Fish Canyon sanidine* (FCs), aliadas a novas datações utilizando técnicas de U/Pb apontam que os derrames começaram ao redor de 134,6 Ma, e que o evento vulcânico, apesar de volumoso e extenso, seria relativamente breve, durando ao redor de 3 Ma, pelo menos no Brasil, Argentina e Paraguai (JANASI; DE FREITAS; HEAMAN, 2011).

Dada a intimidade da relação de contato entre a Formação Botucatu e a Formação Serra Geral, atribui-se como idade limítrofe superior do pacote sedimentar da Formação Botucatu, o começo da sedimentação da Formação Serra Geral. Datações de basaltos do tipo Chapecó, que fazem contato com a Formação Botucatu, em Ourinhos, no Estado de São Paulo, indicam idades de aproximadamente 134Ma (JANASI; DE FREITAS; HEAMAN, 2011), podendo ser tomada como referencial para o final da vigência do paleoerg Botucatu no norte da bacia.

Apesar da mudança no regime de sedimentação, de eólico para magmático extrusivo, não houve inicialmente grande mudança climática na área, que teria continuado árido, pelo menos por algum tempo, pois houve sedimentação eólica concomitante com a sedimentação basáltica, formando lentes de arenitos eólicos confinados pelas rochas ígneas da Formação Serra Geral, observadas no estado do Rio Grande do Sul (HEEMANN; STRIEDER, 2000; SCHERER, 2002; WAICHEL; SCHERER; FRANK, 2008, p. 65), e na Namíbia, onde as lentes de arenito da Formação Twyfelfontein, correlata à Formação Botucatu no Brasil, são confinadas pelos basaltos da Formação Awahab, correlata à Formação Serra Geral no Brasil (JERRAM et al., 2000; JERRAM; STOLLHOFEN, 2002).

Apesar dos trabalhos supracitados realizados no Brasil não discriminarem estratigraficamente os tipos de basalto da Formação Serra Geral

que confinam as lentes de arenito, considerando a área analisada (o limite sul da Bacia Paraná no Estado do Rio Grande do Sul), provavelmente as lentes observadas estariam confinadas em rochas da porção basal e mais antiga da Formação Serra Geral (JANASI; DE FREITAS; HEAMAN, 2011; NARDY; MACHADO; OLIVEIRA, 2008).

Já na região oeste do estado do Paraná, existem lentes de sedimentos de origem lacustre, confinados em basaltos pertencentes a porção superior da Formação Serra Geral (tipo Paranapanema), que carregam registros da interação da lava com os sedimentos ainda úmidos, formando peperitos (WAICHEL et al., 2007).

Esse fenômeno pode indicar dois cenários: 1-) Que houve uma transição para climas mais úmidos mais tardiamente, na época em que os basaltos do grupo Paranapanema, da Formação Serra Geral, estavam a ser depositados pelos derrames. 2-) O clima já era diferenciadamente mais úmido na região estudada antes do derrame basáltico. A fim de elucidar o que realmente aconteceu, é preciso analisar as características faciológicas da Formação Botucatu em subsuperfície, abaixo do contato com a Formação Serra Geral na área de estudo, permitindo interpretar o paleoambiente antes do derrame

É oportuno que sejam feitas mais datações contextualizadas estratigraficamente na Formação Serra Geral, para que seja possível gerar um quadro mais completo sobre a dinâmica do evento vulcânico ao longo da bacia, possibilitando inferir com mais precisão quando o desenvolvimento do sistema eólico representado pela Formação Botucatu cessou em diferentes pontos da Bacia Paraná, e por quanto tempo o ambiente manteve-se árido.

4 Material e Métodos

4.1 Material paleontológico analisado

Os fósseis aqui descritos foram coletados entre meados de 1997 até 2005, na pedreira São Bento (21°49'03.4"S, 48°04'22.9"W), por Dr. Marcelo Adorna Fernandes e Dra. Luciana Bueno dos Reis Fernandes, no município de Araraquara-SP, onde se explorava o arenito de uma paleoduna de aproximadamente 100 m de extensão e 20 m de altura, com o sotavento mergulhando a 29° na direção S-SW. Atualmente, a pedreira está desativada.

A pedreira São Bento faz parte do Sítio Icnofossilífero do Ouro, em Araraquara-SP (LEONARDI et al., 2002), uma região com diversas pedreiras, hoje desativadas, com abundância em icnofósseis.

As seguintes lajes de arenito contendo icnofósseis de interesse foram analisadas: LPP-IC-0028, LPP-IC-0029, LPP-IC-0030, LPP-IC-0031, LPP-IC-0032, LPP-IC-0033, LPP-IC-0034, LPP-IC-0035. Todas depositadas na coleção do Laboratório de Paleoecologia e Paleoicnologia (LPP) da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar), *campus* São Carlos.

4.2 Medições das pegadas

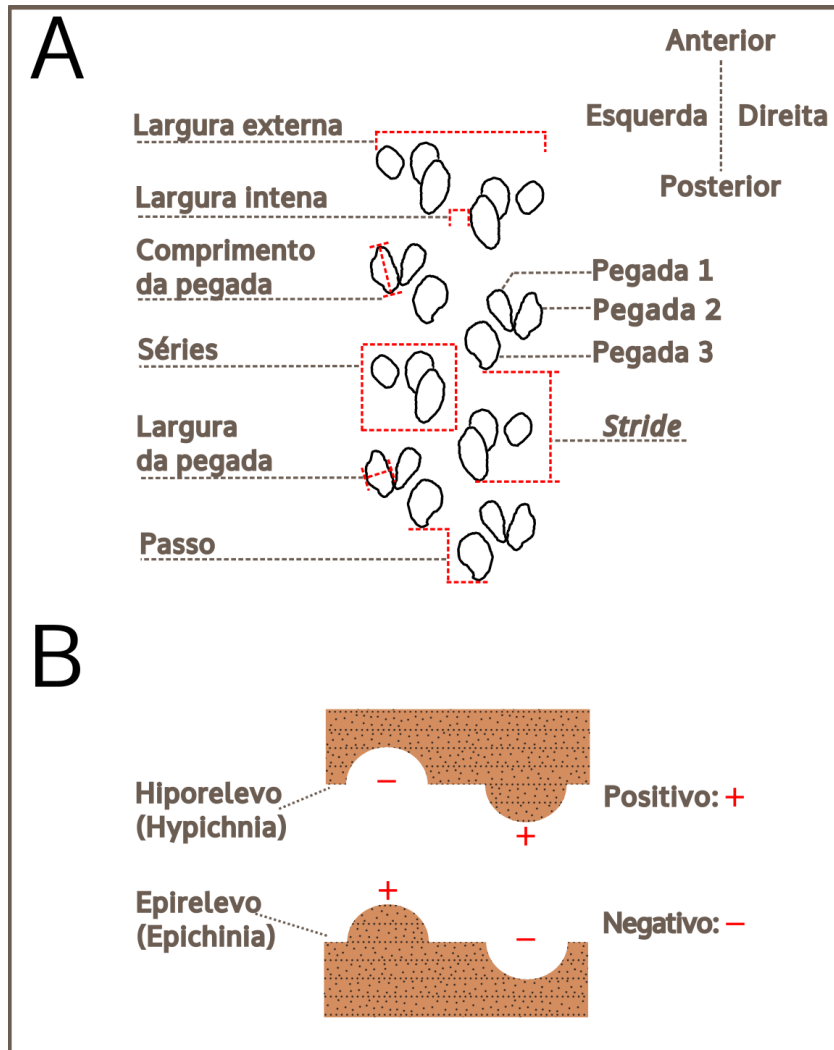


Figura 3: Nomenclatura e medidas utilizadas para a análise de *Lithographus araraquarensis isp. nov.*

Para a descrição do icnofóssil, adotou-se a metodologia e terminologia descritas por Trewin (1994) (com modificações), Braddy (2001) e Minter et al. (2007^a) para pistas de artrópodes, sumarizada na Figura 3, A.

A classificação da natureza do relevo em relação à matriz (Hiporelevo/Epirelevo, Positivo/Negativo) segue a proposta por Seilacher (1964), conforme exemplificado na Figura 3, B.

Epirelevo e Hiporelevo estão relacionados à posição do icnofóssil nas camadas das rochas em relação à superfície. Epirelevo: refere-se às marcas que estão localizadas na parte superior do plano das camadas da rocha; Hiporelevo:

refere-se às marcas que estão no plano inferior das camadas da rocha. Os termos Negativo e Positivo estão relacionados à projeção ou reentrância do relevo em relação ao plano da camada da rocha, independente da orientação da rocha matriz. Positivo significa que o relevo projeta-se para fora da rocha; Negativo, que o relevo é uma reentrância na camada da rocha, invadindo a matriz (como uma pegada).

Para as medições de *Lithographus araraquarensis isp. nov.* foram escolhidas quatro séries de cada lado da pista nas lajes LPP-IC-0028, LPP-IC-0029, LPP-IC-0032, LPP-IC-0035. Nas lajes com pistas mais extensas: 8 séries na laje LPP-IC-0030 e 9 séries na laje LPP-IC-0031. A nomenclatura, orientação e as medidas são detalhadas na Figura 3,A. As séries que foram mensuradas estão assinaladas nas fotografias do Apêndice B – Pranchas com as indicações das séries medidas.

Primeiramente, elegeu-se as séries a serem medidas na trilha do lado direito da pista. As séries medidas no lado esquerdo da pista são as adjacentes a estas, preferencialmente anteriormente posicionadas.

O critério utilizado para eleger as séries a serem medidas foi a quantidade e qualidade das pegadas preservadas tanto na série do lado direito da pista quanto na série oposta lateralmente, adjacente, do lado esquerdo da pista. Procurou-se selecionar as séries a serem medidas com distâncias regulares entre si ao longo da pista.

Nas lajes que apresentam complementaridade (LPP-IC-0029 com LPP-IC-0030 e LPP-IC-0031 com LPP-IC-0032), as mesmas séries foram medidas nas duas lajes, ou seja, tanto no epirelevo negativo quanto no hiporelevo positivo. As séries medidas de um lado correspondem as séries no lado oposto na laje complementar.

Desta forma, em LPP-IC-0029 as séries 1, 2, 3 e 4 do lado direito, correspondem às séries 1, 2, 3 e 4 do lado esquerdo em LPP-IC-0030; em LPP-IC-0031 as séries 1, 2, 3 e 4 do lado direito, correspondem às séries 1, 2, 3 e 4 do

lado esquerdo em LPP-IC-0032. A mesma relação também para as séries do lado esquerdo de LPP-IC-0029 e LPP-IC-0031.

LPP-IC-0029 e LPP-IC-0032 apresentam trilhas mais curtas que suas complementares, portanto, a complementaridade entre elas e suas correspondentes só acontece em um trecho da pista das lajes maiores, sendo assim, as séries 5, 6, 7 e 8 em LPP-IC-0030 e 5, 6, 7, 8 e 9 em LPP-IC-0031 não apresentam complementaridade com outras lajes.

Tomou-se as medidas da largura interna e externa; o passo (*pace*) da pegada mais interna (denominada aqui como pegada 3) da série escolhida de um lado em relação à pegada 3 da correspondente do lado oposto, *stride* da pegada mais interna (pegada 3) de cada lado da pista em relação à série anteriormente posicionada no mesmo lado da pista, e as medidas de comprimento (diâmetro) e largura de cada pegada nas séries dos dois lados da pista.

Trewin (1994, p. 813) propôs utilizar a razão entre a Largura externa/Largura interna, entretanto, tal relação não é conveniente de ser utilizada em *Lithographus araraquarensis isp. nov.*, pois existem trechos das pistas onde a largura interna é nula, produzindo frações com divisores iguais a zero, e é impossível dividir por zero (KAPLAN, 1999).

Sendo assim, utiliza-se aqui, o inverso da relação proposta por Trewin (1994, p. 813), ou seja, Largura interna/Largura externa (I/E), que não pode produzir divisores iguais a zero. Propõe-se que I/E torne-se padrão para descrição de icnofósseis de invertebrados.

Também utilizou-se a razão entre o diâmetro e a largura (D/L) das pegadas, para evidenciar se as pegadas são circulares (valores próximos de um), ou elípticas/alongadas (valores maiores que um).

As medidas foram tomadas por meio de paquímetro. Todas as medidas aferidas estão no Apêndice A – Medidas dos exemplares de *Lithographus araraquarensis isp. nov.*.

A ilustração do holótipo de *Lithographus araraquarensis isp. nov.* foi produzida por meio do programa de desenho vetorial Inkscape 0.92, cuja licença é livre (*General Public License 3*), utilizando-se uma fotografia como modelo para o contorno das pegadas. Todos os elementos gráficos dessa dissertação foram produzidos com o supracitado programa.

5 Resultados e Discussão

5.1 Iconotaxonomia

Iconogênero *Lithographus* Hitchcock, 1858

Iconoespécie tipo: *Lithographus hieroglyphicus* Hitchcock (1858), p. 156, pl. 27, fig. 2; pl. 29, fig. 3.

Diagnose: Transcrição da diagnose emendada por Minter e Braddy (2009, p.28): pistas consistindo de séries sub-alternadas a alternadas, com até três pegadas, ao menos uma dessas é de linear a curvilínea, podendo ser também ovoide ou arqueada. As pegadas têm diferentes orientações. A pegada mais longa é paralela a levemente oblíqua à linha medial da pista e pode ser tanto a pegada do meio, quanto a mais externa. A pegada mais curta é orientada ântero-lateral, ou paralela à linha medial e pode ser mais interna ou a do meio. A pegada de tamanho médio está geralmente orientada perpendicular à linha medial, mas também pode estar orientada postero-lateralmente ou ântero-lateralmente. Uma impressão medial simples ou dupla, reta ou sinusoidal, pode estar presente.

Observações: no início do desenvolvimento da icnologia de artrópodes, muitos iconogêneros foram descritos com definições e ilustrações inadequadas, muitas vezes baseados em poucos espécimes e icnofósseis mal preservados (TREWING, 1994, p. 821). Uma miríade de icnotáxons de pistas com

séries de, no máximo, três pegadas alongadas foram descritos depois de *Lithographus hieroglyphicus*, acompanhados de confusões na nomenclatura e sinonimizadas equivocadas. Todavia, a análise de pistas do Permiano da Alemanha e do sudeste dos E.U.A. (MINTER; BRADDY, 2009; MINTER; BRADDY; VOIGT, 2007) mostrou integração entre tais icnotáxons e *L. hieroglyphicus* em uma mesma pista, o que aponta serem apenas variações morfológicas e preservacionais, fruto de pequenas variações no caminhar do animal, das características do substrato, ou da tafonomia do traço.

Esses icnotáxons são: *Lithographus cruscularis*, *Hexapodichnus horrens*, *H. magnus*, *Copeza propinquata*, *C. cruscularis*, *C. punctata* (HITCHCOCK, 1858); *Ichnium niersteinense*, *I. försteri* (SCHMIDTGEN, 1928); *Mirandaichnium irregulare*, *Pirandikus unistriatus* (HOLUB; KOZUR, 1981); *Permichnium völckeri* (GUTHÖRL, 1934); *P. bidirectum*, *P. procerum*, *P. densitum*, *P. ritualis* (WALTER, 1983); *Hexapodichnus casamiquelai* (DE VALAIS; MELCHOR; GENISE, 2003). Todos são considerados sinônimos subordinados (*junior synonyms*) de *Lithographus hieroglyphicus*, o primeiro icnotáxon descrito com essas características, conforme revisão e emenda da diagnose sintetizada por Minter e Brady (2009).

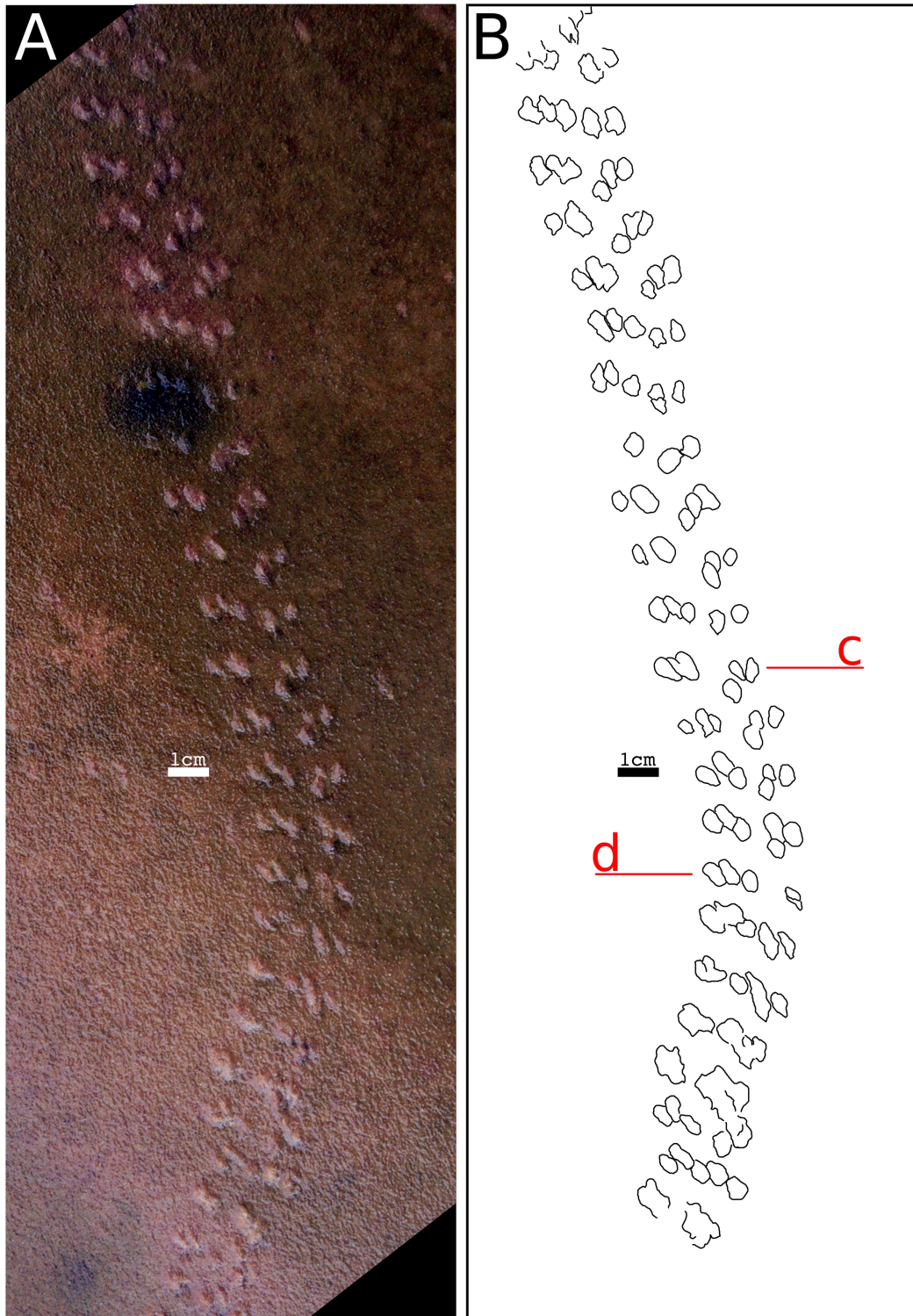


Figura 4: Holótipo de *Lithographus araraquarensis* isp. nov., LPP-IC-0028; A: Fotografia da laje LPP-IC-0028 exibindo o hiporelevo positivo da pista *Lithographus araraquarensis* isp. nov.; B: esquema representativo do holótipo; c-d: exemplos de variações na disposição das pegadas em uma série. O sentido do movimento do icnoprodutor é de baixo para cima.

Harpagopus (HITCHCOCK, 1848); *Stratipes*, *Hamipes*, *Acanthichnus*, *Conopsoides*, *Bifurculapes*, *Grammepus* (HITCHCOCK, 1858); *Harpepus* e

Sagittarius (HITCHCOCK, 1865) são icnotáxons que guardam semelhança com *Lithographus hieroglyphicus*, mas suas descrições foram baseadas em material incompleto, provavelmente sub-pegadas (*undertracks*) (MINTER; BRADDY, 2009, p. 31).

Minter e Braddy, (2009, p. 33; Fig.18, H), mantiveram *Copeza triremis* (HITCHCOCK, 1858, p. 159) como um icnotáxon distinto, pois não encontraram integração satisfatória com outros icnotáxons. Entretanto, o holótipo está desaparecido (RAINFORTH, 2005, p. 844,938), e as considerações são baseadas apenas em um desenho em Hitchcock, (1858: pl. 31 fig. 4). De acordo com a diagnose original: *C. triremis* é composto por duas trilhas paralelas, compostas por séries de três pegadas alongadas e exibe a pegada mais interna perpendicular à linha medial, e às duas pegadas mais externas são quase paralelas à linha medial (HITCHCOCK, 1858, p. 159). Considera-se aqui *C. triremis* como *nomen dubium*.

Lithographus araraquarensis isp. nov.

Figura 4, Figura 5, A.

Horizonte e localidade tipo: Grupo São Bento, Formação Botucatu; Localidade: Ouro; município: Araraquara; estado: São Paulo (Figura 1); Pedreira São Bento (Corpedras) (coordenadas geográficas 21°49'03.4"S, 48°04'22.9"W).

Holótipo: LPP-IC-0028: laje de arenito exibindo pista levemente curvada, com 34 cm, em hiporelevo positivo, sem laje complementar, depositada na coleção de paleoicnologia do Laboratório de Paleoecologia e Paleoicnologia (LPP) da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar) *campus* São Carlos-SP.

Parátipos: as lajes de arenito: LPP-IC-0029 (epirelevo negativo) e sua complementar LPP-IC-0030 (hiporelevo positivo); LPP-IC-0031 (epirelevo negativo) e sua complementar LPP-IC-0032 (hiporelevo positivo); LPP-IC-0033

(epirelevo negativo) e sua complementar LPP-IC-0034 (hiporelevo positivo); LPP-IC-0035 (epirelevo negativo) e sem aparente complementação. Todas as lajes estão depositadas na coleção de paleoicnologia do Laboratório de Paleoecologia e Paleoicnologia (LPP) da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar) *campus* São Carlos-SP.

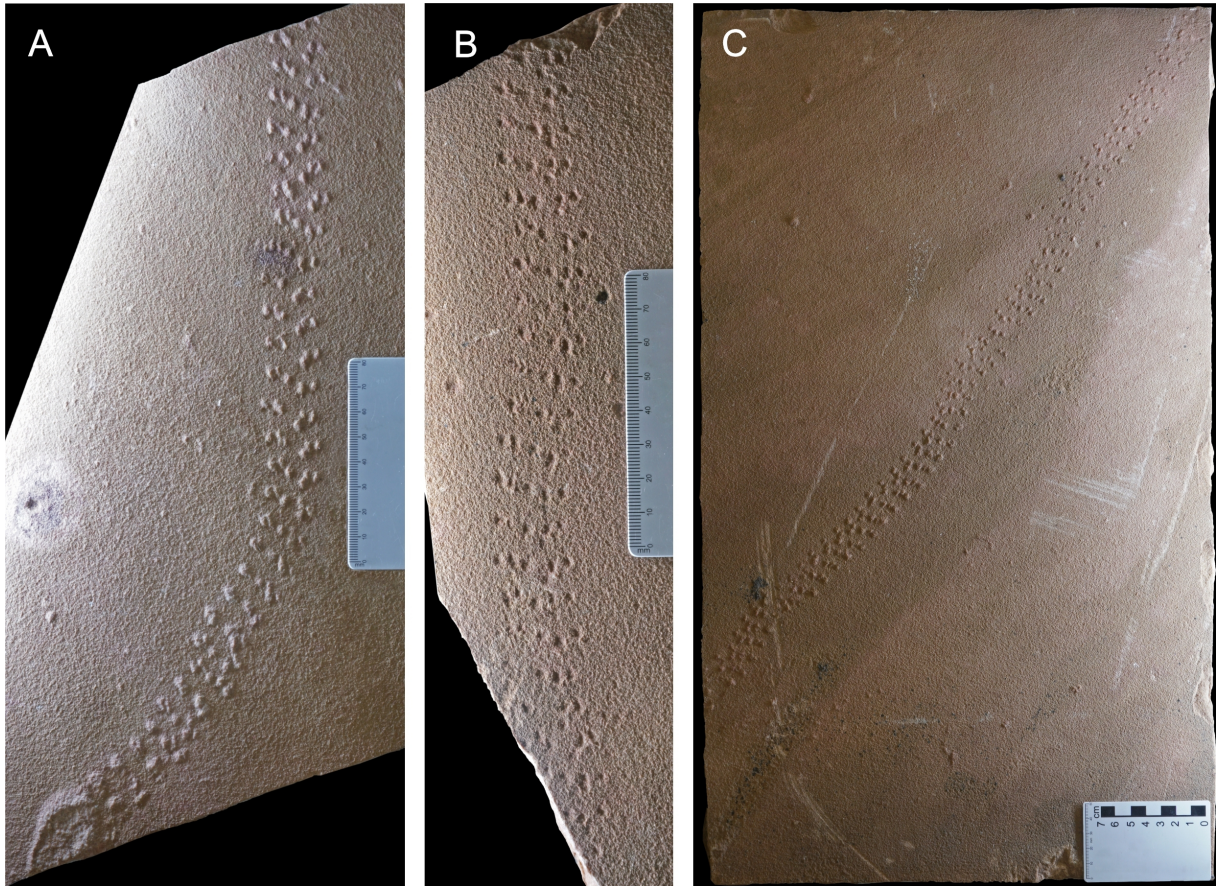


Figura 5: Fotografias das lajes contendo *Lithographus araraquarensis* *isp. nov.*. A: LPP-IC-0028 (Holótipo); B: LPP-IC-0029 e C: LPP-IC-0030. O sentido do movimento do icnoproductor nas fotografias das pistas é de baixo para cima.

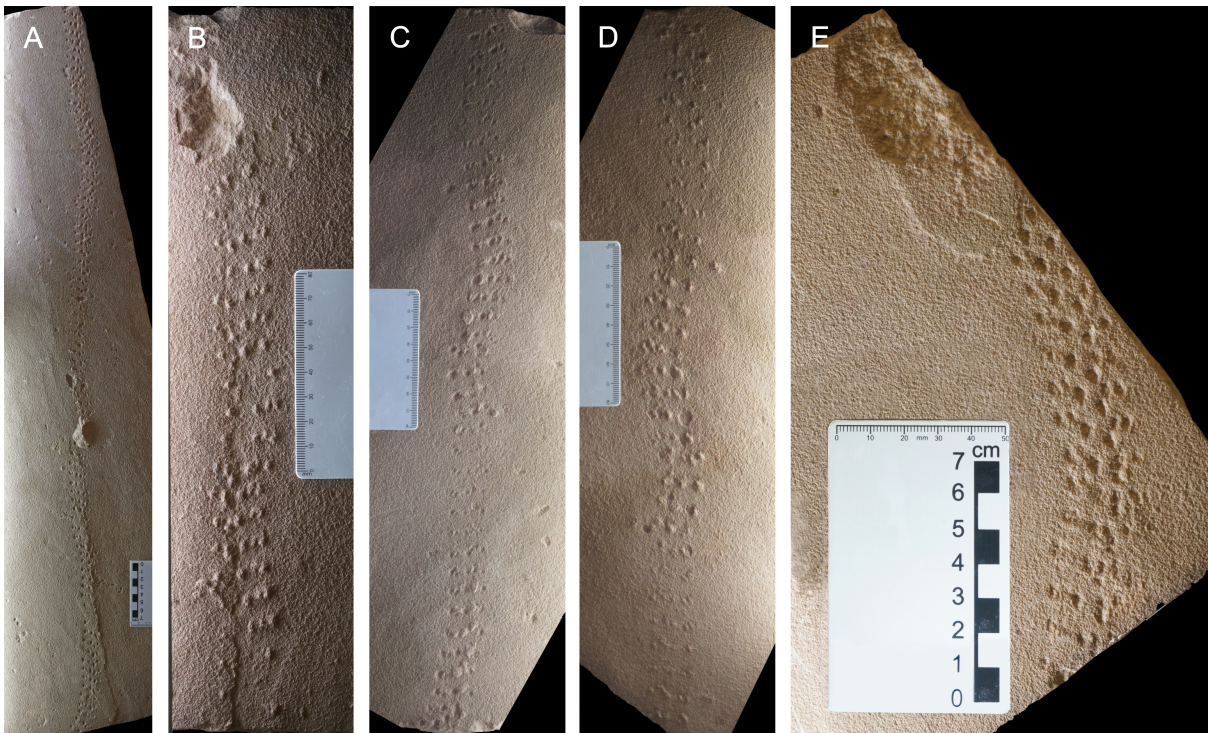


Figura 6: Fotografias das lajes contendo *Lithographus araraquarensis isp. nov.* A: LPP-IC-0031; B: LPP-IC-0032; C: LPP-IC-0033; D: LPP-IC-0034; E: LPP-IC-0035. O sentido do movimento do icnoproductor nas fotografias das pistas é de baixo para cima.

Etimologia: dedicado à cidade de Araraquara-SP, onde essas pistas foram encontradas, junto com a maior parte dos icnofósseis da Formação Botucatu.

Diagnose: pista composta por duas trilhas, cuja largura interna entre as trilhas é menor que $1/3$ da largura externa; com séries sub-alternadas a alternadas, compostas por três pegadas elípticas que podem variar de levemente alongadas, adelgada (forma de gota ou *tapered*) ou circulares.

Descrição: devido à diferença entre o tamanho dos grãos do arenito e o tamanho dos pés do animal, as pegadas de *Lithographus araraquarensis isp. nov.* em todas as lajes analisadas têm pouca resolução.

As seguintes lajes apresentam complementaridade: LPP-IC-0029 (epirelevo negativo) e LPP-IC-0030 (hiporelevo positivo), Figura 5 B e C, respectivamente; LPP-IC-0031 (epirelevo negativo) e LPP-IC-0032 (hiporelevo positivo) Figura 6 A e B, respectivamente; LPP-IC-0033 (epirelevo negativo) e LPP-IC-0034 (hiporelevo positivo), Figura 6 C e D, respectivamente.

A organização das pegadas nas séries parece seguir um padrão onde as duas pegadas mais externas agrupam-se anteriormente na série, e a pegada mais interna fica separada e posicionada posteriormente na série (Figura 4, c). Entretanto, ocasionalmente, a série adota uma conformação linear (Figura 4, d). Desta forma, a organização das pegadas na série em *Lithographus araraquarensis isp. nov.*, apesar de exibir alguma recorrência, não seria uma característica apropriada para a diagnose.

As médias aritméticas das medições dos parâmetros das pegadas estão sumarizados nas tabelas Tabela 2 e Tabela 3. Todas as medidas estão no Apêndice A – Medidas dos exemplares de *Lithographus araraquarensis isp. nov.*.

A largura externa média das pistas é de 22,97 mm e a largura interna média é de 2,21 mm, com valores absolutos que variam de 3,80 mm a 0 mm (sem largura interna). A largura interna da pista é, em média, aproximadamente 1/10 da largura externa (0,09 mm).

A razão entre a Largura interna/Largura externa é uma opção melhor que a Largura externa/Largura interna, proposta por Trewin (1994, p. 813), pois contorna situações em que a largura interna é igual a zero (como em trechos de *Lithographus araraquarensis isp. nov.*), gerando frações com divisores igual a zero (conforme explicado na seção 4.2 Medições das pegadas). Portanto, sugere-se aqui que tal medida seja adotada como padrão na descrição de icnofósseis de invertebrados.

Tabela 2: Médias em milímetros e Desvio Padrão Relativo das medidas de Largura externa; Largura interna; Largura interna/Largura externa (I/E); Passo; Stride. LPP-IC-0033 e 0034 não foram mensurados dada a má preservação

Espécimes	Largura externa média	Largura interna média	I/E média	Passo (médias)	Stride (média)
LPP-IC-0028	22,80	2,43	0,11	12,73	12,80
LPP-IC-0029	23,43	2,70	0,11	10,78	11,30
LPP-IC-0030	22,75	1,68	0,07	5,49	10,92
LPP-IC-0031	23,22	1,41	0,06	6,13	11,75
LPP-IC-0032	22,10	1,95	0,09	10,90	11,40
LPP-IC-0035	23,55	3,11	0,10	11,18	11,27
Médias	22,97	2,21	0,09	9,53	11,57
Desvio Padrão/Média	0,05	0,57	0,62	0,14	0,11

A razão entre o diâmetro e a largura das pegadas (D/L) é sempre maior que 1, o que indica que as pegadas são alongadas. Pegadas com diâmetros e larguras com valores próximos, ou seja, que apresentam forma circular, são raras (Apêndice A – Medidas dos exemplares de *Lithographus araraquarensis* isp. nov.).

Tabela 3: Médias em milímetros e Desvio Padrão Relativo das medidas das pegadas além da relação média entre Diâmetro e Largura (D/L). LPP-IC-0033 e 0034 não foram mensurados dada a má preservação

Espécimes	Pegada 1 (médias)			Pegada 2 (Médias)			Pegada 3 (Médias)		
	Diâmetro	Largura	D/L	Diâmetro	Largura	D/L	Diâmetro	Largura	D/L
LPP-IC-0028	5,41	3,14	1,73	4,94	3,03	1,63	5,11	3,79	1,35
LPP-IC-0029	4,98	2,83	1,76	4,38	3,41	1,28	4,28	3,37	1,27
LPP-IC-0030	4,43	2,73	1,62	4,13	2,77	1,49	4,32	3,21	1,35
LPP-IC-0031	4,60	2,97	1,55	4,53	3,07	1,47	4,81	3,77	1,27
LPP-IC-0032	4,96	3,10	1,60	4,44	3,01	1,47	4,77	3,53	1,35
LPP-IC-0035	4,28	2,84	1,51	4,73	3,28	1,44	5,41	3,74	1,45
Médias	4,78	2,93	1,63	4,52	3,09	1,47	4,78	3,57	1,34
Desvio Padrão/Média	0,19	0,17		0,17	0,15		0,15	0,15	

Observou-se variação entre as medidas em pegadas no epirelevo negativo e suas correspondentes, na laje complementar, com hiporelevo positivo. Isso pode ter duas causas: pode ter sido ocasionada pela subjetividade na medição das pegadas com naturezas diferentes, uma em hiporelevo negativo

e outra em epi-relevo positivo, ou sugeriria que pistas de artrópodes são susceptíveis a mais um tipo de alteração, posterior à produção da pegada e à litificação do substrato, gerada pela desagregação das camadas (fratura das camadas) em duas lajes complementares.

Na desagregação, as pegadas podem perder partes, ficando menores, ou reterem o sedimento da laje complementar, mostrando-se maiores do que realmente são.

Portanto, as medidas tomadas nos fósseis podem não corresponder precisamente às medidas das pegadas deixadas pelo animal quando o substrato estava inconsolidado.

Não foi possível tomar medidas seguras das pistas das lajes complementares LPP-IC-0033 e LPP-IC-0034 (Figura 6 C e D), devido à má preservação das pegadas, entretanto, são parátipos pois representam parte da variação que *Lithographus araraquarensis isp. nov.* pode exibir, seja por questões preservacionais, tafonômicas ou produzidas pela desagregação das camadas.

Os parátipos (LPP-IC-0029, LPP-IC-0030, LPP-IC-0031, LPP-IC-0032, LPP-IC-0033, LPP-IC-0034) não apresentaram diferenças significativas em relação ao holótipo (LPP-IC-0028)

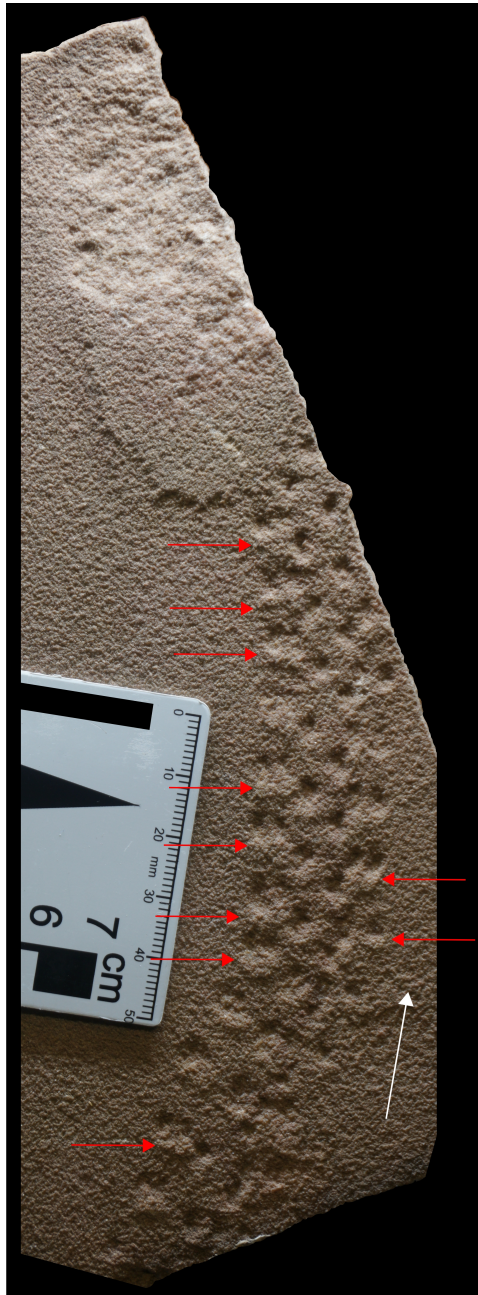


Figura 7: espécime LPP-IC-0035 de *Lithographus araraquarensis isp. nov.* em epirelevo negativo exibindo deformação no sedimento pelo esforço de locomoção do animal. Flechas vermelhas: deformações pelo esforço de locomoção; Flecha branca: direção do movimento do animal. A fonte de luz está na parte superior da fotografia.

É possível observar nos espécimes LPP-IC-0028, LPP-IC-0029, LPP-IC-0030, LPP-IC-0031, LPP-IC-0032, LPP-IC-0035 um deslocamento de sedimento anexo às pegadas (Figura 7). Em lajes com hiporelevo positivo (LPP-IC-0028, LPP-IC-0030, LPP-IC-0032), o deslocamento aparece como uma tênue depressão anexa à pegada. Esse deslocamento indica a direção do movimento,

localizando-se no lado oposto ao sentido do movimento do animal, sendo gerado pelo esforço que a perna do animal aplica no substrato inconsolidado para gerar propulsão (chamado também de meias-luas de esforço). Entretanto, não se pode descartar a possibilidade de que o deslocamento também poderia ter sido gerado por um escorregamento do animal causado pela declividade da duna, apesar de ser menos provável, pois o deslocamento está orientado na mesma direção em todos os espécimes que o exibem. Desta forma, considera-se que seria mais provável o deslocamento ter sido gerado pelo movimento de propulsão do animal na areia.

A extração comercial do arenito na pedreira São Bento era feita sem acompanhamento científico, e a maioria dos fósseis estavam em lajes prontas para serem cortadas, ou já cortadas para comercialização, sendo assim, os fósseis foram resgatados e não houve registro da orientação das pistas em relação ao declive ou se o holótipo e os parátipos seriam uma mesma pista grande, mas fragmentada.

Comparações: *Lithographus araraquarensis isp. nov.* foi alocado no icnogênero *Lithographus*, pois apresenta o máximo de três pegadas, alongadas, com diferentes orientações.

Dentro do espectro de variação morfológica observada em *Lithographus araraquarensis isp. nov.*, não seria possível alocar tais pistas em *L. hieroglyphicus* ou um de seus sinônimos subordinados, ou em *Stiaria/Paleohelcura*, pois nenhum desses icnotáxons apresenta ao mesmo tempo as características principais que definem *L. araraquarensis isp. nov.*, que são: a pequena largura interna e pegadas elípticas, ou seja, ao longo da pista não se observa integração entre *Lithographus araraquarensis isp. nov.* e *L. hieroglyphicus*, seus sinônimos subordinados ou *Stiaria/Paleohelcura*.

Stiaria (SMITH, 1909) e *Paleohelcura* (GILMORE, 1926, p. 31) são icnogêneros similares (MINTER; BRADDY, 2009, p. 53; WALKER, 1985, p. 290), e a distinção entre eles ainda não é clara. Dentro da variação morfológica que

apresentam, ambos convergem ao possuírem impressão medial e séries lineares com duas a quatro pegadas pontuais (BRADY, 1947; MINTER; BRADDY, 2009; WALKER, 1985). *Stiaria* diverge ao apresentar eventualmente pegadas bífidas ou trífidas (MINTER; BRADDY; VOIGT, 2007, p. 201; WALKER, 1985, p. 290).

Stiaria foi descrito por Smith (1909) para os arenitos Old Red, do Devoniano inferior da Escócia (WALKER, 1985), e ficou desconhecido até as revisões de Pollard e Walker (1984), e Walker (1985). Já *Paleohelcura*, descrito nos arenitos Coconino (Início do Permiano), foi consagrado pelo uso em diversas publicações (ALF, 1968; BRADY, 1947, 1961; GILMORE, 1927, p. 34; LUCAS; LERNER, 2004; MORRISSEY; BRADDY, 2004, p. 329; SADLER, 1993). Walker (1985), sinonimiza em parte *Stiaria* com *Paleohelcura*. A resolução desse debate só será possível com a reanálise dos holótipos de *S. quadripedia* e *P. tridactyla* (MINTER; BRADDY, 2009, p. 55). Portanto, o presente estudo tratará *Stiaria* e *Paleohelcura* como uma entidade única (*Stiaria/Paleohelcura*).

Lithographus, primeiramente descrito para o Jurássico superior de *Connecticut Valley* (supergrupo Newark) (RAINFORTH, 2005) contrasta com *Lithographus araraquarensis isp. nov.* ao apresentar grande largura interna e pelo menos uma das pegadas fortemente alongada. Existem exemplares de *L. hieroglyphicus* nos quais a largura interna é excepcionalmente pequena (Minter and Braddy, 2009, fig. 16, E; 17,A), porém, ainda apresentam pegadas mais alongadas que as observadas em *L. araraquarensis isp. nov.*

Lithographus araraquarensis isp. nov. remete à *Stiaria/Paleohelcura* em duas características que eventualmente são observadas ao longo de suas pistas: quando o arranjo das séries toma forma linear e quando as pegadas se tornam arredondadas.

As séries com formas triangulares observadas em alguns exemplares de *Stiaria/Paleohelcura* não podem ser correlacionadas às séries de *Lithographus araraquarensis isp. nov.* É possível traçar seguimentos que formam um triângulo entre as pegadas de qualquer série composta por três

pegadas, inclusive em *Lithographus*. Entretanto, os triângulos nas séries de *Stiaria/Paleohelcura* têm como vértices suas pegadas com formas circulares. Já *L. araraquarensis isp. nov.* tem pegadas elípticas, com orientação recorrente.

Apesar de *Lithographus araraquarensis isp. nov.* apresentar duas características congruentes com *Stiaria/Paleohelcura*: eventual orientação linear das séries e eventuais pegadas circulares, as pegadas descritas como *Lithographus araraquarensis isp. nov.* não poderiam ser assinaladas a *Stiaria/Paleohelcura*:

A principal diferença entre *Stiaria/Paleohelcura* e *Lithographus araraquarensis isp. nov.* é a proporção da largura interna em relação à largura externa. *Lithographus araraquarensis isp. nov.* apresenta largura interna igual ou menor que 1/3 da largura externa (em média 1/10 da largura externa), enquanto a largura interna em *Stiaria/Paleohelcura* é maior que 1/3 da largura externa, mesmo em pistas de *Stiaria/Paleohelcura* cuja largura externa apresenta valores absolutos similares ou menores que em *L. araraquarensis isp. nov.*, como alguns exemplares da Formações *Robledo Mountains* e *Coconino sandstone* (ambas do início do Permiano) (MINTER; BRADDY, 2009, fig. 30; 31).

As séries de *Lithographus araraquarensis isp. nov.* tomam formas lineares esporadicamente ao longo das pistas (Figura 4, c), sendo variação de uma conformação que remete à *Lithographus* (Figura 4, d).

Finalmente, quanto à forma das pegadas: eventualmente, *Lithographus araraquarensis isp. nov.* apresenta pegadas circulares semelhantes a *Stiaria/Paleohelcura*, porém, isso acontece esporadicamente na pista, a maioria das pegadas tendem a ser elípticas, o que sugere que o animal tocava o substrato com estruturas alongadas. Novamente, mesmo quando as pegadas adotam forma semelhante a *Stiaria/Paleohelcura*, a largura interna de *L. araraquarensis isp. nov.* é sempre proporcionalmente menor que em *Stiaria/Paleohelcura*.

5.2 Dedução do produtor da pista por meio da morfologia das pegadas

As séries alternadas em relação à linha medial, com no máximo três pegadas, indicam que o animal mantinha, simultaneamente, no mínimo, três pés no chão ao caminhar (Figura 8). Isso restringe o produtor a aracnídeos e insetos.

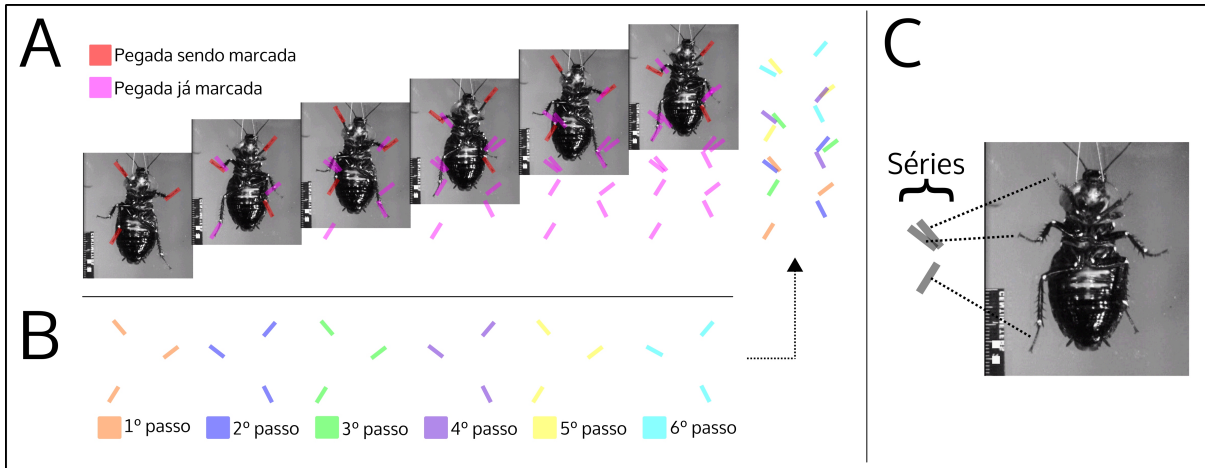


Figura 8: Ilustração simulando as marcas deixadas por uma barata ao caminhar. A: As fotografias mostram o avanço de uma barata e as marcas que seriam deixadas por seus pés. As pegadas vermelhas sobre a fotografia indicam pegadas que acabaram de ser produzidas; As pegadas magentas indicam pegadas já produzidas. B: Pegadas produzidas em cada passo, discriminadas por cor. Step: Passo. C: Associação entre as pegadas dentro da série e os pares de pés que as produziram. As fotografias são quadros de um vídeo onde a barata (*Blaberus discoidalis*) movimentava suas pernas sobre uma placa de vidro com óleo. Imagens cedidas por Roy E. Ritzmann (2016).

Aracnídeos, apesar de apresentarem 4 pares de apêndices locomotores, podem produzir séries com 3 pegadas, seja por questões tafonômicas ou por adotar caminhar hexápoda (DAVIS; MINTER; BRADY, 2007; SCHMERGE; RIESE; HASIOTIS, 2013).

Em experimentos neocnológicos observa-se que, vez ou outra, escorpiões produzem pistas onde a posição das pegadas dentro das séries é semelhante às observadas em *Lithographus araraquarensis isp. nov.* (Fig. 7; Fig. 8 em Davies et al., 2007). Aracnídeos, em alguns casos, podem produzir pegadas levemente alongadas e adelgadas, forma também observada ao longo das pistas em *L. araraquarensis isp. nov.* A principal diferença está na largura interna da pista, que é sempre proporcionalmente maior do que a observada

em *L. araraquarensis isp. nov.*, mesmo em animais com tamanho compatível com o produtor de *L. araraquarensis isp. nov.*.

Ademais, aracnídeos tendem a produzir pegadas circulares e proporcionalmente pequenas em relação à largura da pista, sendo as formas alongadas produzidas apenas na areia seca.

São raras as pegadas circulares e em forma de vírgula (*comma-shape*) ao longo das pistas de *Lithographus araraquarensis isp. nov.*, sendo a maior parte com forma elíptica e proporcionalmente grandes em relação à largura da pista.

Escorpiões modernos são muito semelhantes aos escorpiões paleozoicos (POLIS, 1990, p. 2), portanto, os estudos neoicnológicos (DAVIS; MINTER; BRADDY, 2007) dão forte embasamento para excluí-los como produtores de *Lithographus araraquarensis isp. nov.*

Estudos neoicnológicos com insetos produziram pegadas alongadas ao caminhar sobre os seguimentos tarsais (DAVIS; MINTER; BRADDY, 2007).

Portanto, os *tarsi* segmentados parecem ser uma característica importante para gerar pegadas semelhantes ao icnogênero *Lithographus* e seus sinônimos subordinados.

Dentro do grupo Hexapoda: Protura, Diplura, Monura e Collembola apresentam *tarsus* não divididos (BITSCH; BITSCH, 2000, p. 140; KRISTENSEN, 1998, p. 289), provavelmente produzindo pistas semelhantes a Aracnídeos, que também não têm *tarsi* divididos.

Somente os insetos (*Zygentoma*, *Archeognata* e *Pterygota*) apresentam *tarsus* segmentado (BITSCH; BITSCH, 2000; KRISTENSEN, 1998, p. 289). A neoicnologia de representantes de *Zygentoma* e *Archeognata* revelou pegadas circulares/elípticas a alongadas (GETTY et al., 2013), que lembram as produzidas por aracnídeos. Nesse caso, deve-se a pouca mobilidade dos tarsômeros, que levam à postura digitígrada (sobre o pretarsus).

Insetos pterigotos adotam postura plantígrada, sobre os tarsômeros

(Manton, 1972 ; Frazier et al., 1999; Boggess et al., 2004; Davis et al., 2007; Cockroach video, cortesia de R.E. Ritzmann, 2016), o que causa as pegadas alongadas (DAVIS; MINTER; BRADDY, 2007).

Dessa forma, o produtor de *Lithographus araraquarensis isp. nov.* era provavelmente um inseto do grupo Pterygota. Certamente de um grupo diverso dos produtores de *L. hieroglyphicus* e seus sinônimos subordinados, em face à divergência morfológica observada.

Para discriminar o produtor em um nível mais específico, são necessários mais estudos neoicnológicos, visto que a diversidade de insetos pterigotos é grande.

5.3 Paleoecologia do produtor

As características geomorfológicas de um *erg* criam habitats com características abióticas que determinam a produtividade, a biomassa e diversidade encontradas em suas diferentes feições. Essas feições são: o interduna, o barlavento da duna e o sotavento da duna (SEELY; LOUW, 1980; SOUTHGATE; MASTERS; SEELY, 1996).

As lajes da Formação Botucatu registraram a atividade de organismos no sotavento das paleodunas, feição da duna composta por areia inconsolidada em um plano inclinado (SEELY; LOUW, 1980). Conhecer a diversidade de animais nessa porção do ambiente, por meio da interpretação de seus traços fósseis, possibilita fazer inferências sobre a estrutura da comunidade desse paleodeserto.

Por meio de dedução morfológica, não é possível assinalar com segurança o produtor de *Lithographus araraquaraensis isp. nov.*, em nível mais específico que o do grupo Pterygota. Invertebrados de diferentes grupos podem produzir pistas semelhantes (BUATOIS; MÁNGANO, 2011, p. 10; DAVIS; MINTER; BRADDY, 2007, p. 303). E sem um fóssil corporal é difícil comprovar a afinidade filogenética do produtor de *L. araraquaraensis isp. nov.*

Haveria mais segurança em afirmar a afinidade com mais estudos neoicnológicos de trilhas epiestratais com outros grupos de insetos pterigotos, para eliminar o máximo de grupos como produtores e discriminar os mais prováveis.

Entretanto, as trilhas de *Lithographus araraquaraensis isp. nov.* são semelhantes as dos tenébrios da Namíbia. Algumas espécies desses tenébrios vivem na parte ao sul do rio Kuiseb, no deserto da Namíbia (LAMB; BOND, 2013), que apresenta feições eólicas (LIVINGSTONE, 2013; STONE, 2013), semelhantes as do paleodeserto Botucatu. Vários grupos de tenébrios estão entre os animais mais bem-sucedidos em ambientes desérticos, apresentando diversas adaptações morfológicas, fisiológicas e, principalmente, comportamentais para lidar com os extremos desses ambientes (*ultrapammophilous*) (CLOUDSLEY-THOMPSON, 2001; DE LOS SANTOS, 1994; KERGOAT et al., 2014; SEELY; LOUW, 1980).

Durante o Neojurássico e o Eocretáceo, os continentes africano e sulamericano estavam ligados, compondo o supercontinente Gondwana, e o sistema desértico que depositou a Formação Botucatu era contínuo até o sul da África (SCHERER; GOLDBERG, 2007), depositando, na Bacia Huab, a formação correlata Twyfelfontein (JERRAM et al., 2000; JERRAM; STOLLHOFEN, 2002).

Existe a possibilidade de que o produtor de *Lithographus araraquaraensis isp. nov.* e os atuais tenébrios da Namíbia compartilhem relações paleobiogeográficas, pertencendo a um mesmo grupo filogenético. Sendo os tenébrios da Namíbia relictos que habitaram o gigantesco sistema desértico representado pela Formação Botucatu e Twyfelfontein, durante o Neojurássico-Eocretáceo, sobrevivendo até hoje.

No curso do presente estudo, não foi possível confirmar a supracitada hipótese, porém, tal proposição será tema do doutorado do autor desta dissertação.

Apesar de incerta a relação filogenética, é possível utilizá-los como

modelo para a interpretação paleoecológica de *Lithographus araraquaraensis isp. nov.*, pois compartilham habitats semelhantes.

Também, é grande a probabilidade de que *Lithographus araraquaraensis isp. nov.*, se não um membro do grupo dos tenébrios, faça parte de algum subgrupo dentro de Coleoptera, que atualmente são os mais bem-sucedidos e conspícuos membros da fauna de insetos pterigotos em desertos atuais (CLOUDSLEY-THOMPSON, 2001; SEELY; LOUW, 1980). A afinidade entre o grupo Coleoptera e as pegadas aqui descritas já havia sido previamente postulada (FERNANDES, 2005; FERNANDES; GHILARDI; CARVALHO, 2014; LEONARDI, 1981, 1984).

O produtor de *Lithographus araraquaraensis isp. nov.*, assim como os tenébrios da Namíbia, poderia apresentar grande flexibilidade alimentar, adotando dieta onívora detritívora, alimentando-se da matéria orgânica que se acumulava no sotavento das paleodunas, mas adotando hábitos herbívoros, saprófagos ou carnívoros quando oportuno (KOCH, 1961; SEELY; LOUW, 1980; SOUTHGATE; MASTERS; SEELY, 1996).

O sotavento das dunas de ambientes áridos não apresenta crescimento vegetal, mas tem alta concentração de biomassa por unidade de área, na forma de detritos, acumulados principalmente na base das dunas. Esses detritos se originam das feições adjacentes, mais propícias ao crescimento vegetal quando há umidade (SEELY; LOUW, 1980; SOUTHGATE; MASTERS; SEELY, 1996). Ou mesmo, são carregados pelo vento de distâncias maiores, de áreas com regimes climáticos que permitem maior produtividade (ROBINSON; SEELY, 1980). Durante períodos prolongados de seca, mesmo em decaimento, o sotavento das dunas apresenta biomassa suficiente para manter populações de detritívoros, que resistem até períodos de maior disponibilidade de umidade e biomassa, quando proliferam (SOUTHGATE; MASTERS; SEELY, 1996)

Mesmo o sotavento ocupando uma pequena área do *erg*, se

comparada ao barlavento ou ao interduna (no caso de *ergs* com dunas bem espaçadas), a alta concentração de detritos torna o sotavento um ponto focal para atividade animal (SEELY; LOUW, 1980; SOUTHGATE; MASTERS; SEELY, 1996), abrigando diversas espécies de detritívoros que, por sua vez, atraem animais carnívoros (CRAWFORD; SEELY, 1994; HOLM; SCHOLTZ, 1980; SEELY; LOUW, 1980; SOUTHGATE; MASTERS; SEELY, 1996).

Essa atividade animal, em vários níveis tróficos no sotavento das dunas, foi preservada na forma de centenas de lajes com icnofósseis na Formação Botucatu, que registraram abundância e diversidade de animais, além do produtor de *Lithographus araraquarensis isp. nov.*. Isso permite fazer inferências sobre as relações ecológicas vigentes durante o início do Cretáceo no paleodeserto Botucatu, onde atualmente é Araraquara-SP.

Provavelmente, o produtor de *Lithographus araraquarensis isp. nov.*, junto aos produtores de *Taenidium isp.* e *Skolithos linearis* (FERNANDES; CARVALHO; NETTO, 1990; FERNANDES; NETTO; CARVALHO, 1988; PEIXOTO et al., 2016), seria fonte de alimento para os consumidores primários, representados por aracnídeos, como escorpiões e aranhas (FERNANDES; GHILARDI; CARVALHO, 2014), e organismos mamaliformes de menor porte, produtores de *Brasilichnium elusivum* e *B. saltatorium* (BUCK et al., 2017; D'ORAZI PORCHETTI; BERTINI; LANGER, 2017a; FERNANDES; CARVALHO, 2008; LEONARDI, 1981). O nível trófico acima seria representado por dinossauros, amplamente reportados na Formação Botucatu (FERNANDES, 2005; FERNANDES et al., 2010; FRANCISCHINI et al., 2015; LEONARDI, 1987; LEONARDI et al., 2002; LEONARDI; CARVALHO; FERNANDES, 2007; LEONARDI; OLIVEIRA, 1990; LEONARDI; SARJEANT, 1986) e mamaliformes maiores, produtores de *Brasilichnium anaiti* (D'ORAZI PORCHETTI; BERTINI; LANGER, 2017b), de maior porte que os produtores de *B. elusivum* e *B. saltatorium*. Portanto, mamaliformes de pequeno porte e aracnídeos seriam presas de dinossauros carnívoros terópodes dos grupos Coelurosauria e

Carnosauria, e mamaliformes maiores. Esses terópodes e mamaliformes maiores provavelmente predavam também terópodes menores e dinossauros do grupo Ornithopoda.

5.4 Relação com a icnofácies de ambiente eólico *Octopodichnus-Entradichnus*

Sistemas deposicionais com paleoambientes semelhantes tendem a apresentar icnocenoses com características semelhantes. Esse é o conceito que fundamenta o modelo de icnofácies (BUATOIS; MÁNGANO, 2011, p. 58).

Ambientes eólicos são representados pelas icnofácies de invertebrados *Octopodichnus* (HUNT; LUCAS, 2007) *Entradichnus* (EKDALE; BROMLEY; LOOPE, 2007), posteriormente integradas por Buatois e Mángano (2011, p. 78), e de vertebrados *Chelichnus* (BUATOIS; MÁNGANO, 2011, p. 80; HUNT; LUCAS, 2007). Dentro do arcabouço teórico desses modelos de icnofácies, variações na ocorrência, abundância e diversidade dos icnotaxons, além de características dos traços fósseis, quando conjuntamente analisados com características sedimentares da rocha, podem indicar a aridez do ambiente (KRAPOVICKAS et al., 2016).

Assim como icnofácies de outros ambientes continentais, ambientes eólicos áridos apresentam recorrência nas características de suas icnocenoses, o que representa convergência nas estratégias de vida adotadas pelas comunidades de animais, que são fortemente influenciadas pelas características abióticas do hábitat e do substrato (BUATOIS; MÁNGANO, 2011).

Também existe recorrência de certos grupos filogenéticos de animais em ambientes eólicos áridos, como é o caso de escorpiões e aranhas, que podem produzir *Paleohelcura* (aqui referido como *Stiaria/Paleohelcura*, consultar Seção 5.1) e *Octopodichnus* (BRADY, 1947; DAVIS; MINTER; BRADY, 2007), ambos icnotaxons recorrentes em ambientes eólicos áridos (KRAPOVICKAS et al., 2016). No caso desses icnotaxons, apesar de

representarem a manifestação de um comportamento observado em diversos ambientes (caminhar sobre o substrato), características morfológicas das marcas permitem atribuir o produtor com alguma precisão. Ademais, observam-se convergência nos apêndices locomotores de alguns produtores de pistas de tetrápodes quadrúpedes em ambientes eólicos, onde as impressões indicam tamanho similar de pés e mãos e dígitos arredondados (HUNT; LUCAS, 2007).

Sendo a primeira ocorrência, *Lithographus araraquaraensis isp. nov.* é, até o momento, exclusivo da Formação Botucatu. Entretanto, eventuais novas ocorrências em outras unidades estratigráficas pelo mundo devem ser analisadas à luz do modelo de icnofácies, conjuntamente com a icnocenose da unidade e dados sedimentológicos.

A recorrência de *Lithographus araraquaraensis isp. nov.* em formações eólicas, e abundância diferenciada em relação a unidades não eólicas, poderia indicar paleoambiente análogo ao da Formação Botucatu, ou seja, um deserto árido.

Dessa forma, tanto a confirmação quanto a refutação de recorrência enriquecer-se-ia o arcabouço teórico da icnofácies de invertebrados *Octopodichnus–Entradichnus* para ambiente eólico.

6 Conclusão

Lithographus araraquarensis isp. nov. apresenta como principais características que o diferencia de *Lithographus hieroglyphicus* e seus sinônimos subordinados, as pegadas elípticas e a pequena largura interna.

Comparações com estudos neoicnológicos e dedução morfológica indicam que o produtor de *Lithographus araraquarensis isp. nov.* pertenceria ao grupo dos insetos pterigotos, e comparações com a fauna atual de desertos apontam os coleópteros como prováveis produtores.

O produtor de *Lithographus araraquarensis isp. nov.* era provavelmente um besouro com dieta flexível, que fazia parte da fauna de onívoros detritívoros que se alimentavam de partículas de biomassa que se acumulavam no sotavento das dunas do paleodeserto Botucatu, podendo adotar dieta herbívora e saprófaga quando oportuno.

A descrição dessa nova pista amplia o conhecimento sobre a composição faunística do paleodeserto Botucatu e fornece subsídios para entender melhor seu paleoambiente e as relações ecológicas vigentes à época.

Até o momento, *Lithographus araraquarensis isp. nov.* é exclusivo da Formação Botucatu, todavia, novas ocorrências em outras unidades estratigráficas poderiam indicar um sistema eólico seco, como o vigente durante a deposição da Formação Botucatu, enriquecendo o arcabouço teórico da icnofácies de invertebrados *Octopodichnus–Entradichnus* para ambiente

eólico.

7 Referências Bibliográficas

- ALF, R. A Spider Trackway from the Coconino Fromation, Seligman, Arizona. **Bulletin of the Southern California Academy of Sciences**, v. 67, n. 2, p. 125–128, 11 abr. 1968.
- BITSCH, C.; BITSCH, J. The phylogenetic interrelationships of the higher taxa of apterygote hexapods. **Zoologica Scripta**, v. 29, n. 2, p. 131–156, abr. 2000.
- BOGGESS, M. J. et al. **Mechanized Cockroach Footpaths Enable Cockroach-like Mobility**. Proceedings of the 2004 IEEE International Conference on Robotics and Automation. **Anais...New Orleans, USA: IEEE, 2004**
- BRADDY, S. J. Trackways-arthropod Locomotion. In: BRIGGS, D. E. G.; CROWTHER, P. R. (Eds.). . **Palaeobiology II**. Malden, MA, USA.: Blackwell Science Ltd, 2001. p. 389–393.
- BRADY, L. F. Invertebrate tracks from the Coconino sandstone of northern Arizona. **Journal of Paleontology**, v. 21, n. 5, p. 466–472, 1 set. 1947.
- BRADY, L. F. A new species of *Palaeohelcura* Gilmore from the Permian of northern Arizona. **Journal of Paleontology**, v. 35, n. 1, p. 201–202, 1 jan. 1961.
- BRYAN, S. E. et al. The largest volcanic eruptions on Earth. **Earth-Science Reviews**, v. 102, n. 3–4, p. 207–229, Outubro 2010.
- BUATOIS, L. A.; MÁNGANO, M. G. **Ichnology: Organism-Substrate Interactions in Space and Time**. 1. ed. Cambridge - UK: Cambridge University Press, 2011.
- BUCK, P. V. et al. A new tetrapod ichnotaxon from Botucatu Formation, Lower Cretaceous (Neocomian), Brazil, with comments on fossil track preservation on inclined planes and local paleoecology. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 466, p. 21–37, 15 jan. 2017.
- CABRAL, M. V. B. **Conchostráceos Jurássicos das Formações Piramboia e Caturrita (Bacia do Paraná)**. Dissertação de Mestrado—Rio Claro - SP: Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP), 2011.
- CAETANO-CHANG, M. R.; WU, F. Arenitos Flúvio-Éólicos da Porção Superior da Formação Pirambóia no Centro-Leste Paulista. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 36, n. 2, p. 296–304, 2006.

CLOUDSLEY-THOMPSON, J. Thermal and water relations of desert beetles. **Naturwissenschaften**, v. 88, n. 11, p. 447–460, 1 nov. 2001.

CRAWFORD, C. S.; SEELY, M. K. Detritus mass loss in the Namib Desert dunefield: influence of termites, gerbils and exposure to surface conditions [*Gerbillus paebe*, *Psammotermes allocerus*]. **Journal of African Zoology (Belgium)**, 1994.

DAVIS, R. B.; MINTER, N. J.; BRADDY, S. J. The neoichnology of terrestrial arthropods. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 255, n. 3–4, p. 284–307, nov. 2007.

DE LOS SANTOS, A. Generic diversity patterns in the Tenebrionid beetle communities (Col. Tenebrionidae). **Ecologia mediterranea**, v. 20, n. 3/4, p. 125–136, 1994.

DE VALAIS, S.; MELCHOR, R. N.; GENISE, J. F. *Hexapodichnus casamiquelai* isp. nov.: an insect trackway from the La Matilde Formation (Middle Jurassic), Santa Cruz, Argentina. **Asociacion Paleontologica Argentina. Publicación Especial 9**, v. 9, p. 35–41, 2003.

DIAS, K. D.; SCHERER, C. M. DOS S. Cross-bedding set thickness and stratigraphic architecture of aeolian systems: An example from the Upper Permian Pirambóia Formation (Paraná Basin), southern Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 25, p. 405–415, ago. 2008.

DONATTI, L. M. et al. The Pirambóia-Botucatu succession (Late Permian - Early Cretaceous, Paraná Basin, São Paulo and Paraná States): two contrasting eolian systems. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 73, n. 3, p. 465–465, set. 2001.

DONATTI, L. M. **Faciologia, proveniência e Paleogeografia das Formações Pirambóia e Botucatu no estado do Paraná**. text—São Paulo - SP: Universidade de São Paulo, 14 ago. 2002.

D’ORAZI PORCHETTI, S.; BERTINI, R. J.; LANGER, M. C. Walking, running, hopping: Analysis of gait variability and locomotor skills in *Brasilichnium elusivum* Leonardi, with inferences on trackmaker identification. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 465, Part A, p. 14–29, 1 jan. 2017a.

D’ORAZI PORCHETTI, S.; BERTINI, R. J.; LANGER, M. C. Proposal for Ichnotaxonomic Allocation of Therapsid Footprints from the Botucatu Formation (Brazil). **Ichnos**, v. 0, n. 0, p. 1–16, 19 abr. 2017b.

EKDALE, A. A.; BROMLEY, R. G.; LOOPE, D. B. Ichnofacies of an Ancient Erg:

A Climatically Influenced Trace Fossil Association in the Jurassic Navajo Sandstone, Southern Utah, USA. In: MILLER, W. I. (Ed.). . **Trace Fossils: Concepts, Problems, Prospects**. 1. ed. Amsterdam: Elsevier, 2007. p. 562–574.

FERNANDES, A. C. S.; CARVALHO, I. D. S.; NETTO, R. G. Icnofósseis de Invertebrados da Formação Botucatu, São Paulo, (Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 62, n. 1, p. 45–49, 1990.

FERNANDES, A. C. S.; NETTO, R. G.; CARVALHO, I. DE S. O icnogênero *Taenidium* na Formação Botucatu. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 60, n. 4, p. 493, abr. 1988.

FERNANDES, M. A. **Paleoicnologia em ambientes desérticos: análise da icnocenose de vertebrados da pedreira São Bento (Formação Botucatu, Jurássico Superior – Cretáceo Inferior, Bacia do Paraná), Araraquara, SP**. Tese de Doutorado—Rio de Janeiro - RJ: Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ), 2005.

FERNANDES, M. A. et al. Pegadas de dinossauros Theropoda do Paleodeserto Botucatu (Jurássico Superior-Cretáceo Inferior) da Bacia do Paraná. In: CARVALHO, I. D. S. et al. (Eds.). . **Paleontologia: Cenários de vida**. 1. ed. Rio de Janeiro - RJ: Interciência, 2010. v. 4p. 609–621.

FERNANDES, M. A.; CARVALHO, I. DE S. Revisão diagnóstica para a icnoespécie de tetrápode Mesozóico *Brasilichnium elusivum* (Leonardi, 1981) (Mammalia) da Formação Botucatu, Bacia do Paraná, Brasil. **Ameghiniana**, v. 45, n. 1, p. 167–173, 2008.

FERNANDES, M. A.; FERNANDES, L. B. DOS R. **The ichnogenus *Paleohelcura* from the Botucatu paleodesert (Neocomian), Brazil**. Simpósio Latinoamericano de icnologia/Latin american symposium on ichnology. **Anais...**São Leopoldo-RG: 2010

FERNANDES, M. A.; FERNANDES, L. B. DOS R.; SOUTO, P. R. DE F. Occurrence of urolites related to dinosaurs in the Lower Cretaceous of the Botucatu Formation, Paraná Basin, São Paulo State, Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 7, n. 2, p. 263–268, Agosto 2004.

FERNANDES, M. A.; GHILARDI, A. M.; CARVALHO, I. DE S. Paleodeserto Botucatu: inferências ambientais e climáticas com base na ocorrência de icnofósseis. In: CARVALHO, I. DE S. et al. (Eds.). . **Paleontologia: Cenários de Vida**. 1. ed. Rio de Janeiro - RJ: Interciência, 2014. v. 5p. 71–80.

FRANCISCHINI, H. et al. Dinosaur ichnofauna of the Upper Jurassic/Lower Cretaceous of the Paraná Basin (Brazil and Uruguay). **Journal of South American Earth Sciences**, v. 63, p. 180–190, nov. 2015.

FRAZIER, S. F. et al. Elasticity and movements of the cockroach tarsus in walking. **Journal of Comparative Physiology A**, v. 185, n. 2, p. 157–172, 1999.

GESICKI, A. L. D. **Evolução diagenética das formações Pirambóia e Botucatu (Sistema Aquífero Guarani) no Estado de São Paulo**. Tese de Doutorado—São Paulo - SP: Universidade de São Paulo (USP), 5 nov. 2007.

GETTY, P. R. et al. Variation in wingless insect trace fossils: insights from neoichnology and the Pennsylvanian of Massachusetts. **Palaios**, v. 28, n. 4, p. 243–258, abr. 2013.

GIANNINI, P. C. F. et al. Paleoventos e Paleocorrentes Subaquosas do Sistema Depositional Pirambóia nos Estados de São Paulo e Paraná, Bacia do Paraná: Estudo Baseado em Análise Estatística de Dados Azimutais. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 34, n. 2, p. 282–292, 2004.

GILMORE, C. W. Fossil Footprints from the Grand Canyon. **Smithsonian Miscellaneous Collections**, v. 77, n. 9, p. 1–41 (and plates), 1926.

GILMORE, C. W. Fossil footprints from the Grand Canyon: second contribution. **Smithsonian Miscellaneous Collections**, v. 80, n. 3, p. 1–77 (and plates), 1927.

GUTHÖRL, P. **Die Arthropoden aus dem Carbon und Perm des Saar-Nahe-Pfalz-Gebietes**. Stuttgart, Germany: Schweizerbart Science Publishers, 1934.

HEEMANN, R.; STRIEDER, A. J. Interaction features between Serra Geral Fm. lava flows and Botucatu Fm. Sandstones (Salto do Jacuí, RS, Brazil). **Proc. Int. Geol. Congr., Rio de Janeiro**, 2000.

HITCHCOCK, E. An attempt to discriminate and describe the animals that made the fossil footmarks of the United States, and especially of New England. **Memoirs American Academy of Arts & Sciences**, v. 3, p. 129–256, 1848.

HITCHCOCK, E. **Ichnology of New England. A Report on the Sandstone of the Connecticut Valley, Especially its Fossil Footmarks**. 1. ed. Boston - MA: William White, 1858.

HITCHCOCK, E. **Supplement to the Ichnology of New England**. 1. ed. Boston - MA: Wright & Potter, 1865.

HOLM, E.; SCHOLTZ, C. H. Structure and pattern of the Namib Desert dune ecosystem at Gobabeb. **Madoqua**, v. 12, n. 1, p. 3–39, 1980.

HOLUB, V.; KOZUR, H. Arthropodenfährten aus dem Rotliegenden der CSSR. **Geologisch-Paläontologische Mitteilungen Innsbruck**, v. 11, p. 95–148, 1981.

HOLZ, M. et al. A stratigraphic chart of the Late Carboniferous/Permian succession of the eastern border of the Paraná Basin, Brazil, South America. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 29, n. 2, p. 381–399, mar. 2010.

HOLZ, M.; SOARES, A. P.; SOARES, P. C. Preservation of aeolian dunes by pahoehoe lava: An example from the Botucatu Formation (Early Cretaceous) in Mato Grosso do Sul state (Brazil), western margin of the Paraná Basin in South America. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 25, n. 3, p. 398–404, maio 2008.

HUENE, F. F. VON. Verschiedene mesozoische Wierbeltierreste aus Südamerika. **Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie, Paläontologie Monatshefte**, v. 66, n. B, p. 181–198, 1931.

HUNT, A. P.; LUCAS, S. G. Tetrapod Ichnofacies: A New Paradigm. **Ichnos**, v. 14, n. 1–2, p. 59–68, 1 jan. 2007.

JANASI, V. DE A.; DE FREITAS, V. A.; HEAMAN, L. H. The onset of flood basalt volcanism, Northern Paraná Basin, Brazil: A precise U–Pb baddeleyite/zircon age for a Chapecó-type dacite. **Earth and Planetary Science Letters**, v. 302, n. 1–2, p. 147–153, 2 jan. 2011.

JERRAM, D. A. et al. Death of a sand sea: an active aeolian erg systematically buried by the Etendeka flood basalts of NW Namibia. **Journal of the Geological Society**, v. 157, n. 3, p. 513–516, 1 maio 2000.

JERRAM, D. A.; STOLLHOFEN, H. Lava–sediment interaction in desert settings; are all peperite-like textures the result of magma–water interaction? **Journal of Volcanology and Geothermal Research**, v. 114, n. 1, p. 231–249, 15 maio 2002.

KAPLAN, R. **The Nothing that Is: A Natural History of Zero**. [s.l.] Oxford University Press, 1999.

KERGOAT, G. J. et al. Cretaceous environmental changes led to high extinction rates in a hyperdiverse beetle family. **BMC Evolutionary Biology**, v. 14, p. 220, 2014.

KOCH, C. Some aspects of abundant life in the vegetationless sand at the Namib Desert dunes. **Scientific Papers of the Namib Desert Research Station**, v. 1961, n. 1, p. 9–92, 1 jan. 1961.

KOCUREK, G.; HUNTER, R. E. Origin of polygonal fractures in sand, uppermost Navajo and Page sandstones, Page, Arizona. **Journal of Sedimentary Research**, v. 56, n. 6, p. 895–904, 1 nov. 1986.

KRAPOVICKAS, V. et al. Integrated Ichnofacies models for deserts: Recurrent patterns and megatrends. **Earth-Science Reviews**, v. 157, p. 61–85, jun. 2016.

KRISTENSEN, N. P. The groundplan and basal diversification of the hexapods. In: FORTEY, R. A.; THOMAS, R. H. (Eds.). . **Arthropod Relationships**. The Systematics Association Special Volume Series. [s.l.] Springer Netherlands, 1998. p. 281–293.

LAMB, T.; BOND, J. E. A multilocus perspective on phylogenetic relationships in the Namib darkling beetle genus *Onymacris* (Tenebrionidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 66, n. 3, p. 757–765, mar. 2013.

LEONARDI, G. Abundante icnofauna (Vertebrados e Invertebrados) na formação Botucatu s.s. Araraquara, São Paulo. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 51, n. 2, p. 360–361, 1979.

LEONARDI, G. On the discovery of an abundant ichno-fauna (vertebrates and invertebrates) in Botucatu Formation s.s. in Araraquara, São Paulo, Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 52, n. 3, p. 559–567, 1980.

LEONARDI, G. Novo Ichnogênero de Tetrápode Mesozóico da Formação Botucatu, Araraquara, SP. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 53, n. 4, p. 793–805, 1981.

LEONARDI, G. Rastros de um mundo perdido. **Ciência Hoje**, v. 2, n. 15, p. 48–60, 1984.

LEONARDI, G. (ED.). **Glossary and Manual of Tetrapod Footprint Palaeoichnology**. Brasília: Departamento Nacional da Produção Mineral, 1987.

LEONARDI, G. et al. Jazigo Icnofossilífero do Ouro - Araraquara (SP). In: **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**. Brasília: DNPM/CPRM - Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e Paleobiológicos (SIGEP), 2002. p. 39–48.

LEONARDI, G.; CARVALHO, I. DE S.; FERNANDES, M. A. The Desert Ichnofauna from Botucatu Formation (Upper Jurassic - Lower Cretaceous), Brazil. In: CARVALHO, I. DE S. et al. (Eds.). . **Paleontologia: cenários de vida**. Rio de Janeiro: Interciência, 2007. v. 1p. 379–391.

LEONARDI, G.; GODOY, L. C. **Novas pistas de tetrápodes da Formação Botucatu no Estado de São Paulo**. 31 Congresso Brasileiro de Geologia.

Anais...Camburiú, SC: Sociedade Brasileira de Geologia, 1980

LEONARDI, G.; OLIVEIRA, F. H. DE. A Revision of the Triassic and Jurassic Tetrapod Footprints of Argentina and a New Approach on the Age and Meaning of the Botucatu Formation Footprints (Brazil). **Revista Brasileira de Geociências**, v. 20, n. 1–4, p. 216–229, 1990.

LEONARDI, G.; SARJEANT, W. A. S. Footprints representing a new mesozoic vertebrate fauna from Brazil. **Modern Geology**, v. 10, p. 73–84, 1986.

LIVINGSTONE, I. Aeolian geomorphology of the Namib Sand Sea. **Journal of Arid Environments**, Deserts of the World: Namib Desert: 50 years of research in a hyperarid desert. v. 93, p. 30–39, jun. 2013.

LUCAS, S. G.; LERNER, A. J. Extensive ichnofossil assemblage at the base of the Permian Abo Formation, Carrizo Arroyo, New Mexico. **Carboniferous-Permian transition at Carrizo Arroyo, central New Mexico**, New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin. v. 25, p. 285–289, 2004.

MANTON, S. M. The Evolution of Arthropodan locomotory mechanisms. Part 10. Locomotory habits, morphology and evolution of the hexapod classes. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 51, n. 3–4, p. 203–400, Agosto 1972.

MASSOLI, M. **Caracterização litofaciológica das formações Pirambóia e Botucatu, em superfície, no município de Ribeirão Preto (SP), e sua aplicação na prospecção de águas subterrâneas**. Tese de Doutorado—Rio Claro - SP: Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP), 19 abr. 2007.

MASSOLI, M.; CAETANO-CHANG, M. R. O contato entre as Formações Piramboia e Botucatu na área de Ribeirão Preto (SP). **Geociências**, v. 26, n. 3, p. 263–270, 2007.

MILANI, É. J. et al. A seqüência ordovício-siluriana da Bacia do Paraná. **Boletim de Geociências da Petrobrás**, v. 9, n. 3/4, p. 301–320, abr./dez 1995.

MILANI, É. J. et al. Sequences and Stratigraphic Hierarchy of the Paraná Basin (Ordovician to Cretaceous), Southern Brazil. **Boletim IG-USP (Série Científica)**, v. 29, p. 125–173, 1998.

MILANI, É. J. et al. Bacia do Paraná. **Boletim de Geociências da Petrobrás**, v. 15, n. 2, p. 265–287, 2007a.

MILANI, É. J. et al. Carta estratigráfica Bacia do Paraná. **Boletim de Geociências da Petrobrás**, v. 15, n. 2, p. 286–287, 2007b.

MILANI, É. J.; FRANÇA, A. B.; SCHNEIDER, R. Bacia do Paraná. **Boletim de Geociências da Petrobrás**, v. 8, n. 1, p. 69–82, 1994.

MINTER, N. J.; BRADDY, S. J. **Ichnology of an early permian intertidal flat: The Robledo Mountains Formation of southern New Mexico, USA**. London - UK: [s.n.].

MINTER, N. J.; BRADDY, S. J.; DAVIS, R. B. Between a rock and a hard place: arthropod trackways and ichnotaxonomy. **Lethaia**, v. 40, n. 4, p. 365–375, dez. 2007.

MINTER, N. J.; BRADDY, S. J.; VOIGT, S. Klein aber fein Die Arthropodenfährten aus dem Permokarbon des Saar-Nahe-Beckens. In: SCHINDLER, T.; HEIDTKE, U. H. J. (Eds.). **Kohlesümpfe, Seen und Halbwüsten - Dokumente einer rund 300 Millionen Jahre alten Lebewelt zwischen Saarbrücken und Mainz**. [s.l.] POLLICHIA Sonderveröffentlichung 10, 2007. p. 198–205.

MORRISSEY, L. B.; BRADDY, S. J. Terrestrial trace fossils from the Lower Old Red Sandstone, southwest Wales. **Geological Journal**, v. 39, n. 34, p. 315–336, jul. 2004.

NARDY, A. J. R.; MACHADO, F. B.; OLIVEIRA, M. A. F. DE. As rochas vulcânicas mesozóicas ácidas da Bacia do Paraná: litoestratigrafia e considerações geoquímico-estratigráficas. **Brazilian Journal of Geology**, v. 38, n. 1, p. 178–195, 1 jan. 2008.

NOWATZKI, C. H.; KERN, H. P. The eolianites between Sanga do Cabral and Botucatu formations in Rio Grande do Sul State, Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 72, n. 2, p. 247–256, 2000.

PACHECO, J.; AMARAL, A. DE. Notas sobre a Geologia do Valle do Rio Grande a partir da fóz do Rio Pardo até a sua confluência com o Rio Parahyba. In: **Exploração do Rio Grande e seus afluentes**. São José dos Dourados - SP: Comissão Geográfica e Geológica do Estado de São Paulo, 1913. p. 33–38.

PEATE, D. W. et al. Petrogenesis and Stratigraphy of the High-Ti/Y Urubici Magma Type in the Paraná Flood Basalt Province and Implications for the Nature of 'Dupal'-Type Mantle in the South Atlantic Region. **Journal of Petrology**, v. 40, n. 3, p. 451–473, 1 mar. 1999.

PEATE, D. W.; HAWKESWORTH, C. J.; MANTOVANI, M. S. M. Chemical stratigraphy of the Paraná lavas (South America): classification of magma types and their spatial distribution. **Bulletin of Volcanology**, v. 55, n. 1–2, p. 119–139, dez. 1992.

PEIXOTO, B. DE C. P. E M. et al. **Iconofósseis de invertebrados em caverna de arenito na formação botucatu (bacia paraná) na região de ipeúna, sp, brasil.** 2016

PERINOTTO, J. A. DE J. et al. Diques clásticos na Formação Corumbataí (P) no nordeste da Bacia do Paraná, SP: Análise sistemática e significações estratigráficas, sedimentológicas e tectônicas. **Geociências**, v. 27, n. 4, p. 469–491, 2008.

PIRES, E. F. et al. Early Cretaceous coniferous woods from a paleoerg (Paraná Basin, Brazil). **Journal of South American Earth Sciences**, v. 32, n. 1, p. 96–109, jul. 2011.

POLIS, G. A. (ED.). **The Biology of scorpions.** Stanford, Calif: Stanford University Press, 1990.

POLLARD, J. E.; WALKER, E. F. Reassessment of sediments and trace fossils from Old Red Sandstone (Lower Devonian) of Dunure, Scotland, described by John Smith (1909). **Geobios**, v. 17, n. 5, p. 567–576, 1984.

RAINFORTH, E. C. **Ichnotaxonomy of the fossil footprints of the Connecticut Valley (Early Jurassic, Newark Supergroup, Connecticut and Massachusetts).** Doctoral Thesis—New York, NY: Columbia University, 2005.

RICCOMINI, C.; GIMENEZ FILHO, A.; ALMEIDA, F. F. M. **Considerações sobre a estratigrafia do Permo-Triássico na região da serra do Cadeado, Paraná.** Anais. **Anais...** In: 28º CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA. Rio de Janeiro - RJ: 1984

ROBINSON, M. D.; SEELY, M. K. Physical and biotic environments of the southern Namib dune ecosystem. **Journal of arid environments**, 1980.

SADLER, C. J. Arthropod trace fossils from the Permian De Chelly Sandstone, northeastern Arizona. **Journal of Paleontology**, v. 67, n. 2, p. 240–249, mar. 1993.

SCHERER, C. M. DOS S. Preservation of aeolian genetic units by lava flows in the Lower Cretaceous of the Paraná Basin southern Brazil. **Sedimentology**, v. 49, p. 97–116, 2002.

SCHERER, C. M. DOS S.; GOLDBERG, K. Palaeowind patterns during the latest Jurassic–earliest Cretaceous in Gondwana: Evidence from aeolian cross-strata of the Botucatu Formation, Brazil. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 250, n. 1–4, p. 89–100, jun. 2007.

SCHERER, C. M. DOS S.; LAVINA, E. L. C. Sedimentary cycles and facies architecture of aeolian-fluvial strata of the Upper Jurassic Guar Formation, southern Brazil. **Sedimentology**, v. 52, n. 6, p. 1323–1341, 12 jan. 2005.

SCHERER, C. M. DOS S.; LAVINA, E. L. C. Stratigraphic evolution of a fluvial–eolian succession: The example of the Upper Jurassic–Lower Cretaceous Guar and Botucatu formations, Paran Basin, Southernmost Brazil. **Gondwana Research**, v. 9, n. 4, p. 475–484, jun. 2006.

SCHMERGE, J. D.; RIESE, D. J.; HASIOTIS, S. T. Vinegaroon (Arachnida: Thelyphonida: Thelyphonidae) Trackway Production and Morphology: Implications for Media and Moisture Control on Trackway Morphology and a Proposal for a Novel System of Interpreting Arthropod Trace Fossils. **PALAIOS**, v. 28, n. 2, p. 116–128, 1 fev. 2013.

SCHMIDTGEN, O. Eine neue Fhrtenplatte aus dem Rotliegenden von Nierstein am Rhein. **Palaeobiologica**, v. 1, p. 245–252, 1928.

SEELY, M. K.; LOUW, G. N. First approximation of the effects of rainfall on the ecology and energetics of a Namib Desert dune ecosystem. **Journal of arid environments**, v. 3, p. 25–54, 1980.

SEILACHER, A. Sedimentological classification and nomenclature of trace fossils. **Sedimentology**, v. 3, n. 3, p. 253–256, 9 jan. 1964.

SMITH, J. **Upland Fauna of the Old Red Sandstone Formation of Carrick, Ayrshire**. Kilwinning, Scotland: AW Cross, 1909.

SOARES, A. P.; SOARES, P. C.; HOLZ, M. Correlaes Estratigrficas Conflitantes no Limite Permo-Trissico no Sul da Bacia do Paran: O Contato Entre duas Seqncias e Implicaes na Configurao Espacial do Aqufero Guarani. **Revista Pesquisas em Geocincias**, v. 35, n. 2, p. 115–133, 2008a.

SOARES, A. P.; SOARES, P. C.; HOLZ, M. Heterogeneidades hidroestratigrficas no Sistema Aqufero Guarani. **Revista Brasileira de Geocincias**, v. 38, n. 4, p. 598–617, 2008b.

SOARES, P. C. **O Mesozoico Gondwnico no Estado de So Paulo**. Tese de Doutorado–Rio Claro - SP: Universidade Estadual Paulista “Jlio de Mesquita Filho” (UNESP), 1973.

SOARES, P. C. Diviso estratigrfica do Mesozico do Estado do So Paulo. **Revista Brasileira de Geocincias**, v. 5, p. 229–251, 1975.

SOUTHGATE, R. I.; MASTERS, P.; SEELY, M. K. Precipitation and biomass changes in the Namib Desert dune ecosystem. **Journal of Arid**

Environments, v. 33, n. 3, p. 267–280, 1 jul. 1996.

STONE, A. E. C. Age and dynamics of the Namib Sand Sea: A review of chronological evidence and possible landscape development models. **Journal of African Earth Sciences**, v. 82, p. 70–87, jun. 2013.

SWEET, D. E.; SOREGHAN, G. S. Polygonal cracking in coarse clastics records cold temperatures in the equatorial Fountain Formation (Pennsylvanian–Permian, Colorado). **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 268, n. 3–4, p. 193–204, out. 2008.

TAMRAT, E.; ERNESTO, M. Paleomagnetic constraints on the age of the Botucatu Formation in Rio Grande do Sul, Southern Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 78, n. 3, p. 591–605, 2006.

THIEDE, D. S.; VASCONCELOS, P. M. Paraná flood basalts: Rapid extrusion hypothesis confirmed by new $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ results. **Geology**, v. 38, n. 8, p. 747–750, 1 ago. 2010.

TREWIN, N. H. A Draft System for the Identification and Description of Arthropod Trackways. **Palaeontology**, v. 37, n. 4, p. 811–823, 1994.

WAICHEL, B. L. et al. Peperite formed by lava flows over sediments: An example from the central Paraná Continental Flood Basalts, Brazil. **Journal of Volcanology and Geothermal Research**, v. 159, n. 4, p. 343–354, 15 jan. 2007.

WAICHEL, B. L.; SCHERER, C. M. DOS S.; FRANK, H. T. Basaltic lava flows covering active aeolian dunes in the Paraná Basin in southern Brazil: Features and emplacement aspects. **Journal of Volcanology and Geothermal Research**, v. 171, n. 1–2, p. 59–72, mar. 2008.

WALKER, E. F. Arthropod ichnofauna of the Old Red Sandstone at Dunure and Montrose, Scotland. **Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences**, v. 76, n. 2–3, p. 287–297, 1985.

WALTER, H. Zur Taxonomie, ökologie und biostratigraphie der ichnia limnisch-terrestrischer arthropoden des mitteleuropäischen jungpaläozoikums. **Freiberger Forschungshefte C**, v. 382, p. 146–193, 1983.

WU, F.; CAETANO-CHANG, M. R. Estudo Mineralógico dos arenitos das Formações Pirambóia e Botucatu no centro-leste do Estado de São Paulo. **Revista do Instituto Geológico**, v. 13, n. 1, p. 58–68, 1992.

Apêndice A – Medidas dos exemplares de *Lithographus araraquarensis isp. nov.*

Tabelas com as medidas tomadas no holótipo (LPP-IC-0028) e parátipos (LPP-IC-0029, LPP-IC-0030, LPP-IC-0031, LPP-IC-0032, LPP-IC-0033, LPP-IC-0034, LPP-IC-0035) de *Lithographus araraquarensis isp. Nov.* Os materiais e metodologias envolvidos nas medições são detalhados na seção 4 Material e Métodos, na página 43. Células vazias representam medidas que não puderam ser tomadas devido a má preservação ou tafonomia das pistas.

Espécimes	Largura externa média	Largura interna media	I/E media	Passo (medias)	Stride (média)	Pegada 1 (médias)			Pegada 2 (Médias)			Pegada 3 (Médias)		
						Diâmetro	Largura	D/L	Diâmetro	Largura	D/L	Diâmetro	Largura	D/L
LPP-IC-0028	22,80	2,43	11,74	12,73	12,80	5,41	3,14	1,73	4,94	3,03	1,63	5,11	3,79	1,35
LPP-IC-0029	23,43	2,70	6,81	10,78	11,30	4,98	2,83	1,76	4,38	3,41	1,28	4,28	3,37	1,27
LPP-IC-0030	22,75	1,68	12,82	5,49	10,92	4,43	2,73	1,62	4,13	2,77	1,49	4,32	3,21	1,35
LPP-IC-0031	23,22	1,41	19,70	6,13	11,75	4,60	2,97	1,55	4,53	3,07	1,47	4,81	3,77	1,27
LPP-IC-0032	22,10	1,95	10,76	10,90	11,40	4,96	3,10	1,60	4,44	3,01	1,47	4,77	3,53	1,35
LPP-IC-0035	23,55	3,11	7,69	11,18	11,27	4,28	2,84	1,51	4,73	3,28	1,44	5,41	3,74	1,45
Médias	22,97	2,21	11,59	9,53	11,57	4,78	2,93	1,63	4,52	3,09	1,47	4,78	3,57	1,34

Espécimes	Medida:	Largura externa				Largura Interna				I/E				Passo		
	Nº das séries:	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3
LPP-IC-0028		23,00	22,10	22,60	23,50	2,30	1,00	2,60	3,80	0,10	0,05	0,12	0,16	5,50	4,80	6,80
LPP-IC-0029		23,90	24,50	22,60	22,70	3,80	2,80	0,00	4,20	0,16	0,11	0,00	0,19	4,70	4,50	4,70
LPP-IC-0032		24,10	19,70	22,50	22,10	1,30	0,00	3,20	3,30	0,05	0,00	0,14	0,15	3,60	1,30	4,20
LPP-IC-0033																
LPP-IC-0034																
LPP-IC-0035		27,50	22,40	23,90	20,40	3,60		3,03	2,70	0,13	0,00	0,13	0,13	4,60		5,20

Espécimes	Medida:	Stride do lado direito				Pegada 1 das séries do lado direito							
	Nº da série:	1	2	3	4	1		2		3		4	
						Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura
LPP-IC-0028			11,90	14,10	12,20	8,10	3,60	4,20	3,00	5,40	3,10	6,00	2,60
LPP-IC-0029		9,90	10,90	12,90	9,40	5,00	2,10	4,90	2,70	4,70	2,60	3,60	3,20
LPP-IC-0032		10,30	10,40	11,20	11,70	5,50	3,70	6,40	3,50	4,20	2,50	5,10	3,40
LPP-IC-0033													
LPP-IC-0034													
LPP-IC-0035		11,70	10,40	9,90	12,70			4,40	3,10	4,60	2,70	4,70	2,90

Espécimes	Medida:	Pegada 2 das séries do lado direito							
	Nº das séries:	1		2		3		4	
		Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura
LPP-IC-0028		4,90	2,40	4,20	3,50	4,70	2,80	4,70	2,80
LPP-IC-0029		4,60	2,80	3,90	3,50	5,20	3,40	4,60	3,50
LPP-IC-0032		4,70	3,40	5,00	3,10	3,70	2,80	5,40	3,00
LPP-IC-0033									
LPP-IC-0034									
LPP-IC-0035		3,80	3,80	4,40	2,70	6,20	3,60	4,90	3,30

Espécimes	Medida:	Pegada 3 das séries do lado direito							
	Nº da série:	1		2		3		4	
		Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura
LPP-IC-0028		4,80	3,70	5,10	4,10	5,30	3,30	5,60	3,10
LPP-IC-0029		4,30	3,30	4,40	4,40	4,70	3,30	3,40	2,80
LPP-IC-0032		5,00	3,50	4,50	3,60	4,80	3,50	4,50	3,30
LPP-IC-0033									
LPP-IC-0034									
LPP-IC-0035		5,20	3,40	4,10	2,80	6,10	3,30	5,40	3,70

Espécimes	Medida:	Stride do lado esquerdo				Pegada 1 das séries do lado esquerdo							
	Nº da série:	1	2	3	4	1		2		3		4	
						Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura
LPP-IC-0028			12,90	12,60	13,10	5,20	1,80	5,40	3,10	4,90	3,60	4,10	4,30
LPP-IC-0029			11,70	12,00	12,30	5,70	3,20	6,10	3,50	4,10	2,50	5,70	2,80
LPP-IC-0032				13,40		5,40	2,70	4,70	2,80	3,30	3,10	5,10	3,10
LPP-IC-0033													
LPP-IC-0034													
LPP-IC-0035		12,10		10,60	11,50			3,20	3,10	4,50	2,40		

Espécimes	Medida:	Pegada 2 das séries do lado esquerdo							
	Nº da série:	1		2		3		4	
		Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura
LPP-IC-0028		5,80	2,60	5,10	3,60	5,10	3,30	5,00	3,20
LPP-IC-0029		3,70	3,40	4,40	3,80	3,80	3,60	4,80	3,30
LPP-IC-0032		4,10	2,80	4,20	2,50	4,40	3,20	4,00	3,30
LPP-IC-0033									
LPP-IC-0034									
LPP-IC-0035		4,90	3,30	4,60	3,10	5,40	4,00	3,60	2,40

Espécimes	Medida:	Pegada 3 das séries do lado esquerdo							
	Nº da série:	1		2		3		4	
		Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura
LPP-IC-0028		5,40	3,50	5,30	4,30	4,30	4,50		
LPP-IC-0029		4,60	2,80	4,60	3,90	3,30	3,02	4,90	3,40
LPP-IC-0032		5,00	3,60	5,20	3,60	4,40	3,60		
LPP-IC-0033									
LPP-IC-0034									
LPP-IC-0035		5,30	3,50	6,60	5,70	5,60	3,60	5,00	3,90

Espécimes	Medida: Nº da série:	Largura externa								Largura Interna								I/E								Passo							
		1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8
		LPP-IC-0030		23,00	23,30	23,20	23,10	23,20	21,60	22,40	22,20	3,30	1,60	0,00	2,30	1,50	1,50	1,80	1,40	0,14	0,07	0,00	0,10	0,06	0,07	0,08	0,06	3,90	4,60	5,60		6,00	6,60

Espécimes	Medida: Nº da série:	Stride do lado direito								Pegada 1 das séries do lado direito															
		1	2	3	4	5	6	7	8	1		2		3		4		5		6		7		8	
										Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura
LPP-IC-0030		10,70	10,70	11,20	10,80		11,00	10,90	11,50	3,80	2,30	5,00	2,60	3,60	2,30	4,40	2,10	5,50	2,70	5,50	3,20	4,40	3,00	5,20	2,80

Espécimes	Medida:	Pegada 2 das séries do lado direito															
	Nº da série:	1		2		3		4		5		6		7		8	
		Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura
LPP-IC-0030		3,70	2,70	3,50	2,60	4,40	2,70	4,30	3,40	4,80	3,00	4,60	2,50	4,90	3,00	5,60	3,10

Espécimes	Medida:	Pegada 3 das séries do lado direito															
	Nº da série:	1		2		3		4		5		6		7		8	
		Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura
LPP-IC-0030		3,20	2,30	3,40	3,20	4,10	3,20	4,10	2,60	5,60	4,00	4,70	2,80	4,60	3,10		

Espécimes	Medida:	Stride do lado esquerdo								Pegada 1 das séries do lado esquerdo															
	Nº da série:	1	2	3	4	5	6	7	8	1		2		3		4		5		6		7		8	
		Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura
LPP-IC-0030		10,30	11,70	12,20			9,70	10,30		3,80	2,10	3,80	2,80	4,90	3,10	4,20	2,40	4,30	3,80	4,40	3,20	4,60	2,40	3,44	2,80

Espécimes	Medida:	Pegada 2 das séries do lado esquerdo															
	Nº da série:	1		2		3		4		5		6		7		8	
		Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura
LPP-IC-0030		4,00	2,60	2,70	2,10	3,30	2,60	3,40	2,70	4,00	3,04	3,80	2,10	3,40	2,90	5,70	3,30

Espécimes	Medida:	Pegada 3 das séries do lado esquerdo															
	Nº da série:	1		2		3		4		5		6		7		8	
		Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura
LPP-IC-0030		4,30	2,80			4,60	3,40	3,10	2,80	4,32	3,90	3,90	3,80	4,70	3,50	5,80	3,50

Espécimes	Medida:	Largura externa									Largura Interna									I/E									Passo								
	Nº da série:	1	2	3	4	5	6	7	8	9	1	2	3	4	5	6	7	8	9	1	2	3	4	5	6	7	8	9	1	2	3	4	5	6	7	8	9
LPP-IC-0031		23,22	23,20	23,34	23,40	23,70	22,86	23,64	22,56	23,10	0,00	0,00	1,00	1,00	2,20	2,84	2,40	0,50	2,74	0,00	0,00	0,04	0,04	0,09	0,12	0,10	0,02	0,12	7,22	6,70	7,30	7,30	3,44	6,42	4,80	6,30	5,70

Espécimes	Medida:	Stride do lado direito									Pegada 1 das séries do lado direito																	
	Nº da série:	1	2	3	4	5	6	7	8	9	1		2		3		4		5		6		7		8		9	
		Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro
LPP-IC-0031		13,20		13,70	10,22	11,50		14,72	7,46	12,08	3,30	2,40	4,78	2,82	3,36	3,46					4,22	3,24	4,54	3,02	5,10	3,64	3,78	3,22

Espécimes	Medida:	Pegada 2 das séries do lado direito																	
	Nº da série:	1		2		3		4		5		6		7		8		9	
		Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura
LPP-IC-0031		4,12	2,82	4,40	3,34	4,70	2,92	3,74	3,82	4,32	3,66	4,10	2,46	4,02	2,32	4,62	3,56	4,42	3,18

Espécimes	Medida: Pegada 3 das séries do lado direito																	
	1		2		3		4		5		6		7		8		9	
	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura
LPP-IC-0031	4,48	4,22	5,52	4,00	3,72	3,54					4,82	3,54	3,60	3,74	3,52	3,00	5,16	3,90

Espécimes	Medida: Stride do lado esquerdo										Medida: Pegada 1 das séries do lado esquerdo																
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	1	2	3	4	5	6	7	8	9									
	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura	Diâmetro	Largura							
LPP-IC-0031	10,70	11,10	12,06	11,90	10,70	11,70	12,14	12,30	12,50	4,02	3,50	6,30	3,24	4,50	3,10	4,48	3,18	5,50	3,20	5,20	2,44	5,30	1,64	3,70	2,60	5,46	2,84

Espécimes	Medida: Pegada 2 das séries do lado esquerdo																	
	1		2		3		4		5		6		7		8		9	
	Diâmetro	Largada	Diâmetro	Largada	Diâmetro	Largada	Diâmetro	Largada	Diâmetro	Largada	Diâmetro	Largada	Diâmetro	Largada	Diâmetro	Largada	Diâmetro	Largada
LPP-IC-0031	4,70	3,54	4,34	3,08	4,94	3,00	6,58		5,66	3,82	2,70	2,20	4,88	3,02	5,50	2,60	3,74	2,86

Espécimes	Medida: Pegada 3 das séries do lado esquerdo																	
	1		2		3		4		5		6		7		8		9	
	Diâmetro	Largada	Diâmetro	Largada	Diâmetro	Largada	Diâmetro	Largada	Diâmetro	Largada	Diâmetro	Largada	Diâmetro	Largada	Diâmetro	Largada	Diâmetro	Largada
LPP-IC-0031	5,20	4,10	4,72	3,92	4,92	3,80	4,50	3,10	5,42	4,12	4,92	4,12	5,44	4,04	5,52	3,40	5,50	3,84

Apêndice B – Pranchas com as indicações das séries medidas

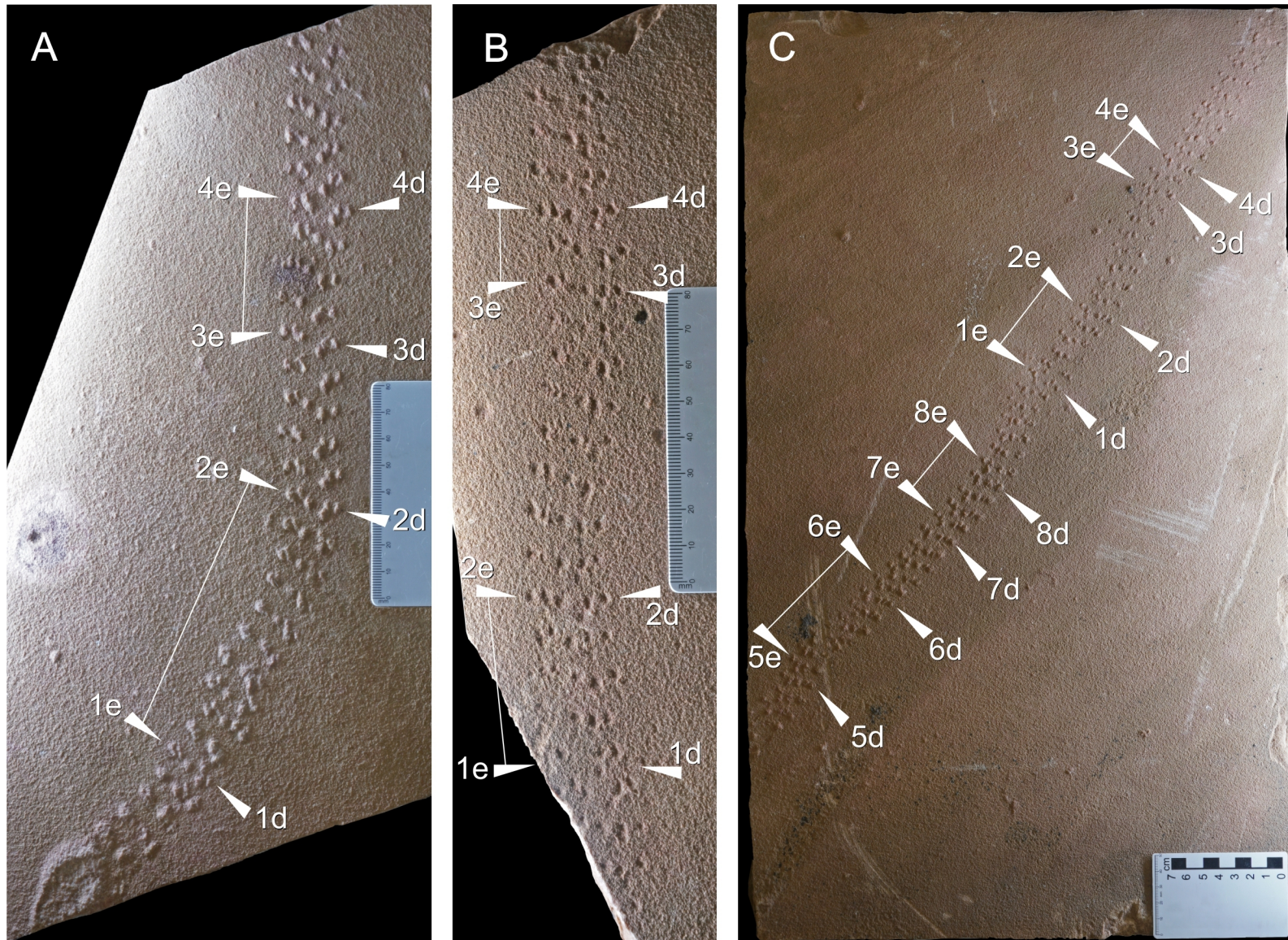


Figura 9: Fotografias das lajes contendo *Lithographus araraquarensis* isp. nov., mostrando as séries mensuradas e sua numeração. A: LPP-IC-0028 (Holótipo); B: LPP-IC-0029 e C: LPP-IC-0030. Cada número corresponde a uma série mensurada, assinalada com as setas brancas. e: série esquerda; d: série direita. O sentido do movimento do icnoprodutor nas fotografias das pistas é de baixo para cima.

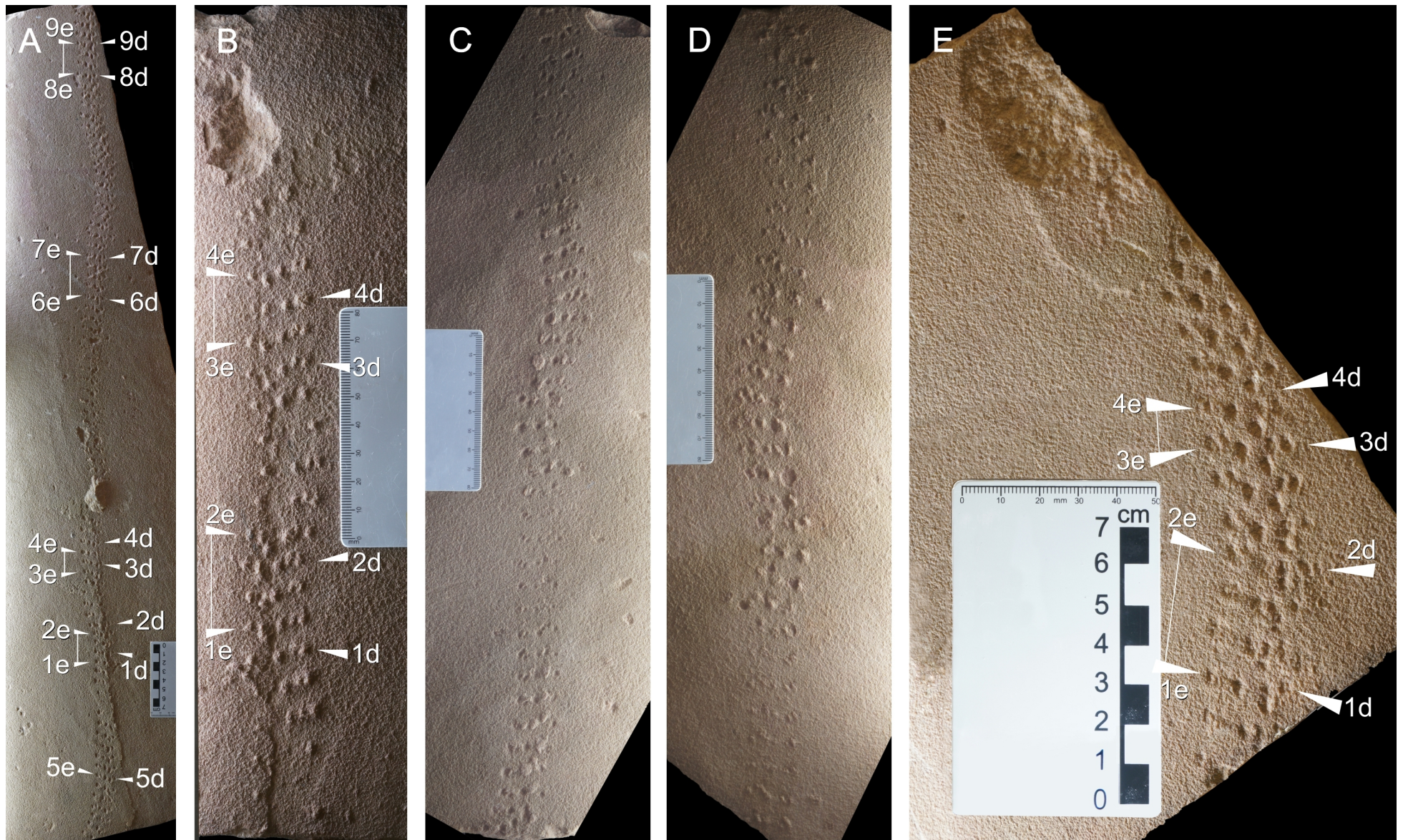


Figura 10: Fotografias das lajes contendo *Lithographus araraquarensis* isp. nov., mostrando as séries mensuradas e sua numeração.. A: LPP-IC-0031; B: LPP-IC-0032; C: LPP-IC-0033; D: LPP-IC-0034; E: LPP-IC-0035. Cada número corresponde a uma série mensurada, assinalada com as setas brancas. e: série esquerda; d: série direita. O sentido do movimento do icnoproductor nas fotografias das pistas é de baixo para cima. O sentido do movimento do icnoproductor nas fotografias das pistas é de baixo para cima.

