

Universidade Federal de São Carlos

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde

Programa de Pós Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

**Um novo icnotáxon de tetrápode para a Formação Botucatu,
Cretáceo Inferior (Neocomiano) do Brasil: aspectos locomotoriais,
preservacionais e paleoecológicos**

Pedro Victor Buck

São Carlos, SP

2016

Universidade Federal de São Carlos

Pedro Victor Buck

**Um novo icnotáxon de tetrápode para a Formação Botucatu, Cretáceo
Inferior (Neocomiano) do Brasil: aspectos locomotoriais,
preservacionais e paleoecológicos**

Trabalho apresentado ao Programa de Pós
Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da
Universidade Federal de São Carlos para
obtenção do título de Mestre em Ecologia e
Recursos Naturais.

Orientador: Prof. Dr. Marcelo Adorna Fernandes

São Carlos

2016

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

B922n Buck, Pedro Victor
Um novo icnotáxon de tetrápode para a Formação Botucatu, Cretáceo Inferior (Neocomiano) do Brasil : aspectos locomotoriais, preservacionais e paleoecológicos / Pedro Victor Buck. -- São Carlos : UFSCar, 2016.
78 p.

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

1. Paleoicnologia. 2. Pegadas fósseis. 3. Mamaliformes. 4. Deserto de dunas. 5. Formação botucatu. 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 Pedro Victor Buck, realizada em 10/08/2016:

Prof. Dr. Marcelo Adorna Fernandes
UFSCar

Prof. Dr. Alexandre Karnebley de Oliveira
UNICEP

Profa. Dra. Fresia Soledad Ricardi Torres Branco
UNICAMP

Agradecimentos

Ao meu orientador Prof. Dr. Marcelo Adorna Fernandes e a Dr^a Luciana Bueno dos Reis Fernandes pela oportunidade, apoio e incentivo.

Ao Programa de Pós Graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPGERN) da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar) pelo auxílio.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa de estudo.

A toda equipe do Laboratório de Paleoecologia e Paleoicnologia (LPP) do Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva (DEBE) da UFSCar pelas discussões e apoio.

A toda equipe do Museu da Ciência Prof. Mário Tolentino pela colaboração.

A Dr^a Deise Dias Rêgo Henriques e a Lilian Alves da Cruz do Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro (RJ) pela possibilidade de visita a coleção de Paleovertebrados e análise de lajes de arenito da Formação Botucatu apresentando icnofósseis.

Dedicatória

Dedico este trabalho:

A todos aqueles que, de alguma forma, contribuíram para a minha formação pessoal e acadêmica, tornando possível a realização deste trabalho.

A minha mãe Isabel Cibele Defavari e ao meu pai José Roberto Buck pelo apoio, carinho e paciência, permitindo assim que eu seguisse um caminho e pudesse ser feliz por trilha-ló, e aos meus avós Mariana Delfino Alves e Idalino Defavari (*in memoriam*).

A todos meus amigos pelo apoio e ótimos momentos de risadas e conversas.

E por fim, a todos aqueles que amam o que fazem e se divertem com o trabalho.

Sumário

Resumo	1
Abstract	3
1. Introdução	5
1.1 Paleoicnologia da Formação Botucatu	10
2. Objetivo geral	13
2.1 Objetivos específicos	13
3. Materiais e métodos	14
3.1 Contexto geológico	14
3.2 Neoicnologia	21
3.2.1 <i>Contexto científico</i>	21
3.2.2. <i>Metodologia utilizada</i>	24
3.3 Descrição icnológica	25
4. Resultados e Discussão	29
4.1 Neoicnologia	29
4.2 Paleoicnologia Sistemática	32
4.3 Aspectos preservacionais e locomotoriais	56
4.4 Paleoecologia da Formação Botucatu	61
5. Conclusões	69
6. Referências Bibliográficas	71

Lista de Figuras

Figura 1. Esquema representativo dos possíveis modos de ocorrência dos icnofósseis nas camadas sedimentares.

Figura 2. Estratigrafia da Formação Botucatu para o território brasileiro (Modificado de Francischini et al. 2015).

Figura 3. Localização da Bacia do Paraná, evidenciando a área de ocorrência da Formação Botucatu no estado de São Paulo, Brasil. Retirado de Fernandes, 2005.

Figura 4. Pedreira São Bento, Araraquara – SP. A. Imagem panorâmica, Janeiro de 2016; B-C. Depósito de dunas característicos da Formação Botucatu, Abril de 2004. C. Retângulo branco segmentado indicando a superfície onde o holótipo LPP-IC-0001 foi coletado.

Figura 5. Estruturas sedimentares não-biogênicas que indicam a presença de umidade e água disponível durante a deposição da Formação Botucatu, Araraquara. A-B. Crateras de impacto formadas por pingos de chuva; C. *Ripples* de adesão; D. Gretas de contração. Todas as amostras foram coletadas na Pedreira São Bento. Escalas em centímetros.

Figura 6. Parâmetros morfológicos e locomotoriais mensurados para os modos de locomoção cursorial (A) e saltatorial (B). Comp: comprimento; Larg: largura; Larg. ext: largura externa; PO: passo oblíquo; PD: passo duplo; ÂdP: ângulo de passo; DHP: distância horizontal entre os pés; DVP: distância vertical entre os pés; DHM: distância horizontal entre as mãos; DVM: distância vertical entre as mãos; DPM: distância entre os conjuntos pé e mão. Modificado de Fernandes, 2005.

Figura 7. Pistas produzidas por *Meriones unguiculatus* em três tratamentos distintos. Em cada tratamento estão evidenciados cinco conjuntos de mãos e pés. A. Descendente; B. Ascendente; C. Horizontal. Escalas em centímetros. Direção do movimento de baixo para cima na imagem.

Figura 8. Lajes contendo pistas de *Brasilichnium elusivum* utilizadas na descrição original (Leonardi, 1980) depositadas no Museu Nacional do Rio de Janeiro. A. Holótipo MNRJ 3902-V; B. 1º Parátipo MNRJ 3903-V. Escalas em centímetros. Direção do movimento da esquerda para a direita.

Figura 9. Holótipo LPP-IC-0001 de *Brasilichnium saltatorium* isp. nov.. A. Visão geral da pista de LPP-IC-0001; B-F. Conjunto de 1 a 5 de mãos e pés, representando a ultrapassagem dos autopódios. Escalas em centímetros. Direção do movimento de baixo para cima.

Figura 10. Parátipos de *Brasilichnium saltatorium* isp. nov.. A. LPP-IC-0003; B. LPP-IC-0004; C. LPP-IC-0009; D. LPP-IC-0005; E. LPP-IC-0011; F. LPP-IC-0006; G. LPP-IC-0013; H. LPP-IC-0014. Escalas em centímetros. Direção do movimento de baixo para cima.

Figura 11. Parátipos de *Brasilichnium saltatorium* isp. nov.. A. LPP-IC-0012; B. LPP-IC-0008; C. LPP-IC-0007. Escalas em centímetros. Direção do movimento de baixo para cima.

Figura 12. Detalhes dos dígitos dos pés de *Brasilichnium saltatorium* isp. nov.. A. Quinta pegada de LPP-IC-0001; B. Sexta pegada de LPP-IC-0003; C. Quarta pegada de LPP-IC-0004; D. Terceira pegada de LPP-IC-0011; E. Primeira pegada de LPP-IC-0011. Notar a presença de quatro dígitos em todas as imagens, e o maior comprimento dos dígitos III e IV em relação aos dígitos II e V. Escalas em centímetros

Figura 13. Estruturas elípticas localizadas posteriormente as marcas dos pés, possivelmente associadas às mãos (setas indicativas). A. Primeiro conjunto de LPP-IC-0009; B. Quinto conjunto de LPP-IC-0009; C. Dois conjuntos de LPP-IC-0013; D. Segundo conjunto de LPP-IC-0014. Notar a baixa qualidade de preservação das pequenas estruturas elípticas em A, B e D, e as curtas distâncias de tais estruturas em relação aos pés. Escalas em centímetros. Direção do movimento de baixo para cima.

Figura 14. Esquema representativo dos dois modos distintos de locomoção em função do comportamento, evidenciando a extrema diferença na configuração autopodial. A. Holótipo MNRJ 3902-V de *Brasilichnium elusivum*; B. Holótipo LPP-IC-0001 de *Brasilichnium saltatorium* isp. nov. Escala: 5 cm. Direção do movimento de baixo para cima.

Figura 15. Possíveis interações tróficas entre os grupos registrados pelos seus icnofósseis para a Formação Botucatu. 1. Coleoptera, por Melissa Broussard. 2. Ornithopoda, por Steveoc 86. 3. Aranha. 4. Escorpião, por Gareth Monger. 5. Mamaliforme, por Michael B. H.. 6. Theropoda, por C. Abraczinskas. Todas as imagens creditadas estão sobre licença: <https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>.

Lista de Tabelas

Tabela 1. Parâmetros morfológicos e locomotoriais das pistas produzidas por *Meriones unguiculatus*. Os dados são apresentados na forma de média seguida do desvio padrão, em centímetros. DPM: distância entre os conjuntos pé/mão.

Tabela 2. Parâmetros morfológicos e locomotoriais das pistas do holótipo MNRJ 3902-V e 1º parátipo 3903-V de *Brasilichnium elusivum*. Os dados são apresentados na forma de média seguida do desvio padrão, em centímetros. ÂdP: ângulo de passo, DPM: distância entre pé/mão.

Tabela 3. Parâmetros morfológicos e locomotoriais das pistas produzidas por *Brasilichnium saltatorium* isp. nov.. Os dados são apresentados na forma de média seguida do desvio padrão, em centímetros. DHP: distância horizontal entre os pés; DVP: distância vertical entre os pés; DHM: distância horizontal entre as mãos; DVM: distância vertical entre as mãos; DPM: distância entre os conjuntos pé/mão.

Resumo

Um novo icnotáxon de tetrápode para a Formação Botucatu, Cretáceo Inferior (Neocomiano) do Brasil: aspectos locomotoriais, preservacionais e paleoecológicos

Pedro Victor Buck

Orientador: Prof. Dr. Marcelo Adorna Fernandes

Os icnofósseis (e.g. pegadas e pistas), objetos de estudo da Paleoicnologia, representam respostas comportamentais da biota. São vestígios produzidos pela atividade de organismos pretéritos e podem ser utilizados para reconstruções paleobiológicas, paleoecológicas e paleoambientais. A Formação Botucatu (Neocomiano) representa um imenso *paleoerg* e é mundialmente conhecida pelo seu registro icnofossilífero, composto por traços de vertebrados (dinossauros e mamaliformes) e invertebrados (coleópteros e aracnídeos). Dentre os vertebrados, destaca-se as pegadas e pistas atribuídas ao icnogênero *Brasilichnium* Leonardi 1981, endêmico de depósitos eólicos e associado a produtores mamaliformes. No presente estudo é descrito um novo icnotáxon, *Brasilichnium saltatorium* isp. nov., com progressão saltatorial em fases, distinta e rara no registro fossilífero, buscando-se entender os aspectos locomotoriais e a paleoecologia da unidade geológica. O novo icnotáxon apresenta variação biológica a nível comportamental, e não preservacional, quando comparado a *Brasilichnium elusivum*, refletindo em uma grande diferença na configuração autopodial das pistas. Foram analisadas no total 12 pistas, com direções ascendente e descendente em relação ao plano inclinado da paleoduna. Foi realizado experimento neoicnológico com a espécie *Meriones unguiculatus*. Nas pistas fósseis, assim como no experimento, as dimensões dos autopódios em direção descendente possuem maiores dimensões, devido

ao maior deslocamento do sedimento, podendo enviesar interpretações sobre o possível produtor por alterar a razão comprimento/largura. Outro parâmetro de mesmo comportamento entre as pistas fósseis e as pistas produzidas em experimento foi a distância entre os conjuntos pé/mão, sendo maior na direção descendente por conta da dinâmica do movimento. Comparativamente a outros icnotáxons que apresentam o movimento saltatorial, *Brasilichnium saltatorium* isp. nov. diferencia-se tanto na morfologia das pegadas quanto na configuração dos autopódios na pista, reiterando a nova descrição aqui realizada. Independente da direção, a locomoção quadrúpede parece ser a regra, mesmo quando as marcas das mãos não estão impressas, possivelmente em virtude da sobreposição dos autopódios e/ou produção das pegadas em subsuperfície. A heteropodia é mais evidente na direção descendente, porém, possui maior grau na direção ascendente. Com base no estudo de desertos atuais, os produtores de *Brasilichnium* provavelmente foram consumidores onívoros oportunistas, adotando a locomoção assimétrica para adquirir velocidade, visando escapar de predadores, perseguir presas, e/ou facilitar a locomoção em planos inclinados. Próximo a Pedreira São Bento, Araraquara, devem ter existido lagoas efêmeras, inferidas em decorrência de episódios pluviais registrados como crateras de impacto no arenito e a abundante icnofauna. Tais ambientes poderiam sustentar a biota da região, intensificando as relações ecológicas nessas áreas e formando comunidades localmente produtivas.

Palavras-chave: *Brasilichnium saltatorium* isp. nov.; pegadas mamaliformes; locomoção saltatorial; icnofóssil; Bacia do Paraná; deserto de dunas.

Abstract

A new ichnotaxon of tetrapod from Botucatu Formation, Early Cretaceous (Neocomian) from Brazil: locomotorial, preservational, and paleoecological aspects

Trace fossils (e.g. tracks and trackways), objects of Paleoichnology studies, represent behavioral responses of biota. They are vestiges produced by biological activity of past organisms and can be used for paleobiological, paleoecological and paleoenvironmental reconstructions. The Botucatu Formation (Neocomian) was an immense *paleoerg* and is known worldwide for its ichnofossiliferous record, comprising traces of vertebrates (dinosaurs and mammal-like tracks) and invertebrates (coleoptera and arachnids). Among vertebrates, are of great importance tracks and trackways from the ichnogenus *Brasilichnium* Leonardi 1981, endemic of aeolian deposits and assign to mammal-like trackmakers. In the present study is described a new ichnotaxon, *Brasilichnium saltatorium* isp. nov., with saltatorial progression in phases, distinct and rare in fossil record, attempting to understanding locomotorial aspects and the paleoecology of the geologic unit. The new ichnotaxon show biological variation in behavioural level, and not in preservational level, when compared to *brasilichnium elusivum*, reflecting a great difference in autopodial configuration on trackways. In total, were analyzed 12 trackways, with upward and downward direction relative to the inclined plane of the paleodune. Neoichnological experiment were conducted with *Meriones unguiculatus*. In the experiment and in fossil trackways, autopodial dimensions are larger in downward direction due to the higher displacement of sediment, and may skew interpretations of the possible trackmaker for change the length/width ratio. Another parameter with the same observation among experiment and fossil trackways is the distance between sets of foot/hand, being greater in the downward direction due to the

movement dynamics. Compared to others ichnotaxa presenting the saltatorial locomotion, *Brasilichnium saltatorium* isp. nov. differs both in morphology of tracks and in the autopodium configuration in trackway, reiterating the new description. Regardless of the direction, the quadruped locomotion appears to be the rule, even when the marks of the hands are not printed, possibly because of the overlap of autopodia and/or production of footprints in the subsurface. Heteropody is most evident in the downward direction, however, it has a higher degree in the upward direction. Based on the study of current deserts, *Brasilichnium* trackmakers probably were opportunistic omnivores consumers, adopting asymmetrical locomotion to get speed. Near the São Bento Quarry, Araraquara, there must have been ephemeral ponds as a result of pluvial episodes recorded as impact craters in sandstone and the abundant ichnofauna. Such environments could support the biota of the region, enhancing the ecological relationships in these areas and forming locally productive communities.

Keywords: *Brasilichnium saltatorium* isp. nov.; mammal-like tracks; saltatorial locomotion; trace fossil; Paraná Basin; sand desert dunes.

1. Introdução

Muitos organismos que viveram no passado geológico da Terra tiveram seus restos corporais preservados nas rochas sob a forma de fósseis (ossos, conchas, carapaças, tecidos moles, etc). Após a morte de um determinado organismo, o potencial para a fossilização de todo, ou partes do seu corpo, é baixa. Durante sua vida, esse mesmo organismo desempenhou diversas atividades, algumas diárias, como, por exemplo, caminhar, se alimentar, produzir excrementos, e algumas com menos frequência, como a reprodução, que podem envolver a construção de estruturas de nidificação e deposição de ovos, ou atividades que envolvam outras espécies, como a predação. Todas essas atividades, assim como nos organismos atuais, produzem um grande número de estruturas (pegadas, fezes, ninhos, ovos, marcas de predação), e, quando preservadas no registro fóssil, são classificadas como icnofósseis (vestígios produzidos pela atividade biológica de organismos fósseis preservados no registro geológico) (Carvalho & Fernandes, 2010).

A Paleoicnologia, uma das subdivisões da Paleontologia, é a ciência que estuda os icnofósseis, que podem ser classificados de acordo com sua natureza em bioturbações (pistas de invertebrados, pegadas de vertebrados, urólitos e estruturas de nidificação), bioerosões (perfurações e orifícios) e estruturas biogênicas (gastrólitos, regurgitólitos, coprólitos e ovos). As bioturbações e as bioerosões são representantes diretas de uma biocenose por ocorrerem *in situ* (no seu próprio local de formação), pois diferentemente dos fósseis corporais, não sofrem transporte (Buatois & Mángano, 2011).

Um aspecto importante dos icnofósseis é sua capacidade de refletir respostas comportamentais da biota, que podem ser associadas com o ambiente em que os organismos viveram. Diversos fatores como viabilidade alimentar, condições

energéticas do meio, tipo de substrato, profundidade da água e granulometria do sedimento influenciam na origem e na diversidade dos icnitos. Essas variações podem influenciar na formação de todo o conjunto de icnofósseis de um dado hábitat, sendo possível realizar reconstruções paleoambientais e paleoecológicas, e determinar as características predominantes, como por exemplo a disponibilidade de oxigênio e/ou umidade no substrato. Com o estudo dos icnofósseis, é possível evidenciar o espectro de comportamentos das assembleias fossilíferas, mostrar o grau em que o sedimento foi retrabalhado pelos organismos, indicar topo e base de camadas, auxiliar nas interpretações paleobiológicas, paleoecológicas e paleoambientais, reconhecer organismos de corpo mole, e, em ambientes em que a formação de fósseis corporais não é favorecida, tornar possível o registro da biota com base nas pistas e trilhas (Carvalho & Fernandes, 2010).

Na Paleoicnologia de tetrápodes, um dos focos de estudo são as pegadas. Estas podem ocorrer de maneira isolada, ou, quando diversas impressões ocorrem em sucessão, em pistas. A ocorrência em pistas possui maior valor, pois informações adicionais, além da morfologia, podem ser acessadas, tornando possível o entendimento sobre padrões locomotoriais dos possíveis produtores. O animal produtor pode ser tanto bípede (marcas dos pés registradas) quanto quadrúpede (marcas dos pés e mãos registradas).

Para que ocorra a formação de uma pegada, é necessário que um ou mais dos autopódios do animal esteja em contato com o substrato, e que o peso exercido pelo corpo seja suficiente para deforma-lo. Esse processo de deformação leva em consideração o peso do animal e a plasticidade, granulometria e teor de água no sedimento, onde quanto mais rígido o substrato, maior o peso necessário para deforma-lo. Quando o processo de caminhar se inicia, as cavidades referentes as pegadas são

produzidas, e para que essas sejam preservadas é necessário que ocorra o preenchimento por sedimentos distintos. Uma vez preenchidas as pegadas, as camadas que as contém podem ser soterradas, e ao longo do tempo sofrer o processo de litificação, o qual irá transformar o sedimento em rocha. Também existe um outro tipo de pegada que pode ser encontrada, as chamadas *undertracks*, que são deformações em camadas inferiores do substrato produzidas pela propagação do peso do animal. Conforme se aprofunda no substrato, menos definidas se tornam as *undertracks* (Thulborn, 1990).

Assim como atualmente, diversos tipos de ambientes também existiram no passado, sendo eles continentais secos e úmidos, marinhos, costeiros, lagos, rios etc. Toda essa diversidade de locais onde os animais se locomoveram possuem particularidades em como as pegadas são formadas e preservadas e na sua qualidade. Por exemplo, a quantidade de umidade no sedimento pode influenciar nos detalhes que podem ser visualizados no pé do animal, onde em areia seca apenas o formato fica registrado, como uma cavidade sem definição, enquanto que em sedimentos lamosos o formato do autopódio e dos dígitos, bem como marcas da pele, podem ficar registrados. A taxa de retrabalhamento do sedimento também é um fator importante na formação e preservação das pegadas, no qual um sedimento que é muito retrabalhado e pisoteado por diversos animais possui um baixo potencial de preservação das pegadas (Laporte & Behrensmeyer, 1980).

Uma vez formadas, preservadas, e encontradas por um pesquisador, as pegadas devem ser identificadas como pertencentes a um determinado icnotáxon ou descritas, caso o material seja inédito. Para tais atividades, existem metodologias (e. g. Leonardi, 1987) que podem ser seguidas e que auxiliam na determinação e interpretação das informações do produtor das pegadas, por exemplo: parâmetros morfológicos e locomotoriais. Assim, aspectos sobre seu modo de vida como locomoção, morfologia

funcional e postura podem ser acessados. A litologia, idade da rocha e o paleoambiente também devem ser levados em conta, permitindo, em um contexto abrangente, o entendimento de quem, quando, como, e onde os icnofósseis foram produzidos.

Na Paleoicnologia, a taxonomia, a nomenclatura, e a sistemática também são importantes, pois os icnofósseis produzidos por organismos podem ser classificados, agrupados e comparados de acordo com suas características e semelhanças. O Código Internacional de Nomenclatura Zoológica reconhece e engloba icnofósseis, sendo sua classificação também binomial e em Latim. Porém, a icnotaxonomia é paralela a taxonomia convencional, onde os nomes científicos são atribuídos a estruturas (icnofósseis), e não aos organismos que as produziram. Devido a isso, confusões podem ocorrer no estudo e na criação de novos icnotáxons, pois o mesmo organismo pode produzir icnofósseis diferentes, enquanto que organismos de espécies diferentes podem produzir icnofósseis muito semelhantes (Buatois & Mángano, 2013).

Quando se trata de pegadas existe uma natureza dupla, podendo estas serem consideradas como fósseis, produzidas em virtude da atividade de animais pretéritos, bem como estruturas sedimentares, uma vez que as pegadas refletem diretamente as condições do substrato (Bertling, 2007). Quando classificadas segundo a icnotaxonomia sistemática, diversos níveis hierárquicos podem ser utilizados para as pegadas fósseis, sendo os mais comuns, a icnoespécie e o icnogênero. A icnofamília é menos utilizada, porém já foi proposta para englobar morfoitpos de pegadas que possuam características morfológicas diagnósticas semelhantes a um nível maior do que o genérico (e.g. Lockley, 2011). O prefixo icno é utilizado para facilitar o reconhecimento da entidade biológica em questão como sendo um icnofóssil.

Bertling (2007) levanta alguns problemas e soluções que permeiam a icnotaxonomia, sendo eles icnogêneros monotípicos, diagnoses muito amplas e a falta

de características precisas, e a existência de holótipos questionáveis e com qualidade de preservação muito baixa. Muitos desses problemas podem ser resolvidos melhorando-se as construções de diagnoses, tornando-as mais específicas e utilizando-se características que possam ser melhor mensuradas e comparadas, e pela reavaliação de holótipos.

Além da classificação icnotaxonômica, existem outras maneiras de classificar os icnofósseis. Estes podem ser classificados segundo o seu modo de preservação em hiporelevo convexo, constituindo o molde, e epirelevo côncavo, sendo o contra-molde (Seilacher, 1953), e segundo sua posição na camada sedimentar, dando-se o nome de *epichnion*, quando o modo de ocorrência é no topo da camada, *hypichnion*, quando ocorre na base, e *endichnion*, quando este ocorre dentro da camada (Figura 1) (Martinsson, 1970).

Um outro tipo de classificação é a proposta por Seilacher (1953), sendo baseada em parâmetros etológicos. Originalmente, esta classificação foi proposta com cinco categorias, sendo icnitos de descanso (*cubichnia*), de habitação (*domichnia*), de alimentação (*fodinichnia*), de pastagem (*pascichnia*), e de locomoção (*repichnia*). Posteriormente, outras categorias foram adicionadas, por exemplo: icnitos de armadilha e cultivo (*agrichnia*), de nidificação (*calichnia*), de equilíbrio (*equilibrichnia*), de escape (*fugichnia*), e de predação (*praedichnia*). Normalmente, as pistas com pegadas contínuas ou descontínuas atribuídas a tetrápodes podem ser consideradas como *repichnia*, pois, independente do comportamento no momento de produção dos icnitos, estas, refletem o movimento do animal, resultado da interação dos apêndices locomotores com o substrato.



Figura 1. Esquema representativo dos possíveis modos de ocorrência dos icnofósseis nas camadas sedimentares.

1.1 Paleoicnologia da Formação Botucatu

A Formação Botucatu, composta por rochas de deposição eólica, é mundialmente famosa pelo seu conteúdo icnofossilífero, compreendendo urólitos (Fernandes et al. 2004) e bioturbações produzidas por vertebrados e invertebrados que viveram em um imenso *paleoerg* depositado durante o início do Cretáceo (Neocomiano) (Renne et al., 1992; Turner et al., 1994). Identificaram-se na Formação Botucatu a presença de rastros fósseis de insetos (coleópteros) e aracnídeos (aranhas e escorpiões), dinossauros Ornithopoda e Theropoda, e animais produtores de pequeno porte com características mamaliformes (*Brasilichnium isp*) (Leonardi et al., 2007), além de troncos atribuídos a coníferas na porção norte no Estado de Minas Gerais, Brasil (Pires et al. 2011). Devido a inexistência de fósseis corporais de animais, detalhes paleobiológicos e paleoecológicos da Formação Botucatu podem apenas ser acessados pelo estudo dos icnofósseis produzidos como consequência da atividade biológica e de estruturas sedimentares não-biogênicas que ficaram preservadas.

Com respeito a isso, a macrorregião que engloba Araraquara e São Carlos, Estado de São Paulo, é de grande importância, pois constitui um dos maiores *hotspots*

de diversidade icnofossilífera da Formação Botucatu (Leonardi & Carvalho, 2002). A região também tem relevância histórica, já que os primeiros registros de icnofósseis na América Latina foram realizados em São Carlos, pelo engenheiro de minas Joviano A. Pacheco em 1911 (Pacheco, 1913), sendo atribuídos a tetrápodes primeiramente por Huene (1931). Dentre os diversos estudos realizados na região, os de Giuseppe Leonardi possuem grande relevância, sendo este pesquisador um dos pioneiros nas interpretações detalhadas desses fósseis e responsável pela descrição do icnogênero *Brasilichnium* (Leonardi, 1981).

Uma das particularidades dos municípios no interior do Estado de São Paulo, como Araraquara e São Carlos, é a presença comum de icnofósseis pelas calçadas devido a utilização do arenito Botucatu na pavimentação de vias públicas (Fernandes & Corrêa, 2007). Embora isso seja positivo, constituindo um museu a céu aberto, por outro lado, a exploração comercial de longa data é responsável pela perda de muito material icnofossilífero, e sua retirada de pedreiras, normalmente sem o acompanhamento de pesquisadores, cria lacunas na determinação estratigráfica das lajes resgatadas.

Dentre as pegadas de tetrápodes presentes na Formação Botucatu, as atribuídas ao icnogênero *Brasilichnium* têm destacada importância, pois representariam o único registro de mamaliformes para o Brasil durante o Eocretáceo. Além de ocorrer em depósitos eólicos do Brasil, rastros atribuídos ao mesmo icnogênero foram descritos em depósitos eólicos do nordeste dos EUA (Lockley & Hunt, 1995) e na Formação Twyfelfontein na Namíbia. Esta última localidade sugere inclusive, a continuidade paleogeográfica do deserto Botucatu na porção africana do Gondwana, sendo esta formação correlacionada com a Formação Botucatu (Porchetti & Wagensonmmer, 2015).

Para a icnoespécie *B. elusivum* observa-se variação de morfotipos com a presença e ausência das marcas das mãos, sendo a condição de homopodia e heteropodia interpretada como uma variação preservacional (Lockley, 2011). As características das pegadas podem ser influenciadas por três fatores distintos: anatomia do pé e mão, movimento dos membros, e condições do substrato. Assim, diversos morfotipos podem ser produzidos por um mesmo animal em virtude de um comportamento diferenciado empregado durante a locomoção, ou por conta de variáveis presentes no substrato, por exemplo, umidade, consistência e inclinação (Falkingham, 2014). Outros morfotipos, todavia, também ocorrem na unidade, mais especificamente na Pedreira São Bento, localizada no município de Araraquara. Porém, em vez de estarem associados a características preservacionais, aparentemente estão ligados ao comportamento do organismo produtor, refletido na configuração dos autopódios na pista. A configuração observada sugere movimento saltatorial em fases, diferente do cursorial, mais comum, e ainda não descrita e interpretada formalmente.

2. Objetivo geral

A partir do material icnofossilífero proveniente da Pedreira São Bento, Araraquara, este trabalho tem por objetivo descrever e interpretar o modo de locomoção saltatorial diferenciado e menos comum, controlado pelo comportamento, e determinar um icnotáxon apropriado que englobe suas variações.

2.1 Objetivos específicos

- Designar um possível icnotáxon com base na morfologia e/ou comportamento.
- Caracterizar os diferentes morfotipos, com base em parâmetros morfológicos e locomotoriais.
- Realizar comparações a icnitos formados por animais atuais através de experimentos neoicnológicos.
- Determinar se espécies diferentes de animais produtores estão envolvidas na formação das pegadas.
- Determinar os aspectos tafonômicos envolvidos na formação das pegadas.
- Realizar inferências paleoecológicas e paleoambientais acerca dos possíveis comportamentos dos animais produtores e do hábitat em que estes viviam.

3. Materiais e métodos

3.1 Contexto Geológico

A Bacia do Paraná possui uma área de aproximadamente 1.500.000 km², alcançando uma espessura total de 7.000 m de rochas sedimentares e magmáticas. Possui forma ovalada com maior eixo nas direções norte-sul. Em sua abrangência, engloba diversos países da América do Sul, como o Brasil, o Paraguai, a Argentina e o Uruguai (Milani et al., 2007). No que diz respeito às suas unidades estratigráficas, são definidas seis Supersequências por Milani et al. (1998) que compreendem intervalos de dezenas de milhões de anos. As Supersequências com rochas sedimentares de idade Paleozoica estão inseridas em um contexto de deposição de transgressões e regressões em decorrência da elevação do nível do mar durante esta Era, sendo elas Rio Avaí (Ordoviciano-Siluriano), Paraná (Devoniano) e Gondwana I (Carbonífero-Eotriássico). Já as Supersequências estritamente Mesozoicas Gondwana II (Meso a Neotriássico), Gondwana III (Neojurássico-Eocretáceo) e Bauru (Neocretáceo) foram depositadas em um contexto continental associadas a rochas ígneas, sem a influência de incursões marinhas.

Para o atual estudo, destaca-se a Supersequência Gondwana III, onde o Grupo São Bento, composto pela Formação Pirambóia (deposição flúvio-eólica) na base, Formação Botucatu (deposição eólica) em porção média, e Formação Serra Geral (derrames basálticos) no topo, se encontra, compreendendo um intervalo temporal que começa no Triássico e se encerra no início do Cretáceo. A Formação Botucatu constitui-se por fácies eólicas de arenitos quartzosos médios a finos e com esfericidade alta, apresentando estratificações cruzadas de médio a grande porte. É caracterizada por um imenso *paleoerg* depositada em contexto continental, com influência de fortes ventos de monções, com dispersão N em sua porção norte e SW em sua porção ao sul (Scherer &

Goldberg, 2007). Com uma área total estimada de 1.300.000 km², ocorre nos Estados brasileiros de São Paulo, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Goiás, Minas Gerais e Rio Grande do Sul, além de unidades correlatas em outros países, como o Uruguai, Paraguai, Argentina e Namíbia.

A idade superior para a Formação Botucatu é estimada em 132 Ma por Renne et al. (1992) por meio de Ar^{40}/Ar^{39} presente nos derrames basálticos da Formação Serra Geral, consequência do grande rifteamento associado à abertura do Oceano Atlântico Sul pela ruptura do paleocontinente Gondwana. Turner et al. (1994) propõe um intervalo de ocorrência para os derrames entre 137 – 127 Ma. A lava avançou sobre o deserto, recobrando as dunas e proporcionando sua conservação. O contato dessas formações é considerado como não discordante e em determinados locais o arenito Botucatu encontra-se entremeado ao basalto Serra Geral indicando a prevalência das condições áridas durante o evento magmático (Scherer, 2002). Inferências sobre o início da deposição do deserto Botucatu, todavia, são motivo de debate. Scherer (2000) estima que o deserto foi depositado em um curto intervalo de tempo, na escala de centenas de milhares de anos, devido a fina espessura da formação e ausência de qualquer supersuperfície dentro da sucessão eólica, bem como do contato superior concordante com a Formação Serra Geral. Este autor situa a formação exclusivamente no Neocomiano (Figura 2). Já Bonaparte (1996) infere uma idade na transição Jurássico-Cretáceo, unicamente com base nos icnofósseis de vertebrados, enquanto que Leonardi & Oliveira (1990), também com base em icnofósseis, atribuem uma idade entre o Triássico Superior e o Jurássico Médio. Com base nas pistas com características mamaliformes derivadas, incluindo o modo de locomoção saltatorial aqui descrito, uma idade no início do Cretáceo, ou no limite Jurássico-Cretáceo, é mais provável.

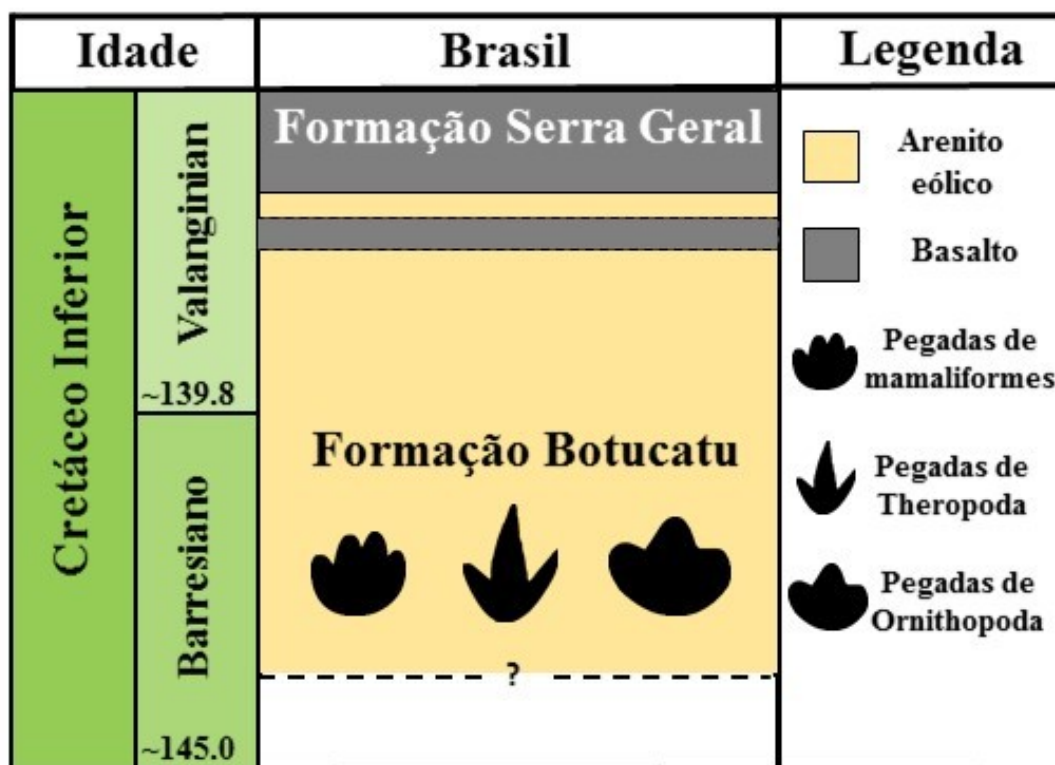


Figura 2. Estratigrafia da Formação Botucatu para o território brasileiro (Modificado de Francischini et al. 2015).

No Estado de São Paulo, o arenito Botucatu aflora em um cinturão interior cruzando o estado na direção NE-SW, aflorando em diversos locais na região de Araraquara e São Carlos (Figura 3). Um dos locais de maior exploração comercial ao longo do tempo do arenito Botucatu foi a pedreira São Bento, localizada no município de Araraquara nas coordenadas 21°49'03.4''S e 48°04'22.9''W, de onde o material aqui analisado teve procedência (Figura 4). Esta consiste em uma paleoduna com 20 m de altura e 100 m de comprimento, exibindo a feição de *foreset* com mergulho médio de 29° e direção S-SW.

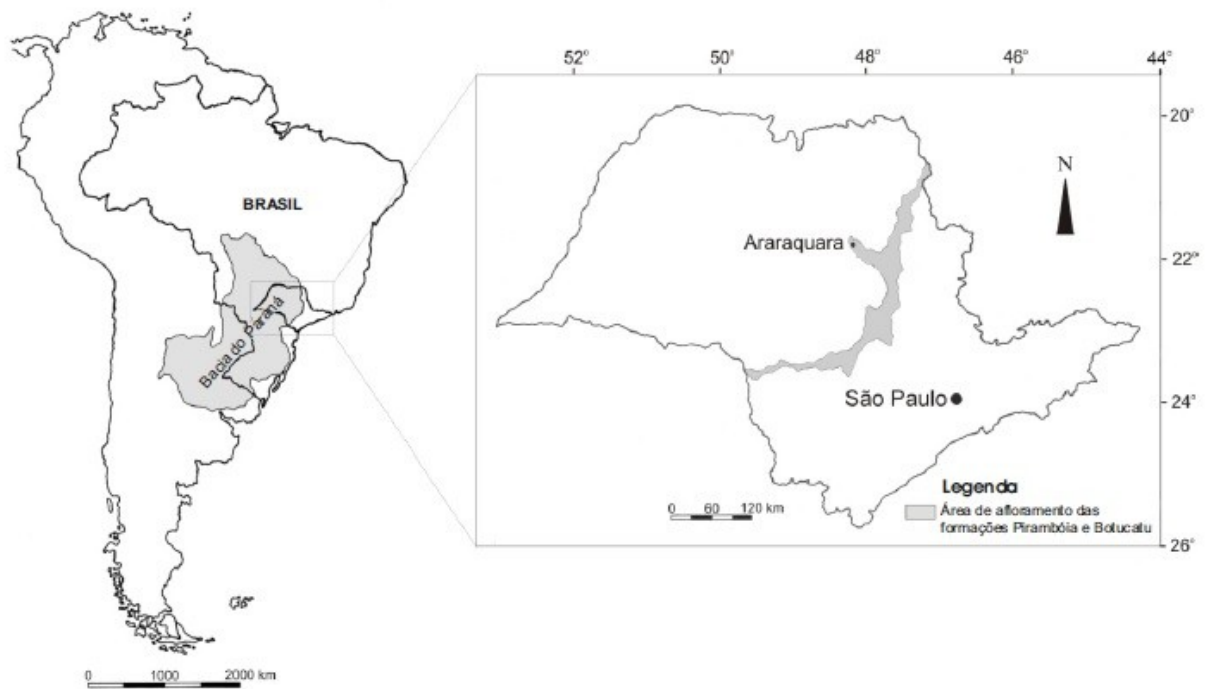


Figura 3. Localização da Bacia do Paraná, evidenciando a área de ocorrência da Formação Botucatu no estado de São Paulo, Brasil. Retirado de Fernandes, 2005.

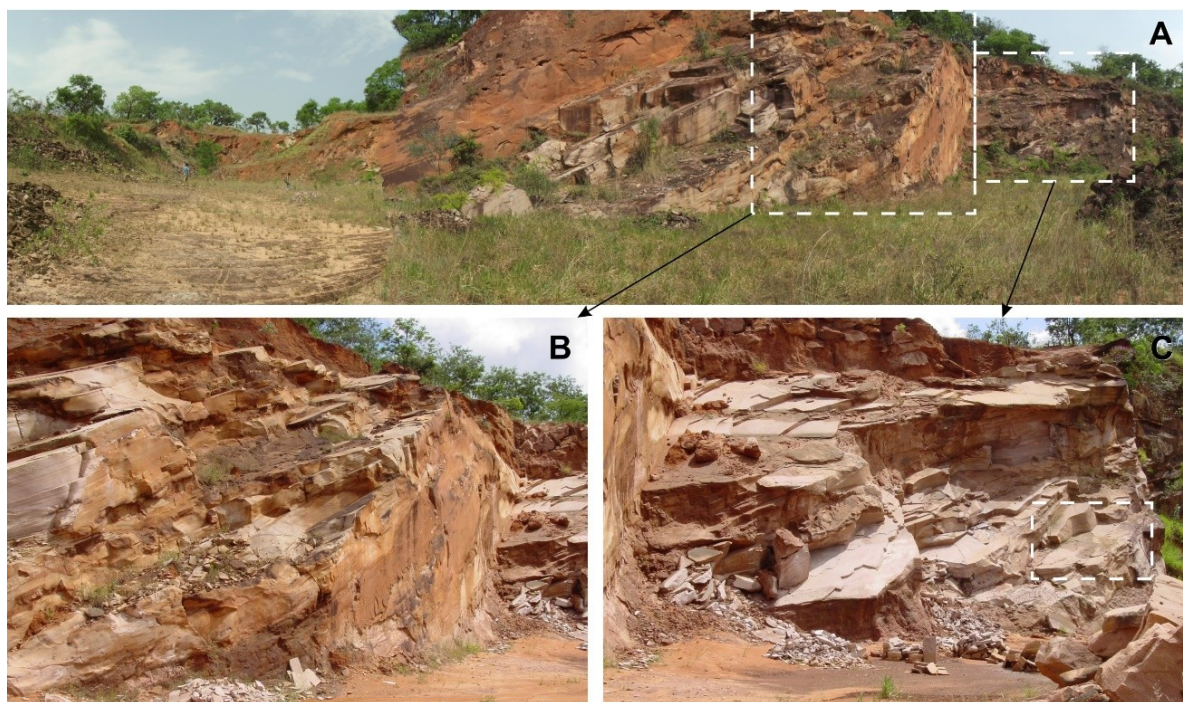


Figura 4. Pedreira São Bento, Araraquara – SP. A. Imagem panorâmica, Janeiro de 2016; B-C. Depósito de dunas característicos da Formação Botucatu, Abril de 2004. C. Retângulo branco segmentado indicando a superfície onde o holótipo LPP-IC-0001 foi coletado.

As muitas décadas de exploração do arenito para fins comerciais, utilizado como revestimento de pavimentação pública e privada, permitiu o resgate de centenas de lajes contendo material icnofossilífero e estruturas sedimentares. Parte desse material está depositada no Laboratório de Paleoecologia e Paleoicnologia da Universidade Federal de São Carlos, tendo sido coletado entre os anos de 1997 e 2006 durante visitas semanais a Pedreira São Bento. As pistas e pegadas normalmente eram encontradas já removidas do contexto estratigráfico original, agrupadas em lotes prontos para serem enviadas para a comercialização. A falta do contexto estratigráfico de lajes de arenito contendo pegadas e pistas impede a determinação exata da posição na paleoduna, não se podendo inferir com exatidão se os animais transitaram pelo local durante toda a deposição ou apenas em intervalos específicos. No entanto, mesmo sem grande parte do contexto estratigráfico registrado, a coleta de todo o material foi de extrema importância, configurando um resgate paleontológico, caso contrário, o conhecimento sobre a fauna da Formação Botucatu seria possível apenas com novas explorações do arenito ou pelo levantamento de calçadas contendo material icnológico.

O paleoambiente da Formação Botucatu, assim como campos de dunas atuais, foi composto por uma paisagem com topografia ondulada, formada por um campo de dunas eólicas de médio a grande porte, com vales interdunas (Talbot, 1985). Seu clima, assim como o de desertos atuais, e com base na escassez do registro fossilífero para a maior parte de sua ocorrência, foi árido, podendo ter sido extremamente seco e quente durante sua deposição, como postulado por Nowatzki & Kern (2000) para o Rio Grande do Sul. No entanto, devido a sua ampla extensão, regimes climáticos diferentes poderiam atuar em áreas distintas, onde um clima mais úmido poderia ocorrer à medida que se afastava do interior do deserto (Talbot, 1985). Para a região de Araraquara, São Paulo, possivelmente uma borda do deserto, estruturas sedimentares não-biogênicas

(Figura 5) indicam a presença de umidade e água disponível na região durante a deposição.

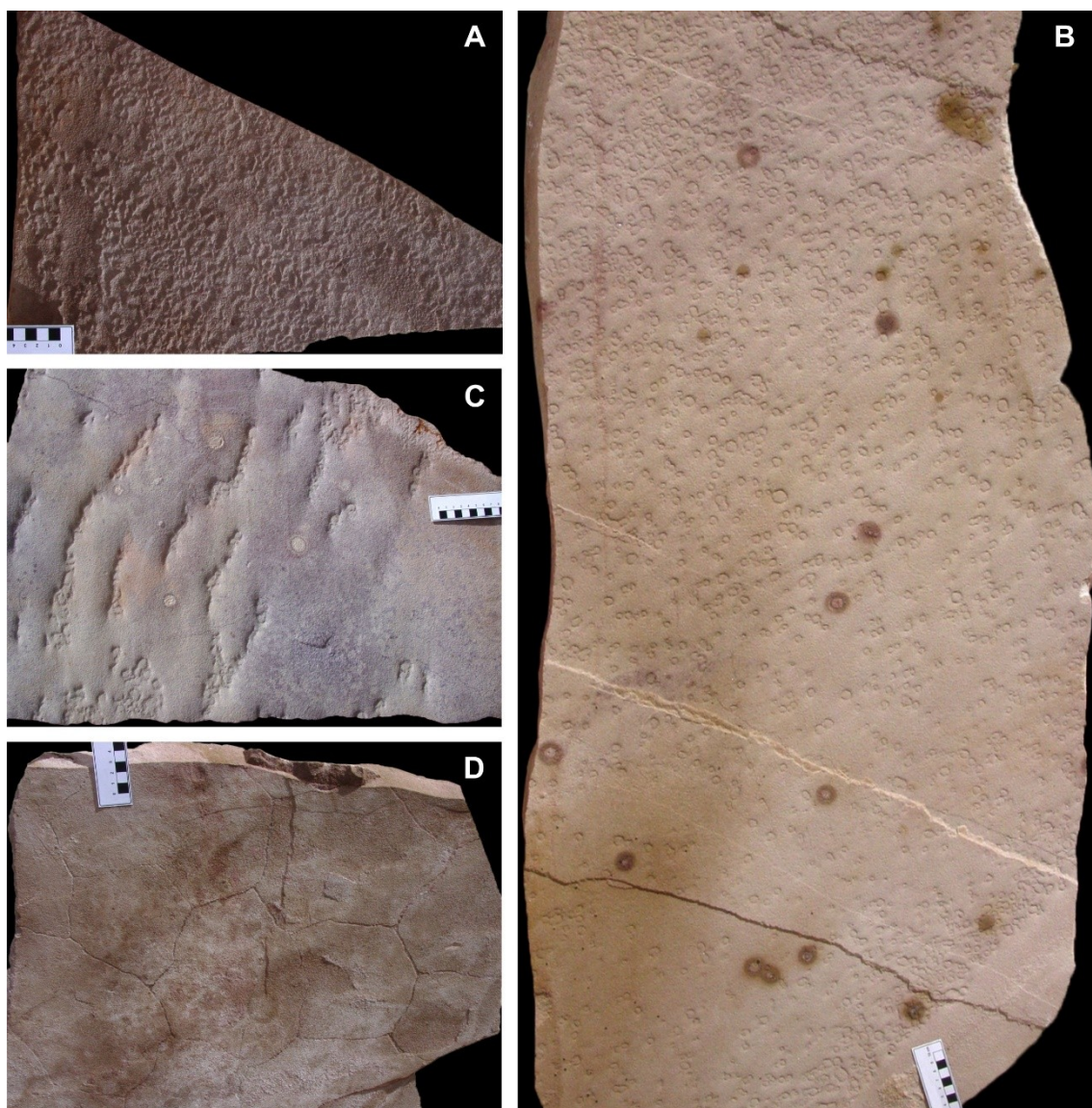


Figura 5. Estruturas sedimentares não-biogênicas que indicam a presença de umidade e água disponível durante a deposição da Formação Botucatu, Araraquara. A-B. Crateras de impacto formadas por pingos de chuva; C. *Ripples* de adesão; D. Gretas de contração. Todas as amostras foram coletadas na Pedreira São Bento. Escalas em centímetros.

As crateras de impacto evidenciadas na Figura 5A e B, indicam eventos de chuva que tornavam a areia úmida e aderente, sendo posteriormente recoberta por uma nova camada de areia seca, formando *ripples* de adesão, como as mostradas na Figura 5C, Parte da água meteórica poderia se acumular nas depressões interdunas, formando

lagoas efêmeras que secavam, gerando as gretas de contração (Figura 4D) no substrato devido ao ciclo de umedecimento e secagem. Outra parte da água poderia infiltrar pela areia, contribuindo no aumento da umidade em subsuperfície e elevação no nível dos lençóis freáticos. Além das estruturas supracitadas, é notável a ocorrência de icnofósseis na mesma paleoduna, sendo mais um indicativo da umidade presente no ambiente, caso contrário, a preservação das pegadas, e, a própria sobrevivência dos animais no passado, não teria sido possível (McKeever, 1991).

A idade superior para a Formação Botucatu é estimada em 132 Ma por Renne et al. (1992) por meio de Ar^{40}/Ar^{39} presente nos derrames basálticos da Formação Serra Geral, consequência do grande rifteamento associado à abertura do Oceano Atlântico Sul pela ruptura do paleocontinente Gondwana. Turner et al. (1994) propõe um intervalo de ocorrência para os derrames entre 137 – 127 Ma. A lava avançou sobre o deserto, recobrando as dunas e proporcionando sua conservação. O contato dessas formações é considerado como não discordante e em determinados locais o arenito Botucatu encontra-se entremeado ao basalto Serra Geral indicando a prevalência das condições áridas durante o evento magmático (Scherer, 2002). Inferências sobre o início da deposição do deserto Botucatu, todavia, são motivo de debate. Scherer (2000) estima que o deserto foi depositado em um curto intervalo de tempo, na escala de centenas de milhares de anos, devido a fina espessura da formação e ausência de qualquer supersuperfície dentro da sucessão eólica, bem como do contato superior concordante com a Formação Serra Geral. Este autor situa a formação exclusivamente no Neocomiano (Figura 5). Já Bonaparte (1996) infere uma idade na transição Jurássico-Cretáceo, unicamente com base nos icnofósseis de vertebrados, enquanto que Leonardi & Oliveira (1990), também com base em icnofósseis, atribuem uma idade entre o Triássico Superior e o Jurássico Médio. Com base nas pistas com características

mamaliformes derivadas, incluindo o modo de locomoção saltatorial aqui descrito, uma idade no início do Cretáceo, ou no limite Jurássico-Cretáceo, é mais provável.

3.2 Neoicnologia

3.3.1 Contexto científico

Enquanto os icnofósseis (e.g. pegadas fósseis) são o objeto de estudo da Paleoicnologia, as estruturas produzidas por organismos atuais recaem em uma outra área correlata, a Neoicnologia. Esta é uma contraparte da Paleoicnologia, e a interação entre essas duas ciências permite uma melhor interpretação do registro icnofossilífero, pois hipóteses podem ser testadas através da experimentação. Por exemplo, pegadas, pistas e estruturas podem ser produzidas em condições conhecidas e controladas para posterior comparação com icnofósseis e inferências paleoambientais.

O experimento mais antigo que se tem registro envolvendo a Neoicnologia foi realizado pelo Reverendo William Buckland entre os anos de 1820-30. Com a descoberta de pegadas fósseis de tetrápodes em arenitos Permianos da pedreira Corncockle, Escócia, Buckland teve o interesse em determinar o provável organismo produtor, e para tal, fez animais modernos caminharem sobre massa de torta, chegando a conclusão, através da comparação dos icnitos recentes com os icnofósseis, que o produtor foi uma tartaruga. O grupo das tartarugas ainda não tinha surgido no registro fóssil durante o Permiano, e para se associar as pegadas fósseis a um determinado grupo deve-se levar em conta a história evolutiva e paleobiogeográfica dos candidatos, e não apenas a morfologia, pois grupos distintos de organismos podem produzir pegadas morfologicamente muito semelhantes. No entanto, este exemplo muito antigo serve para reforçar o poder de se aliar a Paleoicnologia com a Neoicnologia.

Seguindo-se essa linha, destaca-se o trabalho de Davis et al. (2007) com artrópodes. Neste estudo, os pesquisadores, sob condições controladas e variantes de substrato (e.g. diferentes condições de umidade e granulometria), analisaram os icnitos produzidos por diversos grupos de artrópodes. Assim, puderam comparar com o registro icnofossilífero, permitindo uma associação entre o icnofóssil e o possível produtor com base na morfologia, e a variação com que as estruturas podem ser encontradas em decorrência de diferentes condições nos ambientes do passado, por exemplo, ausência de marcas de determinados apêndices locomotores. Outra possibilidade é a construção de estruturas que imitem o todo ou partes do corpo do organismo, como realizado por Collete et al. (2012), onde um modelo em escala do pós-abdômen do animal foi utilizado em substratos, buscando-se produzir marcas que servissem para a comparação com os icnofósseis, afim de auxiliar em interpretações comportamentais e preservacionais.

Na Paleoicnologia de tetrápodes, experimentos com animais atuais também possui o mesmo valor para a interpretação do registro icnofossilífero. Brand (1996) utilizou salamandras para caminhar em substratos variando em teor de umidade, granulometria e inclinação, obtendo resultados que podem ser utilizados como um guia comparativo entre o atual e o pretérito. Uma vez que se sabe as condições onde determinada estrutura foi produzida, pode-se determinar, de acordo com as características que uma pegada fóssil apresenta (e.g. morfologia definida, presença de dígitos), as condições ambientais vigentes no momento de produção. Os resultados de Milàn & Bromley (2008) evidenciam a importância de se analisar pegadas formadas em diferentes contextos, no qual a produção de pegadas de uma em substratos com diferenças na consistência permite entender como a morfologia do pé do animal pode

ser alterada, e possivelmente, interpretada de forma errônea por uma simples mudança no local onde o animal caminha.

Além dos estudos em laboratório, a Neoicnologia também pode ser realizada em campo, observando-se e analisando a formação de icnitos *in situ*. Como exemplo, pode-se citar o trabalho de Baucon (2008), no qual registrou a atividade de invertebrados em substratos controlados por tapetes microbianos, e o de Genise et al. (2008) com aves atuais em margens lacustres, relacionando o tipo de pista produzida pelos indivíduos com o comportamento apresentado durante a produção, bem como características preservacionais em diferentes microambientes, para posterior comparação com o registro icnofossilífero. Observações de características físico-químicas e da biota presente, bem como dos icnitos produzidos em ambientes modernos, pode auxiliar no entendimento de assembleias icnofossilíferas e sua relação com os ambientes pretéritos.

Com base nos trabalhos expostos, a Neoicnologia se prova uma útil ferramenta para ser aplicada na resolução de questões como determinar os principais candidatos a produtores, preservacionais (e.g. variações morfológicas de um mesmo produtor em situações diferentes), e paleoambientais (e.g. condições ambientais vigentes no momento de produção do icnito), pois fornece meios para investigar os processos atuantes.

No atual estudo buscamos utilizar a Neoicnologia para auxiliar na compreensão das variações de morfotipos associados ao icnotáxon *Brasilichnium saltatorium* isp. nov.. Pistas atribuídas a esse icnotáxon ocorrem em direções ascendente e descendente em relação a paleoduna, e, conseqüentemente, apresentam parâmetros morfológicos e locomotorais distintos, como por exemplo a presença de características extramorfológicas, relação heteropodia/homopodia e diferenças no comprimento do salto.

3.3.2 Metodologia utilizada

Para a realização do experimento o animal escolhido foi o *Meriones unguiculatus* (Rodentia, Muridae), um pequeno mamífero roedor domesticado conhecido popularmente por esquilo da Mongólia. Sua escolha se justifica pelo modo de locomoção saltatorial em fases tanto em plano inclinado (descida e subida) como horizontal. O peso do indivíduo utilizado foi 54,9 g e o comprimento da base da cauda até o focinho foi 10,48 cm. Tanto as mãos quanto os pés possuem cinco dígitos. Colocou-se o indivíduo para caminhar em uma caixa de madeira com comprimento de 1,2 m e largura de 1,1 m, permitindo assim que o animal pudesse se deslocar sem grandes restrições.

A areia utilizada foi gentilmente cedida pela Mineiração Itaporanga Ltda, que explora areia proveniente do intemperismo do arenito Botucatu. A umidade da areia durante o experimento foi de 1,1%. Escolheu-se um certo grau de umidade suficiente para que as pegadas mantivessem a morfologia durante o deslocamento do animal sem que fossem destruídas. Quando o animal caminha sobre areia seca os contornos das pegadas são de difícil delimitação, e, conseqüentemente, medições se tornam-se mais imprecisas, dificultando a comparação entre os três tratamentos.

O experimento consistiu na produção de pistas saltadas em plano inclinado de 25°, com o intuito de simular a inclinação da paleoduna, e plano horizontal de 0°, para a comparação dos parâmetros morfológicos e locomotorais entre os três tratamentos, onde o animal sobe, desce, e se locomove em plano horizontal, e com os morfotipos saltatoriais de pistas fósseis, de maneira que interpretações sobre as diferenças e semelhanças entre elas pudessem ter base no experimento observado. Para se obter a direção do movimento desejada nos tratamentos, posicionou-se o indivíduo na base da inclinação, para o tratamento ascendente, e no topo da inclinação, para o tratamento

descendente, esperando-se assim, que o comportamento exploratório empregado resultasse em pistas nas direções esperadas. Foi mensurada uma pista para cada tratamento.

3.3 Descrição icnológica

Na descrição formal e hierarquizada de pegadas fósseis, as características diagnósticas que devem ser levadas em conta devem ser baseadas em critérios geométricos, que possam ser diretamente observados e mensurados (Demathieu & Demathieu, 2002), embora regras estritas não existam. Para a diagnose, deve-se evitar utilizar a afinidade biológica a possíveis produtores, distribuição geográfica e temporal, e inferências sobre o comportamento no momento de formação dos icnitos (Bertling, 2007). Aqui foram utilizadas icnotaxobases morfológicas intrínsecas as pegadas e ao formato da pista produzida, que podem ser facilmente comparadas com outras.

O comportamento considerado diferenciado para a produção de pistas de *Brasilichnium saltatorium* isp. nov. resulta em uma configuração morfológica da pista que pode ser mensurada, e que é muito distinta da de *Brasilichnium elusivum*, justificando a criação de uma nova icnoespécie, que não está atrelada a diferenças tafonômicas nem extramorfológicas. Sarjeant (1990) defende a criação de icnotáxons baseados em comportamentos distintos de um mesmo produtor quando diferenças morfológicas podem ser observadas, uma vez que o que são nomeados na Paleicnologia são traços produzidos pela ação de animais, e não os próprios animais.

Ao todo, foram analisadas 12 pistas apresentando o comportamento de locomoção saltatorial em fases. O holótipo MNRJ 3902-V e o 1º parátipo MNRJ 3903-V de *Brasilichnium elusivum*, utilizados na descrição original (Leonardi, 1981) e provenientes da Pedreira São Bento (Araraquara), foram mensurados para a comparação com as pistas atribuídas a *Brasilichnium saltatorium* isp. nov. durante visita a coleção

de Paleovertebrados do Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro (Rio de Janeiro, Brasil).

Para a descrição dos parâmetros morfológicos e locomotoriais seguiu-se a convenção proposta por Leonardi (1987), utilizada em grande parte dos trabalhos sobre Paleoicnologia de tetrápodes. Os parâmetros morfológicos mensurados, tanto para o modo de locomoção cursorial, quanto para o saltatorial, foram a largura e o comprimento das marcas das mãos e dos pés, considerando-se as extremidades perpendiculares e paralelas, respectivamente, em relação a linha média da pista (Figura 6), e a razão comprimento/largura, que fornece um índice sobre o formato da pegada. Quando a razão comprimento/largura se aproxima de 1, as pegadas possuem um formato circular; valores cada vez menores do que 1 implicam em uma pegada lateralmente ovalada, enquanto que valores cada vez maiores do que 1 implicam em uma pegada alongada no eixo anteroposterior.

Os parâmetros locomotoriais utilizados, com exceção da largura externa da pista, foram diferentes entre os modos de locomoção cursorial e saltatorial. Para o cursorial, foram mensurados, para as mãos e para os pés, passo oblíquo, referente a uma passada alternada, passo duplo, representando o ciclo total do movimento quando o animal utiliza novamente o mesmo membro com o qual o ciclo de iniciou, seja ele o esquerdo ou direito, e ângulo de passo, sendo necessária três pegadas consecutivas (Figura 6A). Uma vez que a locomoção saltatorial ocorre em fases, sendo caracterizada como assimétrica (Abourachid, 2003), não há possibilidade de se mensurar o passo oblíquo e o passo duplo, bem como o ângulo de passo, que pode ser considerado nulo. Dessa forma, o ciclo de movimento é caracterizado pelo parâmetro salto e pela ultrapassagem dos membros anteriores pelos posteriores. Dessa forma, foram mensuradas a distância entre os conjuntos pé e mão, representando a ultrapassagem dos membros no ciclo do

movimento, e as distâncias horizontais e verticais entre as mãos e entre os pés em relação a linha média da pista, representando a configuração dos autopódios durante a locomoção (Figura 6B). Tanto para o modo cursorial, quanto para o saltatorial, os parâmetros locomotoriais foram mensurados adotando-se um ponto de referência mais próximo possível do centro da pegada, com exceção da largura externa e da distância entre os conjuntos pé e mão, que foram mensurados a partir dos limites externos das pegadas.

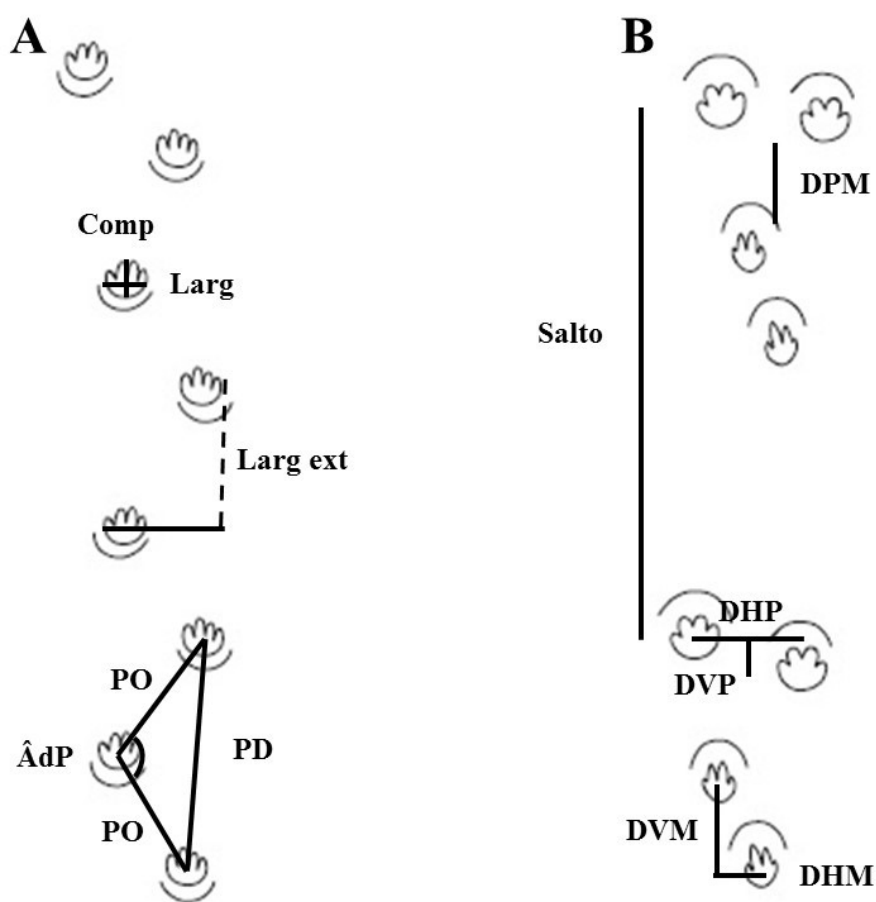


Figura 6. Parâmetros morfológicos e locomotoriais mensurados para os modos de locomoção cursorial (A) e saltatorial (B). Comp: comprimento; Larg: largura; Larg. ext: largura externa; PO: passo oblíquo; PD: passo duplo; ÂdP: ângulo de passo; DHP: distância horizontal entre os pés; DVP: distância vertical entre os pés; DHM: distância horizontal entre as mãos; DVM:

distância vertical entre as mãos; DPM: distância entre os conjuntos pé e mão. Modificado de Fernandes, 2005.

Foram calculadas as médias e desvio padrão de cada parâmetro morfológico e locomotorial, de modo a possibilitar uma comparação entre as diferentes pistas. As análises estatísticas ANOVA de um fator (Tukey) e Teste T de Student foram aplicadas entre os parâmetros locomotoriais e morfológicos das diferentes pistas e tratamentos experimentais, com o intuito de determinar, comparativamente, as semelhanças e diferenças existentes. Os softwares utilizados foram o ImageJ, para medições dos parâmetros, e o InStat3, para a realização das análises estatísticas, ambos de livre acesso.

4. Resultados e Discussão

4.1 Neoicnologia

Os parâmetros descritivos das pistas produzidas sob os três tratamentos distintos durante o experimento de Neoicnologia estão sumarizados na tabela 1, e estas podem ser observadas na Figura 7.

Tabela 1. Parâmetros morfológicos e locomotoriais das pistas produzidas por *Meriones unguiculatus*. Os dados são apresentados na forma de média seguida do desvio padrão, em centímetros. DPM: distância entre os conjuntos pé/mão.

		Descendente	Ascendente	Horizontal	Coefficiente de Variabilidade total (%)
Pés	Comprimento	3,01 ± 0,32	1,99 ± 0,13	2,43 ± 0,12	20,05
	Largura	1,59 ± 0,15	1,39 ± 0,12	1,45 ± 0,06	9,6
	Razão C/L	1,9 ± 0,17	1,45 ± 0,29	1,67 ± 0,08	16,25
	Largura externa	4,43 ± 0,21	4,43 ± 0,29	4,5 ± 0,24	5,22
	Salto	14,8 ± 0,92	14,5 ± 0,6	11,45 ± 1,73	15,99
Mãos	Comprimento	1,55 ± 0,18	1,36 ± 0,9	1,35 ± 0,13	11,76
	Largura	1,12 ± 0,05	0,89 ± 0,06	0,88 ± 0,09	13,89
	Razão C/L	1,38 ± 0,1	1,53 ± 0,16	1,54 ± 0,25	13,1
	Largura externa	2,62 ± 0,14	2,59 ± 0,16	2,23 ± 0,34	11,79
	Salto	14,5 ± 1,26	14,58 ± 2,29	11,78 ± 1,1	14,79
	DPM	1,05 ± 0,85	0,11 ± 0,12	0	172,31



Figura 7. Pistas produzidas por *Meriones unguiculatus* em três tratamentos distintos. Em cada tratamento estão evidenciados cinco conjuntos de mãos e pés. A. Descendente; B. Ascendente; C. Horizontal. Escalas em centímetros. Direção do movimento de baixo para cima na imagem.

O parâmetro morfológico que mais apresentou variação entre os três tratamentos foi o comprimento das pegadas dos pés (Coeficiente de variabilidade: 20,05%), sendo seu maior tamanho quando o animal desce o plano inclinado. O teste ANOVA considerou estatisticamente diferente ($P < 0,05$) o comprimento do pé entre todos os

tratamentos, e para as mãos, a única comparação que não apresentou diferença estatística foi o tratamento horizontal com o da subida. A largura apresentou menos variação, tanto para os pés (9,6%) quanto para as mãos (13,89%), e foi ligeiramente maior no tratamento onde o animal desce o plano inclinado, no entanto, estatisticamente diferente apenas entre a subida e descida para os pés e estatisticamente diferente entre a descida e subida e descida e horizontal para as mãos.

O comprimento médio das pegadas produzidas pelos pés na descida é 33,88% e 19,27% maior do que os produzidos na subida e em plano horizontal respectivamente. A largura dos pés apresenta menor variação, sendo 12,57% e 8,8% maior na descida em comparação com a subida e o plano horizontal respectivamente. Era esperado que os valores para os parâmetros morfológicos das pegadas formadas durante a descida fossem maiores em comparação com os outros tratamentos devido a dinâmica do movimento, uma vez que quando o animal desce, uma maior velocidade pode ser adquirida, aumentando assim o arraste dos autopódios e um maior deslocamento de areia. Essa extramorfolgia também ocorre porque na descida e no plano horizontal o animal utiliza a porção distal dos membros traseiros como apoio, formando uma maior impressão no eixo longitudinal. Na subida esse comportamento não foi observado, sendo as impressões menores.

Dessa forma, a razão comprimento/largura aumenta em virtude da extramorfolgia presente nos autopódios, podendo enviesar interpretações sobre os possíveis produtores de pistas fósseis. Assim como o esperado, a diferença entre a razão comprimento/largura para os pés é estatisticamente diferente ($P < 0,001$) entre a descida e a subida, onde neste último caso praticamente não ocorre o apoio. Já a razão comprimento/largura para as mãos não apresentou nenhuma diferença quando

comparados estatisticamente os tratamentos, evidenciando que as mãos exercem um apoio subsidiário durante a locomoção e sua morfologia sofre menos interferência.

Dentre os parâmetros locomotoriais aqui levantados, o que apresentou maior variação foi a distância entre os conjuntos pé/mão, sendo seu coeficiente de variabilidade 172,31%. Pode-se observar a sobreposição dos autopódios dianteiros pelos traseiros nas pistas produzidas pelo animal subindo e se locomovendo no plano horizontal, enquanto que na descida observa-se apenas a sobreposição no primeiro conjunto, referente ao início do movimento. Neste parâmetro, a única comparação que não obteve diferença estatística significativa foi entre a subida e o plano horizontal. A maior distância de ultrapassagem das mãos pelos pés na descida provavelmente ocorre devido à facilidade e o impulso do movimento nesta direção, enquanto que na subida e no plano horizontal essa distância se encurta ou não existe. A largura externa não obteve diferenças entre os três tratamentos, e a distância do salto foi diferente estatisticamente apenas entre a descida e o plano horizontal. Seria esperado que o esforço locomotor da subida resultasse em um salto menor, como observado nos dados de Brand (1996), onde a passada foi mais curta na direção ascendente em relação ao plano inclinado. No entanto, este é um parâmetro provavelmente controlado pelo comportamento, onde o esforço, e conseqüentemente o reflexo na pista produzida, é controlado pela energia empregada no momento do movimento pelo animal.

4.2 Paleoicnologia Sistemática

Icnofamília *Chelichnopodidae* Lockley, 2011

Diagnose Lockley, 2011

Pistas tetrápodes com características mamaliformes (Synapsida): impressões completas das mãos e pés com formatos arredondados e transversalmente ovais, mãos

pouco ou substancialmente menores do que os pés, e um padrão geral quadrúpede. Pés e mãos com almofada do calcanhar oval e presença de até cinco marcas de dedos curtos, porém, em muitos casos, com apenas a marca de três ou quatro. Largura da pista, ângulo de passo e rotação dos autopódios variável.

Iconôgenos inclusos: *Chelichnus*, Jardine, 1850 e *Brasilichnium* Leonardi, 1981.

Iconôgenos *Brasilichnium* Leonardi, 1981

Figura 8 A e B, Tabela 2

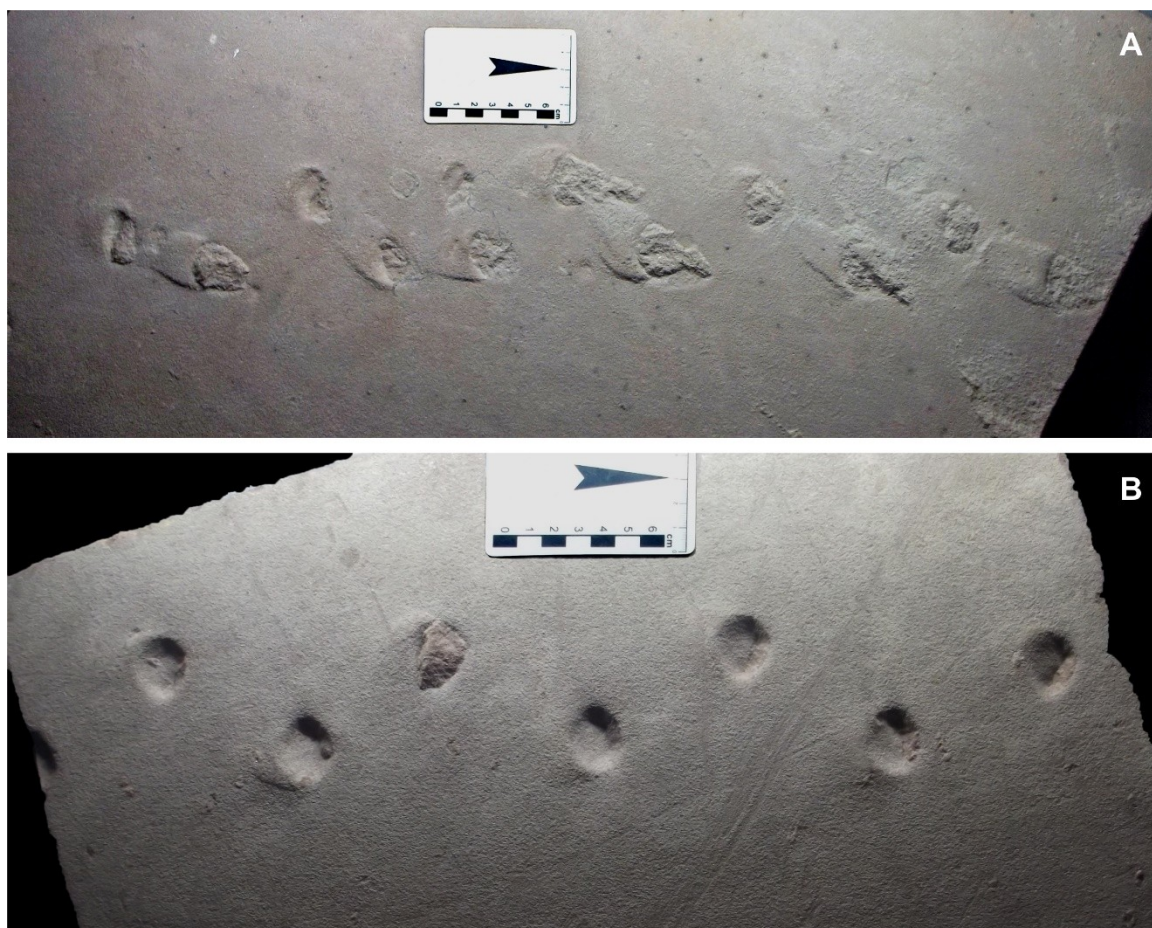


Figura 8. Lajes contendo pistas de *Brasilichnium elusivum* utilizadas na descrição original (Leonardi, 1980) depositadas no Museu Nacional do Rio de Janeiro. A. Holótipo MNRJ 3902-V; B. 1° Parátipo MNRJ 3903-V. Escalas em centímetros. Direção do movimento da esquerda para a direita.

Tabela 2. Parâmetros morfológicos e locomotoriais das pistas do holótipo MNRJ 3902-V e 1° parátipo 3903-V de *Brasilichnium elusivum*. Os dados são apresentados na forma de média seguida do desvio padrão, em centímetros. ÂdP: ângulo de passo, DPM: distância entre pé/mão.

		MNRJ 3902-V	MNRJ 3903-V
Pés	Comprimento	2,03 ± 0,14	2,23 ± 0,12
	Largura	2,76 ± 0,14	2,7 ± 0,12
	Razão C/L	0,73 ± 0,04	0,82 ± 0,04
	Passo oblíquo	5,94 ± 0,79	6,88 ± 0,21
	Passo duplo	9,54 ± 2,24	11,83 ± 0,42
	Largura externa	6,5 ± 0,62	6,27 ± 0,35
	ÂdP	107,35 ± 24,09	118 ± 2,62
Mãos	Comprimento	0,88 ± 0,25	-
	Largura	0,98 ± 0,3	-
	Razão C/L	0,88 ± 0,1	-
	Passo oblíquo	6,29 ± 0,95	-
	Passo duplo	10 ± 1,96	-
	ÂdP	103,46 ± 13,23	-
	DPM	3,35 ± 1,41	-

Diagnose revisada Fernandes & Carvalho, 2008

Pista de animal quadrúpede, com pequenas dimensões; distância glenoacetabular média de 7,5 cm. Extrema diferença entre as mãos diminutas e os pés; aumenta a distância mão-pé quando diminui a velocidade de marcha. Ângulo de passo relativamente elevado para um quadrúpede. A heteropodia é diretamente proporcional a rotação positiva do eixo longitudinal dos pés (valores > 75°). Eixos longitudinais dos pés paralelos ao eixo da pista e com ângulos de passo > 125°, não apresentam heteropodia. Pé de contorno elíptico com eixo transversal quase maior e eixo antero-posterior levemente dirigido para dentro da pista; artelhos curtos, geralmente arredondados, com provável fórmula falangeal 2-3-3-3-3; pegadas posteriores são ectaxônicas e tetradáctilas (dígitos II, III, IV e V) em condição semiplantígrada. Existe um maior hypex do dígito em leve abdução. Autopódios anteriores apresentam pelo menos quatro dígitos com unhas, evidentes ou não, em virtude das condições preservacionais. Traços de cauda sempre ausentes.

Icnoespécie tipo: *Brasilichnium elusivum* Leonardi, 1981.

Icnoespécies inclusas: *Brasilichnium elusivum* Leonardi, 1981 e *Brasilichnium saltatorium* isp. nov.

Icnoespécie *Brasilichnium saltatorium* isp. nov.

Figura 9 A-F

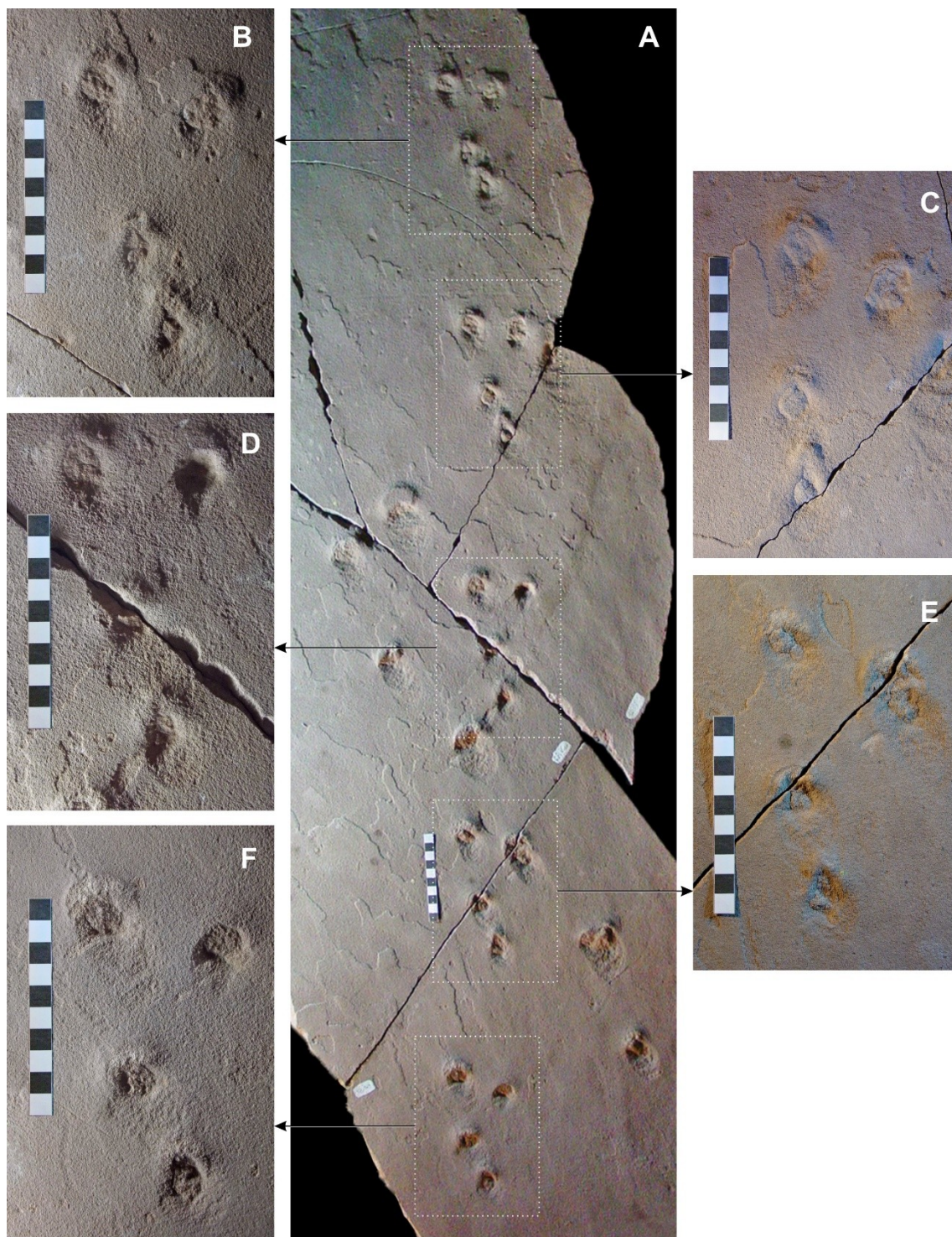


Figura 9. Holótipo LPP-IC-0001 de *Brasilichnium saltatorium* isp. nov.. A. Visão geral da pista de LPP-IC-0001; B-F. Conjunto de 1 a 5 de mãos e pés, representando a ultrapassagem dos autopódios. Escalas em centímetros. Direção do movimento de baixo para cima.

Materiais referidos

Holótipo: LPP-IC-0001, LPP-IC-0002. Parátipos: LPP-IC-0003, LPP-IC-0004, LPP-IC-0005, LPP-IC-0006, LPP-IC-0007, LPP-IC-0008, LPP-IC-0009, LPP-IC-0010, LPP-IC-0011, LPP-IC-0012, LPP-IC-0013, LPP-IC-0014.

Localidade

Grupo São Bento, Formação Botucatu, Pedreira São Bento, município de Araraquara, Estado de São Paulo, Brasil. Coordenadas geográficas: 21°49'03.4''S e 48°04'22.9''W.

Horizonte

Holótipo LPP-IC-0001 coletado na porção basal da paleoduna, aproximadamente 1,5 m acima do nível do solo e com mergulho de 20°.

Associação

Pode-se observar na mesma laje do holótipo LPP-IC-0001 uma pista de dinossauro Theropoda indo em direção contrária (ascendente) e um traço de invertebrado próximo ao primeiro conjunto de mãos.

Repositório

Coleção de icnofósseis do Laboratório de Paleoecologia e Paleoicnologia (LPP), Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva (DEBE), Universidade Federal de São Carlos (UFSCar), município de São Carlos, Estado de São Paulo, Brasil.

Etimologia

O nome específico *saltatorium* se refere ao modo de locomoção saltatorial em fases apresentado pelo novo icnotáxon.

Diagnose

Pista de animal quadrúpede, com pequenas dimensões, e movimento saltatorial em fases. Pé de contorno circular à transversalmente ovalado; mãos, quando presentes, normalmente alongadas no eixo antero-posterior em virtude do deslocamento; heteropodia não tão evidente em decorrência de aspectos preservacionais e relacionada a direção do movimento. Quando o movimento é descendente em relação ao plano inclinado da paleoduna observa-se mais claramente as impressões das mãos; quando o movimento é ascendente a condição heteropódica é de difícil observação, porém, o grau de heteropodia torna-se maior. Os pés ultrapassam as mãos durante o ciclo de movimento. Pés encontram-se alinhados horizontalmente de forma subparalela e lateralmente espaçados; mãos encontram-se alinhadas verticalmente e espaçadas lateralmente de forma mínima em relação à linha média da pista; tendo-se como referência a linha média da pista, geralmente os pés e mãos direitos situam-se em porção anterior aos pés e mãos esquerdos. Pegadas posteriores tetradáctilas (dígitos II, III, IV e V) apresentando condição mesaxônica quando os dígitos estão presentes; dígitos III e IV mais compridos em relação ao II e V. Traços de cauda não observados.

Descrição

Os parâmetros descritivos do holótipo LPP-IC-0001 de *Brasilichnium saltatorium* isp. nov. e dos parátipos estão sumarizados na tabela 3. Os parátipos podem ser observados nas figuras 10 e 11.

Tabela 3. Parâmetros morfológicos e locomotoriais das pistas produzidas por *Brasilichnium saltatorium* isp. nov.. Os dados são apresentados na forma de média seguida do desvio padrão, em centímetros. DHP: distância horizontal entre os pés; DVP: distância vertical entre os pés; DHM: distância horizontal entre as mãos; DVM: distância vertical entre as mãos; DPM: distância entre os conjuntos pé/mão.

		LPP-IC-0001	LPP-IC-0003	LPP-IC-0004	LPP-IC-0005	LPP-IC-0006	LPP-IC-0007
Pés	Comprimento	2,16 ± 0,16	2,09 ± 0,15	3,49 ± 0,27	2,34 ± 0,04	1,46 ± 0,16	1,46 ± 0,06
	Largura	2,25 ± 0,16	2,4 ± 0,18	2,43 ± 0,12	2,3 ± 0,07	1,78 ± 0,26	1,73 ± 0,04
	Razão C/L	0,96 ± 0,13	0,087 ± 0,04	1,43 ± 0,13	1,02 ± 0,05	0,82 ± 0,06	0,84 ± 0,03
	Largura externa	7,86 ± 0,43	7,47 ± 0,38	6,21 ± 0,09	7,3	4,35 ± 0,52	3,59 ± 0,32
	Salto	28,05 ± 0,61	30,15 ± 0,07	41,02	-	10,58 ± 0,2	15,39 ± 4,53
	DHP	5,6 ± 0,44	4,81 ± 0,29	3,76 ± 0,14	5,29	3,19 ± 0,31	2,2 ± 0,01
	DVP	1,32 ± 0,42	0,32 ± 0,32	0,66 ± 0,07	1,62	0,47 ± 0,24	3,69 ± 0,66
Mãos	Comprimento	2,2 ± 0,37	-	-	2,11 ± 0,09	-	-
	Largura	1,68 ± 0,2	-	-	2,45 ± 0,01	-	-
	Razão C/L	1,31 ± 0,18	-	-	0,86 ± 0,03	-	-
	Largura externa	3,76 ± 0,51	-	-	4,33	-	-
	DHM	1,97 ± 0,34	-	-	2,2	-	-
	DVM	4,67 ± 0,25	-	-	3,4	-	-
	DPM	4,36 ± 0,77	5,3 ± 0,61	3,76 ± 0,14	4,42	-	-

Tabela 3. Continuação

		LPP-IC-0008	LPP-IC-0009	LPP-IC-0011	LPP-IC-0012	LPP-IC-0013	LPP-IC-0014
Pés	Comprimento	1,57 ± 0,08	2,01 ± 0,12	1,89 ± 0,08	1,64 ± 0,16	2,32 ± 0,2	1,89 ± 0,29
	Largura	1,76 ± 0,12	2,31 ± 0,16	1,85 ± 0,05	1,99 ± 0,18	2,35 ± 0,08	2,16 ± 0,18
	Razão C/L	0,89 ± 0,02	0,87 ± 0,07	1 ± 0,05	0,82 ± 0,04	0,98 ± 0,09	0,87 ± 0,08
	Largura externa	3,87 ± 0,56	7,1 ± 0,13	5,83	5,16 ± 0,63	7,54 ± 0,23	7,55 ± 0,11
	Salto	16,84 ± 2,29	16,77 ± 0,46	14,32	20,52 ± 2,31	14,29 ± 0,28	13,41 ± 0,16
	DHP	2,15 ± 0,36	4,79 ± 0,15	3,73	2,77 ± 0,4	5,18 ± 0,24	5,21 ± 0,01
	DVP	0,68 ± 0,2	0,85 ± 0,44	1,28	1,71 ± 0,52	0,33 ± 0,24	0,29 ± 0,04
Mãos	Comprimento	-	-	-	-	-	-
	Largura	-	-	-	-	-	-
	Razão C/L	-	-	-	-	-	-
	Largura externa	-	-	-	-	-	-
	DHM	-	-	-	-	-	-
	DVM	-	-	-	-	-	-
	DPM	-	-	-	-	-	-

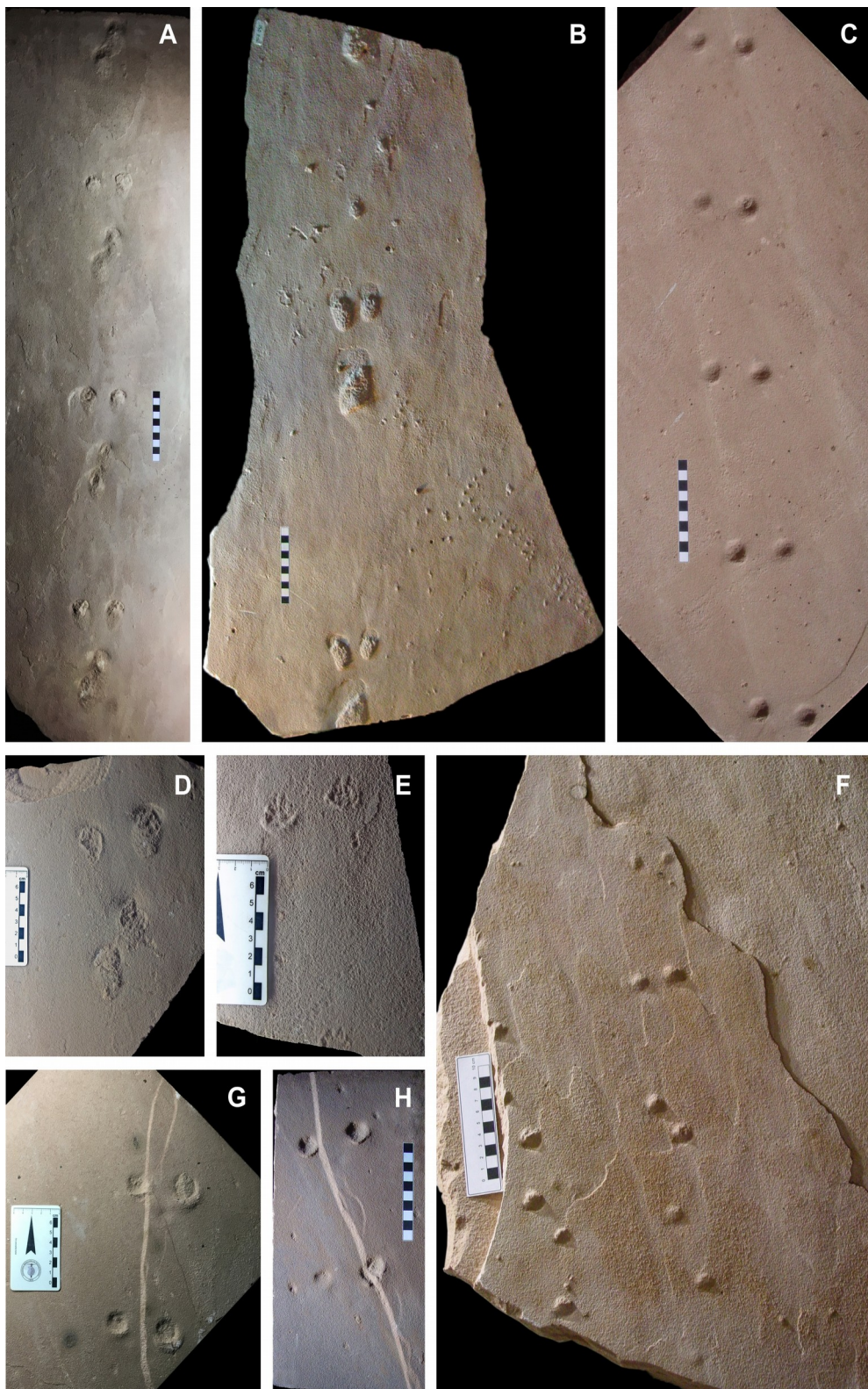


Figura 10. Parátipos de *Brasilichnium saltatorium* isp. nov.. A. LPP-IC-0003; B. LPP-IC-0004; C. LPP-IC-0009; D. LPP-IC-0005; E. LPP-IC-0011; F. LPP-IC-0006; G. LPP-IC-0013; H. LPP-IC-0014. Escalas em centímetros. Direção do movimento de baixo para cima.

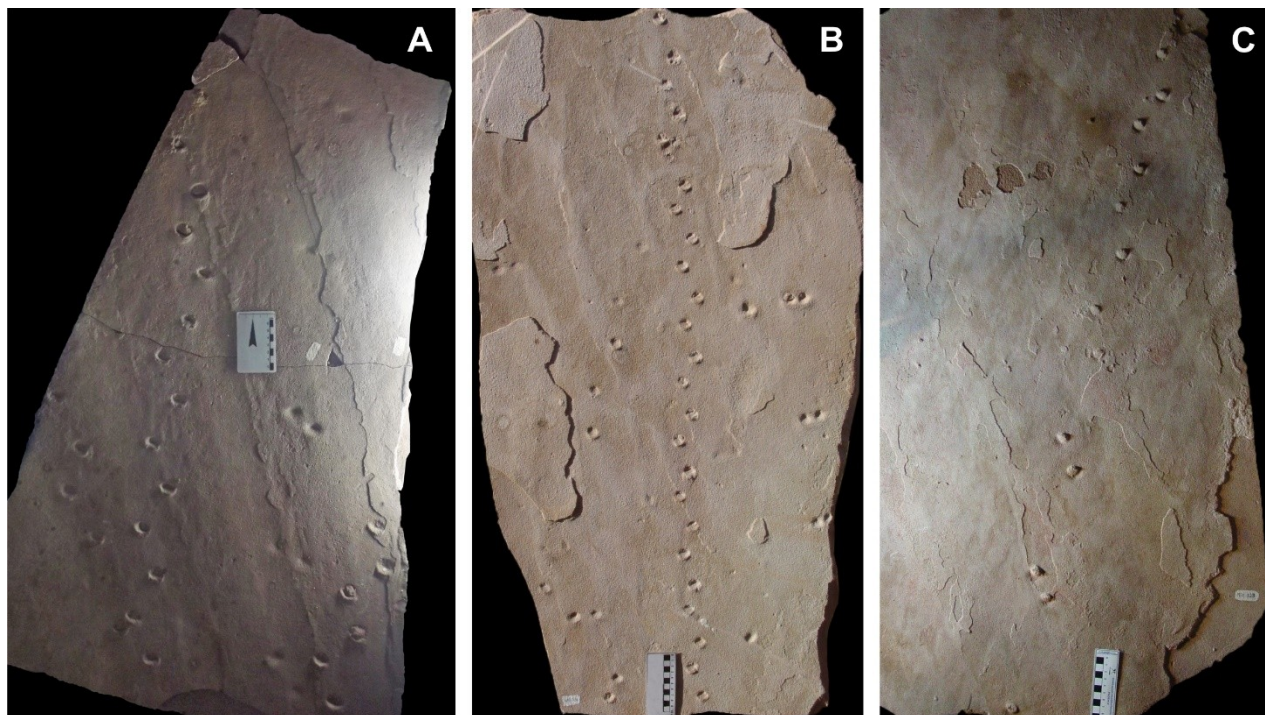


Figura 11. Parátipos de *Brasilichnium saltatorium* isp. nov.. A. LPP-IC-0012; B. LPP-IC-0008; C. LPP-IC-0007.. Escalas em centímetros. Direção do movimento de baixo para cima.

Ao todo foram analisadas 12 pistas que apresentam as características de locomoção saltatorial em fases. Em relação a direção do movimento, as pistas holótipo LPP-IC-0001 (Figura 9), LPP-IC-003, LPP-IC-0004 e LPP-IC-0005 (Figura 10 A, B e D) estão na direção descendente em relação ao plano inclinado. Quatro características distintas reforçam essa interpretação, sendo elas: (1) a dinâmica do movimento saltatorial quadrúpede, onde o impulso para o salto é realizado pelos pés, e a ultrapassagem dos membros não é capaz de cobrir uma grande distância; (2) a formação de arcos de areia em resposta ao esforço locomotor do animal na porção anterior da pegada; (3) a posição subparalela dos pés, onde o direito, na maioria das lajes, se encontra ligeiramente atrás do esquerdo; (4) a possível presença de cavidades marcadas pelos dígitos na quinta pegada referente ao pé da pista LPP-IC-0001, na sexta pegada referente ao pé da pista LPP-IC-0003 e as claras marcas de dígitos na pista LPP-IC-0004, que apontam a direção do movimento.

As pistas preservadas como epirelevo côncavo, em sua maioria, não apresentam sedimento preenchendo as cavidades das pegadas, sendo elas: LPP-IC-0008, LPP-IC-0009, LPP-IC-0011, LPP-IC-0012, LPP-IC-0013, LPP-IC-0014. Já o holótipo LPP-IC-0001 apresenta, em algumas pegadas referentes as mãos e pés, sedimento interno. De todas as pistas, as únicas apresentando o molde e o contra-molde são o holótipo LPP-IC-0001 (conjuntos 2 - 5), sendo o contra-molde a laje LPP-IC-0002, e a LPP-IC-0009 (todos os conjuntos), sendo o contra-molde a laje LPP-IC-0010. As pistas LPP-IC-0003, LPP-IC-0004, LPP-IC-0005, LPP-IC-0006 e LPP-IC-0007 estão preservadas como hiporelevo convexo, não possuindo a parte do epirelevo côncavo. Pode-se classificar a pista LPP-IC-0012 (Figura 11A) mais seguramente em relação as outras como *undertrack*, pois esta se mostra com os contornos de difícil delimitação quando comparada com pistas de *Brasilichnium elusivum* próximas na mesma laje.

Em relação a classificação etológica das pistas, todas podem ser atribuídas a categoria *repichnia*, pois representam movimentos contínuos do produtor, tendo seus apêndices locomotorais registrados no substrato sob a forma das pegadas durante a locomoção.

Para o holótipo LPP-IC-0001 estão presentes cinco conjuntos de pés e mãos, representando quatro ciclos de movimento. O movimento se inicia com os pés apoiados no substrato dando impulso para o salto e posterior aterrissagem das mãos. Quando os pés ultrapassam as mãos, produzindo as pegadas logo à frente, o ciclo se fecha e um novo se inicia, caracterizando o movimento saltatorial em fases. Neste tipo de locomoção, os autopódios dianteiros tocam o substrato praticamente ao mesmo tempo, e, em outro momento, os autopódios traseiros, também ao mesmo tempo, tocam o substrato, caracterizando uma locomoção assimétrica segundo Abourachid, 2003. A pista LPP-IC-0005 (Figura 10D) apresenta um único conjunto de pés e mãos

representando uma única ultrapassagem dos membros anteriores pelos posteriores. Dessa forma, não é possível calcular a distância do salto.

Devido ao tipo de movimento em fases, o ângulo de passo e passo oblíquo não foram considerados. A distância média do salto para o holótipo LPP-IC-0001 é de $28,05 \pm 0,61$ e a distância entre os pés horizontal e vertical em relação a linha média é $5,6 \pm 0,44$ e $1,32 \pm 0,42$ respectivamente, e para as mãos $1,97 \pm 0,34$ e $4,67 \pm 0,25$ respectivamente. A maior distância do salto é apresentada pela pista LPP-IC-0004 (Figura 10B) com um único valor medido de 41,2 cm, enquanto que o menor valor é de $10,58 \pm 0,2$ para a pista LPP-IC-0006 (Figura 10F). As maiores distâncias registradas para o salto são pertencentes as pistas no qual o movimento é descendente.

A distância horizontal dos pés em relação a linha média (DHP) parece não possuir relação com a direção do movimento (ascendente/descendente), e sim com a postura adotada pelo animal durante a locomoção, com o seu tamanho podendo influenciar. Os menores valores de DHP medidos são $2,2 \pm 0,01$ e $2,15 \pm 0,36$, pertencentes respectivamente as pistas LPP-IC-0007 (Figura 11C) e LPP-IC-0008 (Figura 11B), de menores proporções. As pistas que estão descendo o plano inclinado da duna possuem larguras dos pés similares (holótipo LPP-IC-0001: $2,25 \pm 0,16$; LPP-IC-0003: $2,4 \pm 0,18$; LPP-IC-0004: $2,43 \pm 0,12$; LPP-IC-0005: $2,3 \pm 0,07$), indicando um possível tamanho próximo entre os produtores. Porém, as pistas LPP-IC-0001 e LPP-IC-0003 são estatisticamente diferentes no parâmetro DHP ($P < 0,05$) da pista LPP-IC-0004. Já as pistas LPP-IC-0013 e LPP-IC-0014, com largura dos pés $2,35 \pm 0,08$ e $2,16 \pm 0,18$, respectivamente, também similar ao holótipo LPP-IC-0001, porém subindo o plano inclinado, não possuem diferença estatística no parâmetro DHP ($P > 0,05$), reforçando essa ideia. Com base nos resultados estatísticos, o mesmo princípio pode ser aplicado para a distância vertical dos pés em relação à linha média (DVP).

No que diz respeito à morfologia dos autopódios, para o holótipo LPP-IC-0001, as marcas dos pés são mais largas, porém menos compridas do que as impressões das mãos, sendo a razão comprimento/largura para os pés e mãos $0,96 \pm 0,13$ cm e $1,31 \pm 0,18$ cm respectivamente. Isso ocorre muito provavelmente por conta da dinâmica de interação dos autopódios durante o movimento descendente. Quando as mãos fazem contato com o substrato, a velocidade e força do salto propicia um maior arraste e apoio dos autopódios dianteiros, produzindo esse comportamento. A maior razão comprimento/largura é da pista LPP-IC-0004, sendo $1,43 \pm 0,13$, possivelmente em virtude do arraste dos pés durante a descida.

Nas pistas LPP-IC-0004 (Figura 12C) e LPP-IC-0013 (Figura 12 D-E) pode-se observar a presença clara de quatro dígitos e a condição mesaxônica, enquanto que na quinta pegada do holótipo LPP-IC-0001 (Figura 12A) e na sexta pegada da pista LPP-IC-0003 (Figura 12B) a presença dos dígitos é menos clara, porém atestando a tetradactilia (Figura 11D). Nota-se o maior comprimento dos dígitos III e IV, em detrimento dos dígitos II e V, e a possível presença de garras em LPP-IC-0004 e LPP-IC-0011.

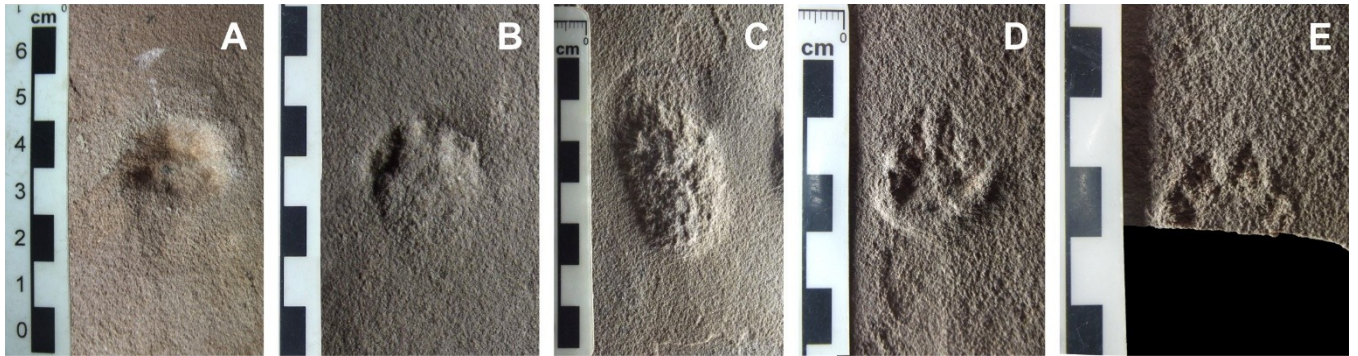


Figura 12. Detalhes dos dígitos dos pés de *Brasiliichnium saltatorium* isp. nov.. A. Quinta pegada de LPP-IC-0001; B. Sexta pegada de LPP-IC-0003; C. Quarta pegada de LPP-IC-0004; D. Terceira pegada de LPP-IC-0011; E. Primeira pegada de LPP-IC-0011. Notar a presença de quatro dígitos em todas as imagens, e o maior comprimento dos dígitos III e IV em relação aos dígitos II e V. Escalas em centímetros.

As pistas que possuem claramente as marcas das mãos são o holótipo LPP-IC-0001, LPP-IC-0003, LPP-IC-0004 e LPP-IC-0005, sendo possível calcular a distância entre os conjuntos mãos e pés, que representam a ultrapassagem dos autopódios, em $4,36 \pm 0,77$, $5,3 \pm 0,61$, $3,76 \pm 0,14$ e $4,42$ respectivamente, não apresentando diferenças estatísticas entre LPP-IC-0001 e LPP-IC-0004 ($P > 0,05$). No entanto, nas lajes LPP-IC-0009 (Figura 13A-B), LPP-IC-0013 (Figura 13C) e LPP-IC-0014 (Figura 13D), podem-se observar estruturas circulares muito sutis e de difícil observação, com pequenas dimensões. A distância entre tais estruturas e os pés pode ser considerada nula, uma vez que ocorre a sobreposição. Estas estruturas curiosas também estão presentes em uma laje presente em Leonardi & Oliveira (1990) e Leonardi et al., (2007) sem número depositada no DNPM da cidade do Rio de Janeiro. O mesmo comportamento saltatorial na subida pode ser observado. Porém, tais estruturas são facilmente

observadas logo atrás dos dois primeiros conjuntos de pés, e se tornam mais sutis no terceiro e quarto conjunto.

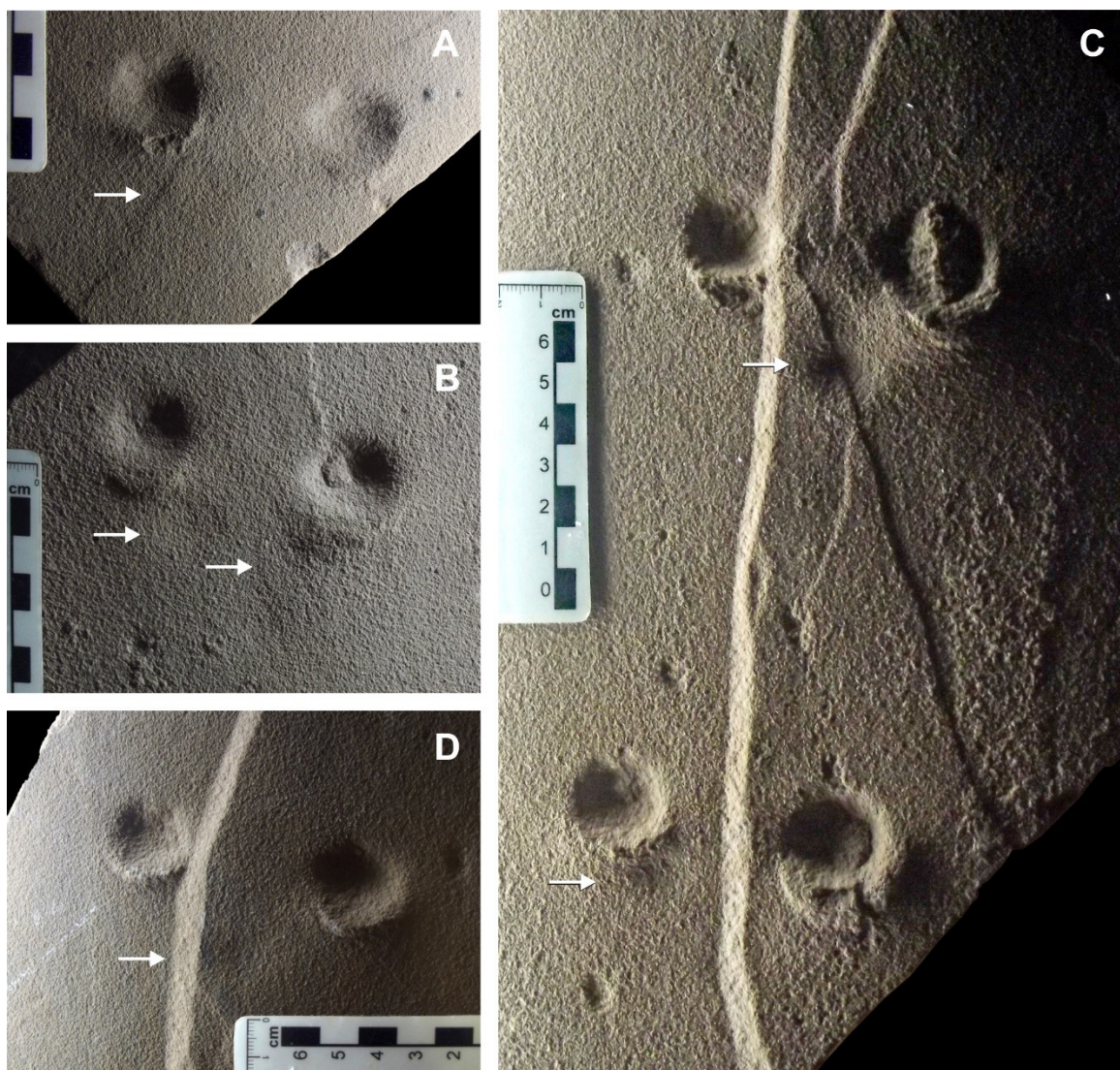


Figura 13. Estruturas elípticas localizadas posteriormente as marcas dos pés, possivelmente associadas às mãos (setas indicativas). A. Primeiro conjunto de LPP-IC-0009; B. Quinto conjunto de LPP-IC-0009; C. Dois conjuntos de LPP-IC-0013; D. Segundo conjunto de LPP-IC-0014. Notar a baixa qualidade de preservação das pequenas estruturas elípticas em A, B e D, e as curtas distâncias de tais estruturas em relação aos pés. Escalas em centímetros. Direção do movimento de baixo para cima.

Discussão sobre o novo icnotáxon

Na literatura científica paleoicnológica é comum ocorrer a descrição de diversos icnotáxons com base em variações preservacionais que afetam a morfologia e presença dos autopódios e dos dígitos, não existindo uma variação biológica. Como exemplo, pode-se citar o trabalho de McKeever & Haubold (1996), no qual foi realizada a reclassificação de diversas pistas de tetrápodes do Permiano, previamente atribuídas a diferentes icnotáxons com base em variações preservacionais, e, o trabalho interpretativo de Lockley (2011) com o icnogênero *Brasilichnium*, presente no arenito Navajo (Jurássico Inferior), sinonimizando dois icnogêneros criados em virtude de diferenças preservacionais com base na presença/ausência dos autopódios,

No presente estudo, o padrão locomotorial que diferencia a icnoespécie *Brasilichnium elusivum* da icnoespécie *Brasilichnium saltatorium* isp. nov. é reflexo de um comportamento diferenciado, existindo uma real variação biológica a nível comportamental, que altera substancialmente a configuração dos autopódios na pista e a forma de progressão, seja ela em direção ascendente ou descendente em relação ao plano inclinado da paleoduna (Figura 14).

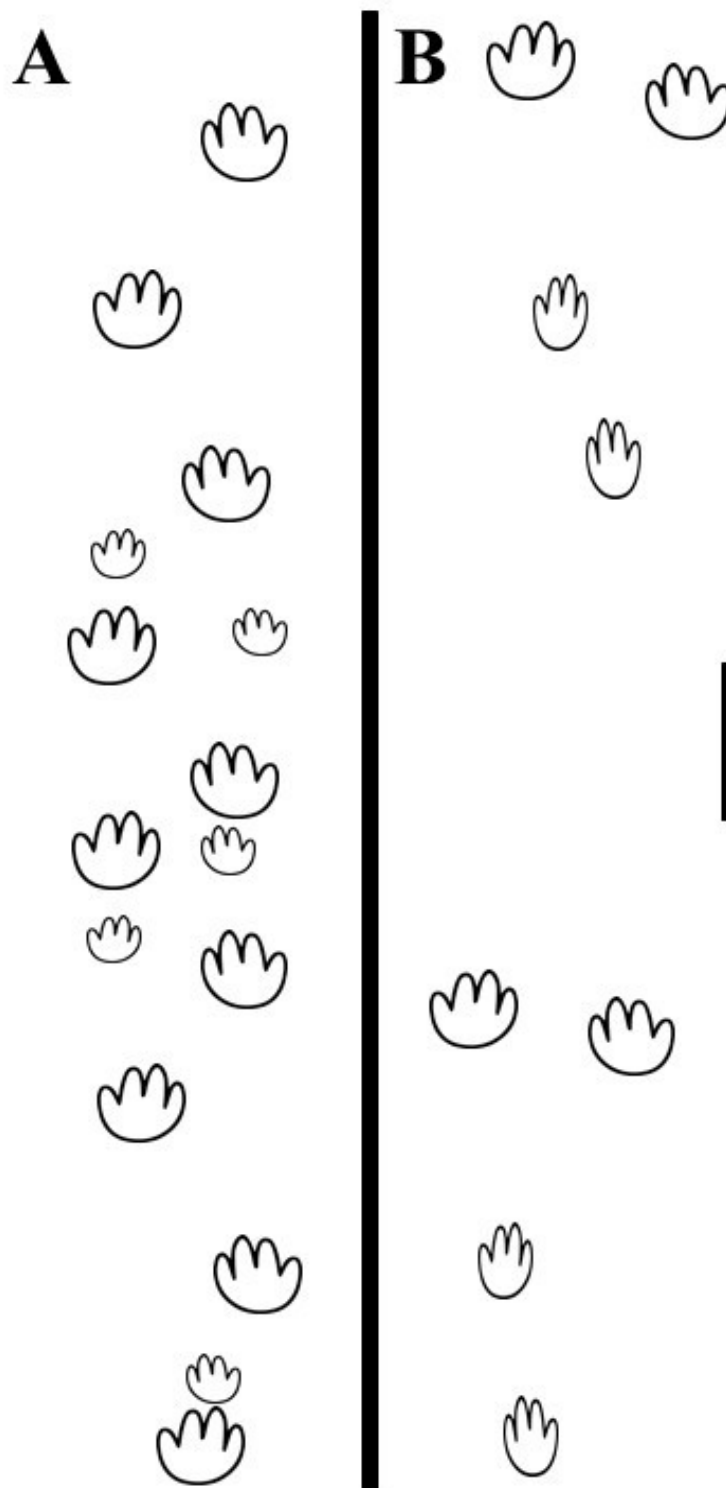


Figura 14. Esquema representativo dos dois modos distintos de locomoção em função do comportamento, evidenciando a extrema diferença na configuração autopodial. A. Holótipo MNRJ 3902-V de *Brasilichnium elusivum*; B. Holótipo LPP-IC-0001 de *Brasilichnium saltatorium* isp. nov. Escala: 5 cm. Direção do movimento de baixo para cima.

Um bom exemplo que reforça esse argumento são as pistas de *Brasilichnium saltatorium* isp. nov. LPP-IC-0006 (Figura 10F), LPP-IC-0007 (Figura 11B) e LPP-IC-0012 (Figura 11A). Nas pistas LPP-IC-0006 e LPP-IC-0012, no início do deslocamento o comportamento de locomoção do organismo produtor apresenta-se como cursorial, alternando para o movimento saltatorial em fase. Na pista LPP-IC-0006 pode-se observar o ajuste na locomoção para o início da progressão saltatorial, pois a distância do passo oblíquo diminui consideravelmente antes do primeiro salto. A pequena distância percorrida pelo salto nesta pista pode estar relacionada com o início do movimento, onde o animal começa a obter impulso e velocidade. Em ambas as lajes pode-se observar pistas independentes, apresentando apenas a locomoção cursorial típica, e, comparando-se estatisticamente os parâmetros largura, comprimento e razão comprimento/largura dos pés entre os dois modos não se obtém diferença ($P > 0,05$). Na pista LPP-IC-0007, o movimento é o saltatorial, passando para o cursorial. Como reflexo, pode-se observar o maior DVP ($3,69 \pm 0,66$) entre as pistas, podendo indicar uma diminuição na velocidade do animal para o início da locomoção cursorial, aumentando assim a distância entre os pés quando em progressão saltatorial.

Com diversas lajes apresentando os dois modos distintos de locomoção na mesma pista, a possibilidade de uma mesma espécie de animal produtor para os dois icnotáxons de *Brasilichnium* é alta. O comportamento, e, conseqüentemente, a dinâmica dos membros, são as variáveis responsáveis pelas diferenças nas pistas, ao invés da morfologia dos autopódios ou diferenças no substrato, já que as condições ambientais e preservacionais são as mesmas (Falkingham, 2014).

Quando comparadas estatisticamente a razão comprimento/largura das marcas dos pés das pistas LPP-IC-0003, LPP-IC-0006, LPP-IC-0007, LPP-IC-0012 e LPP-IC-0014, com as medidas realizadas para o holótipo MNRJ 3902-V (Figura 7A) e para o 1°

parátipo MNRJ 3903-V (Figura 7B) de *B. elusivum*, não existem diferenças ($P > 0,05$). Já as pistas LPP-IC-0008, LPP-IC-0009 e LPP-IC-0014 não possuem diferenças estatísticas ($P > 0,05$) apenas com o 1º parátipo MNRJ 3903-V na razão comprimento/largura dos pés. Comparando-se o holótipo LPP-IC-0001 de *Brasilichnium saltatorium* isp. nov. com as pistas que também apresentam o modo saltatorial pode-se observar diferenças estatísticas ($P < 0,05$) nas: LPP-IC-0004, LPP-IC-0006, LPP-IC-0007 e LPP-IC-0012. Quando comparadas a razão comprimento/largura dos pés entre o holótipo LPP-IC-0001, holótipo MNRV 3902-V e 1º parátipo MNRV 3903-V, obtêm-se uma diferença significativa ($P < 0,001$) entre os dois modos distintos de locomoção, mas nenhuma ($P > 0,05$) entre os modos cursoriais. Essa diferença pode ser em decorrência de características extramofológicas controladas por variações preservacionais, como observado no experimento de neoicnologia aqui realizado. No entanto, a morfologia ovalada da porção posterior dos pés, bem como as pistas que apresentam os dois modos distintos de locomoção na mesma sequência reforçam o posicionamento deste novo icnotáxon dentro do icnogênero *Brasilichnium*.

Outra característica que pode ser comparada entre os dois icnotáxons é o grau de heteropodia, sendo descrita como alta para *B. elusivum*. O holótipo MNRJ 3902-V apresenta comprimento e largura das mãos $0,88 \pm 0,25$ e $0,98 \pm 0,3$ respectivamente, enquanto que o holótipo LPP-IC-0001 apresenta $2,2 \pm 0,17$ e $1,68 \pm 0,2$, e a LPP-IC-0005 apresenta $2,11 \pm 0,09$ e $2,45 \pm 0,01$, respectivamente. A heteropodia não é tão evidente assim como é em MNRJ 3902-V. Essa diferença provavelmente deve-se ao movimento distinto do animal, que ao descer um plano inclinado empregando um movimento saltado, produziria marcas maiores das mãos, pois estas adentrariam o substrato para servir de apoio para a ultrapassagem dos pés, gerando um arraste devido a maior energia presente.

As lajes LPP-IC-0009, LPP-IC-0013 e LPP-IC-0014 (Figura 13) aqui descritas e uma laje sem número depositada no DNPM do Rio de Janeiro, referida por Leonardi & Oliveira (1990, *Plate XII – E*) e Leonardi et al. (2007, *Figure 3F*) apresentam pistas em progressão saltada em direção ascendente, e em ambas, estruturas arredondadas encontram-se próximas as margens posteriores das marcas dos pés. Tais estruturas podem estar relacionadas com as marcas das mãos, mostrando, nestes casos, um grau de heteropodia elevado, assim como ocorre em *B. elusivum*.

Das 12 pistas aqui descritas para *Brasilichnium saltatorium* isp. nov., as que apresentam as marcas dos dígitos atestam a condição tetradáctila e mesaxônica (Figura 12). O dígito I estaria em uma posição mais elevada, não tocando o substrato, assim como ocorre em *B. elusivum* (Fernandes & Carvalho, 2008). Dessa forma, os dígitos que possuem marcas vivíseis são os II, III, IV e V. A condição mesaxônica desvia do padrão encontrado para *B. elusivum*, que é normalmente ectaxônica, e os dígitos mais fechados poderiam estar associados ao maior apoio que o animal necessita quando desempenha a locomoção em saltos.

A morfologia dos dígitos e as dimensões das marcas dos pés de LPP-IC-0004 e LPP-IC-0011 são similares ao icnotáxon descrito para depósitos eólicos do Permiano, *Chelichnus bucklandi* Jardine 1850, bem como de *Brasilichnium*. Muitos milhões de anos separam os produtores de ambos icnogêneros, podendo estas características representarem uma convergência adaptativa para a vida em desertos de areia.

Além de *Brasilichnium saltatorium* isp. nov. para o Mesozoico, a icnoespécie *Ameghinichnus patagonicus* Casamiquela, 1961, de afinidade mamaliforme, também apresenta locomoção saltada em fase. Em um trabalho de revisão icnotaxonômico, Valais (2009) atesta a locomoção simétrica e assimétrica para este icnotáxon na Formação La Matilde, Argentina (Jurássico Médio). Além das diferenças de idade e de

contexto paleoambiental de ocorrências destes dois icnotáxons, a morfologia dos pés e das mãos são suficientes para inferir produtores diferentes, porém com a mesma habilidade locomotorial. As mãos e pés de *Ameghinichnus patagonicus* são claramente pentadáctilas com os dígitos espraídos. A heteropodia é pouco evidente e o salto possui em média 9,16 cm (n=8). Em virtude da ótima preservação (Valais, 2009. *Figure 3B*), as dimensões das mãos e pés representam o real grau de heteropodia, onde a extramorfologia possui pouca influência, diferentemente do holótipo LPP-IC-0001.

Leonardi (1994) atribuiu uma pista de pegadas tridáctilas em progressão saltada da Formação Botucatu a dinossauros (ASRB 95). Posteriormente, Rainforth & Lockley (1996) notaram o calcanhar transverso e as dimensões sub iguais dos dígitos e atribuem a um produtor mamaliforme. Esta pista (ASRB 95) é similar em dimensões dos pés, morfologia dos dígitos e distância do salto da pista LPP-IC-0011 (*Figure 10E*) aqui descrita, e a condição tridáctila muito provavelmente se deve à pista ter sido preservada como *undertrack*.

Ainda para o Mesozoico, Lockley & Foster (2003) descreveram um novo icnogênero, *Schadipes*, para a Formação Laramie no Colorado (Cretáceo Superior), no qual o animal produtor podia alterar o padrão de locomoção entre o salto e o cursorial. Este seria o primeiro icnotáxon associado a produtores estritamente mamíferos do Cretáceo, sendo os possíveis candidatos multituberculados ou marsupiais, com base nos padrões de locomoção e morfologia. No entanto, os parâmetros que descrevem este icnotáxon diferem de *Brasilichnium*.

No Cenozoico, para a Formação Flagstaff e Formação Brown Park, ambas no oeste dos Estados Unidos da América, icnogêneros com a locomoção saltatorial em fase são descritos por Lockley & Milner (2014). Na primeira unidade foi descrito o icnotáxon *Ranipes laci*, sendo o produtor provavelmente uma rã. Na pista utilizada para

a descrição, a ultrapassagem dos autopódios não ocorre e a distância média do salto é de 5,7 cm (n=2). Na segunda unidade, o icnotáxon *Musaltipes* é associado a roedores com saltos bípedes e quadrúpedes. A configuração autopodial na pista se assemelha com *Brasilichnium saltatorium* isp. nov. No entanto, os pés possuem cinco dígitos e pode-se observar marcas associadas ao arraste da cauda na porção média da pista, o que, até o momento não foi observado para *Brasilichnium*.

Apesar dos icnotáxons acima citados possuírem produtores diferentes, para a locomoção saltada em fase, características na estrutura dos membros tais como um maior alongamento destes e articulações especializadas poderiam estar presentes nestes animais, assim como acontece em membros da Ordem Lagomorpha. Os membros dessa Ordem são candidatos muito pouco prováveis a produtores das pistas de *Brasilichnium saltatorium* isp. nov. da Formação Botucatu, mesmo com a semelhante configuração autopodial na pista com coelhos recentes, uma vez que o surgimento do grupo teria ocorrido no Eoceno (Vaughan et al. 2000).

A locomoção saltada do produtor de *Brasilichnium* poderia ser utilizada para fugir de predadores ou perseguir uma presa, aumentando assim a velocidade empregada (Gasc, 2001). Outra possibilidade é o desenvolvimento desse tipo de locomoção em resposta a vida em desertos de areia, onde existe a predominância de planos inclinados nos quais os animais precisam se deslocar (Rainforth & Lockley, 1996) e/ou evitar o contato prolongado com areia quente, como demonstrado por Nachtigall (1996) para besouros, onde a propensão para a locomoção em altas velocidades foi maior em superfícies arenosas mais quentes. No entanto, deve-se ter em mente que o produtor de *Brasilichnium saltatorium* isp. nov. não é estritamente um animal que se locomove apenas em saltos, como é o caso do canguru moderno, uma vez que podemos observar na mesma pista dois modos distintos de locomoção. Pode-se citar como exemplo um

animal moderno que utiliza tal estratégia, o *Isoodon macrourus*, um marsupial Peramelidae da Austrália. O modo de progressão normal para este mamífero é a forma quadrupede, onde em baixas velocidades, a locomoção cursorial é empregada e conforme se aumenta a velocidade, a locomoção passa a ser a saltatorial (Bennett & Garden, 2004).

Infelizmente, até o momento, não foram encontrados fósseis corporais dos animais produtores das pistas na Formação Botucatu para a análise das estruturas dos membros. Dessa forma, os candidatos a produtores só podem ser inferidos com base na morfologia dos autopódios, a configuração dos mesmos na pista, e o modo de locomoção, bem como a análise bibliográfica sobre os grupos fósseis presentes em unidades cronoestratigraficamente relacionadas.

Apesar da inexistência desses fósseis, inferências podem ser realizadas sobre a morfologia esquelética dos produtores de *Brasilichnium* com base no estudo de Chen & Wilson (2015), no qual analisaram a morfoestrutura de elementos esqueléticos de mamíferos modernos para elucidar questões sobre os modos de locomoção de mamíferos do Mesozoico. Táxons que apresentam o modo de locomoção saltado possuem normalmente membros posteriores alongados, com pouca influência dos membros anteriores, levando a adaptação desses últimos para atividades como manipulação de alimento e habilidade fossorial. O ísquio é mais alongado em relação ao ílio, bem como a tíbia, otimizando a habilidade saltatorial. Chen & Wilson (2015) postulam que o movimento saltatorial surgiu no Cretáceo Superior, estando em desacordo com o registro icnofossilífero de *Ameghnichnus* (Jurássico Médio) e *Brasilichnium saltatorium* isp. nov. (Cretáceo Inferior). Uma possibilidade é a de que os autores tenham considerado o movimento saltatorial, seja ele bípede ou quadrupede, inferido apenas por meio de táxons descobertos na Ásia Central.

Diversos autores associam as pegadas de *Brasilichnium* a cinodontes derivados do grupo dos Tritylodontidae, animais até o momento definidos como herbívoros. Winkler (1991) documenta a presença de fósseis corporais do grupo no arenito Navajo (Jurássico Inferior), bem como a presença de pegadas atribuídas a *Brasilichnium*. Martinez et al. (1996) descreveram um animal com grande afinidade ao grupo dos Tritylodontídeos, *Ecteninion lunensis*, carnívoro e de pequenas dimensões, da Formação Ischigualasto, Triássico Superior da Argentina, atestando a presença paleobiogeográfica desses animais na América do Sul. A Formação Botucatu já foi previamente estimada de idade Triássica, e atualmente é mais seguramente situada no início do Cretáceo. No entanto, sabe-se que o grupo persistiu até o Cretáceo Inferior, tendo representantes na Rússia (Leshchinsky et al., 2003) e no Japão (Matsuoka et al., 2016). Assim, não pode-se descartar a hipótese de produção das pistas de *Brasilichnium* por estes animais.

Já a afinidade teromorfóide (Pelycosauria) pode ser contestada mais seguramente, uma vez que o grupo foi extinto no Triássico. Apesar dos teromorfóides apresentarem características mamaliformes, a locomoção evidenciada pelos icnotáxons do arenito Botucatu possui características mais derivadas e que os assemelham mais com mamíferos, como por exemplo, largura da pista menor, ângulo de passo elevado, progressão saltada, dedos arredondados, postura não espraçada.

Em um trabalho de revisão sobre os táxons mamaliformes encontrados na América do Sul durante o Mesozoico, Rougier et al. (2010) discute a presença de duas espécies pertencentes aos Australosphenida e uma a família Triconodontidae no Jurássico Médio, e uma espécie de Theria basal no Cretáceo Inferior, todos da Argentina. Essas ocorrências atestam a presença de mamíferos basais antes e durante a deposição do deserto Botucatu na América do Sul, evidenciando a contemporaneidade dos grupos e a possibilidade dos produtores de *Brasilichnium* poderem ser mamíferos.

Valais (2009) elenca características que devem ser levadas em conta para determinar se o produtor da pista possui afinidade mamaliforme. Dentre elas, geralmente a presença de cinco dígitos nas mãos e pés, impressões dos dígitos similares na forma e tamanho, pegadas mesaxônicas, postura não espraiada e modo de locomoção especializado, e por fim, pegadas relativamente pequenas. Destas características, a única que não está de acordo com as pegadas atribuídas a *Brasilichnium* é a presença de cinco dígitos, pois o dígito I, mesmo que presente, não fazia contato com o substrato (Fernandes & Carvalho, 2008).

4.3 Aspectos preservacionais e locomotoriais

Em ambientes eólicos como depósitos de dunas, normalmente a preservação de bioturbações, principalmente as epiestratais, ocorrem na face abrigada do vento (*foreset*), onde o sedimento, retirado da face exposta, é depositado. No caso dos icnitos da Formação Botucatu terem sido produzidos em um plano inclinado, é comum a presença de estruturas em arcos em decorrência do deslocamento do sedimento com direção do mergulho em resposta ao esforço locomotor (Leonardi et al. 2007). Quando a progressão ocorre em direção ao topo da duna, os arcos se encontram na região posterior das pegadas, e quando o animal desce o plano inclinado, pode-se observar a presença dessas estruturas na porção anterior. Também pode-se observar tais estruturas localizadas ao lado das pegadas quando o animal se locomove paralelamente ao plano inclinado da duna.

Segundo Leonardi et al. (2007), 90-95% das pegadas de tetrápodes da Formação Botucatu são de baixa qualidade, sendo simplesmente cavidades arredondadas ou elípticas e sem detalhes morfológicos que permitam uma classificação precisa. No entanto, diversos exemplares provenientes da Formação Botucatu (Araraquara) possuem alto nível de detalhe, incluindo a morfologia dos dígitos. Como exemplo, podemos citar

as pistas LPP-IC-0004 (Figura 12C), em que se pode distinguir a presença de dígitos nos pés, embora as marcas das mãos estejam colapsadas; a laje LPP-IC-0011 (Figura 12D-E), sendo possivelmente *undertracks*, uma vez que não se observam as cristas de sedimento, porém a preservação dos dígitos é de alta qualidade; e as lajes com alto grau de preservação utilizadas por Fernandes & Carvalho (2008) na revisão diagnóstica para o icnotáxon *Brasilichnium elusivum*.

Quando as pegadas são produzidas e preservadas em areia seca, espera-se a falta de características diagnósticas, tendo-se apenas o contorno dos autopódios, uma vez que a falta de coesão no sedimento não permite a modelagem do pé do animal com detalhes específicos (Brand, 1996). Além disso, a extramorfologia desempenha um grande papel como demonstrado por Brand (1979), onde a razão comprimento/largura é maior para pegadas produzidas em substrato arenoso seco, em comparação com outros níveis de umidade, indicando um maior comprimento em decorrência da baixa coesão dos grãos.

Dessa forma, para a produção de pegadas com grande qualidade, inclusive a presença de pequenos dígitos preservados de *Brasilichnium*, é necessário que os grãos do sedimento apresentem certo nível de coesão, indicando a presença de umidade, que torna o substrato mais firme, porém plástico o suficiente para definir a morfologia dos autopódios do animal (McKeever, 1991). Brand (1996) demonstra essa hipótese da produção de boas impressões dos autopódios em substratos arenosos úmidos, estendendo essa interpretação para as pistas fósseis produzidas em ambientes eólicos, nos quais os grãos possuíam a coesão necessária que permitisse a preservação de detalhes morfológicos.

Para a Formação Botucatu, assim como outros desertos, tanto pretéritos como atuais, a umidade presente responsável pela preservação de pegadas com alta qualidade pode ser proveniente de duas fontes, o sereno noturno e a presença de lençóis freáticos

nas dunas, como postulado por Leonardi (1980). Żmudzka et al. (2014) analisaram a influência do sereno na coesão da areia em um campo de dunas no oeste do Sahara, e, chegaram à conclusão de que a condensação do vapor de água pode ocorrer em mais de cem dias em um ano, e, que o suprimento de água dessa fonte pode ser igual ou maior ao proporcionado por chuvas, mantendo assim a coesão do substrato. No entanto, essa umidade não afeta camadas mais profundas de areia, sendo a chuva a responsável pela presença de água em profundidades decimétricas, persistindo por diversos dias. Isso está de acordo com a hipótese de lençóis freáticos também influenciando na preservação das pegadas na Formação Botucatu. Pela presença de estruturas sedimentares no arenito que indicam a ocorrência de precipitação, os lençóis freáticos seriam recarregados e ficariam mais elevados na duna, propiciando umidade em subsuperfície enquanto os animais se locomoviam pela área, aumentando assim o potencial de preservação.

Muitas pegadas poderiam ser formadas em subsuperfície, favorecendo a preservação de características morfológicas. Quando uma pegada é produzida em subsuperfície a umidade presente no sedimento pode agir favorecendo o molde dos autopódios e o isolamento da superfície pode aumentar o potencial de preservação, diminuindo a intensidade de agentes como o vento e o próprio pisoteio. Em ambientes eólicos são comuns a produção de *undertracks*, reflexos da pegada superficial em camadas inferiores em virtude da propagação do peso do animal. A pista LPP-IC-0012 (Figura 11A) por exemplo, poderia ser considerada uma *undertrack* por conta dos seus contornos difíceis de delimitar, a ausência das cristas de sedimento e a pouca profundidade. Essa interpretação é confirmada pelos resultados de Milàn & Browley (2006) (*Table 1*) e Milàn & Bromley (2008) (*Figure 5*), cujo comportamento da morfologia da pegada, à medida que se aprofunda nas camadas, diminui em dimensão e perde os contornos, respectivamente.

Outra questão de grande relevância para o entendimento da paleoicnofauna da Formação Botucatu, porém de difícil compreensão, é a presença de morfotipos com e sem heteropodia dentro dos icnotáxons *Brasilichnium elusivum* e *Brasilichnium saltatorium* isp. nov..

As pistas de *B. elusivum* são atribuídas a um animal quadrúpede, mesmo quando as mãos não estão presentes. Lockley (2011) atribuiu os icnotáxons criados previamente *Bipedous* e *Semipedous* a variações preservacionais de *B. elusivum*, onde as mãos não são evidentes, porém a progressão é quadrúpede. Fernandes & Carvalho (2008) associam a heteropodia quando o animal possui ângulos de passo entre 105° e 120°.

Uma provável explicação para a ocorrência de homopodia seria a sobreposição das mãos diminutas pelos pés maiores quando o animal adota uma maior velocidade e consequente a passada se estende. Quando comparamos o passo oblíquo e passo duplo do holótipo MNRJ-3902-V e 1° Parátipo MNRJ-3903-V obtemos uma diferença significativa ($P < 0,015$), com as médias sendo $5,94 \pm 0,79$ e $6,88 \pm 0,21$ para o passo oblíquo respectivamente e $9,54 \pm 2,24$ e $11,83 \pm 0,42$ para o passo duplo, respectivamente. Já quando comparamos estatisticamente o ângulo de passo nestas amostras não obtivemos diferença ($P > 0,05$), sendo as médias $107,35 \pm 24,09$ e $118 \pm 2,62$ respectivamente.

No icnotáxon *Brasilichnium saltatorium* isp, nov., a heteropodia parece estar relacionada com a direção do movimento do animal em relação ao plano inclinado na paleoduna. Nas lajes onde o movimento é o de descida, as mãos estão claramente evidenciadas. Deve-se notar que na pista LPP-IC-0004 as marcas das mãos estão colapsadas, porém os conjuntos se fazem presentes. Quando o movimento é ascendente em relação ao plano inclinado, estruturas circulares de pequenas dimensões,

provavelmente pertencentes as mãos do organismo produtor, ocorrem nas pistas LPP-IC-0009, LPP-IC-0013 e LPP-IC-0014 (Figura 13), porém, não são de clara observação.

Assim como ocorre nas pistas produzidas por *Meriones unguiculatus*, a sobreposição das mãos pelos pés também pode ocorrer quando o animal está subindo o plano inclinado, levando a interpretação da condição homopódica bípede. A condição bípede não deve ser descartada totalmente, pois o animal poderia manter o apoio nos membros traseiros na subida, enquanto que na descida, o mesmo utilizaria os membros anteriores como apoio.

Outra interpretação é a de que as pegadas na subida foram produzidas em subsuperfície ou são *undertracks* e as mãos, por representarem um apoio subsidiário e de menores dimensões, não marcariam em maiores profundidades, ou quando marcassem, apareciam com o contorno pouco evidente, como é o caso de LPP-IC-0009, LPP-IC-0013 e LPP-IC-0014. Se de fato tais estruturas corresponderem às mãos do produtor, a razão comprimento/largura para a subida é menor, devido ao fato de características extramorfológicas influenciarem menos na subida, ao contrário do que é observado na descida, em que o comprimento das mãos é superior a largura para o holótipo LPP-IC-0001. Dessa forma, o grau de heteropodia é maior e se torna mais evidente quando o animal sobe o plano inclinado. Pode-se sustentar tais argumentos com os resultados neoiológicos aqui adquiridos, bem como com a posição das mãos observadas quando o animal sobe e desce o plano inclinado. A distância entre os conjuntos de pés e mãos no experimento neoiológico é praticamente nula na subida, o que também ocorre para as pistas fósseis, reforçando a ideia de que tais estruturas correspondam as mãos do produtor. Essa distância é menor na subida devido ao maior esforço locomotor e a ultrapassagem dos membros ser dificultada pela dinâmica do

movimento, como confirmado pelo parâmetro DPM no experimento neoicnológico, sendo estatisticamente diferente entre a subida e a descida ($P < 0,05$).

Já quanto a distância do salto, não obtivemos diferenças entre a subida e a descida no experimento de neoicnologia ($P > 0,05$), sendo este parâmetro provavelmente controlado pelo comportamento no momento da locomoção. Nas lajes, é clara a distinção entre as distâncias entre a descida e subida, sendo essas maiores quando o animal desce o plano inclinado, provavelmente pela maior facilidade do movimento.

4.4 Paleoecologia da Formação Botucatu

A paleoecologia da Formação Botucatu pode ser compreendida por meio dos icnofósseis e estruturas sedimentares não-biogênicas encontradas na porção aqui estudada. Até o momento não foram encontrados icnofósseis atribuídos a vegetais nem fósseis corporais para a região de Araraquara, porém, vegetações adaptadas para o crescimento em dunas de areia poderiam ocorrer em depressões e regiões interdunas, suportando assim, mesmo que escassa, uma fauna herbívora, até o momento registrada por meio de pegadas fósseis de dinossauros Ornithopoda (Hack, 1941; Fernandes et al., 2004; Fernandes & Carvalho, 2007). A vegetação poderia suprir sua necessidade por água através da umidade em subsuperfície e em profundidades maiores pelo crescimento das raízes (Ho et al., 2004). Em períodos de chuva no qual a disponibilidade de água não é um fator limitante, um aumento significativo na biomassa vegetal poderia ocorrer, afetando positivamente toda a fauna da região (Hadley & Szarek, 1981).

Na porção nordeste (Minas Gerais) da Formação Botucatu, Pires et al. (2011) documentaram a presença de troncos fósseis autóctones associados a coníferas com os anéis de crescimento bem preservados em rochas areníticas. Para o desenvolvimento

dessa flora arbórea seria necessário a disponibilidade de água, sendo discutido pelos pesquisadores a posição deste sítio fossilífero em uma porção marginal do deserto Botucatu, sofrendo influência de paleocorrentes de ventos de monções que traziam umidade do Mar de Tétis.

A indisponibilidade de água e nutrientes no ambiente e um possível aumento no transporte e deposição de areia poderia acarretar na limitação e eliminação da vegetação, afetando assim toda a estrutura da comunidade (Hack, 1941; James et al. 2005). Este pode ser o caso para localidades da Formação Botucatu na qual o registro da icnofauna é escasso ou inexistente, tendo sido a deposição com aridez maior e mais constante em relação à região de Araraquara (SP) e Estado de Minas Gerais (e. g. Nowatzki & Kern, 2000; Scherer & Lavina, 2006), onde a perda de água pelos organismos através da evapotranspiração é maior do que o ganho pela precipitação, não sendo possível o crescimento e desenvolvimento significativo de fauna e flora.

Pouco se pode inferir a respeito da quantidade e intensidade da precipitação durante a deposição do deserto Botucatu. Já em desertos atuais, estima-se que uma precipitação anual de 25 – 75 mm é suficiente para sustentar a vegetação (Noy-Meir, 1973). Webb et al. (1978) atestam um mínimo de 38 mm de precipitação anual para a manutenção da vegetação perene. É confirmado que chovia em determinados momentos na área onde a Pedreira São Bento situa-se devido as estruturas sedimentares associadas à precipitação (Figura 5A, B e C). No entanto, sua ocorrência é rara, tanto em coleções científicas, quanto em lajes utilizadas na pavimentação de vias públicas (Fernandes & Côrrea, 2007), o que representa muitas décadas de exploração do arenito em diversos níveis estratigráficos.

A disponibilidade de água é um fator ambiental relevante em ecossistemas áridos por limitar a produtividade, sendo esta, ligada a frequência, intensidade e duração

da precipitação (Hadley & Szarek, 1981; Ludwig, 1987). Infelizmente, devido a exploração do arenito Botucatu ser puramente comercial e muitas vezes sem a presença de pesquisadores, não é possível determinar o contexto estratigráfico de muitas lajes que apresentam icnofósseis e estruturas sedimentares, pois não se conhece a posição na paleoduna de onde cada laje foi retirada. Dessa forma, sabe-se que a precipitação ocorria, porém, sem poder afirmar se eram eventos episódicos, distantes entre si, ou com uma maior frequência.

Os nutrientes essenciais ao crescimento vegetal também desempenham um papel central em toda a estrutura da comunidade. Seely & Louw (1980) evidenciam uma deficiência em nutrientes no deserto de dunas atual da Namíbia, como resultado da baixa taxa de decomposição e do crescimento explosivo da flora após eventos pluviais, exaurindo os nutrientes de forma mais rápida do que estes podem ser repostos.

Apesar das condições estressantes, a abundante e diversificada assembleia icnofossilífera proveniente da Pedreira São Bento (Araraquara) pode indicar que na região existiu um oásis, sustentado por um aumento na umidade em decorrência dos episódios pluviais, registrados no arenito, e pela umidade em subsuperfície recarregada pela água infiltrada da chuva (Yair & Greitser, 1997). A formação de lagoas efêmeras pode ter ocorrido muito provavelmente em vales interdunas, para onde a água líquida teria a tendência de escoar. Além de limitar a produtividade, a disponibilidade de água, bem como de nutrientes, exerce forte influência na abundância e distribuição dos organismos. Assim, a fauna e flora podem ter se restringido a áreas onde a água acumulava-se e permanecia disponível por certos intervalos de tempo, formando comunidades locais produtivas com grande atividade biológica, porém localmente isoladas, o que é característico de ambientes desérticos. Tais locais serviriam como

refúgios, onde a fauna poderia encontrar alimento e abrigo, reforçando assim interações biológicas em decorrência da presença e abundância dos táxons.

Em ambientes de deposição como lagoas efêmeras e interdunas, é comum a precipitação de carbonatos, que são responsáveis pela formação das lentes carbonáticas encontradas nas rochas após a litificação do sedimento (e.g. Parrish & Falcon-Lang, 2007; Smith & Mason, 1998,). Para a região de Araraquara, tais lentes não foram reportadas, sendo a hipótese da existência de um oásis sustentada pela abundância dos icnofósseis na paleoduna, evidenciando uma possível rota para busca de água (e.g. Paik et al. 2001), e as estruturas sedimentares que indicam a ocorrência de eventos pluviais durante a deposição. Loope & Rowe (2003) inferem a ocorrência de ambientes interdunas úmidos para o deserto de dunas Navajo do Jurássico Inferior (190 Ma,; oeste dos EUA), também sem a presença de lentes carbonáticas para a região estudada, porém com base na abundante icnofauna registrada. A explicação proposta é baseada no alto grau de diluição da água, não permitindo a precipitação de carbonatos. Em intervalos pluviais os lençóis freáticos são abastecidos e migram em direção a superfície, descarregando água com poucos solutos nas zonas interdunas, propiciando assim ambientes favoráveis para o estabelecimento de plantas e animais.

Seely (1991), estudando a ecologia do deserto da Namíbia, sugeriu que a estrutura da comunidade é controlada principalmente por fatores abióticos, mais do que as interações biológicas. Assim, a hipótese autoecológica (efeitos da interação entre o organismo e o ambiente) pode explicar a estruturação da comunidade, uma vez que as populações comumente possuem baixas densidades, tornando as interações raras. Em um recente estudo, Francischini et al. (2015) comparam a icnocenose de dinossauros da Formação Guará (deposição fluvio-eólica; Jurássico Superior) com a da Formação Botucatu (deposição eólica; Cretáceo Inferior), encontrando diferenças na composição

faunística e nos tamanhos dos dinossauros entre as duas unidades. Na Formação Guará, o tamanho estimado dos grupos de dinossauros é maior em relação aos mesmos grupos encontrados na Formação Botucatu, com exceção dos Sauropoda, que são exclusivos da primeira unidade. A maior aridez durante a deposição da Formação Botucatu em relação à Formação Guará pode ter influenciado no menor tamanho dos dinossauros em virtude das condições estressantes. Dessa forma, a ausência de icnofósseis de Sauropoda nesta última unidade pode ser uma evidência da hipótese autoecológica estruturando as comunidades de desertos, uma vez que animais de grande porte possuem grande dificuldade em ambientes áridos (Louw & Seely, 1982).

Já em um ambiente como um oásis, onde tanto a produtividade quanto as densidades populacionais são maiores e a intensidade das condições estressantes diminuem, as interações biológicas podem desempenhar um importante papel em estruturar a comunidade. Assim, as comunidades da Formação Botucatu poderiam se estruturar de acordo com os microambientes, sejam eles secos e de baixa produtividade como as dunas, ou úmidos com maior produtividade como os oásis.

Com base nos registros icnológicos presentes na Formação Botucatu, inferências sobre a teia trófica podem ser realizadas, determinando a posição de cada grupo (Figura 15). Um importante componente da teia trófica em ambientes áridos, por exemplo, são os detritívoros, pois a decomposição microbiana é limitada devido à baixa umidade, e a biomassa produzida por organismos que se alimentam de detritos pode ser explorada por consumidores carnívoros (Hadley & Szarek, 1981).

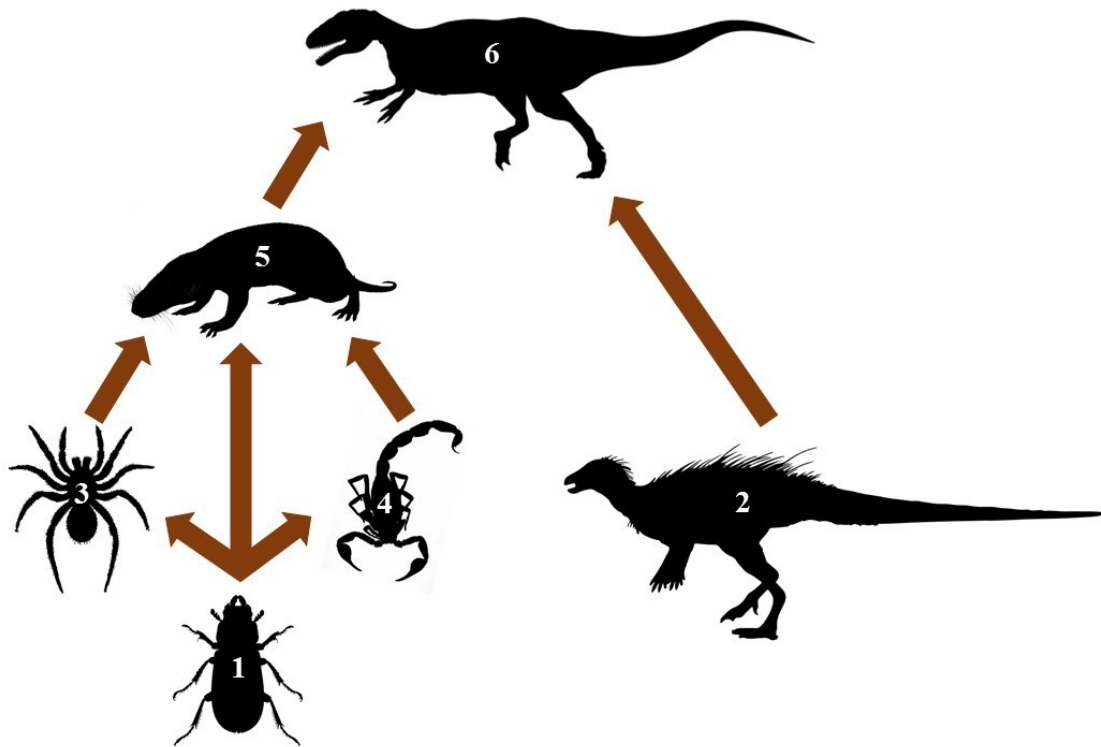


Figura 15. Possíveis interações tróficas entre os grupos registrados pelos seus icnofósseis para a Formação Botucatu. 1. Coleoptera, por Melissa Broussard. 2. Ornithopoda, por Steveoc 86. 3. Aranha. 4. Escorpião, por Gareth Monger. 5. Mamaliforme, por Michael B. H.. 6. Theropoda, por C. Abraczinskas. Todas as imagens creditadas estão sobre licença: <https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>.

Os icnofósseis endoestratais e epiestratais podem ser atribuídos a organismos macrodetritívoros. No primeiro caso, larvas provavelmente de besouros, ao se alimentarem de detritos dentro do substrato deixaram seus rastros preservados, enquanto que no segundo caso preservou-se a atividade de besouros adultos na superfície. Subindo-se um nível na teia trófica, tem-se o registro da atividade de escorpiões e aranhas, ambos epiestratais. Estes animais poderiam se alimentar das larvas, bem como de besouros adultos, ligando os componentes tróficos da sub-teia do substrato com os da superfície (Polis, 1991; Fernandes et al., 2014).

Devido à incerteza e flutuação da disponibilidade de recursos em decorrência das condições ambientais em ecossistemas de deserto, o comportamento de alimentação tende a ser oportunista e flexível, sendo a maioria dos consumidores generalistas e onívoros, formando teias alimentares altamente conectadas (Polis, 1991). Nesse contexto, os produtores do icnogênero *Brasilichnium* provavelmente desempenhariam um papel de consumidores secundários onívoros, se alimentando em diversos níveis da teia trófica, por exemplo, insetos e aracnídeos. Além da possível carnívoria, estes poderiam se alimentar também de material vegetal, alterando a preferência de alimentação de acordo com a disponibilidade dos recursos (Hadley & Szarek, 1981).

Flutuações nas condições ambientais, por exemplo as de amplitude diária, como é comum em desertos, também podem influenciar no comportamento apresentado pelas espécies que vivem nesses habitats. Lucas et al. (2006) e Riese et al. (2011), e Rowland & Mercadante (2011) descrevem a presença de estruturas associadas a tocas para os arenitos Navajo e Aztec respectivamente, ambos do Jurássico Inferior e oeste dos EUA, atribuindo-as ao provável produtor das pistas de *Brasilichnium* com base no tamanho das estruturas e no possível comportamento gregário destes animais. No Brasil, Dentzien-Dias et al. (2008) registraram a presença de possíveis tocas com espessura de 20 cm na mesma paleoduna da Formação Guará onde pegadas de Theropoda ocorrem.

Até o momento, para a Formação Botucatu estruturas associadas a tocas não foram encontradas. Porém, tendo como base a literatura acima citada, os produtores de *Brasilichnium* poderiam apresentar comportamento fossorial como resposta para evitar condições adversas. A poucos centímetros dentro da areia, as condições relacionadas à temperatura e umidade possuem uma amplitude de variação menor em relação à superfície (Edney et al. 1974; Seely et al. 1988), sendo o comportamento de escavar tocas uma resposta a flutuações diárias nas condições ambientais, criando-se assim

microclimas que permitem os organismos enfrentar as adversidades. Atualmente, existem pequenos mamíferos de deserto que apresentam tal comportamento fossorial, amortecendo as condições estressantes procurando abrigo dentro do substrato (Degen, 1997).

No que diz respeito ao forrageamento dos mamíferos da Formação Botucatu, fatores abióticos (e.g. temperatura alta durante o dia), bem como bióticos (predação por dinossauros Theropoda) poderiam influenciar no comportamento desses animais. A atividade noturna e o comportamento fossorial podem ter sido estratégias adotadas para escapar tanto das condições adversas quanto da predação (Reichman & Price, 1993).

Os predadores do topo da cadeia alimentar são representados por pegadas de dinossauros Theropoda de dois morfotipos distintos, Coelurosauria e Carnosauria, classificados com base em características morfológicas dos autopódios (i.e. comprimento dos dígitos, ângulo entre os dígitos, razão comprimento/largura da pegada) (Fernandes et al., 2011). Os alimentos desses animais poderiam ser principalmente os produtores de *Brasilichnium* e os dinossauros Ornithopoda.

Até o momento têm-se uma comunidade estruturada de forma correlata com desertos atuais. Conforme novas pesquisas são realizadas, novos morfotipos e icnotáxons podem ser acrescentados, melhorando e refinando a interpretação deste paleoambiente e suas relações paleoecológicas. Essa estruturação também pode ser observada em outros desertos pretéritos ao redor do mundo (e.g. Lockley & Hunt, 1995).

5. Conclusões

O novo icnotáxon aqui descrito para a Formação Botucatu apresenta uma real variação biológica em virtude de diferenças no comportamento em relação a *Brasilichnium elusivum*, possuindo locomoção assimétrica saltatorial em fases pouco comum no registro fóssil, que reflete em uma configuração autopodial claramente diferente da locomoção cursorial típica. Quando comparado com outros icnotáxons que apresentam modos de locomoção semelhantes, as diferenças recaem na morfologia dos autopódios e na configuração autopodial, reiterando a nova nomenclatura aqui proposta. Além dos critérios utilizados na icnotaxonomia, também existem diferenças na idade geológica e no tipo de paleoambiente de ocorrência.

O produtor de *B. elusivum* pode ser o mesmo de *Brasilichnium saltatorium* isp. nov., de afinidade mamaliforme, uma vez que existem pistas onde o início do movimento é o cursorial passando ao saltatorial. Análises estatísticas sobre a morfologia também garantem a semelhança. Caso contrário, a morfologia autopodial seria um reflexo da convergência adaptativa para a vida em campos de dunas. O comportamento saltatorial pode ser empregado para garantir uma maior velocidade no deslocamento e evitar a captura por parte dos predadores, ou mesmo para vencer os planos inclinados de forma mais rápida.

A heteropodia e homopodia podem estar relacionadas com a direção do movimento, onde, na descida são sempre presentes as mãos. Na subida, as mãos podem ser sobrepostas pelos pés em decorrência da menor distância entre os conjuntos autopodiais ou podem não ter marcado o sedimento devido ao apoio subsidiário ou pela formação em subsuperfície. A heteropodia é acentuada na direção ascendente, porém de difícil observação. Características extramorfológicas estão presentes e interferem nas

reais dimensões dos autopódios, podendo enviesar interpretações sobre os possíveis produtores.

A presença das estruturas sedimentares que indicam umidade e a abundância de icnofósseis é um indicativo de que havia umidade durante a deposição do deserto Botucatu para a região de Araraquara, com a possível formação de lagoas efêmeras onde a fauna buscava recursos, como alimento e abrigo. Os produtores do icnogênero *Brasilichnium*, de pequenas dimensões, poderiam ser animais onívoros e fossoriais, com base em comparações com organismos atuais de deserto e em tocas descritas para outras unidades eólicas.

6. Referências Bibliográficas

- Abourachid, A., 2003. A new way of analysing symmetrical and asymmetrical gaits in quadrupeds. *Comptes Rendus Biologies*. v. 326(7), p. 625–630. doi:10.1016/S1631-0691(03)00170-7
- Baucon, A., 2008. Neoichnology of a microbial mat in a temperate, siliciclastic environment: Spiaggia al Bosco (Grado, Northern Adriatic, Italy). *Studi trentini di scienze naturali acta geológica*. v. 83, p. 183-203.
- Bennett, M.B., Garden, J.G., 2004. Locomotion and gaits of the northern brown bandicoot, *Isoodon macrourus*, (Marsupalia: Peramelidae). *Journal of Mammalogy*. v. 85(2), p. 296-301. doi: <http://dx.doi.org/10.1644/BWG-123>
- Bertling, M., 2007. What's in a Name? Nomenclature, Systematics, Ichnotaxonomy, in: Miller, III, W (Ed.), *Trace fossils: concepts, problems, prospects*, Elsevier, Amsterdam, pp. 82-109.
- Bonaparte, J.F., 1996. Cretaceous Tetrapods of Argentina, in: Pfeil, F., Arratia, G., (Eds). *Contributions of southern South America to Vertebrate Paleontology*. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen. Reihe A Geol und Paläont*, p. 73-130.
- Brand, L.R., 1979. Field and laboratory studies on the Coconino Sandstone (Oermian) vertebrate footprints and their paleoecological implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. v. 28, p. 25-38. doi:10.1016/0031-0182(79)90111-1
- Brand, L.R., 1996. Variations in salamander trackways resulting from substrate differences. *Journal of Paleontology*. v. 70(6), p. 1004-1010.
- Buatois LA, Mángano MG. 2011. *Ichnology: organism–substrate interactions in space and time*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Buatois, L.A., Mángano, M.G., 2013. Ichnodiversity and ichnodisparity: significance and caveats. *Lethaia*. v. 46(3), p. 281-292. doi: 10.1111/let.12018.
- Carvalho, I.M., Fernandes, A.C.S., 2010. Icnofósseis, in: Carvalho, I.M., (Ed.), *Paleontologia: Conceitos e Métodos*, Volume 1, Editora Interciência, Rio de Janeiro, p. 195-227.
- Chen, M., Wilson, G.P., 2015. A multivariate approach to infer locomotor modes in Mesozoic mammals. *Paleobiology*. v. 41(2), p. 280-312. doi: 10.1017/pab.2014.14
- Collette, J.H., Gass, K.C., Hagadorn, W.J., 2012. Protichnites eremita Unshelled? Experimental Model-Based Neoichnology and New Evidence for A Euthycarcinoid Affinity for This Ichnospecies. *Journal of Paleontology*. v. 86(3), p. 442-454. <http://dx.doi.org/10.1666/11-056.1>
- Davis, R.B., Minter, N.J., Braddy, S.J., 2007. The neoichnology of terrestrial arthropods. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. v. 255(3), p. 284-307. doi:10.1016/j.palaeo.2007.07.013
- Degen, A.A., 1997. *Ecophysiology of Small Desert Mammals*. Springer, Berlin.

- Demathieu, G., Demathieu, P., 2002. Concerning the erection of ichnogenera and ichnospecies in vertebrate ichnotaxonomy. *Ichnos*. v. 9, p. 117-121. doi: 10.1080/10420940290208153
- Dentzien-Dias, P.C., Schultz, C.L., Bertoni-Machado, C., 2008. Taphonomy and paleoecology inferences of vertebrate ichnofossils from Guar Formation (Upper Jurassic), southern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*. v. 25, p. 196-202. doi:10.1016/j.jsames.2007.08.008
- Edney, E.B., Haynes, S., Gibo, D., 1974. Distribution and activity of the desert cockroach *Arenivaga inestigata* (Polyphagidae) in relation to microclimate. *Ecology*. v. 55(2), p. 420-427. doi: 10.2307/1935230
- Falkingham, P.L., 2014. Interpreting ecology and behaviour from the vertebrate fossil track record. *Journal of Zoology*. v. 292(4), p. 222-228. doi:10.1111/jzo.12110
- Fernandes, M.A. 2005. Paleoicnologia em ambientes desrticos: anlise da icnocenose de vertebrados da pedraia So Bento (Formao Botucatu, Jurssico Superior – Cretceo Inferior, Bacia do Paran), Araraquara, SP. Rio de Janeiro, RJ, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Instituto de Geocincias, Tese de Doutorado, 198 p.
- Fernandes, M.A., Fernandes, L.B.R., Souto, P.R.F., 2004. Occurrence of urolites related to dinosaurs in the Lower Cretaceous of the Botucatu Formation, Paran Basin, So Paulo State, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, v. 7(2), p. 263-268.
- Fernandes, M.A.; Corra, R.C. Patrimnio icnofossilfero das vias pblicas da cidade de So Carlos, SP: resgate histrico, cientfico e cultural como referncia para um museu a cu aberto. In: XX Congresso Brasileiro de Paleontologia: A Paleontologia Celebrando a Vida, 20, 2007, Rio de Janeiro, Armao dos Bzios.
- Fernandes, M.A., Carvalho, I.S., 2007. Pegadas fsseis da Formao Botucatu (Jurssico Superior-Cretceo Inferior): o registro de um grande dinossauro Ornithopoda na Bacia do Paran. In: Carvalho, I.S., Cassab, R.C.T., Schwanke, C., Carvalho, M.A., Fernandes, A.C.S., Rodrigues, M.A.C., Carvalho, M.S.S., Arai, M., Oliveira, M.E.Q. (Eds.), *Paleontologia: Cenrios da Vida*. Intercincia, Rio de Janeiro, pp. 425-432.
- Fernandes, M. A., Corra, R. C. 2007. Patrimnio icnofossilfero das vias pblicas da cidade de So Carlos, SP: resgate histrico, cientfico e cultural como referncia para um museu a cu aberto, in: XX Congresso Brasileiro de Paleontologia: A Paleontologia Celebrando a Vida, 20, Rio de Janeiro, Armao dos Bzios.
- Fernandes, M.A., Carvalho, I.S., 2008. Reviso diagnstica para a icnoespcie de tetrpode Mesozico *Brasilichnium elusivum* (Leonardi, 1981) (Mammalia) da Formao Botucatu, Bacia do Paran, Brasil. *Ameghiniana*, v. 45(1), p. 167-173.
- Fernandes, M.A., Ghilardi, A.M., Carvalho, I.S., Leonardi, G., 2011. Pegadas de dinossauros Theropoda do Paleodeserto Botucatu (Jurssico Superior-Cretceo Inferior) da Bacia do Paran. In: *Paleontologia: Cenrios da Vida*. Intercincia, Rio de Janeiro, pp. 609-620.
- Fernandes, M.A., Ghilardi, A.M., Carvalho, I.S., 2014. Paleodeserto Botucatu: inferncias ambientais e climticas com base na ocorrncia de icnofsseis. In: Carvalho,

- I.S., Garcia, M.J., Lana, C.C., Strohschoen, O., (Eds.). *Paleontologia: Cenários de Vida - Paleoclimas*. 1ed. Rio de Janeiro: Interciência, 2014, v. 5, pp. 71-80.
- Francischini, H., Dentzien-Dias, P.C., Fernandes, M.A., Schultz, C.L., 2015. Dinosaur ichnofauna of the Upper Jurassic/Lower Cretaceous of the Paraná Basin (Brazil and Uruguay). *Journal of South American Earth Sciences*. v. 63, p. 180-190. doi:10.1016/j.jsames.2015.07.016
- Gasc, J-P., 2001. Comparative aspects of gait, scaling and mechanics in mammals. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*. v. 131(1), p. 121-133. doi:10.1016/S1095-6433(01)00457-3
- Genise, J.F., Melchor, R.N., Archangelsky, M., Bala, L.O., Straneck, R., Valais, S., 2009. 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. doi:10.1016/j.palaeo.2008.08.014
- Hack, J.T., 1941. Dunes of the Western Navajo Country. *Geographical Review*. v. 31(2), p. 240-263.
- Hadley, N.F., Szarek, S.R., 1981. Productivity of Desert Ecosystems. *BioScience*. v. 31(10), 747-753. doi: 10.2307/1308782
- Ho, M.D., McCannon, B.C., Lynch, P., 2003. Optimization modeling of plant root architecture for water and phosphorus acquisition. *Journal of Theoretical Biology*. v. 226(3), p. 331-340. doi:10.1016/j.jtbi.2003.09.011
- Huene, F., 1931. Verschiedene mesozoische Wierbeltierreste aus Südamerika. *Neuen Jahrbuch für Mineralogie, Geologie, Paläontologie, Beil-Bd*, v.6 6(B), p. 181-198.
- James, J.J., Tiller, R.J., Richards, J.H., 2005. Multiple resources limit plant growth and function in a saline-alkaline desert community. *Journal of Ecology*. v. 93, p. 113-126. doi: 10.1111/j.1365-2745.2004.00948.x
- Jardine, W., 1850. Note to Mr. Harkness's Paper "On the position of the Impressions of Footsteps in the Bunter Sandstones of Dumfriesshire." *Annals and Magazine of Natural History*. v. 6, p.208-209.
- Laporte, L.F., Behrensmeyer, A.K., 1980. Tracks and substrate reworking by terrestrial vertebrates in Quaternary sediments of Kenya. *Journal of Sedimentary Research*. v. 50, p. 1337-1346. doi: 10.1306/212F7BE9-2B24-11D7-8648000102C1865D
- Leonardi, G. 1980. On the discovery of an abundant ichno-fauna (vertebrates and invertebrates) in the Botucatu Formation in Araraquara, São Paulo, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. v. 52(3), p. 559-567.
- Leonardi, G., 1981. Novo icnogenero de Tetrápode Mesózoico da Formação Botucatu, Araraquara, SP. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 53(4), p. 793-805.
- Leonardi, G. (Ed.), 1987. *Glossary and Manual of Tetrapod footprint Palaeoichnology*. DNPM, Brasília. 117 pp.

- Leonardi, G. (Ed.), 1994. Annotated atlas of South American tetrapod footprints (Devonian to Holocene). Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais, Brasília. 248 pp.
- Leonardi, G., Oliveira, F.H., 1990. A revision of the triassic and jurassic tetrapod footprints of Argentina and a new approach on the age and meaning of the Botucatu Formation footprints (Brazil). v. 20, p. 216-229.
- Leonardi, G., Carvalho, I.S., 2002. Jazigo icnofossilífero do Ouro, Araraquara, SP. In: Schobbenhaus, C., Campos, D.A., Queiroz, E.T., Winge, M., Berbert-Born, M.L.C., (Eds), Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil, DNPM, CPRM, SIGEP, pp. 39-48.
- Leonardi, G., Carvalho, I.S., Fernandes, M.A., 2007. The desert ichnofauna from Botucatu Formation (upper- Jurassic- lower Cretaceous), in: Carvalho, I. (Ed.), Paleontologia: Cenários de Vida, Editora Interciência, Rio de Janeiro, p. 379-392.
- Leshchinsky, S.V., Averianov, A.O., Faingerts, A.V., Skutchas, P.P., Rezvyi, A.S., 2003. A New Locality of Early Cretaceous Mammals in Western Siberia. Doklady Biological Sciences. v. 391(3), p. 426-429.
- Lockley, M.G., 2011. The ichnotaxonomic status of *Brasilicnhinum* with special reference to occurrences in the Navajo Sandstone (Lowe Jurassic) in the western USA, in: Sulivam, R.M., Luszcz, S.G., Spielmann, J.A. (Eds.), Fossil Record 3. New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin 53, p. 306-315.
- Lockley, M.G., Hunt, A.P., 1995. Dinosaur tracks and other fossil footprints of the Western United States. Columbia University Press. 338 pp.
- Lockley, M.G., Foster, J., 2003. Late Cretaceous Mammal Tracks from North America. Ichnos. v.10, p. 269-273. doi: 10.1080/10420940390257923
- Lockley, M.G., Milner, A.R.C., 2014. The ichnotaxonomy of hopping vertebrate trackways from the Cenozoic of the western USA, in: Lockley, M.G., Lucas, S.G., (Eds.), Fossil footprints of western North America: NMMNHS Bulletin 62, p. 489-500.
- Loope, D.B., Rowe, C.M., 2003. Long-lived pluvial episodes during deposition of the Navajo Sandstone. The Journal of Geology. v. 111(2), p. 223-232. doi: 10.1086/345843
- Louw, G.N., Seely, M.K., 1982. Ecology of Desert Organisms. Longman, New York, p. 194.
- Lucas, S.G., Gobetz, K.E., Odier, G.P., McCormick, T., Egan, C., 2006. Tetrapod burrows from the Lower Jurassic Navajo Sandstone, southeastern Utah. New Mexico Museum of Natural History Bulletin. v. 37, p. 147-154.
- Ludwig, J., 1987. Primary productivity in arid lands: myths and realities. Journal of Arid Environments. v. 13, p. 1-7.
- Martinez, R.N., May, C.L., Forster, C.A., 1996. A new carnivorous cynodont from the Ischigualasto Formation (Late Triassic, Argentina), with comments on eucynodont phylogeny. Journal of Vertebrate Paleontology. v. 16(2), p. 271-284. doi: 10.1080/02724634.1996.10011314

- Martinsson, A., 1970. Toponymy of trace fossils, in: Crimes, T.P., Harper, J.C. (Eds.), Trace Fossils. Geol. J., Spec. Iss. 3, pp. 323-330.
- Matsuoka, H., Kusuhashi, N., Corfe, I.J., 2016. A new Early Cretaceous tritylodontid (Synapsida, Cynodontia, Mammaliamorpha) from the Kuwajima Formation (Tetori Group) of central Japan. Journal of Vertebrate Paleontology. v. 36(4). doi: 10.1080/02724634.2016.1112289
- McKeever, P.J., 1991. Trackway preservation in eolian sandstones from the Permian of Scotland. Geology. v. 15(7), p. 726-729. doi: 10.1130/0091-7613(1991)019<0726:TPIESF>2.3.CO;2
- McKeever, P.J., Haubold, H., 1996. Reclassification of vertebrate trackways from the Permian of Scotland and related from Arizona and Germany. Journal of Paleontology, v. 70(6), p. 1011- 1022.
- Milà, J., Bromley, R.G., 2006. True tracks, undertracks and eroded tracks, experimental work with tetrapod tracks in laboratory and field. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. v. 231, p. 253-264. doi:10.1016/j.palaeo.2004.12.022
- Milà, J., Bromley, R.G., 2008. The Impact of Sediment Consistency on Track and Undertrack Morphology: Experiments with Emu Tracks in Layered Cement. Ichnos. v. 15(1), p. 18-24. doi:10.1080/10420940600864712
- Milani, E.J.; Faccini, U.F.; Scherer, C.M.S.; Araújo, L.M.; Cupertino, J.A., 1998. Sequences and stratigraphic hierarchy of the Paraná Basin (Ordovician to Cretaceous), Southern Brazil. Boletim IG-USP, Série Científica, v. 29, p. 125-173.
- Milani, E.J., Melo, J.H.G., Souza, P.A., Fernandes, L.A., França, A.B., 2007. Bacia do Parana. Bol. Geociências Petrobrás.v. 15(2), p.265-287.
- Nachtigall, W., 1996. Locomotory Behaviour in a Population of the Tiger Beetle Species *Cicindela hybrida* on a Small, Hot, Sandy Area (Coleoptera: Cicindelidae). Entomologia Generalis. v. 20(4), p. 241-248. doi: 10.1127/entom.gen/20/1996/241
- Nowatzki, C.H., Kern, H.P. 2000. The Eolianites between Sanga do Cabral and Botucatu Formations in Rio Grande do Sul State, Brazil. Anais da Academia Brasileira de Ciência. v. 72(2), p. 247-256. doi: <http://dx.doi.org/10.1590/S0001-37652000000200010>
- Noy-Meir, I., 1973. Desert ecosystems: environment and producers. Annual Review of Ecology and Systematics. v. 4, p. 25-51. doi: 10.1146/annurev.es.04.110173.000325
- Pacheco, J. A. A., 1913. Notas sobre a geologia do Valle do Rio Grande a partir da foz do Rio Pardo até a sua confluência com o Rio Parahyba. In: Comissão Geographica e Geologica do Estado de São Paulo. Exploração do Rio Grande e de seus afluentes. São José dos Dourados, São Paulo, p. 33-38.
- Paik, I.S., Kim, H.J., Lee, Y.I., 2001. Dinosaur track-bearing deposits in the Cretaceous Jindong Formation, Korea: occurrence, palaeoenvironments and preservation. Cretaceous Research. v. 22(1), p. 79-92. doi:10.1006/cres.2000.0241

- Parrish, J.T., Falcon-Lang, H.J., 2007. Coniferous trees associated with interdune deposits in the Jurassic Navajo sandstone formation, Utah, USA. *Palaeontology*. v. 50(4), p. 829-843. doi: 10.1111/j.1475-4983.2007.00689.x
- Pires, E.F., Guerra-Sommer, M., Scherer, C.M.S., Santos, A.R., Cardoso, A., 2011. Early Cretaceous coniferous woods from a paleoerg (Paraná Basin, Brazil). *Journal of South American Earth Sciences*. v. 32, p. 96-109. doi:10.1016/j.jsames.2011.04.001
- Polis, G.A., 1991. Food Webs in Desert Communities: Complexity via Diversity and Omnivory, in: Polis, G.A. (Ed.) *The Ecology of Desert Communities*, The University of Arizona Press, p. 383-437.
- Porchetti, S.D'O., Wagensommer, A., 2015. A vertebrate trackway from the Twyfelfontein Formation (Lower Cretaceous), Damaraland, Namibia. *Paläontologische Zeitschrift*. v. 89(4), p. 807-814.
- Rainforth, E.C., Lockley, M.G., 1996. Tracks of diminutive dinosaur and hopping mammals from the Jurassic of North and South America, in: Morales, M. (Ed.), *The Continental Jurassic*. Museum of Northern Arizona Bulletin, v. 60, p. 265-269.
- Reichman, O.J., Price, M.V., 1993. Ecological aspects of heteromyid foraging, in: Genoways, H., Brown, J.H., (Eds.), *Biology of Heteromyids*, American Society of Mammalogists Special Publication 10.
- Renne, P.R., Ernesto, M., Pacca, I.G., Coe, R.S., 1992. The Age of Parana Flood Volcanism, Rifting of Gondwanaland, and the Jurassic-Cretaceous Boundary. v. 285(5084), p. 975-979. doi: 10.1126/science.258.5084.975
- Riese, D.J., Hasiotis, S.T., Odier, G.P., 2011. Synapsid burrows and associated trace fossils in the Lower Jurassic Navajo Sandstone, southeastern Utah, U.S.A., indicates a diverse community living in a wet desert ecosystem. *Journal of Sedimentary Research*, v. 81(4), p. 299–325. doi: 10.2110/jsr.2011.25
- Rougier, G.W., Gaetano, L., Drury, B.R., Colella, R., Gómez, R.O., Arango, N.P., 2010. A review of the Mesozoic mammalian record of South America, in: Calvo, J., Porfiri, J., Riga, B.G., Dos Santos, D., (Eds), *Paleontología y Dinosaurios desde América Latina*, Mendoza, Argentina: Univ. Nacional de Cuyo; 2010. pp. 195–214.
- Rowland, S.M., Mercadante, J.M., 2014. Trackways of a gregarious, dunefield-dwelling, Early Jurassic therapsid in the Aztec Sandstone of Southern Nevada. *Palaios*. v. 29(10), p. 539-552. doi: 10.2110/palo.2013.067
- Sarjeant, W.A.S., 1990. A name for the trace of an act: approaches to the nomenclature and classification of fossil vertebrate footprints, in: Carpenter, K., Currie, P.J. (Eds.), *Dinosaur Systematics: Approaches and Perspectives*, Cambridge University Press, pp. 299-307.
- Scherer, C.M.S., 2000. Eolian dunes of the Botucatu Formation (Cretaceous) in Southernmost Brazil: morphology and origin. *Sedimentary Geology*. v. 137, p. 63–84. doi:10.1016/S0037-0738(00)00135-4

- Scherer, C.M.S., 2002. Preservation of aeolian genetic units by lava flows in the Lower Cretaceous of the Parana' Basin, southern Brazil. *Sedimentology*. v. 49(1), p. 97-116. doi: 10.1046/j.1365-3091.2002.00434.x
- Scherer, C.M.S., Lavina, E.L.C., 2006. Stratigraphic evolution of a fluvial-eolian succession: The example of the Upper Jurassic-Lower Cretaceous Guar and Botucatu formations, Parana' Basin, Southernmost Brazil. *Gondwana Research*. v. 9(4), p. 475-484. doi:10.1016/j.gr.2005.12.002
- Scherer, C.M.S., Goldberg, K., 2007. Paleowind patterns during the latest Jurassic-earliest Cretaceous in Gondwana: evidence from aeolian crossstrata of the Botucatu Formation, Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. v. 250, p. 89-100. 10.1016/j.palaeo.2007.02.018
- Seely, M.K., 1991. Sand Dune Communities, in: Polis, G.A., (Ed.), *The Ecology of Desert Communities*, The University of Arizona Press, p. 348-382.
- Seely, M.K., Louw, G.N., 1980. First approximation of the effects of rainfall on the ecology and energetics of a Namib Desert dune ecosystem. *Journal of Arid Environments*. v. 3, p. 25-24.
- Seely, M.K., Mitchell, D., Roberts, C.S., McClain, E., 1988. Microclimate and activity of the lizard *Angolosaurus skoogi* on a dune slip face. *South African Journal of Zoology*. v. 23(2), p. 92-102.
- Seilacher, A., 1953. Studien zur Palichnologie. I. U'ber die Methoden der Palichnologie. *N. Jb. Geol. Pala'ont. Abh.* v. 96, p. 421-452.
- Smith, R.M.H.; Mason, T.R., 1998. Sedimentary Environments and Trace Fossils of Tertiary Oasis Deposits in the Central Namib Desert, Namibia. *Palaios*. v. 13(6), p. 547-559. doi: 10.2307/3515346
- Talbot, M.R., 1985. Major bounding surfaces in aeolian sandstones – a climatic model. *Sedimentology*. v. 32(2), p. 257-265. doi: 10.1111/j.1365-3091.1985.tb00508.x
- Thulborn, T., 1990. *Dinosaur Tracks*. Chapman and Hall, Londres.
- Turner, S., Regelous, M., Hawkesworth, C., Montovani, M., 1994. Magmatism and continental break-up in the South Atlantic: high precision ⁴⁰Ar-⁴⁹Ar geochronology. *Earth and Planetary Science Letters*. v. 121, p. 333-348. doi: 10.1016/0012-821X(94)90076-0
- Valais, S, 2009. Ichnotaxonomic revision of *Ameghinichnus*, a mammalian ichnogenus from the Middle Jurassic La Matilde Formation, Santa Cruz province, Argentina. *Zootaxa*. v. 2203, p. 1-21.
- Vaughan, T.A., Ryan, J.M., Czaplewski, N.J., 2000. Lagomorpha and Macroscelidea, in: Vaughan, T.A., Ryan, J.M., Czaplewski (Eds.), *Mammalogy*, Thomson Learning, p. 326-333.
- Żmudzka, E., Woronko, D., Dłuzewski, M., 2014. The Sources of Moisture in the Sand Dunes – The Example of the Western Sahara Dune Field. *Quaestiones Geographicae*. v. 33(3), p. 199-204. doi: 10.2478/quageo-2014-0042

Webb, W., Szarek, S.R., Lauenroth, W., Kinerson, R., Smith, M., 1978. Primary productivity and water use in native forests, grassland and desert ecosystems. *Ecology*. v. 59(6), p. 1239-1247. doi: 10.2307/1938237

Winkler, D.A., Congleton, L.L.J.J.D., Downs, W.R., 1991. Life in a sand sea: Biota from Jurassic interdunas. *Geology*. v. 19(9), p. 889-892. doi: 10.1130/00917613(1991)019<0889:LIASSB>2.3.CO;2

Yair, A., Lavee, H., Greitser, N., 1997. Spatial and temporal variability of water percolation and movement in a system of longitudinal dunes, western Negev, Israel. *Hydrological Processes*. v. 11(1), p. 43-58. doi: 10.1002/(SICI)1099-1085(199701)11:1<43::AID-HYP402>3.0.CO;2-z