

**Universidade Federal de São Carlos**  
**Centro de Ciências Biológicas e Saúde**  
**Programa de Pós Graduação em Ecologia e Recursos Naturais**

**Neoicnologia Como Ferramenta Para  
Interpretação de Traços Fósseis da Icnofauna de  
Aracnídeos da Formação Botucatu (Cretáceo  
Inferior, Bacia do Paraná)**

**Orientador: Prof. Dr. Marcelo Adorna Fernandes**

**Aluno: Ravi Martins de Almeida Sampaio**

**São Carlos / 2016**

**Neoicnologia Como Ferramenta Para  
Interpretação de Traços Fósseis da Icnofauna de  
Aracnídeos da Formação Botucatu (Cretáceo  
Inferior, Bacia do Paraná)**

**Orientador: Prof. Dr. Marcelo Adorna Fernandes**

**Aluno: Ravi Martins de Almeida Sampaio**

**Programa de Pós Graduação em Ecologia e Recursos Naturais  
2016**

Ficha catalográfica elaborada pelo DePT da Biblioteca Comunitária UFSCar  
Processamento Técnico  
com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

S192n Sampaio, Ravi Martins de Almeida  
Neoicnologia como ferramenta para interpretação  
de traços fósseis da Icnofauna de aracnídeos da  
formação Botucatu (cretáceo inferior, bacia do Paraná)  
/ Ravi Martins de Almeida Sampaio. -- São Carlos :  
UFSCar, 2016.  
55 p.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal de  
São Carlos, 2016.

1. Icnologia. 2. Neoicnologia. 3. Paleohelcura.  
4. Octopodichnus. 5. Icnofósseis. I. Título.



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 Ravi Martins de Almeida Sampaio, realizada em 12/05/2016:

---

Prof. Dr. Marcelo Adorna Fernandes  
UFSCar

---

Profa. Dra. Odete Rocha  
UFSCar

---

Profa. Dra. Aline Marcele Ghilardi  
UFPE

Dedico este trabalho à minha família e à minha namorada, Gabriela, por todo incentivo e ajuda para que isto fosse possível.

## **Agradecimentos**

Agradeço à UFSCar e ao Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva pela oportunidade de cursar o mestrado, e à CAPES pela concessão da bolsa que me permitiu realizá-lo. Agradeço ao meu orientador, o Professor Dr. Marcelo Adorna Fernandes pela orientação, ensinamentos e apoio. Agradeço aos funcionários e alunos do Laboratório de Paleoecologia e Paleoicnologia do Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva (DEBE), Luciana, Pedro, Willian, Jorge e Bernardo, que ajudaram a coletar, classificar e organizar o material estudado e também por ajudarem a capturar os artrópodes, conduzir os experimentos, fotografar e manejar as lajes.

# Índice

Agradecimentos.....	I
Lista de Figuras.....	III
Lista de Tabelas.....	VII
Resumo.....	VIII
Abstract.....	IX
1. Introdução.....	1
1.1. Icnogêneros estudados.....	2
1.1.1. <i>Paleohelcura</i> .....	2
1.1.2. <i>Octopodichnus</i> .....	2
1.2. Neoicnologia.....	3
2. Objetivos.....	4
2.1. Objetivo geral.....	4
2.2. Objetivos específicos.....	4
3. Materiais e Métodos.....	5
3.1. Contexto geológico.....	5
3.2. Experimentos neoicnológicos.....	6
3.3. Organismos utilizados.....	7
3.4. Substrato.....	9
3.5. Documentação dos resultados.....	9
3.6. Material Fóssil.....	11
4. Resultados.....	15
4.1. Descrição do material fóssil.....	15
4.2. Experimentos neoicnológicos.....	16
4.2.1. <i>Loxosceles</i> sp.....	16
4.2.2. <i>Lycosa</i> sp.....	17
4.2.3. <i>Gonyleptidae</i> .....	19
4.2.4. <i>Tityus serrulatus</i> .....	21
4.2.5. Passalidae.....	25
4.2.6. <i>Oryctes</i> sp.....	27
4.2.7. Armadillidae.....	30
4.1.8. Chelodesmidae.....	31
5. Discussão.....	34
5.1. Semelhanças entre os rastros de animais modernos.....	34
5.2. Diferenças nas formas de locomoção de um mesmo organismo .....	38
5.3. Comparação com o material fóssil.....	40
5.4. Aspectos preservacionais do ambiente.....	45
6. Conclusões.....	48
7. Referências Bibliográficas.....	49
8. Anexos.....	54

## Lista de Figuras

**Figura 1.** Pedreira São Bento, localizada em Araraquara, São Paulo, que mostra uma ótima preservação de uma duna do Paleodeserto Botucatu. E 1 metro. (Sampaio, 2016)

**Figura 2.** Artrópodes utilizados nos experimentos neoiçnológicos. **1.** *Loxosceles* sp. **2.** *Lycosa* sp. **3.** Gonyleptidae **4.** *Tityus serrulatus*. **5.** Passalidae **6.** *Oryctes* sp. **7.** Armadillidae **8.** Chelodesmidae.

**Figura 3.** Classificação da simetria das pegadas de artrópodes segundo Minter *et al.* (2014). Imagem modificada de Minter *et al.* (2014).

**Figura 4.** Classificação do formato das pegadas, segundo Minter *et al.* (2014). Imagem modificada de Minter *et al.* (2014).

**Figura 5.** Icnofósseis utilizados neste estudo. **1.** Laje MPA-300 **2.** Laje MPA-301, porção curva da pista **3.** Laje MPA-301, porção reta da pista. **4.** Laje MPA-302. **5.** Laje MPA-303, pista 1. **6.** Laje MPA-303, pista 2. **7.** Laje MPA-041, pista 1. **8.** Laje MPA-041, pista 2. Escala 1 cm.

**Figura 6.** Icnofósseis utilizados neste estudo. **1.** Laje MPA-042, pista 1. **2.** Laje MPA-042, pista 2. **3.** Laje MPA-049. **4.** Laje MPA-054, pista 1. **5.** Laje MPA-054, pista 2. Escala 1 cm.

**Figura 7.** Rastros de *Loxosceles* sp. resultantes de experimentos realizados em diversos substratos e inclinações. A direção do movimento em todos os casos é da esquerda para a direita. Escala 1 cm.

**Figura 8.** Rastros de *Lycosa* sp. resultantes de experimentos realizados em diversos substratos e inclinações. A direção do movimento em todos os casos é da esquerda para a direita. Escala 1 cm.

**Figura 9.** Rastros de *Gonyleptidae* fêmea resultantes de experimentos realizados em diversos substratos e inclinações. A direção do movimento em todos os casos é da esquerda para a direita. Escala 1 cm.

**Figura 10.** Rastros de *Gonyleptidae* macho resultantes de experimentos realizados em diversos substratos e inclinações. A direção do movimento em todos os casos é da esquerda para a direita. Escala 1 cm.

**Figura 11.** Rastros de *Tityus serrulatus* menor resultantes de experimentos realizados em diversos substratos e inclinações. A direção do movimento em todos os experimentos foi da esquerda para a direita. Escala 1 cm.

**Figura 12.** Rastros de *Tityus serrulatus* maior resultantes de experimentos realizados em diversos substratos e inclinações. A direção do movimento em todos os casos é da esquerda para a direita. Escala 1 cm.

**Figura 13.** Rastros de Passalidae sp. resultantes de experimentos realizados em diversos substratos e inclinações. A direção do movimento em todos os casos é da esquerda para a direita. Escala 1 cm.

**Figura 14.** Rastros de *Oryctes* sp. menor resultantes de experimentos realizados em diversos substratos e inclinações. A direção do movimento em todos os casos é da esquerda para a direita. Escala 1 cm.

**Figura 15.** Rastros de *Oryctes* sp. maior resultantes de experimentos realizados em diversos substratos e inclinações. A direção do movimento em todos os casos é da esquerda para a direita. Escala 1 cm.

**Figura 16.** Rastros de Armadillidae sp. resultantes de experimentos realizados em diversos substratos e inclinações. A direção do movimento em todos os casos é da esquerda para a direita. Escala 1 cm.

**Figura 17.** Rastros de Chelodesmidae sp. resultantes de experimentos realizados em diversos substratos e inclinações. A direção do movimento em todos os casos é da esquerda para a direita. Escala 1 cm.

**Figura 18.** Comparações de rastros semelhantes de artrópodes modernos. **1**, (i) *Lycosa* sp. subindo rapidamente na areia média seca; (ii) Gonyleptidae (fêmea) descendo na areia média seca. **2**, (i) *Lycosa* sp. subindo com calma na areia média seca; (ii) Passalidae andando na horizontal na areia média seca. **3**, (i) *Lycosa* sp. descendo na areia média seca; (ii) *Tityus serrulatus* (menor) andando na horizontal na areia média seca. **4**, (i) *Loxosceles* sp. descendo na areia média seca; (ii) *T. serrulatus* (menor) subindo em curva na areia média seca. Escala 1 cm.

**Figura 19.** **1**(i) *Loxosceles* sp. andando na horizontal na areia média seca; (ii) Gonyleptidae (fêmea) andando na horizontal na areia média seca. **2**, (i) *Oryctes* sp. maior andando na horizontal na areia média seca; (ii) *T. serrulatus* (maior) andando na horizontal na areia média seca. **3**, (i) Passalidae descendo na areia média seca; (ii) *T. serrulatus* (maior) subindo na areia média seca. **4**, (i) *T. serrulatus* (maior) subindo na areia grossa seca; (ii) Chelodesmidae subindo na areia média seca. Escala 1 cm.

**Figura 20.** **1**(i) *Oryctes* sp. (menor) andando na horizontal na areia grossa seca; (ii) *T. serrulatus* (maior) subindo na areia grossa seca; (iii) Armadillidae descendo na areia grossa seca. Escala 1 cm.

**Figura 21.** **1**, Registro do salto de uma *Loxosceles* sp. na descida em um plano inclinado de areia média seca, em um movimento de direita para esquerda. **2**, *Tityus serrulatus* maior andando próximo à borda da bandeja na areia média seca no plano horizontal, em um movimento de esquerda para direita. Escala 1 cm.

**Figura 22.** **1**, (i) Rastro do *Tityus serrulatus* (menor) na horizontal na areia média seca; (ii) Laje MPA-300, com icnofóssil atribuído ao icnogênero *Paleohelcura*. **2**, (i) Rastro do *T. serrulatus* (menor) subindo o plano inclinado

fazendo uma curva na areia média seca; (ii) Laje MPA-301, seção em curva da pista atribuída ao icnogênero *Paleohelcura*. **3**, (i) Rastro da *Loxosceles* sp. na horizontal na areia média seca; (ii) Laje MPA-301, seção reta da pista atribuída ao icnogênero *Paleohelcura*. **4**, (i) Rastro do Gonyleptidae (macho) na areia média encharcada; (ii) Laje MPA-302, com pista atribuída ao icnogênero *Octopodichnus*. Escala 1 cm.

**Figura 23.** **1**, (i) Rastro da *Loxosceles* sp. descendo na areia média seca; (ii) Laje MPA-303 (pista 1), atribuída ao icnogênero *Octopodichnus*. **2**, (i) Rastro do Gonyleptidae (macho) na horizontal na areia média seca; (ii) Laje MPA-303 (pista 2), atribuída ao icnogênero *Octopodichnus*. **3**, (i) Rastro da *Lycosa* sp. subindo com pressa na areia média seca; (ii) Laje MPA-041 (pista 1), atribuída ao icnogênero *Octopodichnus*. **4**, (i) Rastro da *Lycosa* sp. subindo com pressa na areia média seca; (ii) Laje MPA-042 (pista 1), atribuída ao icnogênero *Octopodichnus*. Escala 1 cm.

**Figura 24.** **1**, (i) Rastro do Gonyleptidae (macho) subindo na areia grossa seca; (ii) Laje MPA-041 (pista 2), atribuída ao icnogênero *Octopodichnus*. **2**, (i) Rastro do Gonyleptidae (macho) subindo na areia grossa seca; (ii) Laje MPA-042 (pista 2), atribuída ao icnogênero *Octopodichnus*. **3**, (i) Rastro do Gonyleptidae (macho) subindo na areia grossa seca; (ii) Laje MPA-054 (pista 1), atribuída ao icnogênero *Octopodichnus*. **4**, (i) Rastro da *Lycosa* sp. subindo com pressa na areia média seca; (ii) Laje MPA-049, com pista atribuída ao icnogênero *Octopodichnus*. Escala 1 cm

**Figura 25.** **1**, (i) Rastro da *Lycosa* sp. subindo com pressa na areia média seca; (ii) Laje MPA-054 (pista 2), atribuída ao icnogênero *Octopodichnus*. Escala 1 cm.

**Figura 26.** **1**, Areia média seca após ser encharcada. **2**, Areia média quase seca com pegadas do *Tityus serrulatus* de tamanho maior (3 cm) feitas quando esta estava encharcada.

## **Lista de Tabelas**

**Tabela 1.** Comprimento em centímetros e massa em gramas dos artrópodes utilizados nos experimentos neicnológicos.

**Tabela 2.** Parâmetros em centímetros dos icnofósseis utilizados para comparação neste estudo.

## Resumo

Iconofósseis são abundantes nos arenitos da Formação Botucatu, Bacia do Paraná, de idade Neocomiana. Esta formação abrange grande parte do Centro-oeste, Sudeste e Sul do Brasil, além de outros países da América do Sul. Várias amostras de arenito contendo iconofósseis foram coletadas e depositadas na coleção paleontológica do Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva (DEBE) da UFSCar. Neste trabalho foram estudados os iconofósseis atribuídos a aracnídeos, ou seja, os icnogêneros *Paleohelcura* Gilmore, 1926 e *Octopodichnus* Gilmore, 1927, registrados pela primeira vez no Brasil. O principal objetivo deste estudo foi identificar como diferentes condições do ambiente, como umidade, textura, inclinação do substrato e até mesmo aspectos comportamentais podem afetar a estrutura dos rastros deixados por diferentes artrópodes. Para isso foram realizados diversos experimentos neoicnológicos com seis aracnídeos (dois *Tityus serrulatus*, uma *Lycosa* sp., uma *Loxosceles* sp., e dois indivíduos da família Gonyleptidae) e cinco indivíduos de outras classes de invertebrados (três insetos, um isópode e um diplópode). Os experimentos consistiram em fazer os animais caminharem sobre uma bandeja com diferentes granulometrias de areia em diferentes inclinações e com diferentes níveis de umidade. Os resultados desses experimentos, que mostraram diferentes formatos dos rastros de acordo com cada condição imposta, comprovaram a influência dessas condições na morfologia das pegadas e no comportamento dos animais estudados. Além disso, esses resultados mostraram como em algumas situações, por exemplo, em um movimento de subida em relevos de 30° de inclinação, é possível que animais com morfologias acentuadamente diferentes deixem rastros muito semelhantes, o que dificulta a identificação do animal produtor por meio da análise de iconofósseis. Também foi possível comprovar como a umidade e a inclinação do substrato são importantes na conservação dos rastros.

**Palavras-chave:** Icnologia, iconofósseis, Formação Botucatu, *Octopodichnus*, *Paleohelcura*, traços fósseis, neoicnologia.

## Abstract

Ichnofossils are abundant in the sandstones of the Botucatu Formation, Paraná Basin, of Neocomian age. This formation covers much of the Midwest, Southeast and South of Brazil, and other countries in South America. Several sandstone samples containing trace fossils were collected and deposited in the paleontological collection of the Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva (DEBE) of the Universidade Federal de São Carlos (UFSCar). In this work, trace fossils attributed to arachnids, i.e. ichnogenera *Paleohelcura* Gilmore, 1926 and *Octopodichnus* Gilmore, 1927, were studied and their presence is recorded for the first time in Brazil. The aim of this study was to infer how different environmental conditions such as moisture, texture, substrate inclination and even behavioral aspects of the organisms can affect the structure of the traces left by different arthropods. To do this, several neoichnological experiments were made, with six arachnids (two *Tityus serrulatus*, one *Lycosa* sp., one *Loxosceles* sp., and two individuals of the family Gonyleptidae) and five individuals of other invertebrate classes (three insects, one isopod and one diplopod). The experiments consisted on making the animals walk on a tray with sand of different grain sizes, different inclinations and different moisture levels. The results of these experiments, which showed different trace morphologies, according to each imposed condition, proved the influence of these conditions on the morphology of the footprints and on the behavior of the studied animals. In addition, these results showed how, in some situations, for example, in an uphill movement in a slope of 30° of inclination, it's possible that animals with highly different track's shapes leave very similar tracks, thus making much more difficult the identification of the track's producer animal through the analysis of the ichnofossils. It was also possible to prove how the moisture level and the substrate inclination are important for the tracks' preservation.

**Keywords:** Ichnology, ichnofossils, Botucatu Formation, *Octopodichnus*, *Paleohelcura*, trace fossils, neoichnology.

# 1. Introdução

O estudo dos icnofósseis é de grande valor para a paleontologia, pois diferente dos fósseis corporais de animais ou vegetais, estes, muitas vezes, ficam preservados *in situ*, ou seja, eles se mantêm no seu local de origem. Assim, o seu estudo é muito útil, principalmente para a paleoecologia. Traços de atividades biológicas resultam da interação de comportamentos dos organismos entre si e destes com o ambiente.

Por meio da paleoicnologia é possível inferir a presença pretérita e reconstruir as ações locomotoriais de animais já extintos, sem a necessidade de encontrar um fóssil corporal em boas condições do mesmo. Ao comparar os estudos paleoicnológicos com estudos de traços de animais recentes (neoicnologia), é possível inferir que alguns artrópodes antigos, como é o caso do presente estudo com rastros fósseis do Cretáceo Inferior, possuíam estruturas semelhantes às dos artrópodes recentes, como a forma da disposição das patas e as maneiras de locomoção. Utilizando-se estudos neoicnológicos também é possível investigar processos que resultam em uma variação morfológica de traços fósseis, tais como variações no comportamento do organismo e as condições do substrato no momento da formação, além da influência de fatores preservacionais. Com estas observações, é possível mapear *icnotaxa* existentes e inclusive encontrar novos icnogêneros (Davis *et al.*, 2007).

Estudos neoicnológicos trazem informações sobre como os traços resultantes se originaram por meio de comparações entre os rastros de animais atuais com rastros fósseis. Assim que esta relação é estabelecida, fósseis de traços similares aos modernos podem ser utilizados para se extrair dados comportamentais, paleoambientais e sobre o substrato (Genise *et al.*, 2008). Poucos estudos foram feitos com relação à icnofósseis de invertebrados terrestres no Brasil, e ainda menos na Formação Botucatu, uma das áreas mais ricas em material icnofossilífero do país. Os icnofósseis de artrópodes, particularmente são muito importantes, pois o registro fóssil dos artrópodes em si é relativamente incompleto.

## 1.1. Icnogêneros estudados

O foco deste estudo foram os icnofósseis de Arachnida encontrados na Formação Botucatu. Foram examinadas lajes com dois icnogêneros atribuídos a esta Classe: *Paleohelcura* (Gilmore, 1926) e *Octopodichnus* (Gilmore, 1927).

### 1.1.1. *Paleohelcura*

O icnogênero *Paleohelcura* é geralmente atribuído à ordem Scorpiones escorpionídeos e é composto de três pares de pegadas, em padrão reto ou triangular, com um rastro central criado pelo arraste da cauda ou pós-abdome geralmente presente (Brady, 1947).

Há três principais icnoespécies que constituem este icnogênero: *P. tridactyla* Gilmore, 1926, *P. dunbari* Brady, 1961 e *P. lyonensis* Toepelman e Rodeck, 1936. Porém, estudos com animais modernos, mostraram que um mesmo indivíduo pode produzir mais de uma morfologia, até mesmo na mesma pista dependendo de alguns fatores, como inclinação e umidade do substrato (Sadler, 1993).

Investigações com escorpiões vivos (Brady, 1939; McKee, 1947) demonstraram que uma grande variação de morfologias de rastros (alguns idênticos ao *P. tridactyla* e *P. dunbari*) podem ser desenvolvidos dependendo do tamanho do animal, da temperatura do ambiente, e do teor de umidade e grau de inclinação do substrato. Brady (1939) notou que várias espécies modernas de escorpiões nunca deixam um rastro de cauda, enquanto outras deixam uma apenas em certas temperaturas. Além disso, o número de pés que deixam impressões em cada lado varia de dois a quatro.

### 1.1.2. *Octopodichnus*

*Octopodichnus* é um icnogênero atribuído principalmente à família Araneidae, composto por 4 pares de pegadas, geralmente em uma disposição triangular, sem nenhum rastro central, como pode ocorrer em *Paleohelcura*. Assim como este último o icnogênero *Octopodichnus* possui três icnoespécies principais: *O. didactylus* Gilmore, 1927, *O. minor* Brady, 1947 e *O. raymondi*

Saddler, 1993. As pegadas individuais podem ser impressões circulares ou alongadas e podem conter a impressão de uma extremidade aparentemente didáctila ou tridáctila (Gilmore, 1927).

### **1.3. Neoicnologia**

Iconologia é o estudo dos vestígios resultantes das atividades de vegetais e animais nos sedimentos e rochas sedimentares, podendo refletir qualquer tipo de comportamento. Geralmente, a iconologia apresenta duas divisões: a paleoicnologia, que estuda os vestígios fósseis, e a neoicnologia, que estuda os vestígios recentes (Donovan, 1994).

Os vestígios fósseis são chamados de icnofósseis e podem ser preservados sobre um sedimento, rocha ou corpo fóssil. Estes são comumente atribuídos a um indivíduo responsável para a interpretação do comportamento do organismo e o ambiente deposicional (por exemplo, McKee, 1947; Brady, 1998; Braddy e Briggs, 2002; Minter *et al.*, 2007; O'Brien *et al.*, 2009).

Porém, a validade dessas interpretações se torna mais acurada quando evidências experimentais obtidas em um laboratório ou em ambientes modernos, com representantes de grupos similares, podem ser comparadas diretamente aos traços antigos. Estudos neoicnológicos providenciam um conjunto de dados de traços que resultam de uma variedade de tipos de corpos de animais, padrões de locomoção e qualidades de mídia que podem ser comparados com traços antigos para interpretar melhor os possíveis indivíduos responsáveis pela sua produção (Fairchild e Hasiotis, 2011).

## **2. Objetivos**

### **2.1. Objetivo geral**

O principal objetivo deste trabalho foi analisar icnofósseis atribuídos a aracnídeos em lajes de arenito da Formação Botucatu armazenadas no Laboratório de Paleoecologia e Paleoicnologia do Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva (DEBE) da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar). Para isso foram utilizados estudos neoicnológicos com diversas classes de artrópodes para comparação dos diferentes aspectos tafonômicos/preservacionais e estabelecimento de inferências paleoambientais e comportamentais, de acordo com diversas condições do substrato, como textura do solo, inclinação e umidade do substrato.

### **2.2. Objetivos específicos**

- Identificar os possíveis organismos produtores dos icnofósseis do material coletado;
- Inferir as diferentes condições do ambiente, como relevo, textura do solo e umidade;
- Fazer experimentos neoicnológicos, utilizando diversos grupos de invertebrados em um ambiente experimental supostamente similar ao paleoambiente para a obtenção de um registro de suas pegadas e/ou rastros.

### 3. Materiais e Métodos

#### 3.1. Contexto geológico

A Formação Botucatu, unidade no foco deste estudo, está incluída na Bacia do Paraná, uma vasta bacia intracratônica, desenvolvida a partir do Paleozoico inferior sobre crosta continental sul americana, sendo preenchida por rochas sedimentares e vulcânicas. Situa-se na porção centro-sudeste da América do Sul, compreendendo cerca de 1.700.000 km<sup>2</sup> e abrangendo parte dos territórios do Brasil, Argentina, Uruguai e Paraguai (Zalán *et al.*, 1990).

Algumas características importantes desta unidade geológica incluem uma feição alongada com cerca de 1.700 km de extensão na direção nordeste-sudoeste e 900 km na direção Leste-Oeste e uma espessura máxima do pacote sedimentar-vulcânico de aproximadamente 8.000 metros no depocentro da bacia. (Zalán *et al.*, 1990).

Milani (1997) reconheceu no registro estratigráfico da Bacia do Paraná seis unidades de ampla escala ou Supersequências: Rio Ivaí (Ordoviciano-Siluriano), Paraná (Devoniano), Gondwana I (Carbonífero-Eotriássico), Gondwana II (Meso a Neotriássico), Gondwana III (Neojurássico-Eocretáceo) e Bauru (Neocretáceo).

Destas supersequências, as três primeiras são representadas por sucessões sedimentares que definem ciclos transgressivo-regressivos, ligados a oscilações do nível relativo do mar no Paleozoico, enquanto as demais correspondem a pacotes de sedimentitos continentais com rochas ígneas associadas. (Milani *et al.*, 2007).

A Formação Botucatu é uma formação geológica da Bacia do Paraná, resultada da grande desertificação do ainda continente Gondwana. Atualmente, a Formação Botucatu pertence à supersequência estratigráfica de segunda ordem denominada Supersequência Gondwana III.

Esta formação é constituída essencialmente por arenitos com estratificação cruzada, planar e acanalada, de médio a grande porte, depositados em ambiente desértico, onde as estratificações cruzadas representam dunas eólicas, contendo raros depósitos de arenitos com estratificação plano-paralela, associados à interdunas (Assine *et al.*, 2004).

Os arenitos da Formação Botucatu apresentam algumas feições texturais típicas de depósitos eólicos, como bom arredondamento e seleção dos grãos, ausência de matriz argilosa deposicional, estratos com gradação inversa e laminação *pin stripe* (Montanheiro *et al.*, 2011).



**Figura 1.** Pedreira São Bento, localizada em Araraquara, São Paulo, que mostra uma ótima preservação de uma duna do Paleodeserto Botucatu. Escala 1 metro. (Sampaio, 2016)

### 3.2. Experimentos neoiológicos

Os experimentos foram conduzidos ao longo de três semanas, e o mesmo procedimento descrito a seguir foi utilizado com cada um dos animais e com cada tipo de substrato. Primeiro a areia foi colocada na bandeja (36 x 29 x 13 cm) na posição horizontal até formar uma camada homogênea de dois a quatro centímetros de espessura. Em seguida, os animais foram colocados cuidadosamente no ponto mediano de uma das extremidades da bandeja e induzidos a caminharem em linha reta.

Para induzir o movimento dos animais foram usadas duas técnicas. A primeira consistia em empurrá-los ou aticá-los com uma pinça, até eles

começarem a se movimentar sozinhos. A segunda tratava-se do uso de uma luminária, com as luzes do laboratório apagadas, pois em um ambiente escuro muitos dos animais buscavam uma forma de fugir da luz emitida pela luminária. Após o animal deixar rastros limpos, este era retirado e as pegadas eram fotografadas. Depois das fotos serem obtidas, as pegadas foram removidas com um pincel para que o substrato ficasse uniforme novamente.

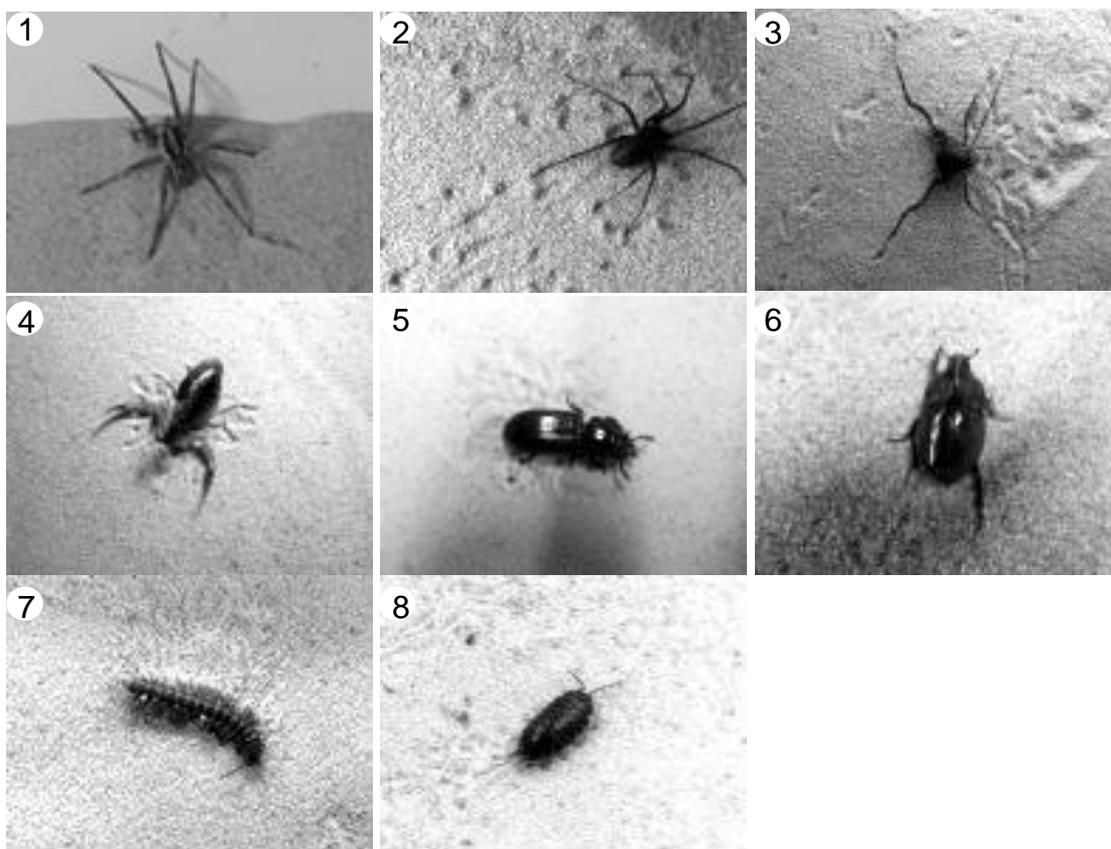
Após os experimentos na posição horizontal, a bandeja com a areia foi inclinada em 30°, com a areia cobrindo o fundo de forma homogênea e o mesmo processo descrito acima era realizado. Isto foi feito para simular as dunas presentes no paleodeserto Botucatu, que apresenta inclinações com média de 29°. Porém, desta vez, dois experimentos diferentes foram conduzidos: um para registrar o animal descendo pelo substrato e outro para registrá-lo subindo.

Após os traços de cada animal do estudo ser registrado, o mesmo processo foi realizado, desta vez com a areia completamente encharcada, até que uma fina camada de água cobrisse a superfície. Estes experimentos foram realizados apenas na posição horizontal, pois ao inclinar a bandeja, a água escorria para baixo, ficando a parte de cima apenas úmida e a parte de baixo completamente coberta com água. Cada experimento foi repetido pelo menos dez vezes, para garantir que havia um padrão na forma de locomoção dos animais. Quando um resultado fora do padrão ocorria, este também era fotografado e analisado.

### **3.3. Organismos utilizados**

Foram submetidos à experimentação onze artrópodes representando diferentes classes e formas corporais, como podem ser vistos na Figura 2: uma aranha de jardim (*Lycosa* sp. Latreille, 1804), uma aranha-marrom (*Loxosceles* sp. Heineken & Lowe, 1832), dois besouros de chifres (*Oryctes* sp. Illiger, 1798), um besouro comum (Passalidae Leach, 1815), dois escorpiões- amarelos (*Tityus serrulatus* Lutz e Mello, 1922), um tatuzinho de jardim (Armadillidae Brandt, 1833), um piolho de cobra (Chelodesmidae Cook, 1895) e dois opiliões (Gonyleptidae Sundevall, 1833), sendo um macho e uma fêmea.

Estas espécies foram escolhidas aleatoriamente, devido à facilidade de encontra-las e buscando organismos com diferentes morfologias, pois é importante analisar seus rastros para fins de comparação, para observar se alguma condição faz com que outros artrópodes possam deixar rastros semelhantes aos de aracnídeos.



**Figura 2.** Artrópodes utilizados nos experimentos neoicnológicos. 1. *Loxosceles* sp. 2. *Lycosa* sp. 3. Gonyleptidae 4. *Tityus serrulatus*. 5. Passalidae 6. *Oryctes* sp. 7. Armadillidae 8. Chelodesmidae.

Em alguns casos foram utilizados mais de um indivíduo da mesma espécie, devido ao dimorfismo sexual (no caso dos opiliões) ou devido a grandes diferenças de tamanho, pois isto poderia influenciar na formação de rastros na areia. Na Tabela 1 estão descritos o comprimento e a massa de cada animal estudado. O comprimento foi medido com régua e escalas, considerando apenas o corpo (cefalotórax e abdômen) do animal, descartando patas, antenas ou outros apêndices; enquanto a massa foi calculada com o uso de uma balança eletrônica simples.

<b>Artrópode</b>	<b>Comprimento (cm)</b>	<b>Massa (g)</b>
<i>Loxosceles</i> sp.	1,0	2,0
<i>Lycosa</i> sp.	1,8	4,5
Gonyleptidae (fêmea)	2,5	3,0
Gonyleptidae (macho)	3,0	4,5
<i>Tityus serrulatus</i> (menor)	1,6	4,0
<i>Tityus serrulatus</i> (maior)	3,0	8,0
Passalidae	2,5	5,5
<i>Oryctes</i> sp. (menor)	2,5	6,0
<i>Oryctes</i> sp. (maior)	4,0	12,5
Armadillidae	1,3	0,5
Chelodesmidae	1,8	1,2

**Tabela 1.** Comprimento em centímetros e massa em gramas dos artrópodes utilizados nos experimentos neoicnológicos.

### 3.4. Substrato

Os experimentos neoicnológicos foram realizados com duas granulometrias de areia: O primeiro foi uma areia de granulometria média (0,5 mm) e o segundo foi uma areia de granulometria grossa (1,5 mm). A Formação Botucatu possui uma granulometria média a fina, portanto a granulometria grossa foi utilizada apenas para fins de comparação. Ambas foram peneiradas com uma peneira com uma abertura de 2,0 mm, para uniformização dos grãos.

Para simular diferentes ambientes, os dois tipos de areia foram usados na forma seca (apenas com a umidade ambiente), umedecida e então completamente encharcados com água.

### 3.5. Documentação dos resultados

Todos os rastros produzidos nestes experimentos foram fotografados com duas câmeras, com resolução de 9 megapixels. Para isso, as luzes do laboratório eram apagadas e uma luminária foi usada para destacar cada marca deixada no substrato.

A terminologia utilizada para descrever os rastros de artrópodes segue a apresentada por Minter *et al.* (2014), onde os rastros são as marcas deixadas no substrato pelos membros, enquanto as impressões são produzidas por outras características anatômicas, e uma fileira representa todos os rastros de um lado de uma pista. O termo série se refere a grupos discretos de rastros

produzidos de um lado de uma pista, após cada membro desse lado ter marcado o substrato uma vez. A simetria de uma pista é descrita como oposta se uma série de algum dos lados estiver em fase, e alternada se elas estiverem fora de fase, ou cambaleante se elas tiverem uma relação intermediária, isto pode ser visualizado com mais clareza na Figura 3. Os formatos das pegadas foram classificados como circular, elipsoide, alongada, linha contínua e linha intermitente, conforme demonstrado na Figura 4.

Simetria da pista			
Oposta	Alternada	Cambaleante	Assimétrica

**Figura 3.** Classificação da simetria das pegadas de artrópodes segundo Minter *et al.* (2014). Imagem modificada de Minter *et al.* (2014).

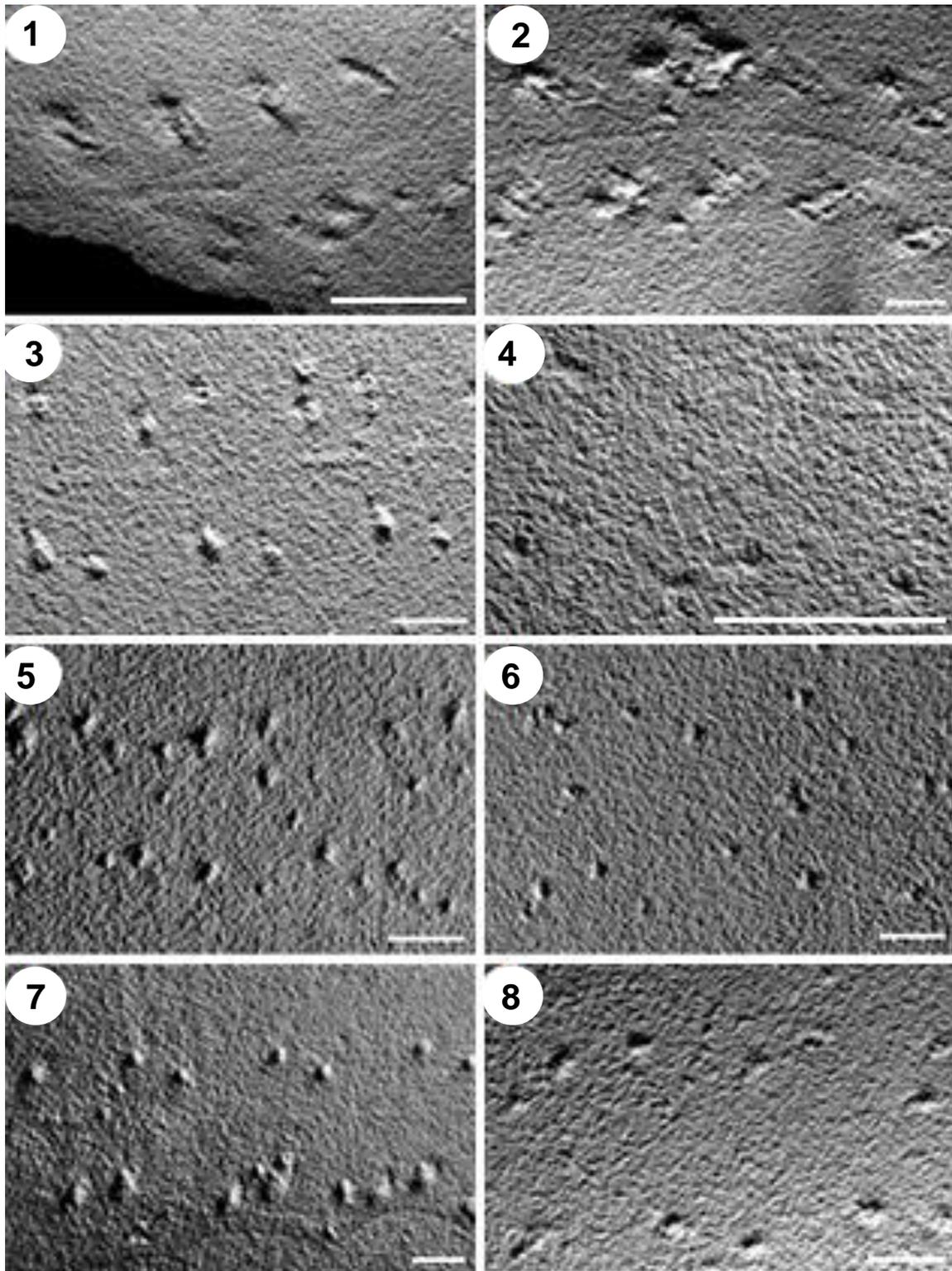
Formato das pegadas				
Circular	Elipsoide	Alongada	Linha Contínua	Linha Intermitente
				

**Figura 4.** Classificação do formato das pegadas, segundo Minter et al (2014). Imagem modificada de Minter *et al.* (2014).

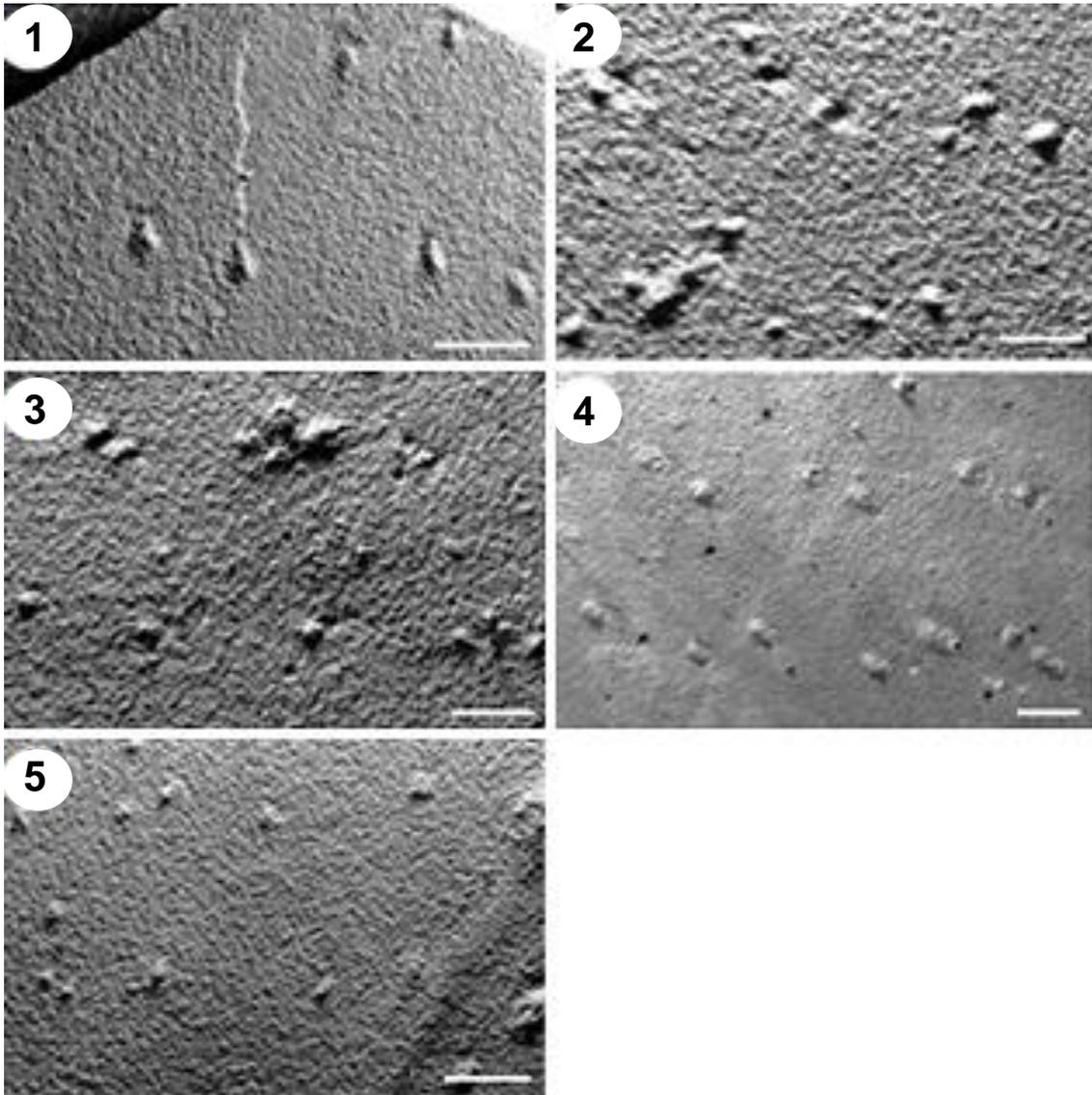
### 3.6. Material fóssil

O material fóssil utilizado para comparação neste trabalho consiste de oito lajes de arenito depositadas no Laboratório de Paleoecologia e Paleocnologia do Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva (DEBE) da UFSCar. Destas lajes, quatro perderam seu número de tombo com o tempo, sendo renomeadas como MPA-300 a MPA-303 para este trabalho. As pistas encontradas nestas lajes podem ser vistas nas Figuras 5 e 6, e alguns de seus parâmetros são mostrados na Tabela 2.

A medição dos parâmetros foi feita com uma régua, onde a largura da pista era medida de uma extremidade a outra da pista, enquanto a medição da distância entre o passo duplo de um autopódio fixo foi feita com uma régua entre as pegadas do mesmo par de patas. Em ambos os casos foram feitas medições em 3 ou mais pontos, dependendo do tamanho da pista, e então calculada uma média aproximada. As atribuições dos icnofósseis foram feitas com base nas descrições dos icnogêneros *Paleohelcura* e *Octopodichnus* por Gilmore, 1926 e 1927 respectivamente.



**Figura 5.** Icnofósseis utilizados neste estudo. **1.** Laje MPA-300 **2.** Laje MPA-301, porção curva da pista **3.** Laje MPA-301, porção reta da pista. **4.** Laje MPA-302. **5.** Laje MPA-303, pista 1. **6.** Laje MPA-303, pista 2. **7.** Laje MPA-041, pista 1. **8.** Laje MPA-041, pista 2. Escala 1 cm.



**Figura 6.** Icnofósseis utilizados neste estudo. **1.** Laje MPA-042, pista 1. **2.** Laje MPA-042, pista 2. **3.** Laje MPA-049. **4.** Laje MPA-054, pista 1. **5.** Laje MPA-054, pista 2. Escala 1 cm.

<b>Laje</b>	<b>Largura da Pista (cm)</b>	<b>Distância Entre o Passo Duplo de um Autopódio Fixo (cm)</b>
MPA-300	1,4	0,7
MPA-301 (curva)	2,7	1,6
MPA-301 (reta)	2,5	2,3
MPA-302	0,9	0,7
MPA-303 (pista 1)	2,2	0,9
MPA-303 (pista 2)	3,5	3,3
MPA-041 (pista 1)	3,0	2,5
MPA-041 (pista 2)	2,8	2,5
MPA-042 (pista 1)	2,7	3,0
MPA-042 (pista 2)	3,1	2,0
MPA-049	2,8	1,9
MPA-054 (pista 1)	3,2	3,0
MPA-054 (pista 2)	2,3	1,7

**Tabela 2.** Parâmetros em centímetros dos icnofósseis utilizados para comparação neste estudo.

## 4. Resultados

### 4.1. Descrição do material fóssil

A pista da laje MPA-300 (Figura 5.1) consiste de dois a três pares de pegadas distintos, de formato circular ou elipsoide, com simetria oposta e presença de um rastro central intermitente, com preservação em epirrelevo negativo e é atribuída ao icnogênero *Paleohelcura*.

A laje MPA-301 (Figuras 5.2 e 5.3) possui uma pista com uma porção reta e uma porção curva. A porção curva da pista apresenta três pares de pegadas com simetria alternada e em um padrão triangular, com um rastro central contínuo, com preservação em hiporrelevo positivo. A porção reta mostra impressões semelhantes, mas as pegadas são menos profundas e mais afastadas. Ambas as pistas são atribuídas ao icnogênero *Paleohelcura*.

A pista da laje MPA-302 (Figura 5.4) apresenta pegadas de formato elipsoide, geralmente espaçadas e bem sutis, com algumas pegadas próximas e voltadas para o exterior da pista, com preservação em epirrelevo negativo. É atribuída ao icnogênero *Octopodichnus*.

A laje MPA-303 (Figuras 5.5 e 5.6) possui duas pistas, a primeira pista apresenta pegadas de formato circulares ou elipsoides, sendo que as pegadas dos pares 3 e 4 são voltadas para o exterior da pista, enquanto o primeiro par aparece ocasionalmente no centro, com preservação em hiporrelevo positivo. Já a segunda pista apresenta pegadas circulares e bem profundas, aparentemente com alguma sobreposição, e apenas as marcas de dois pares de pernas bem preservadas em hiporrelevo positivo. Ambas as pistas são atribuídas ao icnogênero *Octopodichnus*.

As lajes MPA-041 (Figuras 5.7 e 5.8), pistas 1 e 2, MPA-042 (Figuras 6.1 e 6.2), pistas 1 e 2 e MPA-054 (Figuras 6.4 e 6.5), pistas 1 e 2 possuem rastros muito similares, atribuídos ao icnogênero *Octopodichnus*, apenas com medidas diferentes, como mostrado na Tabela 2. Estes rastros mostram pegadas circulares ou elipsoides, com apenas dois pares de pernas claramente visíveis, enquanto os outros pares aparecem ocasionalmente, com simetria alternada e preservação em hiporrelevo positivo.

A laje MPA-049 (Figura 6.3), atribuída ao icnogênero *Octopodichnus*, apresenta os rastros mais bem preservados dentre as lajes estudadas. Muitas vezes é possível identificar de 3 a 4 pares de pegadas com formato circular, pouca sobreposição, com simetria alternada e com padrões que podem ser claramente identificados, com preservação em hiporrelevo positivo.

## **4.2. Experimentos neoicnológicos**

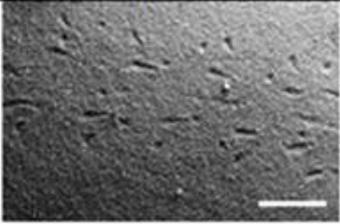
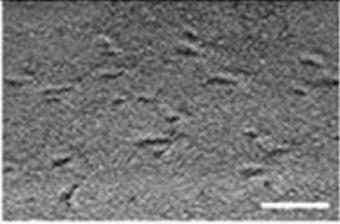
Os experimentos com a areia grossa foram feitos apenas com a umidade ambiente, pois ao umedecê-la, nenhum dos artrópodes utilizados deixou um rastro visível. Além disso, os experimentos com a areia média encharcada foram feitos apenas na posição horizontal, pois ao inclinar a bandeja, parte da água descia, formando uma grande poça na parte mais baixa.

Nos anexos 1 a 11 estão as medidas dos parâmetros: Largura da pista e distância entre o passo duplo de um autopódio fixo em centímetros, para cada um dos animais utilizados.

### **4.2.1. *Loxosceles* sp.**

A aranha-marrom, além de ser um aracnídeo consideravelmente pequeno, possui pernas bem finas, o que fez com que poucas marcas fossem registradas nos experimentos. Na areia grossa nenhum rastro visível foi deixado. No plano horizontal, na areia fina e seca, foram registradas as impressões de quatro pernas em cada lado em grupos distintos com uma simetria alternada, sem rastro central. As impressões dos pares 1 e 2 geralmente mostram pequenas pegadas alongadas ou elipsoides, enquanto os pares 3 e 4 tendem a apresentar marcas circulares.

No plano inclinado a aranha subia pela duna simulada sem deixar nenhum rastro visível. Além disso, esta encontrou dificuldade para descer na trilha sem escorregar e rolar até a borda da bandeja. Para evitar isso, muitas vezes ela desceu em maior velocidade, deixando marcas aleatórias pela trilha, ou se apoiando na borda lateral da bandeja, alterando significativamente a morfologia de seus rastros.

	Areia Média Seca	Areia Média Encharcada	Areia Grossa Seca
Horizontal			
Subida			
Descida			

**Figura 7.** Rastros de *Loxosceles* sp. resultantes de experimentos realizados em diversos substratos e inclinações. A direção do movimento em todos os casos é da esquerda para a direita. Escala 1 cm.

Após um tempo, o animal começou a caminhar mais lentamente e deixou um rastro descendo a trilha, com pegadas alongadas e elipsoides e em média 0,2 cm mais espaçadas que as pegadas no plano horizontal. Os rastros deste aracnídeo podem ser vistos na Figura 7.

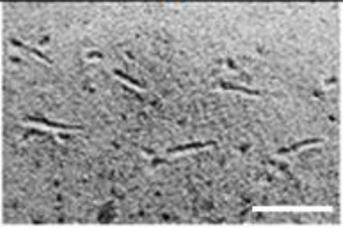
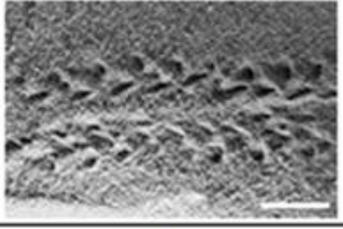
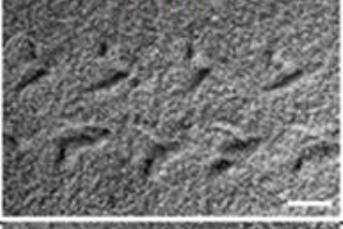
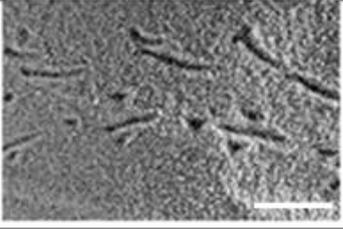
#### 4.2.2. *Lycosa* sp.

Diferente da *Loxosceles* sp., esta espécie possui pernas mais grossas, que deixam marcas mais claras no substrato, como pode ser visto na Figura 8. Mas, mesmo com esta morfologia, seu peso ainda não foi o suficiente para deixar marcas na areia grossa ou na areia úmida. Observou-se que na areia encharcada esta aranha não chega a pisar no substrato, pois ela boia sobre a fina camada de água.

No plano horizontal é possível ver de três a quatro pares de pegadas, sendo o quarto par sempre visível, com a forma alongada, e os outros pares com formato circular. Há ocasionalmente uma sobreposição das pegadas dos

pares 3 e 4 e portanto, nem sempre ambos são visíveis. A trilha possui simetria alternada e é bem definida.

No plano inclinado, o animal teve mais dificuldade para se deslocar. Ao descer, esta aranha apoiou a maior parte de seu peso no lado esquerdo do corpo, criando pegadas assimétricas. A trilha na descida mostra quatro pegadas do lado direito, sendo 3 marcas elipsoides ou circulares e uma com formato alongado, mas devido à sobreposição no lado esquerdo, é possível ver apenas duas marcas arrastadas, com formato de linhas contínuas. As pegadas também ficaram mais profundas na descida.

	<b>Areia Média Seca</b>	<b>Areia Média Encharcada</b>	<b>Areia Grossa Seca</b>
<b>Horizontal</b>			
<b>Subida</b>	<b>Correndo</b> 		
	<b>Andando</b> 		
<b>Descida</b>			

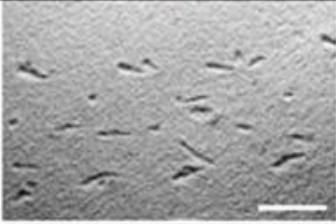
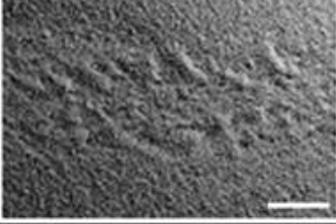
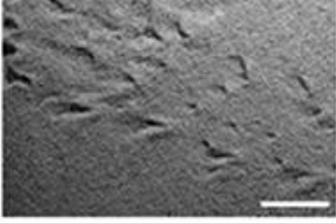
**Figura 8.** Rastros de *Lycosa* sp. resultantes de experimentos realizados em diversos substratos e inclinações. A direção do movimento em todos os casos é da esquerda para a direita. Escala 1 cm.

Para subir o plano inclinado a dificuldade foi maior, pois a cada passo os grãos da areia seca rolavam para baixo, não dando firmeza suficiente para a locomoção. Um dado importante pôde ser registrado quando a aranha estava mais agitada, pois ela se deslocava com maior velocidade pela bandeja ao percorrer a pista na subida, deixando marcas muito semelhantes às do plano horizontal. A única diferença observada é que neste caso foram produzidas pegadas mais profundas. Ao subir mais lentamente, o animal deixou pegadas muito mais próximas e sobrepostas, sendo possível identificar apenas três pares de pegadas de formato alongado ou elipsoide com simetria oposta.

#### **4.2.3. *Gonyleptidae***

O opilião fêmea deixou marcas apenas na areia média seca (Figura 9), não tendo peso o suficiente para deixar pegadas na areia grossa ou na areia média encharcada. No plano horizontal é possível ver em sua trilha quatro pares de pegadas distintos com simetria oposta, sendo que o primeiro par de pernas deixou marcas circulares ou elipsoides no centro da trilha, enquanto os outros três pares de pernas deixaram marcas elipsoides ou alongadas, com alguma sobreposição, nas extremidades da trilha.

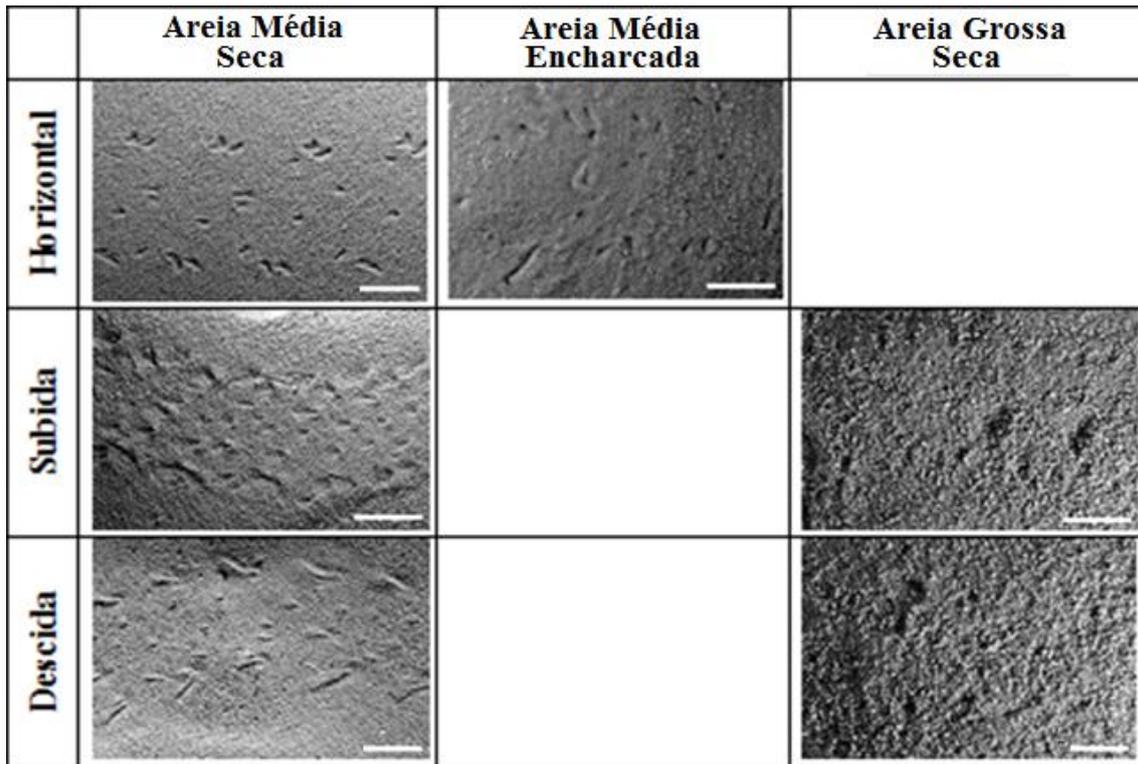
No plano inclinado o opilião tende a arrastar o último par de pernas ao descer, para manter o equilíbrio. Isto faz com que algumas das pegadas sejam apagadas ou sobrepostas. É possível observar claramente as pegadas do primeiro par de pernas no centro da trilha, porém com formato um pouco mais alongado, e de um a três pares de pegadas nas extremidades laterais da trilha, com formato elipsoide ou alongado. Para subir, o esforço do animal foi muito maior, e a cada passo a areia escorria por cima do rastro que ficava para baixo. As marcas das pegadas ficaram todas muito próximas, bem alongadas e difíceis de serem distinguidas, incluindo as do primeiro par de pernas.

	<b>Areia Média Seca</b>	<b>Areia Média Encharcada</b>	<b>Areia Grossa Seca</b>
<b>Horizontal</b>			
<b>Subida</b>			
<b>Descida</b>			

**Figura 9.** Rastros de *Gonyleptidae* fêmea resultantes de experimentos realizados em diversos substratos e inclinações. A direção do movimento em todos os casos é da esquerda para a direita. Escala 1 cm.

O opilião macho, por ser maior e mais pesado, deixou pegadas nos dois tipos de areia também na areia média encharcada (Figura 10). Na areia média as pegadas são semelhantes às do opilião fêmea, apenas mais espaçadas e menos alongadas, e os quatro pares de pegadas quase sempre estão visíveis. No plano inclinado a semelhança é ainda maior à da fêmea na descida, mas as pegadas são mais claras e mais alongadas nas extremidades laterais. Na subida, a diferença é grande, com pegadas próximas, porém bem definidas, menos alongadas, ou completamente circulares, como no caso das pegadas do primeiro par de pernas.

Na areia encharcada o opilião macho deixou um rastro mais leve, sendo possível distinguir claramente as pegadas do último par de pernas e ocasionalmente algumas outras, com formas elipsoides ou alongadas.



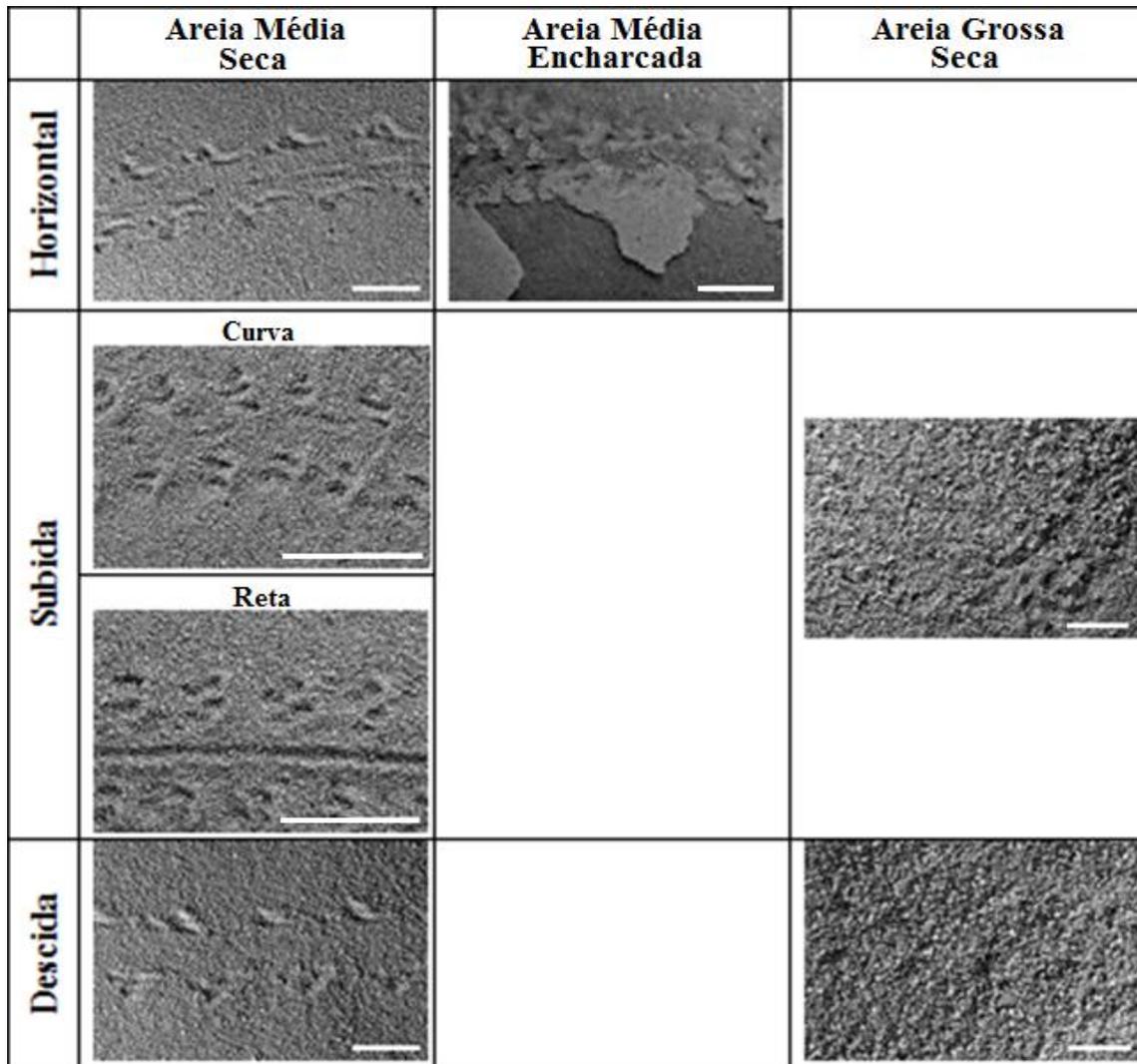
**Figura 10.** Rastros de *Gonyleptidae* macho resultantes de experimentos realizados em diversos substratos e inclinações. A direção do movimento em todos os casos é da esquerda para a direita. Escala 1 cm.

Na areia grossa seca não foi possível visualizar nenhuma pegada ou rastro no plano horizontal. Com o plano inclinado, o animal fez mais esforço e deixou alguns rastros bem leves. Assim como na areia encharcada, é possível ver claramente apenas as pegadas do último par de pernas, com algumas outras pegadas aparecendo ocasionalmente, e todas com formas circulares ou elipsoides. Os resultados foram semelhantes com o animal subindo e descendo, mas na trilha do animal subindo as pegadas são mais claras.

#### 4.2.4. *Tityus serrulatus*

Neste estudo foram utilizados dois escorpiões da espécie *T. serrulatus*, um com 3 cm e um com 1,5 cm (incluindo a cauda). O escorpião menor na areia média seca no plano horizontal deixou uma trilha com 3 pares de pegadas circulares ou alongadas com simetria oposta e algumas sobreposições (Figura 11). Ao caminhar, o terceiro par de pernas se arrastava pelo substrato, deixando linhas contínuas ou intermitentes. A impressão central apareceu ocasionalmente, principalmente quando o animal fez uma curva, e

não foi criada pela cauda, pois esta estava levantada. A impressão nesse caso foi formada pelo próprio abdômen do animal.



**Figura 11.** Rastros de *Tityus serrulatus* menor resultantes de experimentos realizados em diversos substratos e inclinações. A direção do movimento em todos os experimentos foi da esquerda para a direita. Escala 1 cm.

No plano inclinado os resultados foram bem diferentes. Ao descer o animal se apoiou no lado esquerdo do corpo, formando uma trilha assimétrica, com três pegadas claramente visíveis e circulares do lado direito, e de uma a duas marcas de pegadas elipsoides, geralmente sobrepostas, do lado esquerdo, sem nenhum rastro central.

Ao subir a duna simulada, o escorpião menor deixou dois rastros diferentes, dependendo da forma como ele se locomovia. Quando este se aproximou da borda lateral da bandeja e caminhou de forma reta, é possível

ver três e ocasionalmente até quatro pares de pegadas circulares com simetria alternada e uma impressão central clara, formada pela cauda. Para se equilibrar ao subir a duna, o escorpião abaixou sua cauda e a arrastou levemente pelo substrato, formando a impressão central. Porém, ao subir fazendo uma curva, foi possível ver de dois a três pares de pegadas elipsoidais, com simetria oposta e nenhum rastro central. Isto ocorreu pois, ao fazer uma curva, o escorpião conseguiu manter seu equilíbrio na subida mesmo com a cauda levantada, caminhando um pouco mais rapidamente.

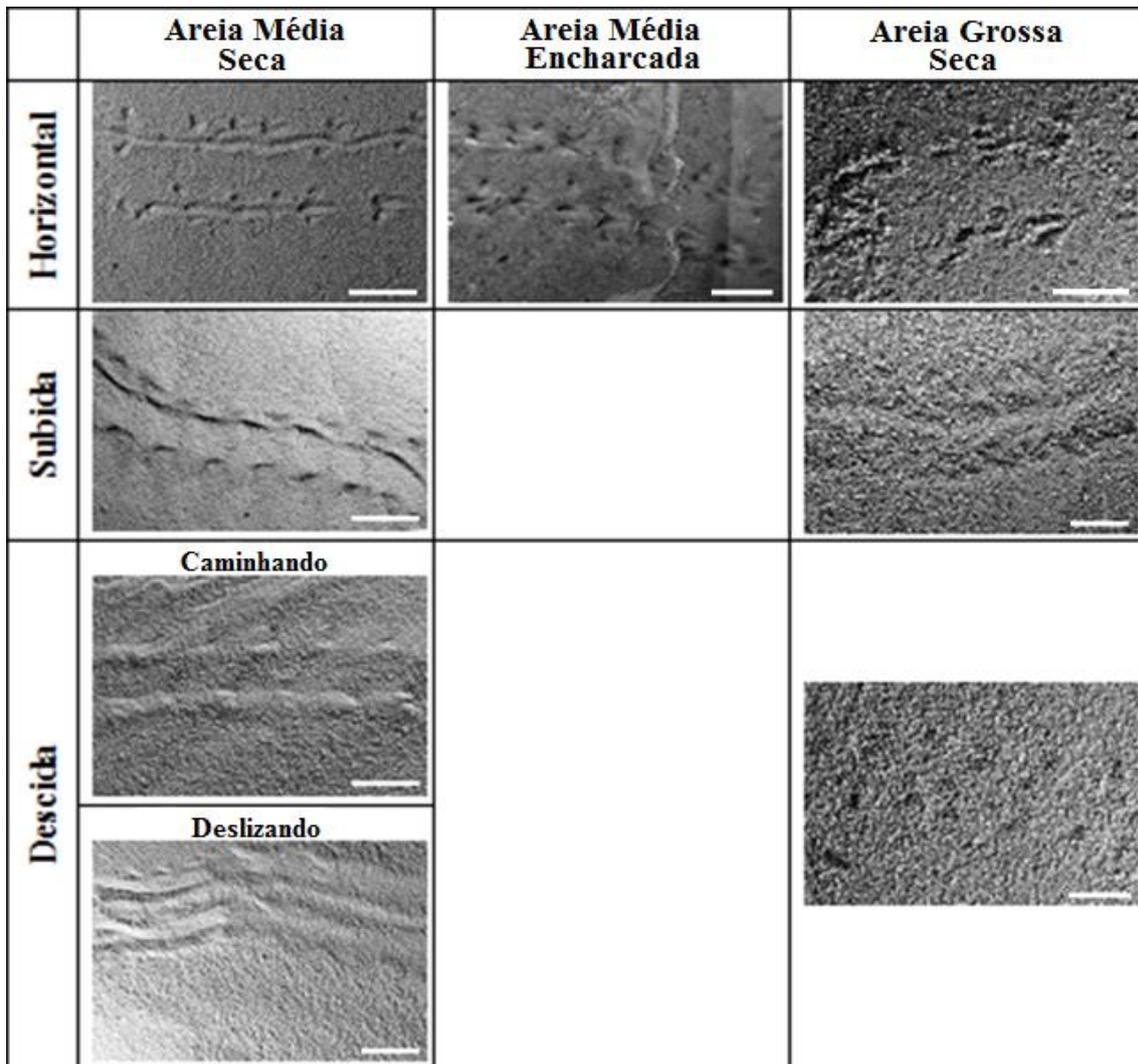
Sobre a areia média encharcada, o animal teve dificuldade para andar, mas ao chegar à borda onde a camada de água ficava maior, suas pegadas ficaram mais claras e precisas. Na camada de areia sem a lâmina d'água é possível identificar de um a três pares de pegadas sobrepostas, elipsoides e com simetria oposta, enquanto na camada abaixo da água é possível ver claramente de três a quatro pares de pegadas elipsoides sem sobreposição.

Sobre a areia grossa o escorpião menor não teve massa o suficiente para deixar marcas claras na posição horizontal, mas deixou algumas marcas no plano inclinado, por exercer um esforço maior ao se locomover. Ao descer o escorpião deixou um rastro com um ou dois pares de pegadas elipsoides sobrepostas e difíceis de visualizar, com simetria oposta e sem um rastro central. Ao subir o animal fez uma curva para conseguir se deslocar, e arrastou as pernas sem levantá-las muito do substrato, o que dificultou a visualização das pegadas individuais. Em algumas partes é possível visualizar de uma a três pegadas dispostas de forma assimétrica, com formato elipsoide.

O escorpião maior, na areia média seca e no plano horizontal apresentou um padrão semelhante ao do escorpião menor: uma trilha com três pares de pegadas circulares ou alongadas com simetria oposta e algumas sobreposições, porém o terceiro par de pernas foi arrastado pelo substrato, criando uma linha contínua do lado esquerdo e intermitente do lado direito (Figura 12). Além disso, o rastro central não apareceu.

No plano inclinado as diferenças são maiores entre o escorpião maior e o menor. O escorpião maior deixou dois rastros diferentes na descida, o primeiro descendo lentamente, arrastando suas pernas, sendo possível visualizar um ou dois pares de pegadas com simetria alternada e sem um rastro central; e o segundo escorregando pela areia, deixando uma pista mais

larga, sem ser possível visualizar as pegadas individuais, apenas duas linhas oscilantes nas extremidades e uma impressão central mais retilínea, formada pela base da cauda. Na subida é possível ver pegadas arrastadas, porém mais fundas, com um a três pares de pernas deixando pegadas visíveis e sobrepostas com formato alongado e simetria alternada.



**Figura 12.** Rastros de *Tityus serrulatus* maior resultantes de experimentos realizados em diversos substratos e inclinações. A direção do movimento em todos os casos é da esquerda para a direita. Escala 1 cm.

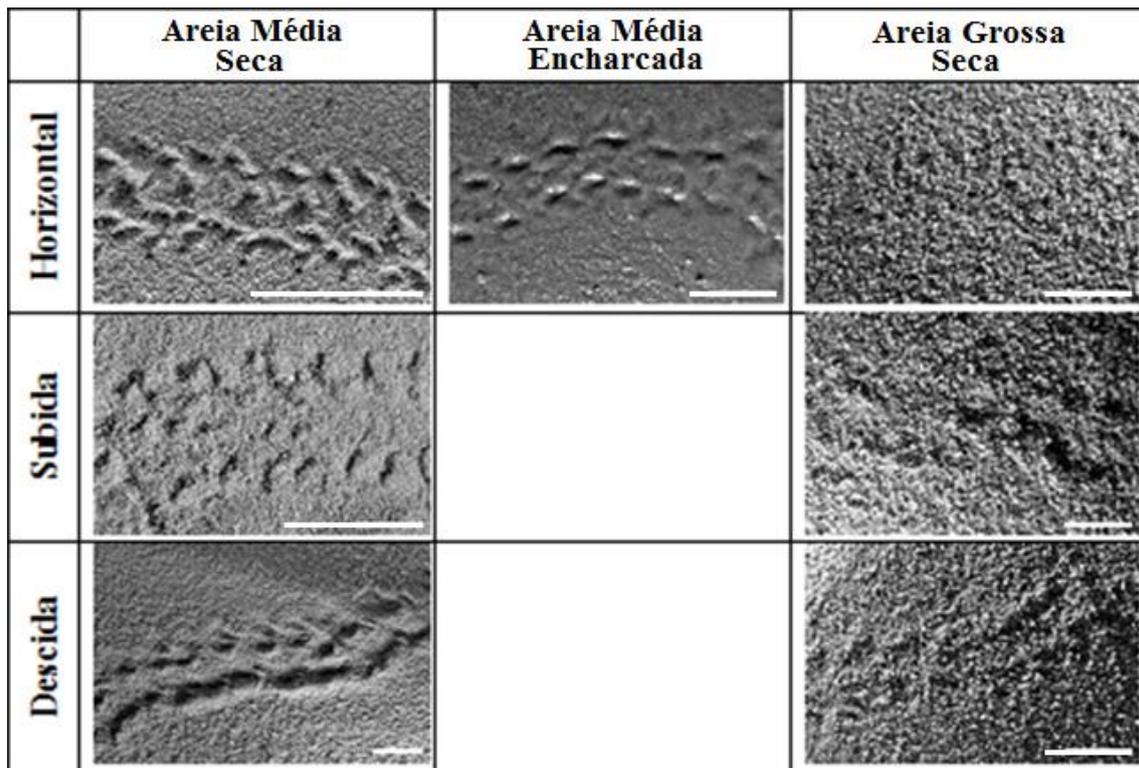
Na areia encharcada, o escorpião maior conseguiu se locomover com mais facilidade que o menor, deixando um rastro semelhante na areia sem a lâmina d'água e na parte inundada. É possível ver claramente três pares de pegadas com formato elipsoide, levemente arrastadas e com simetria oposta, mas sem o rastro central.

Na areia grossa seca, no plano horizontal, o escorpião maior conseguiu deixar um rastro, com 2 a 3 pares de pegadas visíveis, de formato elipsoide ou alongado, com simetria alternada e menos arrastadas que na areia média, e sem deixar um rastro central. Após dar alguns passos com dificuldade, escavando um pouco o substrato, o escorpião começou a deixar rastros mais leves e menos sobrepostos. No plano inclinado é possível ver na descida um rastro com grande sobreposição das pegadas, sendo possível ver ocasionalmente uma a três pegadas individuais de formato circular de um lado ou do outro da pista, com simetria alternada e sem um rastro central. Para subir o escorpião precisou fazer mais esforço, deixando várias pegadas muito próximas umas das outras, com formato mais alongado, com uma simetria aparentemente oposta. No experimento de subida é possível ver um rastro central, formado pela cauda que foi abaixada para auxiliar no equilíbrio.

#### **4.2.5. Passalidae**

No plano horizontal, sobre a areia média seca, o besouro deixou impressões profundas, devido às suas pernas pontiagudas que penetram profundamente a areia a cada passo, sendo possível ver as pegadas de dois a três pares de pernas, com formato alongado, simetria oposta e pouca sobreposição, e uma impressão central intermitente, formada pelo arraste do abdômen do animal (Figura 13).

No plano inclinado o besouro desceu a areia apoiando seu peso no lado direito do corpo, fazendo uma leve curva. Graças a isso, a pista ficou assimétrica, pois o lado direito ficou com uma linha profunda e intermitente, com poucas pegadas distinguíveis de formato alongado e o lado esquerdo possui marcas de dois a três pares de pernas, mais alongados e com mais sobreposição do que no plano horizontal. Além disso, o besouro não deixou nenhuma impressão central. Para subir o animal fez mais esforço, deixando marcas alongadas de simetria oposta na pista, mas com grande sobreposição. É possível ver também uma impressão circular intermitente no centro da pista, formada pelo arraste do abdômen.



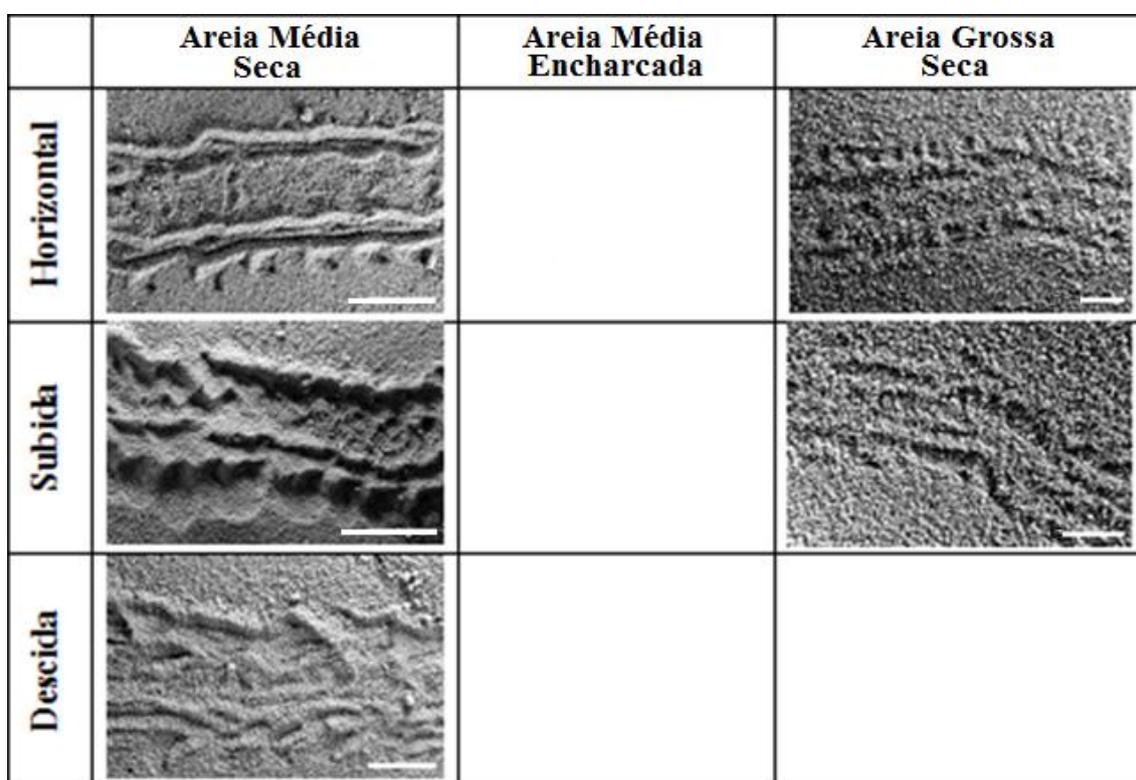
**Figura 13.** Rastros de Passalidae resultantes de experimentos realizados em diversos substratos e inclinações. A direção do movimento em todos os casos é da esquerda para a direita. Escala 1 cm.

Na areia média encharcada o besouro deixou um rastro claro, de simetria oposta, com dois a três pares de pegadas visíveis, de formato elipsoide ou circular, com pouca sobreposição. Neste caso, não há nenhuma impressão central e a largura da pista é maior.

Apesar de seu pequeno tamanho, o besouro deixou algumas marcas na areia grossa seca. No plano horizontal, é possível ver um rastro pouco profundo, com um ou dois pares de pegadas visíveis, de formato circular e simetria oposta, sem nenhum rastro central. No plano inclinado o besouro deixou pegadas mais profundas na descida, mas com muita sobreposição, com marcas alongadas de simetria oposta, muitas vezes contendo dois ou três pares de pegadas. Algumas poucas pegadas individuais podem ser distinguidas, e não há nenhum rastro central. Para subir o besouro deixou marcas muito semelhantes às da descida, porém menos profundas e mais oscilantes, sendo muito difícil de identificar pegadas individuais, e também sem um rastro central.

#### 4.2.6. *Oryctes* sp.

O besouro de chifres menor, sobre a areia média e seca, na posição horizontal, deixou uma pista com dois rastros paralelos, com formato de linhas contínuas (Figura 14). Isso ocorre porque este inseto não levanta muito as pernas do chão, arrastando-as pelo substrato. Embora não seja possível diferenciar as pegadas entre os rastros, é possível ver algumas marcas circulares ou elipsoides, que correspondem às garras, mas nenhum rastro central.



**Figura 14.** Rastros de *Oryctes* sp. menor resultantes de experimentos realizados em diversos substratos e inclinações. A direção do movimento em todos os casos é da esquerda para a direita. Escala 1 cm.

No plano inclinado, é possível ver na descida os mesmos rastros paralelos do plano horizontal, mas eles se tornam cada vez menos profundos conforme o animal caminha mais rapidamente. Também não é possível identificar pegadas isoladas, apenas as marcas das garras e algumas impressões centrais formadas pelo corpo. Para subir, o esforço é maior e as impressões ficaram mais profundas, e menos arrastadas, com várias pegadas

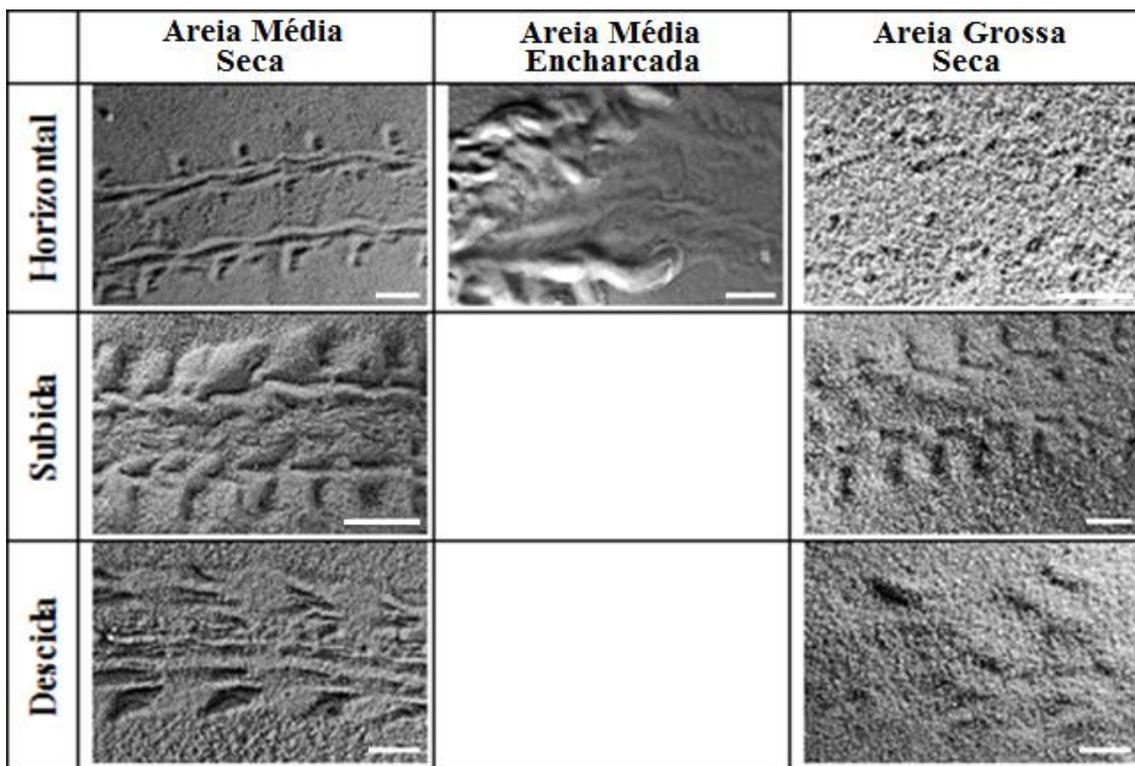
muito próximas, alongadas e com simetria oposta, mas as impressões das garras não ficam evidentes. Há um rastro central formado pelo primeiro par de pernas. Na areia média encharcada o animal não deixou um rastro por boiar sobre a fina camada de água.

Na areia grossa seca, no plano horizontal, há dois rastros paralelos e sinuosos, formados pelo arraste das pernas no substrato e também as impressões das garras. É possível visualizar algumas pegadas de formato alongado e há um rastro central intermitente formado pelo abdômen do besouro.

No plano inclinado é possível ver na descida até três pares de pegadas, de simetria alternada, sendo dois de formato circular ou elipsoide e outro alongado, mais arrastado, formado pelo terceiro par de pernas, mas sem um rastro central. Na subida o animal imprimiu rastros assimétricos, compostos por duas linhas intermitentes, algumas pegadas de formato elipsoide e marcas de garras e um rastro central também intermitente formado pelo abdômen. Os rastros são assimétricos devido à instabilidade da areia, pois as partículas rolam sobre a parte mais baixa do substrato, cobrindo parte dos rastros.

O besouro de chifres maior, caminhando sobre a areia média seca, no plano horizontal deixou um rastro de simetria alternada, sendo possível observar de um a dois pares de pegadas de formato elipsoide ou circular, e dois rastros com formato de linhas contínuas formados pelo terceiro par de pernas que é arrastado pela areia (Figura 15). Também é possível ver algumas marcas de garras e não há nenhum rastro central.

No plano inclinado, na descida o primeiro e o segundo pares de pernas também são arrastados, formando linhas inclinadas na direção do movimento, sendo possível distinguir algumas pegadas dentro dessas marcas. As linhas sinuosas formadas pelo terceiro par de pernas nesse caso são intermitentes e há um rastro central formado pelo corpo do animal. Na subida o besouro deixou marcas mais profundas, sendo possível distinguir impressões de dois a três pares de pernas com simetria alternada. O terceiro par de pernas é arrastado e forma um rastro intermitente, ao invés de linhas sinuosas contínuas e também é possível ver pequenas marcas centrais formadas pelo abdômen.



**Figura 15.** Rastros de *Oryctes* sp. maior resultantes de experimentos realizados em diversos substratos e inclinações. A direção do movimento em todos os casos é da esquerda para a direita. Escala 1 cm.

Na areia média encharcada, na parte sem a lâmina d'água, o besouro levantou muita areia para se movimentar, deixando rastros assimétricos e disformes, onde não é possível distinguir nenhuma pegada, mas quando o animal andou por cima da lâmina d'água, foi possível ver as linhas contínuas formadas pelo terceiro par de pernas, além de algumas marcas alongadas formadas pelos outros dois pares de pernas, mas sem um rastro central.

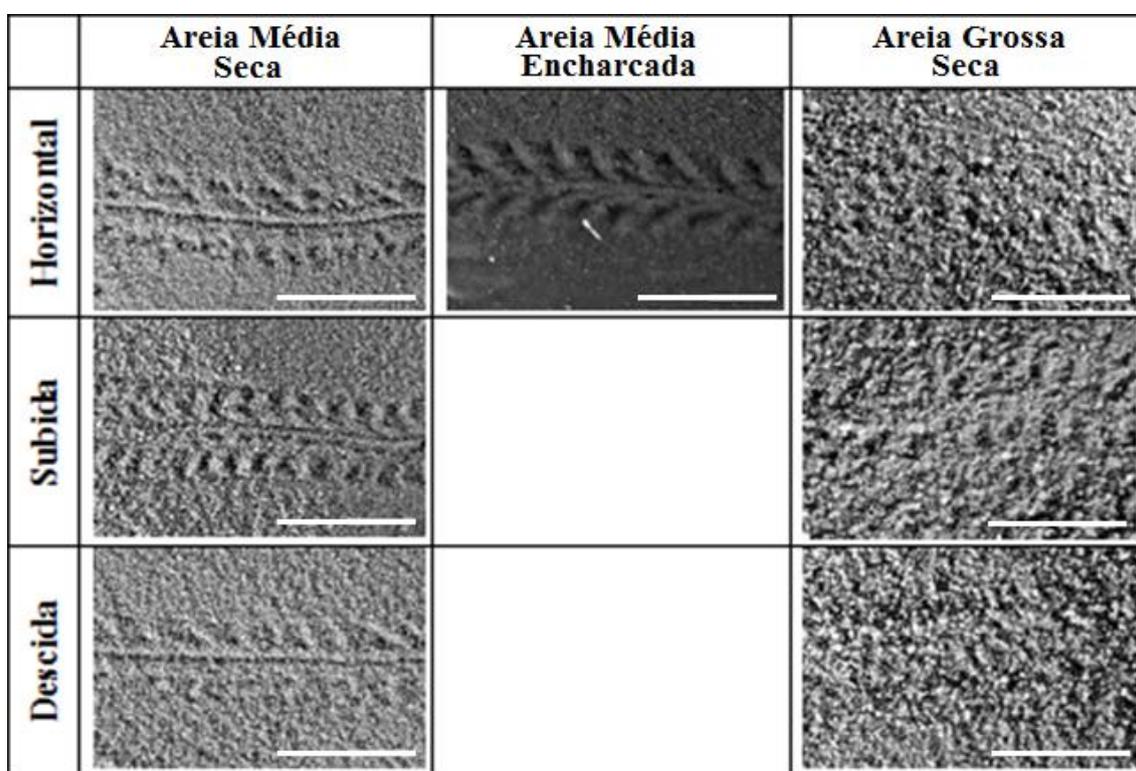
Sobre a areia grossa seca, no plano horizontal, o besouro de chifres maior deixou marcas pouco profundas, com dois a três pares de pegadas visíveis, com formato circular ou elipsoide e pouco arrastadas, em um padrão triangular com simetria alternada e sem um rastro central.

No plano inclinado, na descida o animal deixou poucas marcas, sendo estas apenas formas alongadas e assimétricas formados pelas pernas sendo arrastadas. As marcas alongadas apontam na direção do movimento e algumas são formadas por sobreposição das pegadas. Na subida é possível ver uma trilha formada por três pares de pegadas nítidas, com simetria alternada, sendo os dois primeiros pares circulares ou elipsoides e o terceiro

mais alongado e é possível ver pequenas impressões circulares formadas pelo abdômen do animal no centro da trilha.

#### 4.2.7. Armadillidae

Na areia média seca, no plano horizontal, o isópode deixou um rastro bem nítido, com simetria oposta, composto por várias pegadas de formato alongado ou elipsoide, muito próximas e com muita sobreposição, e um rastro central contínuo formado pelo arraste do abdômen do animal (Figura 16).



**Figura 16.** Rastros de *Armadillidae* sp. resultantes de experimentos realizados em diversos substratos e inclinações. A direção do movimento em todos os casos é da esquerda para a direita. Escala 1 cm.

No plano inclinado, na descida, o rastro é semelhante ao do plano horizontal, porém muito menos nítido, sendo difícil de reconhecer as pegadas individuais, mas com um rastro central claro. Na subida, o rastro é mais nítido e profundo e é possível ver as pegadas claramente, com um formato levemente alongado e com simetria oposta. O rastro central nesse caso se torna duas linhas contínuas, formados pelos urópodes na extremidade do abdômen do isópode.

Na areia encharcada é possível ver um rastro nítido apenas quando o animal ficou completamente submerso. Nesse rastro é possível ver várias pegadas alongadas, com simetria oposta e com pouca sobreposição, e um rastro central formado por duas linhas intermitentes, formadas pelos apêndices na extremidade do abdômen do animal.

Na areia grossa seca, na horizontal é possível ver apenas duas fileiras paralelas de pegadas bem próximas e de formato circular, com um pouco de sobreposição e nenhum rastro central. No plano inclinado, na descida as pegadas individuais ficam difíceis de serem identificadas, formando apenas dois rastros paralelos, formados pelas pernas sendo arrastadas pela areia. Na subida o rastro é muito semelhante ao do plano horizontal, sendo apenas mais profundo e um pouco mais nítido, com duas fileiras paralelas de pegadas circulares.

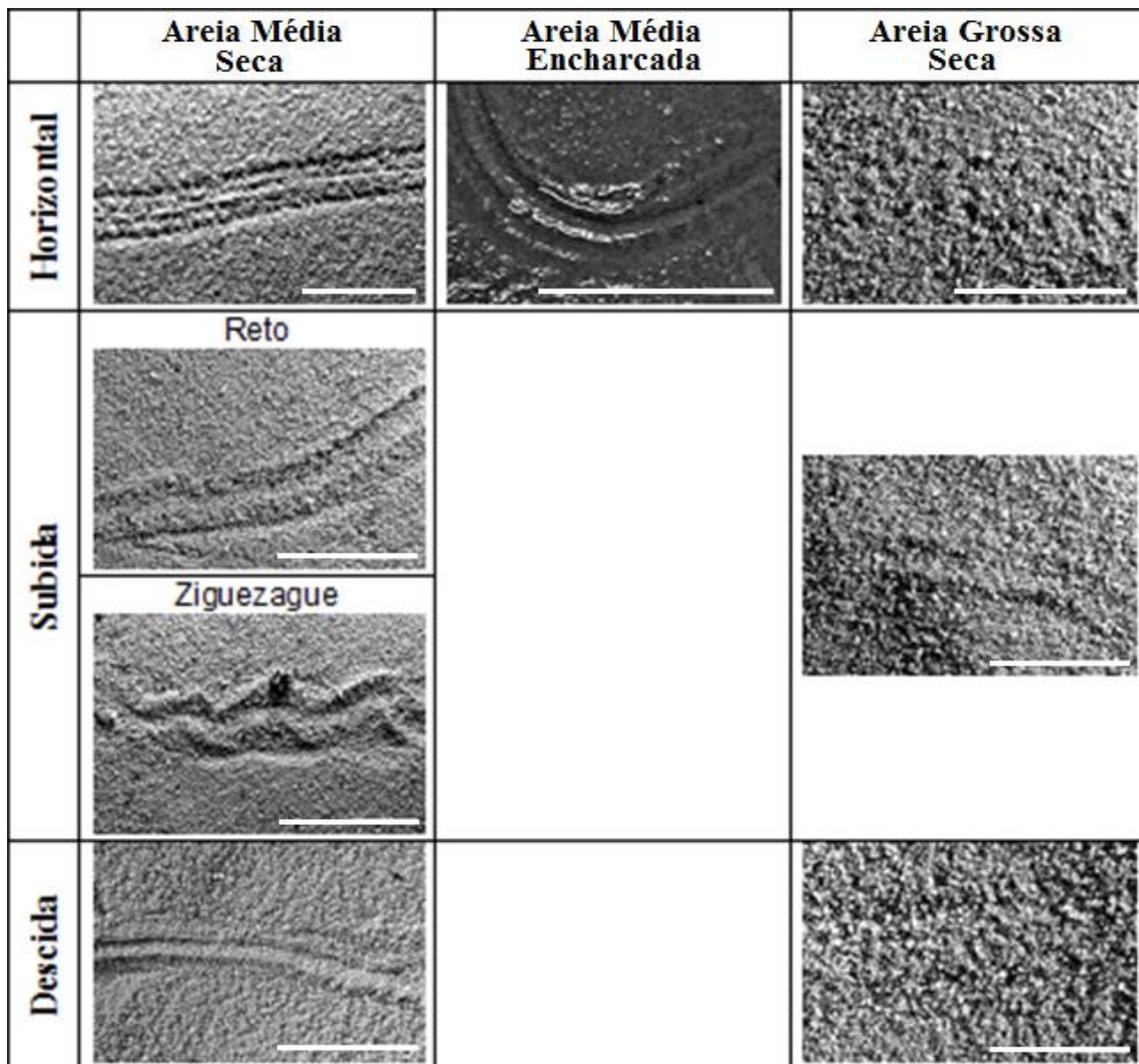
#### **4.2.8. Chelodesmidae**

Sobre a areia média seca, na posição horizontal, é possível ver dois rastros paralelos e simétricos com várias pegadas circulares, com muita sobreposição, e três rastros centrais, sendo que apenas o do meio é formado pelo corpo do animal, e os outros dois também são formados pelas pernas (Figura 17). No plano inclinado, na descida, o animal se movimenta lentamente, arrastando suas pernas pela areia. Assim, fica difícil visualizar as pegadas individuais, sendo possível ver apenas dois rastros paralelos contínuos pelo substrato, sem nenhum rastro central.

No plano inclinado, na subida foi possível registrar duas formas de locomoção, que deixaram rastros completamente diferentes. A primeira foi a em ziguezague, onde o animal se inclinava para a direita e para a esquerda sucessivamente enquanto subia pelo substrato. Desta forma, o diplópode fazia muito menos esforço e subia mais rapidamente. Os rastros formados foram duas faixas paralelas oscilantes, com poucas pegadas visíveis, de formato mais alongado, que geralmente aparecem no lado correspondente à direção que o animal seguia. A outra forma foi seguindo em linha reta, mas isto exigiu muito esforço e era muito mais lento. É possível ver nesta forma dois rastros

paralelos e simétricos, com algumas pegadas de formato alongado bem distintas, que provavelmente se tratam da sobreposição de várias pegadas.

Na areia grossa seca, o animal não deixou nenhum rastro no plano horizontal ou na descida. Porém, para subir no plano inclinado o diplópode se esforçou muito mais, principalmente por não conseguir usar a locomoção em ziguezague, o que resultou em um rastro sutil. Neste rastro é possível ver apenas duas linhas paralelas intermitentes, muito fracas e sem nenhuma pegada evidente.



**Figura 17.** Rastros de *Chelodesmidae* sp. resultantes de experimentos realizados em diversos substratos e inclinações. A direção do movimento em todos os casos é da esquerda para a direita. Escala 1 cm.

Na areia média encharcada, o diplópode teve muita dificuldade para se movimentar, quando o fez, o animal deixou um rastro com duas linhas

paralelas, compostas por várias pegadas muito próximas e sobrepostas, sendo possível identificar, com alguma dificuldade, algumas pegadas individuais de formato alongado. O rastro central é um relevo contínuo paralelo às pegadas.

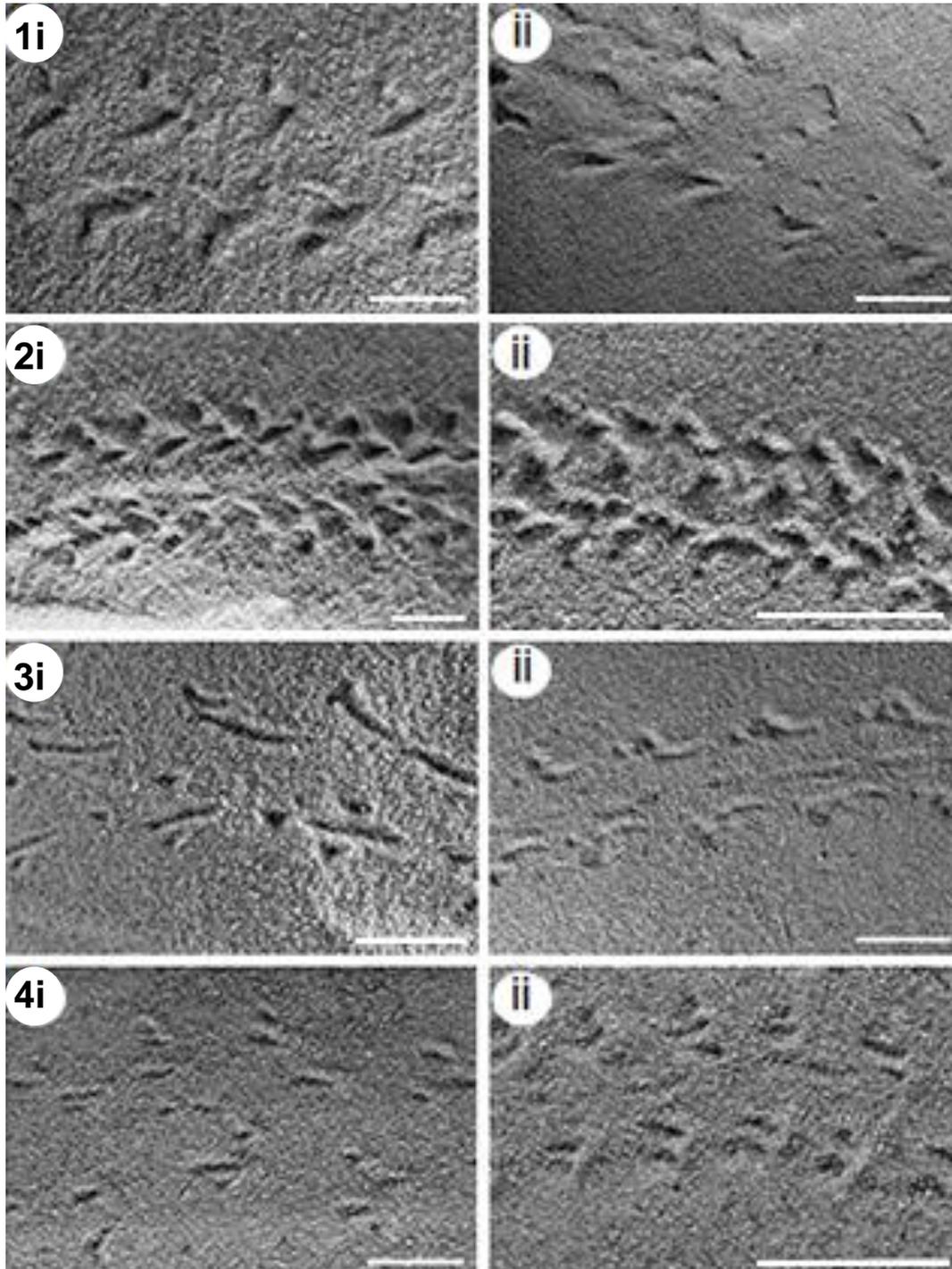
## 5. Discussão

### 5.1. Semelhanças entre os rastros de animais modernos

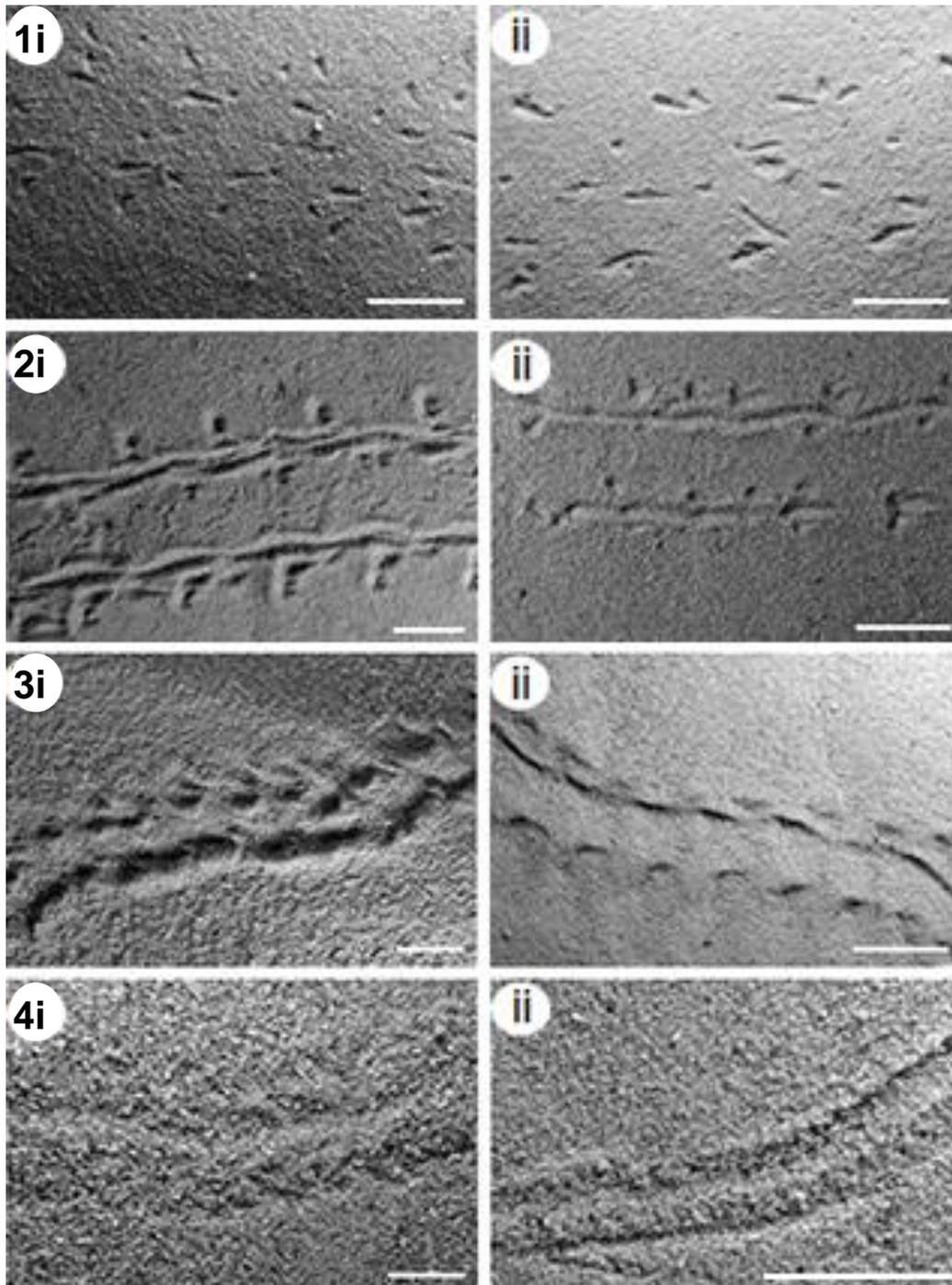
Embora seja plausível que alguns animais da mesma classe possam deixar rastros semelhantes, as aranhas, escorpiões e opiliões são morfologicamente muito diferentes e seus mecanismos de locomoção são completamente distintos. Os resultados deste estudo mostraram como os rastros deixados por estes e outros animais podem mudar drasticamente, dependendo de fatores como tipo de substrato, umidade, inclinação do terreno e nível de estresse do animal. Assim, em situações diferentes, alguns aracnídeos geraram rastros semelhantes entre si e semelhantes aos dos outros artrópodes utilizados no estudo, como é evidenciado nas Figuras 18, 19 e 20.

McKee (1947) notou em seus experimentos que pequenos invertebrados, como aranhas, escorpiões e milípedes falharam em deixar impressões em qualquer coisa a não ser areia completamente seca, e em inclinações de não mais do que 12 graus. Isso se mostrou plausível na maioria das vezes. Porém, alguns resultados mostram que nem sempre este é o caso, pois mesmo com o substrato inclinado a 30 graus, alguns pequenos invertebrados foram capazes de deixar rastros ao caminharem por ele, tanto descendo quanto subindo.

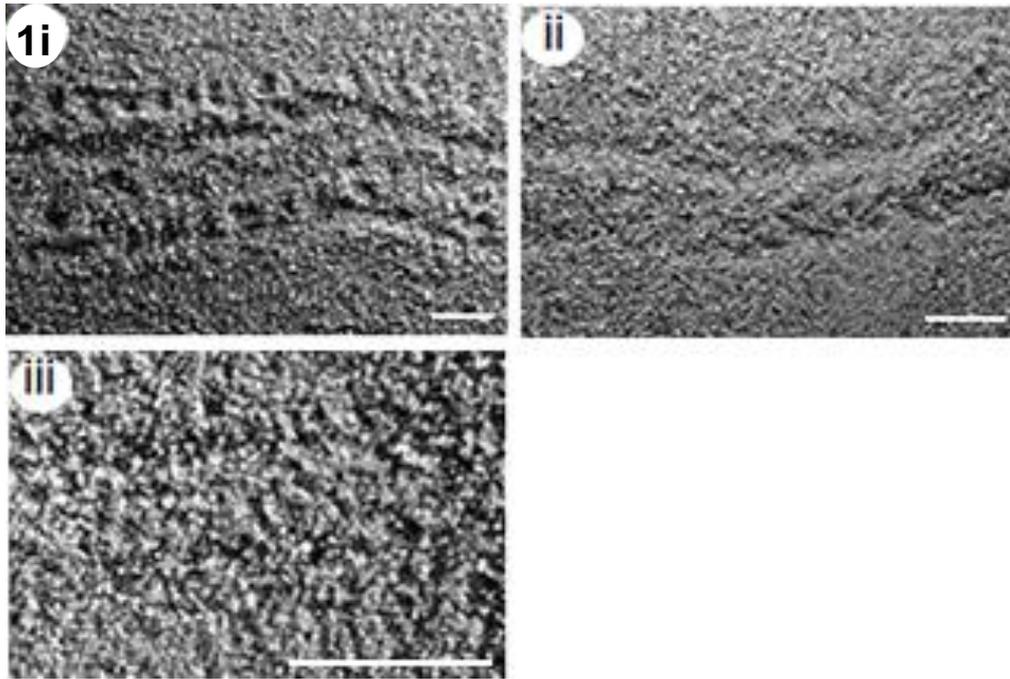
As duas espécies de aranhas utilizadas neste experimento produziram traços muito diferentes uns dos outros. Isso porque, como visto anteriormente, a aranha marrom deixa rastros semelhantes aos dos opiliões (Figura 18.4), provavelmente devido ao seu pequeno peso e por suas pernas serem muito finas. Mas, na Figura 19.1 há uma grande semelhança entre os rastros da aranha marrom e o de um escorpião, embora os deste último sejam claramente mais profundos e espessos. A semelhança entre os aracnídeos também pode ser vista na Figura 18.1 e 18.3. Isso mostra que, embora seus mecanismos de locomoção possam ser diferentes, o fato dos aracnídeos terem uma morfologia semelhante faz com que em certas ocasiões, estes deixem rastros que podem ser confundidos com os de outros aracnídeos, sendo muito difícil em alguns casos analisar e afirmar com certeza que tal rastro pertence a um certo gênero de aracnídeos.



**Figura 18.** Comparações de rastros semelhantes de artrópodes modernos. **1,** (i) *Lycosa* sp. subindo rapidamente na areia média seca; (ii) Gonyleptidae (fêmea) descendo na areia média seca. **2,** (i) *Lycosa* sp. subindo com calma na areia média seca; (ii) Passalidae andando na horizontal na areia média seca. **3,** (i) *Lycosa* sp. descendo na areia média seca; (ii) *Tityus serrulatus* (menor) andando na horizontal na areia média seca. **4,** (i) *Loxosceles* sp. descendo na areia média seca; (ii) *T. serrulatus* (menor) subindo em curva na areia média seca. Escala 1 cm.



**Figura 19.** 1(i) *Loxosceles* sp. andando na horizontal na areia média seca; (ii) Gonyleptidae (fêmea) andando na horizontal na areia média seca. 2, (i) *Oryctes* sp. maior andando na horizontal na areia média seca; (ii) *T. serrulatus* (maior) andando na horizontal na areia média seca. 3, (i) Passalidae descendo na areia média seca; (ii) *T. serrulatus* (maior) subindo na areia média seca. 4, (i) *T. serrulatus* (maior) subindo na areia grossa seca; (ii) Chelodesmidae subindo na areia média seca. Escala 1 cm.



**Figura 20. 1,** (i) *Oryctes* sp. (menor) andando na horizontal na areia grossa seca; (ii) *T. serrulatus* (maior) subindo na areia grossa seca; (iii) Armadillidae descendo na areia grossa seca. Escala 1 cm.

Além disso, em muitas ocasiões outros artrópodes com morfologias completamente diferentes também podem deixar rastros muito semelhantes aos dos aracnídeos. Os dois tipos de insetos utilizados neste experimento deixaram rastros semelhantes aos dos aracnídeos nas Figuras 18.2, 19.2, 19.3 e 19.4. Mesmo tendo um par de pernas a menos que os aracnídeos, além de outras grandes diferenças morfológicas, estes insetos podem deixar rastros muito semelhantes aos destes. Até mesmo artrópodes com morfologias drasticamente diferentes das dos aracnídeos, como um isópode e um diplópode, deixaram rastros semelhantes aos de escorpiões na Figura 19.3 e 20.1. Isto ocorre porque o escorpião neste caso estava em um substrato composto de areia grossa, em uma inclinação, assim seu esforço foi maior e suas pegadas ficaram sobrepostas.

Estes dados mostram que em certas ocasiões é muito difícil atribuir um rastro a um tipo particular de artrópode, pois quando o animal faz mais esforço e as pegadas ficam mais sobrepostas, como ocorre no plano inclinado, principalmente no movimento de subida, os padrões ficam muito semelhantes para diferenciá-los até mesmo entre classes distintas, como aracnídeos e diplópodes.

## 5.2. Diferenças nas formas de locomoção de um mesmo organismo

Em alguns casos, os animais alteraram sua locomoção por motivos diversos. Algumas dessas situações já foram mostrados anteriormente, como a *Lycosa* sp. que apresentou duas formas de locomoção na subida no plano inclinado na areia média seca, uma caminhando lentamente e outra correndo sobre o substrato, deixando poucas marcas (Figura 8). Outro caso foi o do *Tityus serrulatus* maior, que na descida na areia média seca deslizou sobre a areia para descer com mais facilidade (Figura 12). O *T. serrulatus* menor também mostrou duas formas de locomoção para subir no plano inclinado na areia média seca, uma fazendo uma curva, que exigiu menos esforço e foi mais eficiente, e uma em linha reta, onde este aproveitou a proximidade da parede da bandeja para se firmar melhor na areia (Figura 10). Mas, dois outros casos de alteração na forma de locomoção também foram registrados neste estudo, como mostrado na Figura 21.

Na Figura 21.1 está registrado um comportamento de fuga de uma *Loxosceles* sp. Neste caso, ao se encontrar ameaçada, a aranha saltou durante a descida, tentando fugir ou atacar aqueles que conduziam o estudo. Isto gerou uma trilha com uma pequena alteração, compostas por impressões e marcas aleatórias de suas pegadas e corpo durante o salto, seguido por algumas impressões de seu corpo ao rolar durante a aterrissagem. Caso isto fosse encontrado em um registro fóssil, poderíamos supor diversos motivos para a formação deste rastro em peculiar, desde mudança de umidade do substrato, presença de obstáculos ou algum tipo de deslize durante uma descida. Mas neste caso foi uma ação comportamental de defesa, algo difícil de encontrar no registro fóssil, principalmente pela grande quantidade de interpretações.



**Figura 21.** 1, Registro do salto de uma *Loxosceles* sp. na descida em um plano inclinado de areia média seca, em um movimento de direita para esquerda. 2, *Tityus serrulatus* maior andando próximo à borda da bandeja na areia média seca no plano horizontal, em um movimento de esquerda para direita. Escala 1 cm.

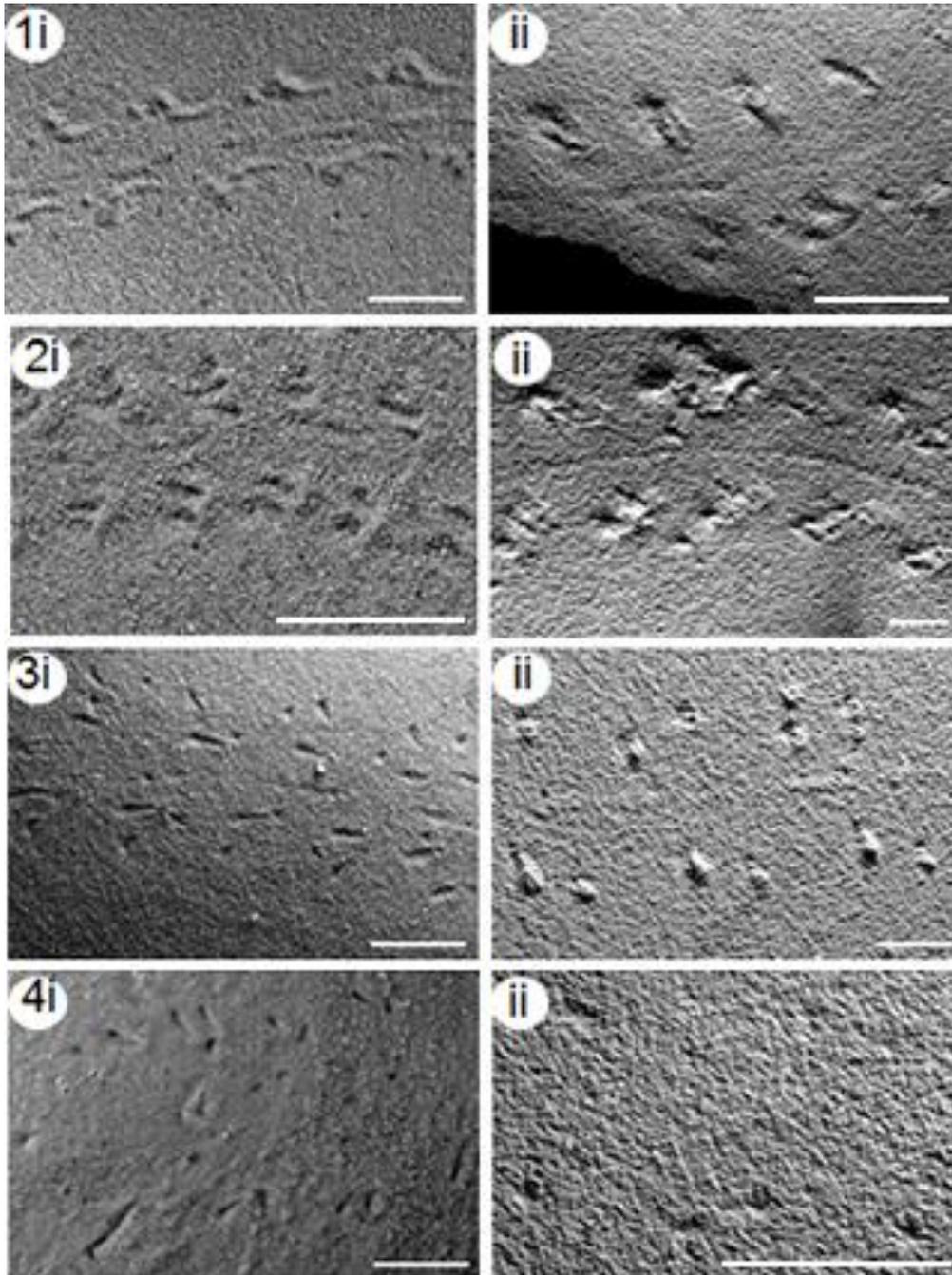
Na Figura 21.2, podemos ver a trilha do *T. serrulatus* maior caminhando encostado à borda da bandeja. Por não conseguir esticar suas pernas completamente, a trilha ficou completamente assimétrica, pois do lado esquerdo as pegadas ficaram muito mais sobrepostas e arrastadas. Algo semelhante pode ser visto na Figura 19.7 (ii), onde há uma pequena aglomeração de pegadas do lado direito da pista, embora não tanto quanto o do exemplo acima. Portanto, é possível que o comportamento de andar próximo a uma rocha, árvore, galho, etc., cause este tipo de locomoção. Estes dados mostram que é muito importante fazer várias repetições durante os experimentos neocicológicos, pois o animal pode se comportar de modos diferentes a cada vez, fornecendo dados valiosos para o estudo de icnologia.

### 5.3. Comparação com o material fóssil

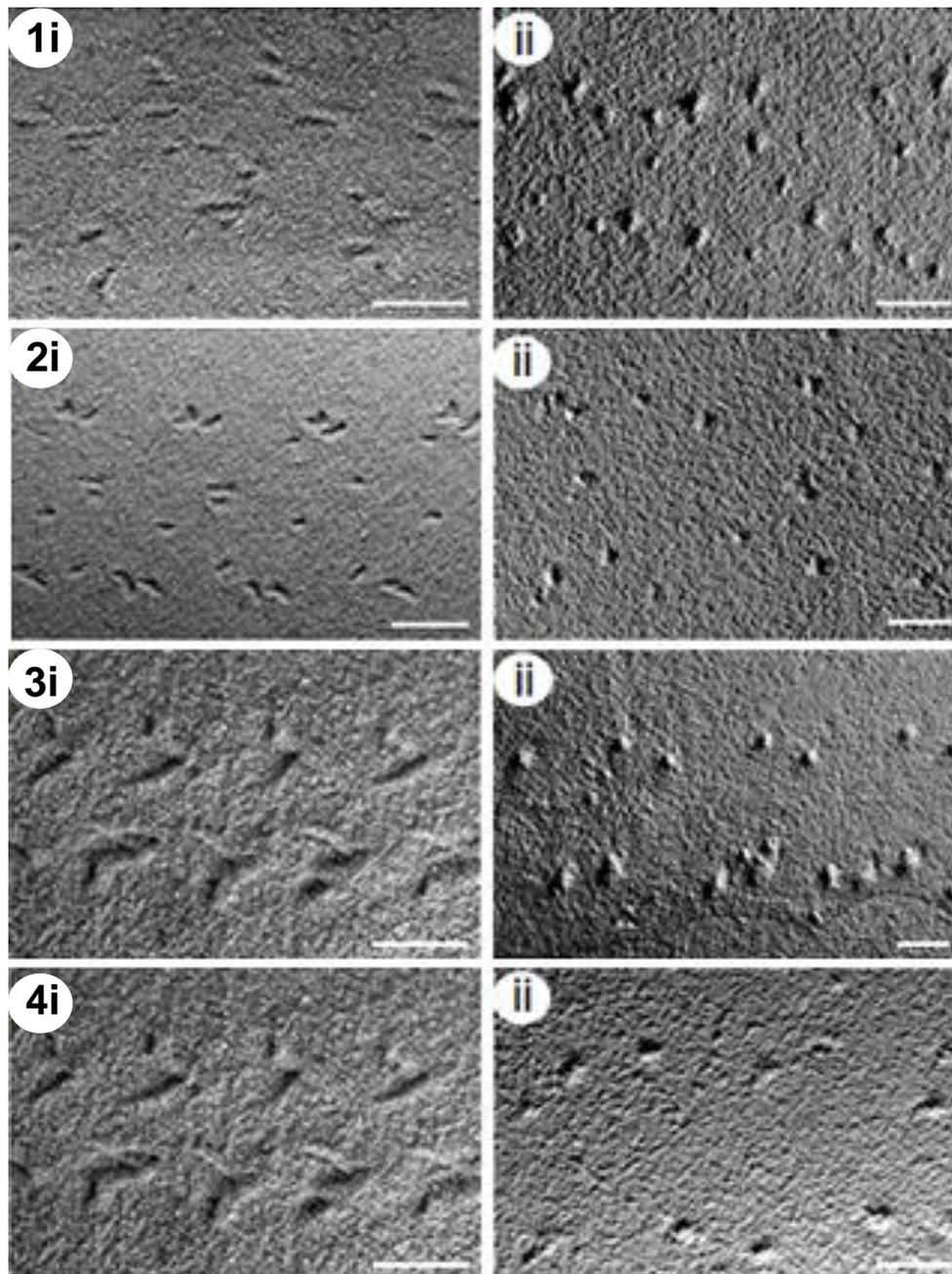
Os experimentos deste trabalho forneceram resultados muito semelhantes ao material fóssil depositado na coleção de paleontologia do Laboratório de Paleoecologia e Paleoicnologia do Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva (DEBE) da UFSCar. Várias das lajes com icnofósseis atribuídos a aracnídeos são muito semelhantes, pois apresentam o mesmo icnogênero, e por este motivo alguns rastros obtidos nos experimentos se repetiram nas comparações. Alguns dos icnofósseis não apresentam rastros perfeitos, então algumas comparações podem não ser tão semelhantes visualmente.

A grande maioria dos icnofósseis utilizados no estudo é atribuída ao icnogênero *Octopodichnus* (Gilmore, 1927). Este está representado nas Figuras 22.4 (ii), 23.1 (ii), 23.2 (ii), 23.3 (ii), 23.4 (ii), 24.1 (ii), 24.2 (ii), 24.3 (ii), 24.4 (ii) e 25.1 (ii). Na Figura 22.4, o rastro moderno que mais se assemelhou ao rastro fóssil da laje MPA-302, foi o deixado pelo opilião macho na areia média encharcada. Porém, dificilmente havia opiliões no Paleodeserto Botucatu, já que estes preferem locais escuros e úmidos na atualidade. Portanto, é muito mais provável que este rastro tenha sido formado por outro aracnídeo, já que como mostrado anteriormente, em algumas ocasiões os aracnídeos podem deixar rastros semelhantes, mesmo possuindo padrões de locomoção diferentes.

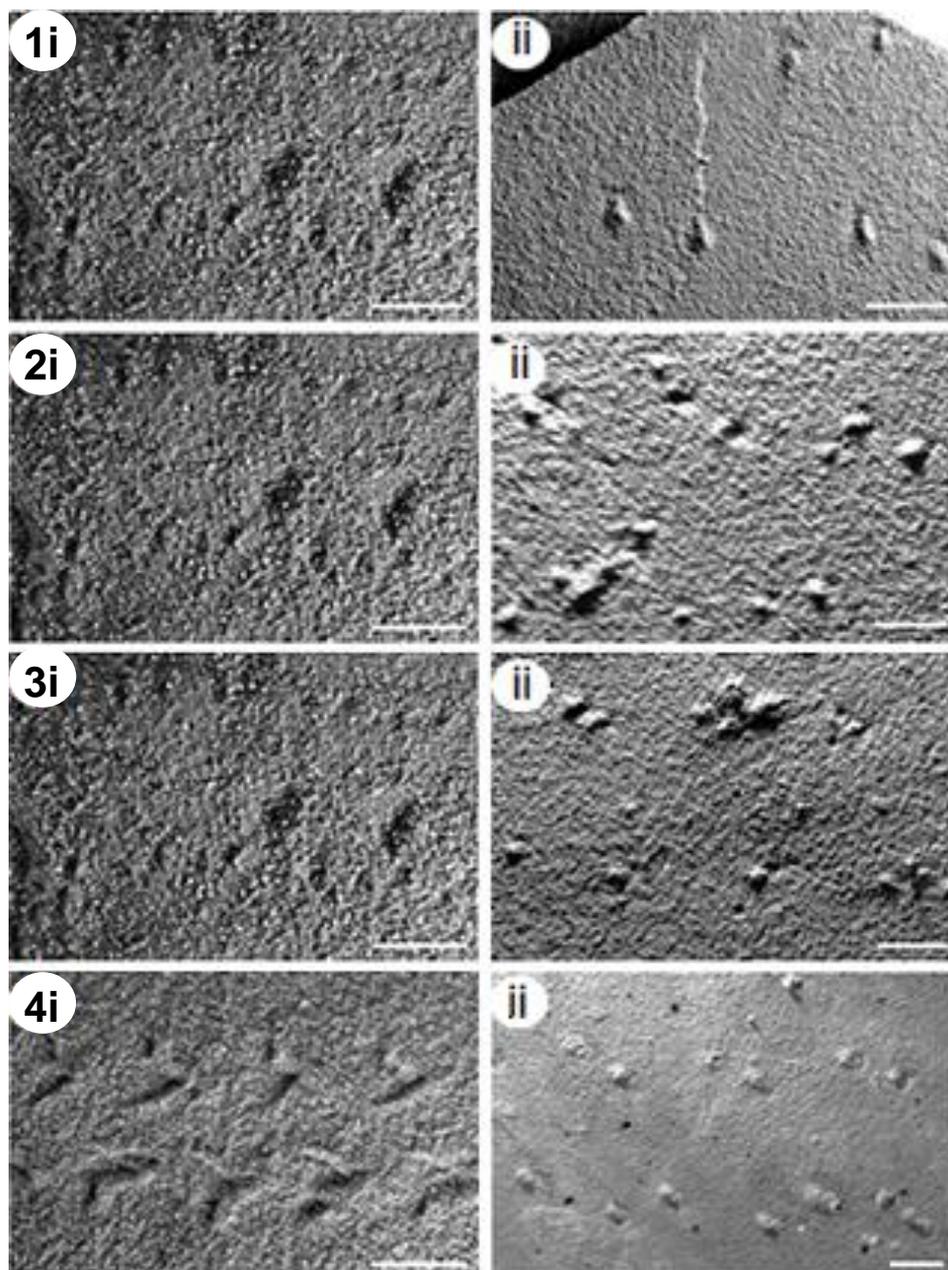
Na Figura 23.2 também foi utilizado um opilião como exemplo. Neste caso o ambiente aparenta ser exatamente o mesmo, um plano horizontal com areia média seca. Na Figura 23.3 (ii), apenas as pegadas de dois pares de pernas foram bem preservados no icnofóssil (laje MPA-303, pista 2), o que indica que o animal estava escalando um plano inclinado. O exemplo moderno mais próximo neste caso foi o da aranha de jardim subindo rapidamente, mas seus rastros estão mais arrastados do que no icnofóssil. Isso indica que o animal produtor do fóssil era mais pesado e com pernas maiores, sendo capaz de se locomover sem arrastá-las pelo substrato.



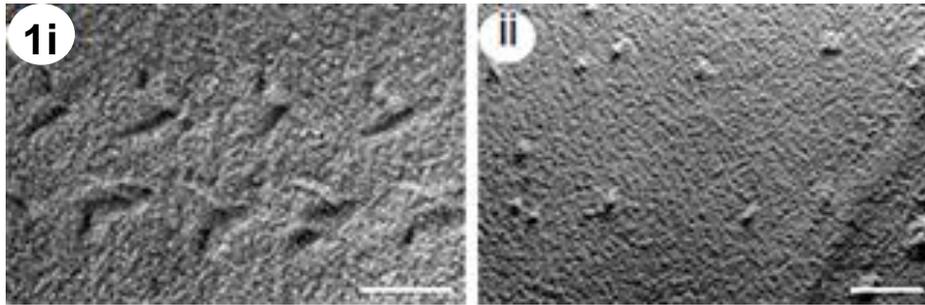
**Figura 22.1.** (i) Rastro do *Tityus serrulatus* (menor) na horizontal na areia média seca; (ii) Laje MPA-300, com icnofóssil atribuído ao icnogênero *Paleohelcura*. **2.** (i) Rastro do *T. serrulatus* (menor) subindo o plano inclinado fazendo uma curva na areia média seca; (ii) Laje MPA-301, seção em curva da pista atribuída ao icnogênero *Paleohelcura*. **3.** (i) Rastro da *Loxosceles* sp. na horizontal na areia média seca; (ii) Laje MPA-301, seção reta da pista atribuída ao icnogênero *Paleohelcura*. **4.** (i) Rastro do Gonyleptidae (macho) na areia média encharcada; (ii) Laje MPA-302, com pista atribuída ao icnogênero *Octopodichnus*. Escala 1 cm.



**Figura 23.** 1, (i) Rastro da *Loxosceles* sp. descendo na areia média seca; (ii) Laje MPA-303 (pista 1), atribuída ao icnogênero *Octopodichnus*. 2, (i) Rastro do Gonyleptidae (macho) na horizontal na areia média seca; (ii) Laje MPA-303 (pista 2), atribuída ao icnogênero *Octopodichnus*. 3, (i) Rastro da *Lycosa* sp. subindo com pressa na areia média seca; (ii) Laje MPA-041 (pista 1), atribuída ao icnogênero *Octopodichnus*. 4, (i) Rastro da *Lycosa* sp. subindo com pressa na areia média seca; (ii) Laje MPA-042 (pista 1), atribuída ao icnogênero *Octopodichnus*. Escala 1 cm.



**Figura 24.** 1, (i) Rastro do Gonyleptidae (macho) subindo na areia grossa seca; (ii) Laje MPA-041 (pista 2), atribuída ao icnogênero *Octopodichnus*. 2, (i) Rastro do Gonyleptidae (macho) subindo na areia grossa seca; (ii) Laje MPA-042 (pista 2), atribuída ao icnogênero *Octopodichnus*. 3, (i) Rastro do Gonyleptidae (macho) subindo na areia grossa seca; (ii) Laje MPA-054 (pista 1), atribuída ao icnogênero *Octopodichnus*. 4, (i) Rastro da *Lycosa* sp. subindo com pressa na areia média seca; (ii) Laje MPA-049, com pista atribuída ao icnogênero *Octopodichnus*. Escala 1 cm



**Figura 25. 1,** (i) Rastro da *Lycosa* sp. subindo com pressa na areia média seca; (ii) Laje MPA-054 (pista 2), atribuída ao icnogênero *Octopodichnus*. Escala 1 cm.

O icnofóssil apresentado na Figura 23.4 (ii) (laje MPA-042) é muito semelhante ao da Figura 23.3 (ii), que representa uma *Lycosa* sp., mas este mostra pegadas ocasionais de outros pares de pernas. Isso provavelmente indica que a inclinação não era tão grande, afinal as pegadas também estão menos profundas.

Os icnofósseis na Figura 24.1 (MPA-041), 24.2 (MPA-042) e 24.3 (MPA-054) são muito semelhantes, todos apresentando a mesma icnoespécie do icnogênero *Octopodichnus*. O rastro dos experimentos realizados neste trabalho que mais se assemelhou a estes três icnofósseis foi o de um opilião subindo na areia grossa. Os animais produtores dos fósseis provavelmente estavam subindo em um plano inclinado.

Na Figura 24.4 (laje MPA-049), o rastro fóssil é muito bem preservado, sendo possível identificar três e até quatro pares de pernas. O exemplo dos experimentos que mais se assemelhou a isso foi o da aranha de jardim subindo na areia média seca, porém, esta deixou um rastro mais sobreposto e arrastado. O animal produtor do fóssil era provavelmente um aracnídeo com um tamanho maior e pernas maiores, andando em um plano horizontal sem arrastar suas pernas pelo substrato.

Já o icnofóssil da Figura 25.1 (laje MPA-054), onde o rastro é muito leve, sendo possível identificar apenas um par de pernas claramente, se assemelha mais ao rastro da aranha subindo em areia seca, o que indica que o animal produtor deste rastro estava em um movimento de subida, mas este era maior e com pernas mais longas, conseguindo se movimentar sem arrastá-las pelo substrato.

Na Figura 23.1 (ii) (laje MPA-303), é possível ver pegadas de quatro pares de pernas, com bastante sobreposição. Porém, este padrão pode ter sido

causado pela sobreposição de uma segunda pista de um animal da mesma espécie. Neste caso, o rastro dos experimentos que mais se aproximou do icnofóssil foi o de uma aranha marrom descendo em areia média seca. As pegadas aparentemente assimétricas e aleatórias encontradas no material fóssil podem indicar que o animal estava em uma descida íngreme, e que este precisou se locomover de uma forma incomum para conseguir chegar ao seu destino.

Na Figura 22.1 (ii) (laje MPA-300), temos um rastro atribuído ao icnogênero *Paleohelcura*. Como o esperado, o rastro moderno mais semelhante foi o de um escorpião, neste caso o escorpião-amarelo menor andando na horizontal na areia média seca. Isto indica que o animal estava no mesmo substrato, mas que provavelmente era maior e mais pesado, deixando um rastro central contínuo ao invés de intermitente como no exemplo moderno, e com pegadas menos arrastadas.

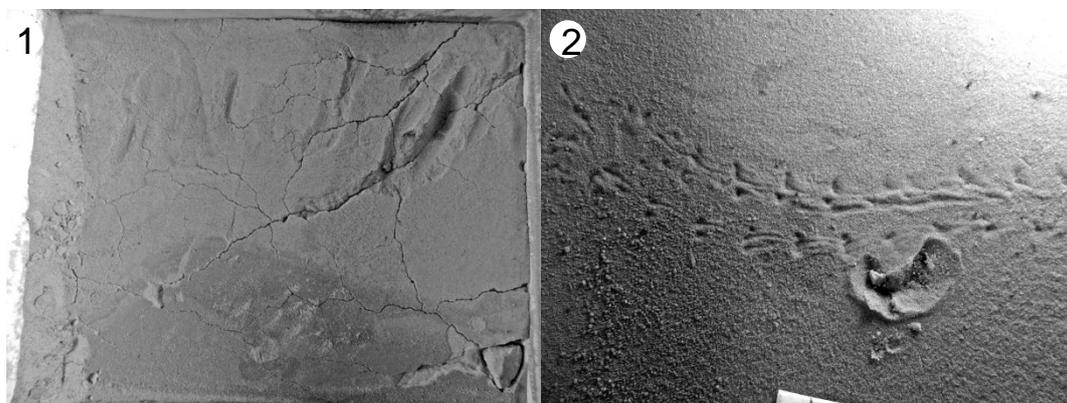
Na Figura 22.2 (ii) (laje MPA-301), observamos outra amostra do icnogênero *Paleohelcura*. em uma pista curva. O escorpião amarelo menor deixou uma trilha muito semelhante ao subir no plano inclinado fazendo uma curva. Isso indica que este movimento de curva é utilizado para que os escorpiões subam planos íngremes com mais facilidade. Esta mesma pista mais adiante se torna reta, como pode ser visto na Figura 22.3 (ii). Isto somado ao fato das pegadas se tornarem menos profundas e mais afastadas indica que este segmento da trilha foi feito em um plano mais horizontal, e o rastro moderno mais semelhante foi o de um opilião, pois seu primeiro par de pernas ao ser arrastado no substrato deixa um rastro central parecido com o rastro característico do icnogênero *Paleohelcura*. Isto comprova novamente que a inclinação do substrato pode alterar significativamente o padrão dos rastros de um artrópode.

#### **5.4. Aspectos preservacionais do ambiente**

Após os experimentos neoicnológicos, foram identificadas algumas informações importantes com relação aos aspectos preservacionais do ambiente. Na areia média seca, as pegadas ficavam muito bem definidas, mas um vento leve era o suficiente para desfazer a trilha, dependendo de seu

tamanho e profundidade. Ao cobrirmos a areia seca com mais areia, a pegada era completamente desfeita, sendo impossível descobri-la novamente. Quando a areia média estava úmida ela ficava compactada e mais resistente, o que impossibilitou os pequenos artrópodes de deixarem rastros. Ao fazermos pegadas artificiais com uma pinça, os rastros ficam perfeitamente preservados, e se quando estes eram cobertos com areia seca, eles podiam ser descobertos e se mantinham praticamente intactos.

Isso não significa que a areia seca nunca preserve pegadas, pois se estas fossem feitas nas dunas no lado protegido do vento, estas poderiam se manter por muito tempo e até se compactarem com a umidade do ambiente ao longo do tempo, mesmo em ambientes desertos. Porém as pegadas na areia úmida possuem uma possibilidade muito maior de serem conservadas. Após os experimentos com a areia encharcada, a bandeja com o material foi colocado na parte externa do laboratório para secar. Ao secar, a areia ficou compactada e mais resistente, porém, ao levantar a bandeja, a areia se partiu, formando várias rachaduras, como pode ser visto na Figura 26.1.



**Figura 26. 1,** Areia média seca após ser encharcada. **2,** Areia média quase seca com pegadas do *Tityus serrulatus* de tamanho maior (3 cm) feitas quando esta estava encharcada.

Para analisar este mecanismo de preservação de pegadas, o *Tityus serrulatus* maior utilizado nos experimentos foi colocado para caminhar sobre a areia média encharcada, diretamente no local onde ela ficaria para secar, pois qualquer movimento da água era o suficiente para desfazer todo o rastro. Após alguns dias secando, o resultado pode ser visto na Figura 26.2. As pegadas ficaram firmes e compactadas, podendo ser facilmente cobertas e descobertas

com areia seca. Enquanto a areia secava, um besouro pousou próximo da trilha do escorpião, formando a grande marca claramente visível na imagem. Após secar, outro besouro foi colocado para andar novamente sobre a areia, e esta ficou sem nenhuma marca, fora algumas pequenas rachaduras. Este é um ótimo mecanismo para preservar pegadas, principalmente a de pequenos artrópodes, que poderiam não resistir ao tempo de outra maneira.

Outra informação importante que os experimentos forneceram com relação à preservação de pegadas é que, em planos inclinados, os aracnídeos e até mesmo os insetos, se apoiam principalmente nos dois pares de pernas posteriores para se locomoverem, seja para escalar a inclinação ou parar impedir que eles deslizem ou rolem pela duna. Isso faz com que estes pares de pernas deixem pegadas mais profundas e visíveis, enquanto as anteriores ficam mais leves e difíceis de distinguir. Isso explica o motivo de muitos icnofósseis de artrópodes, principalmente os dos icnogêneros *Paleohelcura* e *Octopodichnus* não apresentarem todos os pares de patas descritos em suas definições. Geralmente no caso destes icnogêneros há um ou dois pares de pegadas faltando, e a inclinação é interpretada como um dos fatores responsáveis por isto.

## 6. Conclusões

Os experimentos conduzidos neste estudo trouxeram dados muito importantes com relação à preservação e formação de rastros de artrópodes. É possível inferir a existência de umidade e a textura do solo à época de formação dos rastros em muitos icnofósseis apenas comparando-os com os rastros de animais modernos, e, em alguns casos, podemos até mesmo inferir sobre a inclinação do substrato.

Por serem animais da mesma classe, os aracnídeos, os escorpiões e as aranhas, e possivelmente alguns outros, possuem uma morfologia semelhante, e principalmente o fato de terem quatro pares de pernas faz com que ambos deixem rastros semelhantes dependendo de vários fatores, incluindo umidade, relevo e textura do solo. Devido a isso, muitos icnofósseis atribuídos a um grupo de aracnídeos poderia na verdade pertencer a outro. Isso ocorre principalmente quando as amostras se tratam de *undertracks* ou “pegadas fantasmas”, quando as marcas de alguns pares de pernas não aparecem.

Além disso, os experimentos mostraram que alguns fatores comportamentais podem afetar o padrão das pegadas, desde uma estratégia para subir ou descer planos inclinados ou até mesmo respostas de defesa contra possíveis ameaças, causando alterações nas pistas que poderiam facilmente ser interpretadas de outra forma. Outra informação importante com relação ao comportamento foi aquele exibido pelo escorpião, pois nem sempre o rastro central produzido por este é formado por sua cauda. Isto nos leva a concluir que o rastro central descrito para o icnogênero *Paleohelcura* não é necessariamente causado pela cauda do escorpião, podendo também ser formado pela parte posterior do abdômen do animal.

Algo que dificulta a identificação de rastros de invertebrados é que em algumas condições, os rastros de artrópodes com morfologias drasticamente diferentes podem ficar muito semelhantes, conforme mostrado nos experimentos neoicnológicos. Geralmente isto ocorre quando os animais precisam subir um plano muito íngreme, ou quando a areia é grossa demais para que todas as pegadas fiquem registradas. Portanto, em alguns casos seria ideal atribuir icnogêneros a grupos mais amplos de artrópodes.

## 7. Referências Bibliográficas

- Appi, V.T.; Astolfi, M.A.M.; Cerqueira, J.R.; Conceição, J.C.J.; Paumer, M.L.; Neto, E.V.S.; Vieira, I.S.; Wolff, S.; Zalán, P.V.; Zanotto, O.A. Análise da Bacia do Paraná, **PETROBRÁS. Rel. interno**, Rio de Janeiro, 1986.
- Archangelsky, M.; Bala, L.O.; Genise, J.F.; Melchor, R.N.; Straneck, R.; Valais, S. Application of neoichnological studies to behavioural and taphonomic interpretation of fossil bird-like tracks from lacustrine settings: The Late Triassic–Early Jurassic? Santo Domingo Formation, Argentina, **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** v. 272, p. 143–161, 2009.
- Assine, M. L. **Aspectos da estratigrafia das seqüências pré-carboníferas da Bacia do Paraná no Brasil**, Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1996.
- Assine, M.L.; Piranha, J.M.; Carneiro, C.D.R. Os paleodesertos Pirambóia e Botucatu. In: Mantesso Neto V., Bartorelli A., Carneiro C.D.R., Brito-Neves B.B. orgs. 2004. **Geologia do Continente Sul-Americano: Evolução da obra de Fernando Flávio Marques de Almeida**. São Paulo: Ed. Beca.p. 77-93. (Cap. 5). 2004
- Balistieri, P.R.M.N.; Lavina, E.L.C., Netto, R.G.; Silveira, D.M. Ichnological signatures of shallow freshwater lakes in the glacial Itararé Group (Mafra Formation, Upper Carboniferous–Lower Permian of Paraná Basin, S Brazil), **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 272, p. 240-255, 2009.
- Barth, F.G.; Gorb, S.N. Locomotor behavior during prey-capture of a fishing spider, *Dolomedes plantarius* (araneae: araneidae): galloping and stopping, **The Journal of Arachnology**, v. 22, p. 89-93, 1994.
- Braddy, S.J. e Briggs, D.E.G. New Lower Permian nonmarine arthropod trace fossils from New Mexico and South Africa, **Journal of Paleontology**, v. 76, p.546–557, 2002.
- Brady, L. F. Tracks in the Coconino Sandstone compared with those of small living arthropods, **Journal of Paleontology**, v. 2, p. 32-34, 1939.
- Brady, L.F. Invertebrate tracks from the Coconino Sandstone of northern Arizona, **Journal of Paleontology** 21, 466–472, 1947.

- Brady, L.F. A new species of *Paleohelcura* Gilmore from the Permian of northern Arizona. **Journal of Paleontology** 35, 201–202, 1961.
- Brownell, P.; Polis, G. Scorpion biology and research, **New York: Oxford University Press**, 431 p, 2001.
- Buatois, L.A.; Genise, J.F.; Mángano, M.G.; Taylor, T.N. The ichnologic record of the continental invertebrate invasion: evolutionary trends in environmental expansion, ecospace utilization, and behavioral complexity, **Society for Sedimentary Geology**, v. 13, p. 217-240, 1998.
- Campbell, K.A.; Gregory, M.R.; Martin, A.J. Compound trace fossils formed by plant and animal interactions: Quaternary of northern New Zealand and Sapelo Island, Georgia (USA), **Fossils and Strata**, v. 51, 2004.
- Carvalho, I.S.; Fernandes, A.C.S. Invertebrate ichnofossils from the Adamantina Formation (Bauru Basin, Late Cretaceous), Brazil, **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 9, ed. 2, p. 211-220, Maio/Agosto, 2006.
- Davis, R.B.; Braddy, S.J.; Minter, N.J. The neoichnology of terrestrial arthropods, **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 2007.
- Donovan, Stephen K., ed. (1994). *The Palaeobiology of Trace Fossils*. John Wiley & Sons.
- Fairchild, J.M. e Hasiotis, S.T., Terrestrial and aquatic neoichnological laboratory experiments with the freshwater crayfish *Orconectes*: Trackways on media of varying grain size, moisture, and inclination: **PALAIOS**, v. 26, p. 790–804, 2011.
- Fernandes, A.C.S., Guimarães Neto, R., Carvalho, I.S. O icnogênero *Taenidium* na Formação Botucatu. **Anais da Academia brasileira de Ciências**, 60(4): 493, 1988.
- Fernandes, L.A.; França, A.B.; Melo J.H.G.; Milanil E.J.; Souza P.A. Bacia do Paraná, **B. Geoci. Petrobras**, Rio de Janeiro, v. 15, n. 2, p. 265-287, maio/nov. 2007.
- 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. Rio de Janeiro, RJ, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Instituto de Geociências, **Tese de Doutorado**, 198p, 2005.

- Genise, J.F.; Bedatou, E. e Melchor, R.N. Terrestrial crustacean breeding trace fossils from the Cretaceous of Patagonia (Argentina): paleobiological and evolutionary significance. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v.264, p.128-139, 2008.
- Gesicki, A.L.D. **Evolução diagenética das Formações Pirambóia e Botucatu (Sistema Aquífero Guarani) no Estado de São Paulo**, Tese de doutoramento, Universidade de São Paulo, Instituto de Geociências, Programa de Pós-Graduação em Geologia Sedimentar, São Paulo, 2007.
- Gilmore, C.W. Fossil footprints from the Grand Canyon, **Smithsonian Miscellaneous Collections** 77, 1–41, 1926.
- Gilmore, C.W. Fossil footprints from the Grand Canyon: second contribution. **Smithsonian Miscellaneous Collections** 80, 1–78, 1927.
- Leonardi, G. On the discovery of an abundant ichno-fauna (vertebrates and invertebrates) in the Botucatu Formation s.s. in Araraquara, São Paulo, Brazil. **Anais da Academia brasileira de Ciências**, 52(3): 559-567, 1980.
- Leonardi, G. Novo icnogênero de Tetrápode Mesozóico da Formação Botucatu, Araraquara, SP. **Anais da Academia brasileira de Ciências**, 53(4): 793-805, 1981.
- Lockley, M.G.; Rainforth, E.C. Tracking life in a lower Jurassic desert: Vertebrate tracks and other traces from the Navajo sandstone, Museum of Northern Arizona Bulletin, **The Continental Jurassic**, 1996.
- Manton, S.M. The evolution of arthropodan locomotory mechanisms, Part 11, Habits, morphology and evolution of the Uniramia (Onychophora, Myriapoda, Hexapoda) and comparisons with Arachnida, together with a functional review of uniramian musculature, **Journal of the Linnaean Society**, v.53, p.257-375, 1973.
- McKee, E. D. An investigation of the light-colored, cross-bedded sandstones of Canyon de Chelly, Arizona, **American Journal of Science**, 28:219-233, 1934.
- McKee, E.D. Experiments on the development of tracks in fine, cross bedded sand, **Journal of Sedimentary Petrology**, v.7, -.23-28, 1947.
- Milani, E. J. **Evolução Tectono-Estratigráfica da Bacia do Paraná e seu Relacionamento com a Geodinâmica Fanerozóica do Gondwana Sul-Occidental. Tese de doutorado, Instituto de Geociências – UFRGS**, 255 p, 1997.

- Milani, E.J.; Melo, J.H.G.; Souza, P.A.; Fernandes, L.A. & França, A.B. Bacia do Paraná. In: Milani, E.J.; Rangel, H.D.; Bueno, G.V.; Stica, J.M.; Winter, W.R.; Caixeta, J.M. & Pessoa Neto, O.C. (Eds.). *Bacias Sedimentares Brasileiras - Cartas Estratigráficas*, **Boletim de Geociências da Petrobras**, Rio de Janeiro, 15(2): 265-287, 2007.
- Minter, N.J., Krainer, K., Lucas, S.G., Braddy, S.J., Hunt, A.P. Palaeoecology of an Early Permian playa lake trace fossil assemblage from Castle Peak, Texas, USA. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** 246, 390–423, 2007.
- Montanheiro, F.; Artur, A.C.; Boggiani, P.C.; Gesicki, A.L.; Montanheiro, T.J.; Negri, F.A. Investigação tecnológica de arenitos silicificados da Formação Botucatu (NE do Paraná) para uso como rocha de revestimento, **Geociências**, São Paulo, v. 30, n. 2, p. 237-251, 2011.
- O'Brien, L.J.; Braddy, S.J., e Radley, J.D. A new arthropod resting trace and associated suite of trace fossils from the Lower Jurassic of Warwickshire, England, **Palaeontology**, v. 52, p. 1099–1112, 2009.
- Polis, G. A. The biology of scorpions, **Stanford: Stanford University Press**, 587p, 1990a.
- Polis, G. A. The biology of scorpions, **Stanford: Stanford University Press**, p. 247-293, 1990b.
- Ross, J.L.S. Os fundamentos da geografia da natureza, **Geografia do Brasil**, 5.ed, São Paulo: EDUSP, 2005.
- Sadler, C.J. Arthropod Trace Fossils from the Permian De Chelly Sandstone, Northeastern Arizona, **Journal of Paleontology**, Vol. 67, No. 2 , pp. 240-249, 1993.
- Shultz, J.W. Walking and surface film locomotion in terrestrial and semi-aquatic spiders, **The Journal of Experimental Biology**, v. 128, p. 427-444, 1987.
- Silva, D.R.A. Aplicação de métodos radiométricos (Rb-Sr e Sm-Nd) na análise de bacias sedimentares - o exemplo da Bacia do Paraná, **Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande Do Sul, Instituto de Geociências**, Porto Alegre, 2006.
- Toepelman, W. C. e Rodeck, H. G. Footprints in the late Paleozoic red beds near Boulder, Colorado, **Journal of Paleontology**, v. 10, p. 660-662, 1936.

Vail, P.R.; Mitchum, R. M.; Thompson, S. Seismic stratigraphy and global changes of sea level, part 3: relative changes of sea level from coastal onlap, *Seismic stratigraphy: applications to hydrocarbon exploration*, **Tulsa: American Association of Petroleum Geologists**, p. 63-81. (AAPG. Memoir, 26), 1977.

Zalán, P. V.; Wolff, S.; Astolfi, M. A. M.; Vieira, I. S.; Conceição, J. C. J.; Neto, E. V. S. & Marques, A. 1990. The Paraná basin, Brazil. In: Leighton, Kolata, OLTZ & Eidel (Eds.), **Interior cratonic basins**, AAPG Memoir 51, p. 681-708.

## 8. Anexos

**Legendas:** HAMS = Plano horizontal, areia média seca; DAMS = Descida, areia média seca; SAMS = Subida, areia média seca; HAME = Plano horizontal, areia média encharcada; HAGS = Plano horizontal, areia grossa seca; DAGS = Descida, areia grossa seca; SAGS = Subida, areia grossa seca.

### Anexo 1: Medidas dos rastros da *Loxosceles* sp.

	HAMS	DAMS
Largura da Pista (cm)	1,96	2,39
Distância Entre o Passo Duplo de um Autopódio Fixo (cm)	1,42	1,68

### Anexo 2: Medidas dos rastros da *Lycosa* sp.

	HAMS	DAMS	SAMS
Largura da Pista (cm)	1,52	1,54/3,03*	1,62
Distância Entre o Passo Duplo de um Autopódio Fixo (cm)	1,34	0,57/1,83*	1,45

\*A primeira medida foi tirada na pista em que o animal correu e a segunda na pista em que o animal caminhou.

### Anexo 3: Medidas dos rastros do *Gonyleptidae* sp. fêmea.

	HAMS	DAMS	SAMS
Largura da Pista (cm)	1,95	1,96	1,24
Distância Entre o Passo Duplo de um Autopódio Fixo (cm)	1,30	0,46	2,08

### Anexo 4: Medidas dos rastros do *Gonyleptidae* sp. macho.

	HAMS	DAMS	SAMS	HAME	DAGS	SAGS
Largura da Pista (cm)	2,51	2,50	1,77	2,24	2,46	2,06
Distância Entre o Passo Duplo de um Autopódio Fixo (cm)	1,39	1,14	0,76	1,00	1,12	1,06

### Anexo 5: Medidas dos rastros do *Tityus serrulatus* menor.

	HAMS	DAMS	SAMS	HAME	DAGS	SAGS
Largura da Pista (cm)	1,37	1,46	0,82/1,17*	0,97	1,54	2,70
Distância Entre o Passo Duplo de um Autopódio Fixo (cm)	1,31	1,27	0,40/0,56*	0,52	1,17	0,32

\*A primeira medida foi tirada na porção curva da pista e a segunda na porção reta da pista.

**Anexo 6:** Medidas dos rastros do *Tityus serrulatus* maior.

	HAMS	DAMS	SAMS	HAME	HAGS	DAGS	SAGS
Largura da Pista (cm)	1,73	1,39/1,71*	0,99	2,24	1,72	1,52	2,20
Distância Entre o Passo Duplo de um Autopódio Fixo (cm)	1,64	0,96/0,48*	0,68	1,00	0,78	0,64	0,62

\*A primeira medida foi tirada da pista em que o animal caminhou e a segunda medida foi tirada na pista em que o animal deslizou.

**Anexo 7:** Medidas dos rastros do *Passalidae* sp.

	HAMS	DAMS	SAMS	HAME	HAGS	DAGS	SAGS
Largura da Pista (cm)	0,71	1,64	0,97	0,81	0,90	1,64	1,31
Distância Entre o Passo Duplo de um Autopódio Fixo (cm)	0,31	0,92	0,36	0,49	0,38	0,92	0,42

**Anexo 8:** Medidas dos rastros do *Oryctes* sp. menor.

	HAMS	DAMS	SAMS	HAGS	SAGS
Largura da Pista (cm)	1,80	2,51	1,73	2,70	1,63
Distância Entre o Passo Duplo de um Autopódio Fixo (cm)	0,63	0,65	0,30	0,37	0,22

**Anexo 9:** Medidas dos rastros do *Oryctes* sp. maior.

	HAMS	DAMS	SAMS	HAME	HAGS	DAGS	SAGS
Largura da Pista (cm)	3,26	3,07	2,51	3,67	2,53	2,99	3,32
Distância Entre o Passo Duplo de um Autopódio Fixo (cm)	1,41	2,05	0,93	0,30	1,20	2,12	1,03

**Anexo 10:** Medidas dos rastros do *Armadillidae* sp.

	HAMS	DAMS	SAMS	HAME	HAGS	DAGS	SAGS
Largura da Pista (cm)	0,60	0,61	0,69	0,54	0,50	0,67	0,62
Distância Entre o Passo Duplo de um Autopódio Fixo (cm)	0,17	0,15	0,21	0,30	0,16	-	0,17

**Anexo 11:** Medidas dos rastros do *Chelodesmidae* sp.

	HAMS	DAMS	SAMS	HAME	HAGS	DAGS	SAGS
Largura da Pista (cm)	0,42	0,44	0,47*	0,42	0,41	0,44	0,36

\*A mesma média foi encontrada na pista reta e na pista em ziguezague.

\*\*Não foi possível medir a distância entre o passo duplo de um autopódio fixo em nenhuma pista, pois as pegadas estavam muito próximas e sobrepostas.