



UFRJ

**ANÁLISE DAS PEGADAS DE TETRÁPODES DO GRUPO ROSÁRIO DO SUL  
(TRIÁSSICO, BACIA DO PARANÁ)**

**Rafael Costa da Silva**

Tese de Doutorado submetida ao Programa de Pós-graduação em Geologia, Instituto de Geociências, da Universidade Federal do Rio de Janeiro – UFRJ, como requisito necessário à obtenção do grau de Doutor em Ciências (Geologia).

Orientadores:

Prof. Dr. Ismar de Souza Carvalho

Prof. Dr. Antonio Carlos Sequeira Fernandes

Rio de Janeiro  
Fevereiro de 2008

**ANÁLISE DAS PEGADAS DE TETRÁPODES DO GRUPO ROSÁRIO DO SUL  
(TRIÁSSICO, BACIA DO PARANÁ)**

Rafael Costa da Silva

Orientadores: Prof. Dr. Ismar de Souza Carvalho, Prof. Dr. Antonio Carlos Sequeira  
Fernandes

Tese de Doutorado submetida ao Programa de Pós-graduação em Geologia, Instituto de Geociências, da Universidade Federal do Rio de Janeiro - UFRJ, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Doutor em Ciências (Geologia).

Aprovada por:

---

Presidente: Prof. Dr. Claudio Limeira Mello  
Universidade Federal do Rio de Janeiro

---

Prof. Dr. Leonardo Fonseca Borghi de Almeida  
Universidade Federal do Rio de Janeiro

---

Prof. Dr. Renato Rodriguez Cabral Ramos  
Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro

---

Prof. Dr. Marcelo Adorna Fernandes  
Universidade Federal de São Carlos

---

Prof. Dr<sup>a</sup> Cibele Schwanke  
Universidade do Estado do Rio de Janeiro

Rio de Janeiro  
Fevereiro de 2008

Silva, Rafael Costa da.

Análise das pegadas de tetrápodes do Grupo Rosário do Sul (Triássico, Bacia do Paraná) / Rafael Costa da Silva. - Rio de Janeiro: UFRJ / IGEO, 2008.

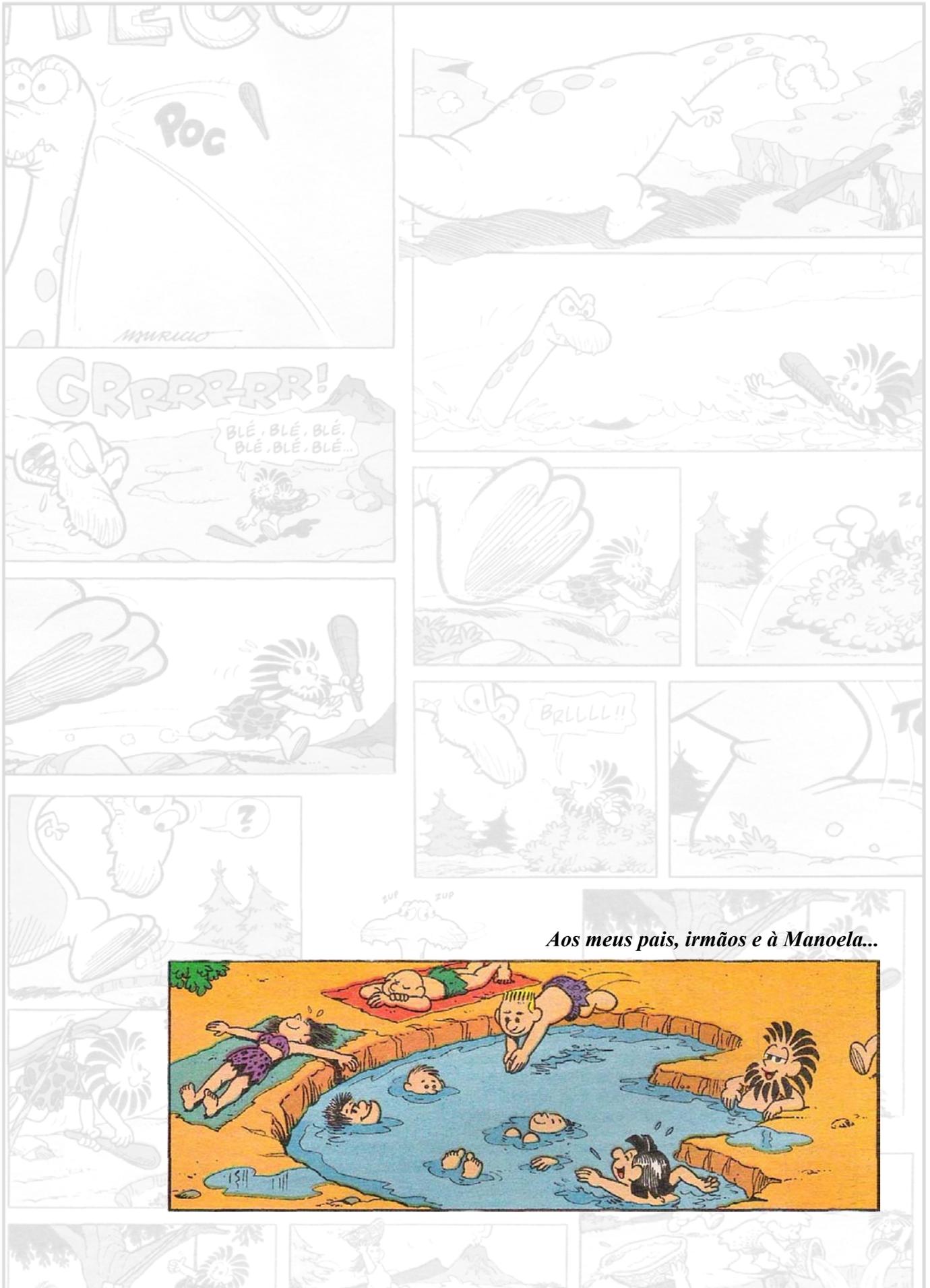
x, 228f.: il.; 31 cm.

Orientadores: Ismar de Souza Carvalho / Antonio Carlos Sequeira Fernandes

Tese (doutorado) – UFRJ/ IGEO/ Programa de Pós-graduação em Geociências (Paleontologia), 2008.

Referências Bibliográficas: f. 90-94.

1. Icnologia. 2. Tetrápodes. 2. Triássico. 2. Bacia do Paraná. I. Carvalho, Ismar de Souza. Fernandes, Antonio Carlos Sequeira. II. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Departamento de Geologia, Instituto de Geociências, Programa de Pós-graduação em Geociências (Paleontologia). III. Título.



## AGRADECIMENTOS

À Dr<sup>a</sup> Ana Maria Ribeiro e Dr. Jorge Ferigolo (Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul) pelo acesso à coleção e coleta do material; ao Dr. Henrique Zerfass e Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais (CPRM) pelas críticas, elaboração da seção estratigráfica do afloramento Predebon e apoio nos trabalhos de campo juntamente com o mapeamento geológico da área pela instituição mencionada; ao Dr. Giuseppe Leonardi pelas críticas e ajuda na elaboração do nome do novo táxon *Rhynchosauroides retroversipes*; aos colegas MSc. Aline Gonçalves de Freitas, MSc. Cleber Fernandes da Silva, MSc. Fernando A. Sedor, MSc. Felipe Mesquita de Vasconcellos, MSc. Karina Lucia Garcia, MSc. Sandro Marcelo Scheffler, Dr<sup>a</sup> Sonia Agostinho, MSc. Thiago da Silva Marinho e Dr<sup>a</sup> Vera Maria Medina da Fonseca pelas críticas, informações e idéias que auxiliaram o desenvolvimento desta tese; ao Dr. André de Meijner pela transcrição de textos para a língua inglesa; à Renata Cunha pelas reconstruções artísticas nas figuras 7 (Artigo 4), 8 (Artigo 5), 46 e 47; à Ariel Milani Martine pelas reconstruções artísticas nas figuras 4 (Artigo 1) e 5 (Artigo 2); ao Sr. Albino João Predebon, proprietário da área onde se situa o afloramento homônimo; aos professores Dr. Ismar de Souza Carvalho e Dr. Antonio Carlos Sequeira Fernandes pela orientação e apoio ao longo dos últimos anos; ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa no Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ) e Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo apoio financeiro ao desenvolvimento deste estudo.

## RESUMO

### ANÁLISE DAS PEGADAS DE TETRÁPODES DO GRUPO ROSÁRIO DO SUL (TRIÁSSICO, BACIA DO PARANÁ)

Rafael Costa da Silva

Orientadores: Dr. Ismar de Souza Carvalho, Dr. Antonio Carlos Sequeira Fernandes

Resumo da Tese de Doutorado submetida ao Programa de Pós-graduação em Geologia, Instituto de Geociências, da Universidade Federal do Rio de Janeiro – UFRJ, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Doutor em Ciências (Geologia).

O Grupo Rosário do Sul (Triássico, Bacia do Paraná) apresenta um abundante registro osteológico, mas pegadas de vertebrados foram encontradas apenas recentemente. Duas pegadas procedentes da Formação Sanga do Cabral (Triássico Inferior) foram atribuídas a Dicynodontia e Archosauria (Proterosuchia ou Ornithosuchia), reforçando a idade eoscytiana. Diversas estruturas côncavas encontradas na localidade de Novo Treviso foram interpretadas como disrupturas da homogeneidade do substrato produzidas pela bioturbação de tetrápodes, algumas com diagênese diferencial em relação à matriz circundante. Os icnofósseis foram atribuídos a dinossauros de grande porte. Pegadas encontradas na Formação Santa Maria (Triássico Médio-Superior) foram agrupadas em três conjuntos de acordo com a afinidade icnológica: pegadas lacertóides, teromorfóides e dinossauróides. O primeiro inclui pegadas de um animal possivelmente escalador, correspondendo a uma icnoespécie nova (*Rhynchosauroides retroversipes* isp. nov.), e outras produzidas em semi-natação, sendo atribuídas a esfenodontídeos. O segundo conjunto inclui uma icnoespécie nova (*Dicynodontipus protherioides* isp. nov.), tendo sido produzido possivelmente por cinodontes. As pegadas dinossauróides foram atribuídas a dinossauros basais. Esta icnocenose apresenta uma composição paleofaunística diferente daquela conhecida para o Membro Alemoa, mas similar àquela encontrada na Formação Caturrita. Estas pegadas foram também classificadas em relação ao conteúdo d'água no momento em que foram produzidas e à posterior exposição subaérea. O estudo dos icnofósseis destas três formações permitiu uma complementação do conhecimento proporcionado pelos esqueletos fossilizados.

**Palavras-chave:** Icnofósseis, Tetrápodes, Triássico, Grupo Rosário do Sul, Bacia do Paraná.

**ABSTRACT****ANALYSIS OF THE TETRAPOD FOOTPRINTS FROM ROSÁRIO DO SUL GROUP  
(TRIASSIC, PARANÁ BASIN)**

Rafael Costa da Silva

*Supervisors:* Dr. Ismar de Souza Carvalho, Dr. Antonio Carlos Sequeira Fernandes

*Abstract* da Tese de Doutorado submetida ao Programa de Pós-graduação em Geologia, Instituto de Geociências, da Universidade Federal do Rio de Janeiro – UFRJ, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Doutor em Ciências (Geologia).

*The Rosário do Sul Group (Triassic, Paraná Basin) shows a rich osteological record, but vertebrate footprints were found only recently. Two footprints from Sanga do Cabral Formation (Early Triassic) were attributed to Dicynodontia and Archosauria (Proterosuchia or Ornithosuchia), corroborating the eoscytian age. Diverse structures found in Novo Treviso locality were interpreted as disruption of the substrate homogeneity caused by bioturbation, some with differential diagenesis in relation to the surrounding substrate. The ichnofossils was attributed to large dinosaurs. Footprints found in Santa Maria Formation (Middle-Late Triassic) were grouped in three kinds according to the ichnological affinity: lacertoid, theromorphoid and dinosauroid footprints. The first one includes footprints of a possibly climber animal, corresponding to a new ichnospecies (Rhynchosauroides retroversipes isp. nov.), and others produced in half-swimming, being attributed to sphenodontids. The second kind includes a new ichnospecies (Dicynodontipus protherioides isp. nov.), having been produced possibly by cynodonts. The dinosauroid footprints were attributed to basal dinosaurs. This ichnocoenosis presents a distinct paleofaunistic composition for the Alemoa Member but similar to that from Caturrita Formation. These footprints were classified yet according to their water content during their production and to posterior subaerial exposition. The study of the ichnofossils from these three formations allowed a complementation of the knowledge proportionate by the fossilized skeletons.*

**Keywords:** *Ichnofossils, Tetrapods, Triassic, Rosário do Sul Group, Paraná Basin.*

**SUMÁRIO**

AGRADECIMENTOS .....	iv
RESUMO .....	v
<i>ABSTRACT</i> .....	vi
LISTA DE FIGURAS .....	viii
LISTA DE TABELAS .....	x
1 INTRODUÇÃO .....	01
1.1 OBJETIVOS .....	03
2 MATERIAL E MÉTODOS .....	04
2.1 MATERIAL .....	04
2.2 MÉTODOS .....	06
3 CONTEXTO GEOLÓGICO .....	09
3.1 BACIA DO PARANÁ .....	09
3.1.1 Evolução da Bacia do Paraná .....	10
3.2 GRUPO ROSÁRIO DO SUL .....	14
3.2.1 Formação Sanga do Cabral .....	14
3.2.2 Formação Santa Maria .....	14
3.2.3 Formação Caturrita .....	16
3.2.4 Idade do Grupo Rosário do Sul .....	16
3.3 DESCRIÇÃO DOS AFLORAMENTOS .....	17
4 DESCRIÇÃO DAS AMOSTRAS .....	23
5 MENSURAÇÃO DAS AMOSTRAS .....	73
6 ARTIGOS PUBLICADOS OU SUBMETIDOS .....	83
7 CONCLUSÕES .....	88
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	90
APÊNDICES .....	95

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1</b> – Mapa de localização dos afloramentos com ocorrências de pegadas fósseis das formações Sanga do Cabral (RPJA-01 e RPJA-02), Santa Maria (Predebon) e Caturrita (Novo Treviso).....	05
<b>Figura 2</b> – Etapas da confecção de moldes e réplicas. ....	07
<b>Figura 3</b> – Mapa de localização da Bacia do Paraná (modificado de SCHNEIDER et al., 1974). ....	09
<b>Figura 4</b> – Diagrama estratigráfico da Bacia do Paraná (modificada de MILANI et al., 1994).....	11
<b>Figura 5</b> – Eventos tectônicos e sedimentares da Bacia do Paraná (baseado em RAJA GABAGLIA e FIGUEIREDO, 1990).....	12
<b>Figura 6</b> – Área de ocorrência e contexto estratigráfico das formações triássicas no Estado do Rio Grande do Sul (modificado de SCHERER et al., 2000).....	15
<b>Figura 7</b> – Afloramentos da região de Rio Pardo, Formação Sanga do Cabral (fotografias de Ismar de Souza Carvalho). <b>A)</b> Afloramento RPJA-01. <b>B)</b> Afloramento RPJA-02.....	18
<b>Figura 8</b> – Seção composta do Grupo Rosário do Sul (modificado de SCHERER et al., 2000) e seção em detalhes dos afloramentos Predebon e RPJA-01.....	19
<b>Figura 9</b> – Afloramento Predebon, Formação Santa Maria. <b>A)</b> Vista geral. <b>B)</b> Detalhes do afloramento, mostrando a disposição das fácies argilosas e arenosas. <b>C)</b> Detalhe mostrando uma camada lenticular de arenito em meio ao siltito (fotografia de Jorge Ferigolo).....	20
<b>Figura 10</b> – Afloramento Novo Treviso, Formação Caturrita (fotografias de Ismar de Souza Carvalho). <b>A)</b> Vista geral, antes da limpeza da superfície. <b>B)</b> Superfície exposta após a limpeza. <b>C)</b> Vista em detalhe evidenciando as pegadas fósseis.....	22
<b>Figura 11</b> – Fotografia e desenho interpretativo da amostra RPJA-01, Formação Sanga do Cabral.....	24
<b>Figura 12</b> – Fotografia e desenho interpretativo da superfície superior da amostra MCN-PIC.001, Formação Santa Maria.....	25
<b>Figura 13</b> – Fotografia e desenho interpretativo da superfície inferior da amostra MCN-PIC.001, Formação Santa Maria.....	26
<b>Figura 14</b> – Fotografia e desenho interpretativo da superfície superior da amostra MCN-PIC.002, Formação Santa Maria.....	28
<b>Figura 15</b> – Fotografia e desenho interpretativo da superfície inferior da amostra MCN-PIC.002, Formação Santa Maria.....	29
<b>Figura 16</b> – Fotografia e desenho interpretativo da superfície superior da amostra MCN-PIC.003, Formação Santa Maria.....	31
<b>Figura 17</b> – Fotografia e desenho interpretativo da superfície inferior da amostra MCN-PIC.003, Formação Santa Maria.....	32
<b>Figura 18</b> – Fotografia e desenho interpretativo da superfície superior da amostra MCN-PIC.004, Formação Santa Maria.....	33

<b>Figura 19</b> – Fotografia e desenho interpretativo da superfície inferior da amostra MCN-PIC.004, Formação Santa Maria. ....	34
<b>Figura 20</b> – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.005, Formação Santa Maria. ....	36
<b>Figura 21</b> – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.006, Formação Santa Maria. ....	37
<b>Figura 22</b> – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.007, Formação Santa Maria. ....	39
<b>Figura 23</b> – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.008, Formação Santa Maria. ....	41
<b>Figura 24</b> – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.009, Formação Santa Maria. ....	42
<b>Figura 25</b> – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.010, Formação Santa Maria. ....	44
<b>Figura 26</b> – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.011, Formação Santa Maria. ....	45
<b>Figura 27</b> – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.012, Formação Santa Maria. ....	46
<b>Figura 28</b> – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.013, Formação Santa Maria. ....	48
<b>Figura 29</b> – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.014, Formação Santa Maria. ....	49
<b>Figura 30</b> – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.015, Formação Santa Maria. ....	50
<b>Figura 31</b> – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.016, Formação Santa Maria. ....	52
<b>Figura 32</b> – Fotografia da amostra MCN-PIC.017, Formação Santa Maria. ....	53
<b>Figura 33</b> – Desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.017, Formação Santa Maria. ....	54
<b>Figura 34</b> – Fotografia da amostra MCN-PIC.018 a, Formação Santa Maria. ....	58
<b>Figura 35</b> – Desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.018 a, Formação Santa Maria. ....	59
<b>Figura 36</b> – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.019, Formação Santa Maria. ....	60
<b>Figura 37</b> – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.020, Formação Santa Maria. ....	62
<b>Figura 38</b> – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.021, Formação Santa Maria. ....	63
<b>Figura 39</b> – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.022, Formação Santa Maria. ....	64
<b>Figura 40</b> – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.023, Formação Santa Maria. ....	66
<b>Figura 41</b> – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.024, Formação Santa Maria. ....	67
<b>Figura 42</b> – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.025, Formação Santa Maria. ....	68
<b>Figura 43</b> – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.026, Formação Santa Maria. ....	70
<b>Figura 44</b> – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.027, Formação Santa Maria. ....	71
<b>Figura 45</b> – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.028, Formação Santa Maria. ....	72
<b>Figura 46</b> - Reconstrução do animal produtor de <i>Rhynchosauroides retroversipes</i> isp. nov. em seu provável ambiente de vida (desenho por Renata Cunha). ....	86
<b>Figura 47</b> - Reconstituição dos animais produtores das pegadas de São João do Polêsine (desenho por Renata Cunha). ....	87

## LISTA DE TABELAS

<b>Tabela 1</b> – Parâmetros morfométricos das pegadas, mensurados em amostras procedentes da Formação Santa Maria. Medidas lineares em cm (C, L, CP, LP, CD), medidas angulares em graus (D, DT).....	74
<b>Tabela 2</b> – Parâmetros morfométricos das pegadas, mensurados em amostras procedentes da Formação Santa Maria (continuação da tabela 1). Medidas lineares em cm (C, L, CP, LP, CD), medidas angulares em graus (D).....	75
<b>Tabela 3</b> – Parâmetros morfométricos das pegadas, mensurados em amostras procedentes da Formação Santa Maria (continuação da tabela 2). Medidas lineares em cm (C, L, CD), medidas angulares em graus (D, DT).....	76
<b>Tabela 4</b> – Parâmetro morfométrico das pistas, Distância Mão-Pé (DMP), mensurado em amostras procedentes da Formação Santa Maria. Medidas em cm. ....	77
<b>Tabela 5</b> – Parâmetros morfométricos das pistas relativos às mãos, Distância Intermanus (DIM) e Ângulo do Passo (AP), mensurados em amostras procedentes da Formação Santa Maria. Medidas lineares em cm (DIM) e medidas angulares em graus (AP).....	78
<b>Tabela 6</b> – Parâmetros morfométricos das pistas relativos aos pés, Distância Interpedes (DIP) e Ângulo do Passo (AP), mensurados em amostras procedentes da Formação Santa Maria. Medidas lineares em cm (DIP) e medidas angulares em graus (AP).....	79
<b>Tabela 7</b> – Parâmetros morfométricos das pistas relativos às mãos, Passo Obliquo (PO) e Meio Passo (MP), mensurados em amostras procedentes da Formação Santa Maria. Medidas lineares em cm (MP) e medidas angulares em graus (PO).....	80
<b>Tabela 8</b> – Parâmetros morfométricos das pistas relativos aos pés, Passo Obliquo (PO) e Meio Passo (MP), mensurados em amostras procedentes da Formação Santa Maria. Medidas lineares em cm (MP) e medidas angulares em graus (PO).....	81
<b>Tabela 9</b> – Parâmetro morfométrico das pistas relativos às mãos e pés, Passo Duplo (PD), mensurado em amostras procedentes da Formação Santa Maria. Medidas em cm.....	82

## 1 INTRODUÇÃO

O registro fóssil de vertebrados é composto por dois tipos de evidências. O primeiro deles constitui-se de partes do corpo fossilizadas tais como ossos, dentes e eventualmente fragmentos de pele, músculos e outros tecidos moles. O segundo tipo inclui os icnofósseis, que consistem em registros da atividade dos organismos como pegadas, pistas, coprólitos, cascas de ovos, escavações, estruturas de nidificação e marcas de mordidas em ossos (*e.g.* THULBORN, 1990; LOCKLEY, 1991; HUNT *et al.*, 1994; HIRSCH, 1994). Ambos apresentam diferenças em relação à informação que pode ser obtida. Partes duras, tais como ossos e dentes, têm um potencial de preservação maior, pois resistem mais tempo às condições ambientais antes do soterramento definitivo. Porém, cada animal possui apenas um esqueleto passível de preservação (*e.g.* SHIPMAN, 1981). Os registros de atividade, por outro lado, podem ser produzidos em grande quantidade, pois um único animal pode gerar milhares de pegadas durante sua vida. Entretanto, esse tipo de registro tem um baixo potencial de preservação, sendo facilmente destruído por fatores ambientais, e assim apenas uma pequena parcela é preservada (*e.g.* THULBORN, 1990; LOCKLEY, 1991). Além disso, restos corpóreos dos organismos podem trazer informações sobre as circunstâncias que causaram sua morte ou os fatores sedimentológicos que atuaram na necrólise, desarticulação, transporte e soterramento, além das características morfológicas (*e.g.* SHIPMAN, 1981; HOLZ e SIMÕES, 2002). Já os icnofósseis, tendo sido produzidos por animais em vida, revelam informações sobre a forma de locomoção, tipos de comportamentos, ambiente de vida e alimentação, além da morfologia do autopódio do organismo produtor e das características físicas do sedimento em que foram produzidos (*e.g.* SARJEANT, 1975, 1988; DONOVAN, 1994).

Um bom exemplo onde os dois tipos de registros de vertebrados são encontrados é o Grupo Rosário do Sul, Triássico da Bacia do Paraná. Esta unidade geológica é amplamente conhecida por sua rica fauna representada por um abundante registro osteológico, composta principalmente por “anfíbios” temnospôndilos, arcossaumorfos como rincossauros, “tecodontes” e dinossauros, terapsídeos como cinodontes e dicinodontes e pequenos tetrápodes como procolofonídeos e esfenodontídeos (*e.g.* BARBERENA e DORNELLES, 2000; BONAPARTE *et al.*, 1999; DIAS e DIAS-DA-SILVA, 2000; KISCHLAT, 2000; LANGER *et al.*, 1999; LANGER e LAVINA, 2000; LANGER e SCHULTZ, 2000;

SCHWANKE e ARAÚJO-BARBERENA, 2000). Em sua maior parte, esta fauna constitui-se de animais de médio a grande porte.

O Grupo Rosário do Sul é dividido nas formações Sanga do Cabral (Triássico Inferior), Santa Maria e Caturrita (Triássico Médio a Superior) (ANDREIS *et al.*, 1980). Esses estratos foram acumulados por sistemas deposicionais continentais flúvio-eólicos associados a lagos rasos e localizados (MILANI *et al.*, 1994).

Pegadas fósseis de vertebrados do Triássico são relativamente abundantes em todo o mundo, mas poucas foram registradas no Brasil. Até o início do presente estudo, havia apenas registros preliminares nas formações Sanga do Cabral (COSTA *et al.*, 2003b) e Caturrita (CARGNIN *et al.*, 2001; COSTA *et al.*, 2003a), além do registro de pegadas sobre um coprólito (*e.g.* SOUTO, 2001). Na Formação Santa Maria, apesar de registros osteológicos serem estudados há mais de um século (*e.g.* HOLZ e DE ROS, 2000), apenas recentemente foram encontradas pegadas e pistas fossilizadas de vertebrados, nenhuma delas descrita formalmente até o início deste estudo. A textura fina da rocha permitiu a preservação de detalhes morfológicos dos icnofósseis, o que os torna valiosos para a identificação dos organismos produtores e para uma melhor compreensão sobre a gênese das camadas. Além disso, a maior parte dos tetrápodes registrados nessa unidade litoestratigráfica consiste em animais de médio a grande porte (*e.g.* HOLZ e DE ROS, 2000), mas a maior parte dos icnitos foi produzida por animais de pequeno porte e assim o estudo destes icnofósseis é importante também para o conhecimento desses animais, além de trazer informações sobre morfologia funcional e hábitos de vida dos organismos produtores das pegadas.

O desenvolvimento do presente estudo permitiu a elaboração da seguinte hipótese: a icnofauna corresponde à fauna conhecida através de esqueletos fossilizados?

No decorrer do estudo, as informações obtidas foram divulgadas a princípio em comunicações preliminares (COSTA *et al.*, 2003a, 2003b; SILVA *et al.*, 2005a, 2005b, 2006a, 2007a) e posteriormente em artigos técnicos (SILVA *et al.*, 2006b, 2007b, 2007c), publicados em periódicos ou livros especializados. Por este motivo, a tese foi organizada em formato de artigos, no qual a apresentação e discussão dos resultados são substituídas pelos textos publicados. Alguns dados não publicados foram ainda incluídos, tais como a descrição e ilustração de todas as amostras coletadas, as tabelas com os dados brutos resultantes da mensuração das mesmas e uma listagem de todos os morfotipos encontrados.

## 1.1 OBJETIVOS

Esta tese tem como objetivo:

- Taxonomia e interpretação morfofuncional das pegadas fósseis de vertebrados do Grupo Rosário do Sul, Triássico da Bacia do Paraná, Estado do Rio Grande do Sul;

Para atingir esse objetivo foram empregados os seguintes meios:

- Analisar as condições que ocasionaram a preservação dos icnitos a partir das identificações e descrições, em conjunto com o estudo das características litológicas;

- Inferir, com base nesses dados, as características morfológicas, biomecânicas e comportamentais dos organismos que produziram os icnofósseis;

- Analisar as características do paleoambiente onde as pegadas foram produzidas com base no conjunto dessas informações associado ao estudo do afloramento.

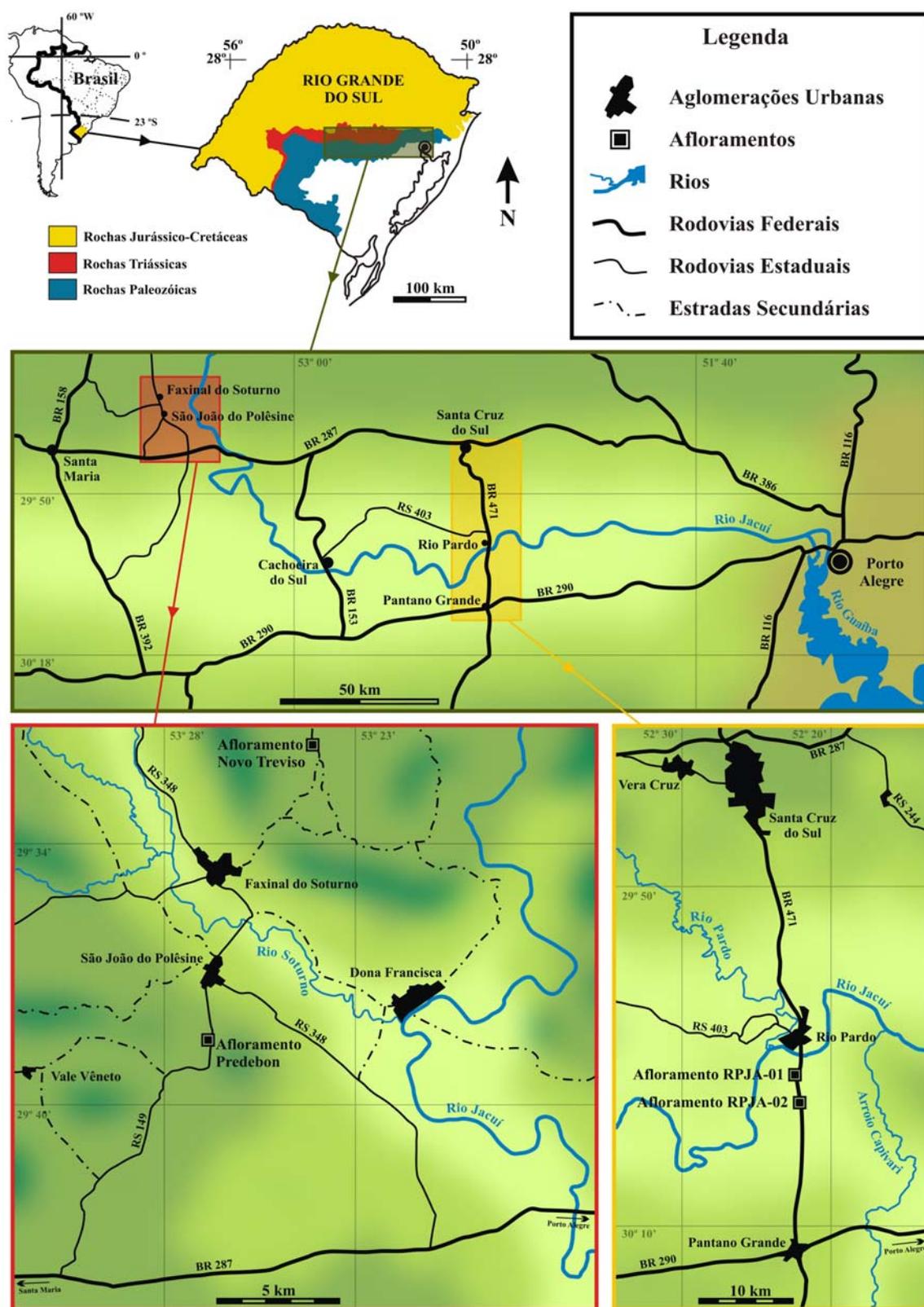
## 2 MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1 MATERIAL

O material de estudo procede de três localidades de ocorrência das formações geológicas do Grupo Rosário do Sul: Sanga do Cabral, Santa Maria e Caturrita, no Estado do Rio Grande do Sul. O material da Formação Sanga do Cabral consiste de duas pegadas nomeadas como RPJA-01 e RPJA-02 (Rio Pardo – Rio Jacuí), preservadas como epirrelevo côncavo. O registro de campo foi efetuado pelo Prof. Dr. Ismar de Souza Carvalho (IGEO-UFRJ) em dezembro de 1998. O espécime RPJA-01 procede da Formação Sanga do Cabral, localidade de Rio Jacuí (coordenadas 30° 01' S; 52° 22' W), rodovia BR 471, cerca de 2 km ao sul do Município de Rio Pardo (figura 1); encontra-se depositado na coleção paleontológica do Museu de Ciências Naturais (MCN), Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, situada no Município de Porto Alegre. O espécime RPJA-02 foi encontrado em um afloramento situado no km 159 da rodovia BR 471 entre os municípios de Pantano Grande e Rio Pardo (coordenadas 30° 02' S; 52° 22' W; figura 1), mas o mesmo não foi coletado.

O material da Formação Santa Maria consiste em 28 amostras contendo icnofósseis de vertebrados preservados em epirrelevo côncavo e hiporrelevo convexo, coletadas entre 2002 e 2005 e depositadas na coleção paleontológica do Museu de Ciências Naturais (MCN), Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul. Este material procede do afloramento Predebon (coordenadas 29° 38' 29,14" S; 53° 26' 52,14" W), situado no Município de São João do Polêsine (figura 1).

O restante do material estudado consiste em mais de uma centena de estruturas de deformação arredondadas, em forma de prato, interpretadas como pegadas fósseis, procedentes de um afloramento da Formação Caturrita na localidade de Novo Treviso (coordenadas 29° 31' 43,17" S; 53° 24' 9,00" W), Município de Faxinal do Soturno (figura 1). Estas pegadas, preservadas em epirrelevo côncavo, foram estudadas *in loco* em dezembro de 1998 pelo Prof. Dr. Ismar de Souza Carvalho e não foram coletadas amostras. As pegadas encontram-se distribuídas em uma superfície com aproximadamente 192 m<sup>2</sup>, próximo à igreja local.



**Figura 1** – Mapa de localização dos afloramentos com ocorrências de pegadas fósseis das formações Sanga do Cabral (RPJA-01 e RPJA-02), Santa Maria (Predebon) e Caturrita (Novo Treviso).

## 2.2 MÉTODOS

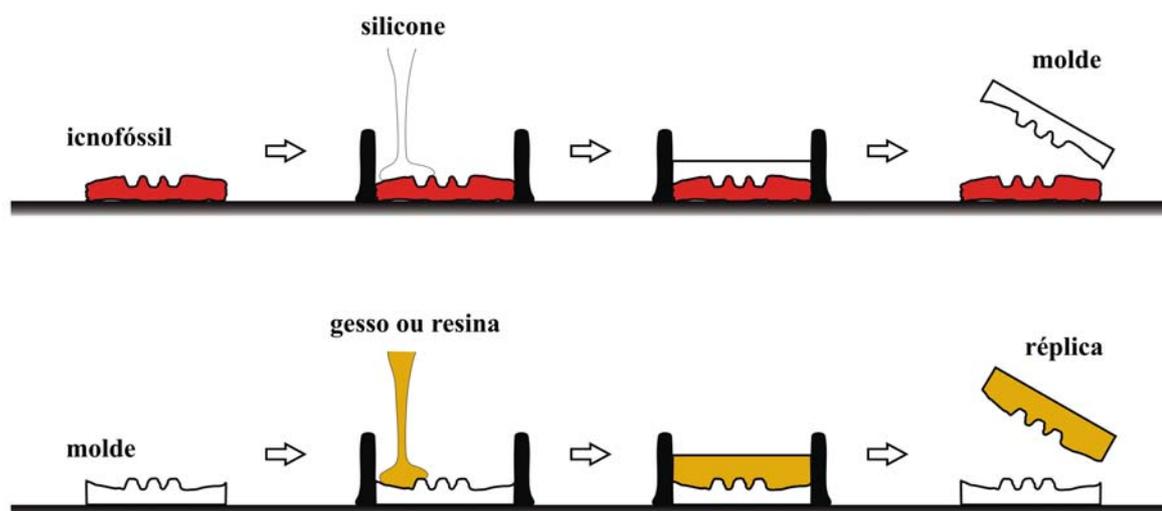
Dentre as amostras procedentes da Formação Sanga do Cabral, apenas o espécime RPJA-01 foi coletado, sendo fotografado com iluminação natural em diferentes ângulos de luz. A amostra RPJA-02 não foi coletada e o registro fotográfico foi feito no local com iluminação natural, sendo que a pegada foi realçada com água para facilitar a visualização de seus limites. Os desenhos de ambos os exemplares foram elaborados a partir do exame das fotografias, moldes, réplicas e dos originais.

Foi realizado um mapeamento da superfície do afloramento de Novo Treviso a fim de registrar-se a disposição e orientação das estruturas. Para auxiliar a confecção do mapa dividiu-se o terreno em quadrículas de 1 m<sup>2</sup> desenhadas diretamente sobre a rocha com giz. Posteriormente estas quadrículas foram fotografadas e usadas como base para o desenho do mapa. As fotografias foram feitas com luz natural em diversos ângulos de incidência. Análises posteriores foram realizadas com o uso do mapa do sítio e das fotografias obtidas na ocasião. Algumas das estruturas foram preparadas mecanicamente, ainda no campo, com o uso de talhadeiras, ponteiros e lâminas, tendo sido removido o sedimento que as preenchiam.

Expedições foram realizadas em parceria com o MCN (Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul) e Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais (CPRM, em 2005) a diversos afloramentos das formações Santa Maria e Caturrita na região próxima ao Município de São João do Polêsine, objetivando o levantamento de dados geológicos, prospecção e coleta nas formações Santa Maria e Caturrita. Várias consultas à coleção do Museu de Ciências Naturais foram efetuadas entre 2003 e 2006 com o objetivo de preparar, fotografar e analisar as amostras procedentes da Formação Santa Maria. Essas foram preparadas para estudo através de processos mecânicos, sob microscópio estereoscópico, com a utilização de alfinetes de aço, ponteiros e talhadeiras de tamanhos variados, martelos e pincéis, segundo técnicas descritas em Camp e Hanna (1937), Rigby e Clark (1965) e Raup e Stanley (1971). Posteriormente as amostras foram impregnadas com uma solução de *Paraloid* em acetona, que após a secagem confere endurecimento e impermeabilização à rocha, aumentando sua resistência e permitindo a confecção de moldes. Este material encontra-se referenciado através da sigla do Museu de Ciências Naturais (MCN), coleção de Paleontologia-Icnologia (PIC), número da amostra e número da pegada. No caso das pegadas da Formação Sanga do Cabral foram mantidos os códigos de registro de campo.

Moldes flexíveis de várias amostras foram confeccionados em borracha de silicone

branca importada segundo técnicas baseadas em Raup e Stanley (1971): a superfície de cada amostra contendo icnofósseis a ser modelada foi cercada com uma parede de cerca de três centímetros de altura feita com massa de modelar, sendo então impregnada com detergente diluído em água, que depois de seco age como desmoldante; o silicone foi previamente misturado com o catalisador e com Aerosil, um espessante que aumenta a viscosidade da borracha, sendo posteriormente espalhado sobre as superfícies das amostras, cobrindo-as com uma camada de cerca de cinco milímetros de espessura; depois de a curagem estar completa, a massa de modelar e os moldes flexíveis foram cuidadosamente retirados das amostras (figura 2). A partir dos moldes foram confeccionadas réplicas destas amostras em resina Epóxi pigmentada e gesso seguindo uma técnica similar: desta vez os moldes foram cercados com massa de modelar, impregnados com detergente diluído em água e cobertos com resina Epóxi ou gesso pedra; no caso da resina, esta era misturada com pó de mármore, que confere uma textura rochosa à réplica, e colorida com pigmentos minerais próprios para resinas, reproduzindo a cor original da rocha, sendo então misturada com o catalisador e espalhada sobre o molde; no caso do gesso pedra, este era misturado a pigmentos negros afim de se obter uma coloração acinzentada, que propicia um bom contraste para fotografias e/ou observação; depois de endurecidas, a massa de modelar e as réplicas foram retiradas dos moldes (figura 2). A resina Epóxi apresenta uma resistência maior que o gesso e mostrou-se mais apropriada para o estudo.



**Figura 2** – Etapas da confecção de moldes e réplicas.

Foram confeccionados moldes e réplicas das amostras RPJA-01, MCN.PIC.001, MCN.PIC.002, MCN.PIC.003, MCN.PIC.004, MCN.PIC.005, MCN.PIC.006, MCN.PIC.007,

MCN.PIC.008, MCN.PIC.009, MCN.PIC.010, MCN.PIC.011, MCN.PIC.012, MCN.PIC.013, MCN.PIC.014, MCN.PIC.015, MCN.PIC.016, MCN.PIC.017 e do espécime MCN.PIC.018a & b com o objetivo de facilitar a identificação, descrição e ilustração dos icnofósseis. As réplicas encontram-se depositadas na coleção paleontológica do Departamento de Geologia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro.

As amostras estudadas foram fotografadas no laboratório de preparação da coleção paleontológica do Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul. Foram utilizadas uma câmera fotográfica Canon EOS 3000n com objetiva EF 35-80 mm, filtro 80 A para baixas temperaturas de cor e filme Fuji Superia ISO 100 para luz do dia, câmera digital Canon A400 com resolução de 3.2 megapixels e câmera digital Sony H2 com resolução de 6.0 megapixels. A iluminação foi feita utilizando uma mesa com suporte para a câmera e luz artificial (lâmpadas *photoflood* de 250 W), em baixos ângulos de incidência luminosa segundo técnicas de Sarjeant (1975). As fotografias de campo foram realizadas com o mesmo equipamento fotográfico e com iluminação natural. Posteriormente os negativos foram digitalizados com o digitalizador Kodak Professional RFS 3600 Film Scanner e as imagens foram processadas com o uso dos programas de computação gráfica Corel Photo-Paint 12, Corel Draw 12 e Adobe Photoshop 7.0. Desenhos interpretativos foram confeccionados diretamente no microcomputador com o uso do programa Corel Draw 12, a partir de fotografias e exame dos espécimes originais, moldes em silicone e réplicas. Os mapas de localização dos afloramentos (figura 1) foram baseados em imagens do programa Google Earth.

Os parâmetros morfométricos das pegadas e pistas foram mensurados com o auxílio do programa Image J (ABRAMOFF *et al.*, 2004). Foram utilizados os seguintes parâmetros (baseados em LEONARDI, 1987): comprimento da pegada (C), largura da pegada (L), comprimento da planta (CP), largura da planta (LP), comprimento dos dígitos (CDI, CDII, CDIII, CDIV, CDV), divergência interdigital (DI-II, DII-III, DIII-IV, DIV-V), divergência total (DT), distância *intermanus* ou *interpedes* (DI), ângulo do passo (AP), passo oblíquo (PO), meio passo (MP), passo duplo (PD) e distância mão-pé (DMP). Foram mensuradas as pegadas e pistas das amostras MCN-PIC.001, MCN-PIC.002, MCN-PIC.003, MCN-PIC.004, MCN-PIC.005, MCN-PIC.015, MCN-PIC.016, MCN.PIC.017 e MCN.PIC.018, pois os demais icnitos são irregulares demais para uma mensuração adequada. Esses dados permitiram a realização de uma análise estatística simples, com o objetivo de caracterizar morfometricamente o material estudado.

### 3 CONTEXTO GEOLÓGICO

#### 3.1 BACIA DO PARANÁ

A Bacia do Paraná apresenta grande extensão horizontal e vertical, sendo constituída por rochas sedimentares e ígneas formadas entre o Ordoviciano Superior e o Cretáceo Inferior, com a ocorrência local de rochas cenozóicas (MILANI *et al.*, 1994; SCHNEIDER *et al.*, 1974). Distribui-se da região Centro-Oeste do Brasil até a Argentina, Uruguai e Paraguai, cobrindo cerca de 1 600 000 km<sup>2</sup>, e assenta-se sobre o embasamento cristalino, consistindo em uma das maiores bacias intracratônicas do mundo (figura 3).



**Figura 3** – Mapa de localização da Bacia do Chaco-Paraná (modificado de SCHNEIDER *et al.*, 1974).

Esta bacia foi descrita por Almeida (1980) como uma sinéclise complexa desenvolvida do Paleozóico ao Jurássico e como uma anfíclise desde o vulcanismo do Jurássico Superior – Cretáceo Inferior. Raja Gabaglia e Figueiredo (1990) classificaram-na como uma bacia multicíclica iniciada por uma fase de fratura interior seguida por várias fases de sinéclise interior. Segundo Almeida (1980) e Zalán *et al.* (1988), o conjunto de rochas que constituem a Bacia do Paraná representa a superposição de três bacias diferentes correspondentes às seqüências depositadas entre os períodos Ordoviciano – Devoniano, Carbonífero – Triássico e Jurássico – Cretáceo (figura 4).

Segundo a classificação de Klemme (1971), a Bacia do Paraná pode ser interpretada como uma bacia do Tipo I (Interior Cratônico) (SZATMARI e PORTO, 1982). A classificação de Kingston *et al.*, (1983) foi adaptada por Raja Gabaglia e Figueiredo (1990), resultando no seguinte código: **IF(?)FB3B\*/IS13/IS12M/Lc/IS12M3/Lc/IS13Lc**. A explicação do código encontra-se na figura 5.

### 3.1.1 Evolução da Bacia do Paraná

As rochas do embasamento da Bacia do Paraná foram originadas como resultado de um evento tectônico conhecido como Ciclo Brasileiro, cuja fase deformacional teve início durante o Proterozóico Superior. Esse ciclo está relacionado à colisão de várias placas tectônicas, o que causou um aquecimento regional da crosta. Estas rochas constituem-se em diversos núcleos cratônicos limitados por cinturões móveis orogênicos formados por rochas metassedimentares, granitos, gnaisses e migmatitos (ZALÁN *et al.*, 1988). Depósitos molássicos derivados desses cinturões seriam remanescentes de uma fase rift precursora (CORDANI *et al.*, 1984). Posteriormente, o esfriamento dessas rochas deu origem à sinéclise interior que proporcionou o acúmulo de sedimentos durante o Fanerozóico (ALMEIDA, 1980; RAJA GABAGLIA e FIGUEIREDO, 1990).

No intervalo entre o Ordoviciano Superior e o Siluriano Inferior desenvolveram-se na bacia sistemas continentais fluviais que foram gradativamente inundados e transformados em marinhos devido a uma transgressão. A bacia encontrava-se então conectada com o Proto-Pacífico, visto que sua porção oeste atuava como uma margem passiva. Com a presença do continente no pólo, todo esse processo foi regido pelo clima glacial. O Grupo Rio Ivaí corresponde ao registro desses eventos (ASSINE *et al.*, 1994). Um hiato deposicional foi

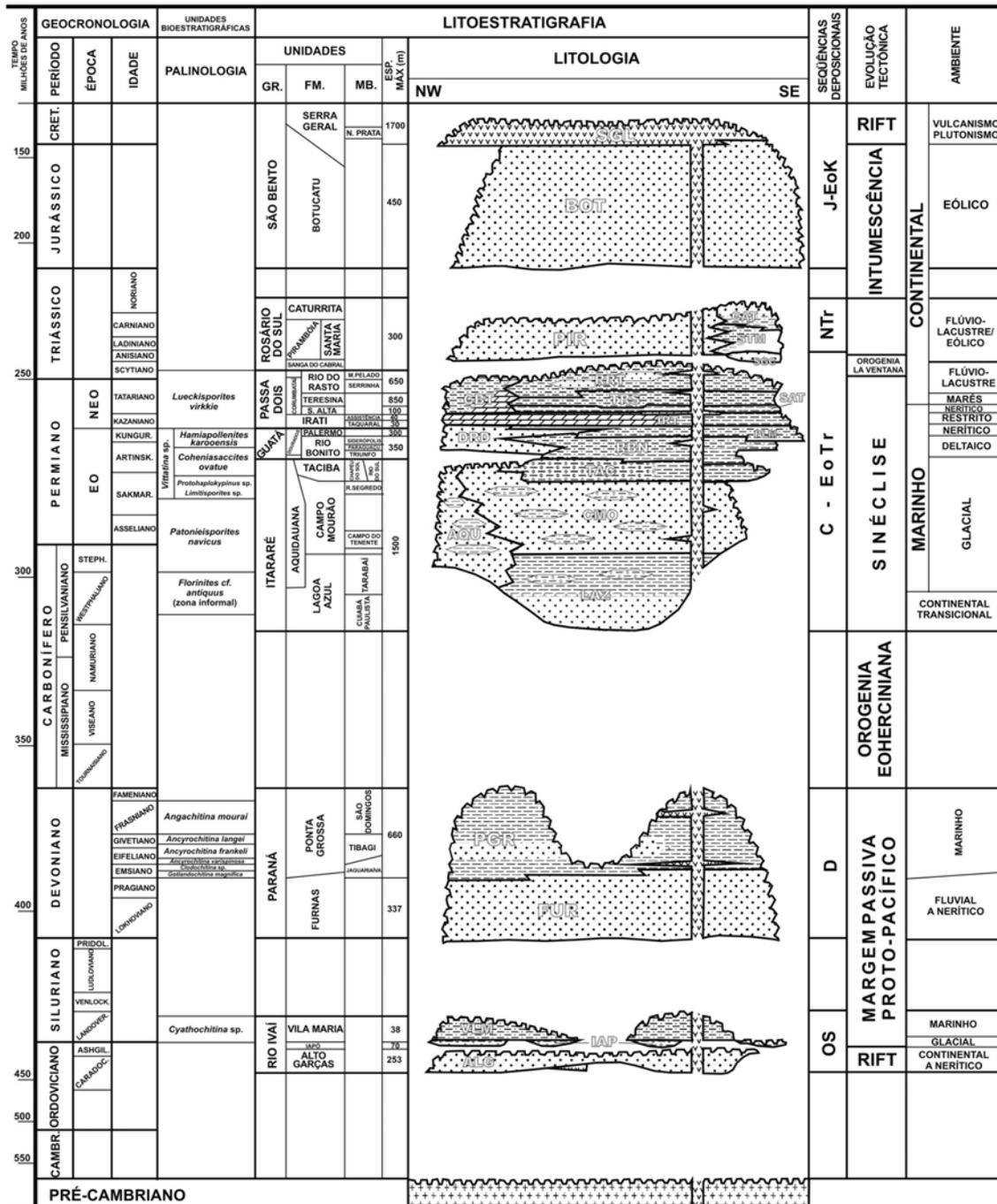


Figura 4 – Diagrama estratigráfico da Bacia do Paraná (redesenhado de MILANI et al., 1994).

causado por eventos tectônicos compressoriais (Orogenia Caledoniana), tornando a margem oeste ativa (ALMEIDA, 1980; MILANI et al., 1994).

A ativação da margem oeste limitou a conexão com o Proto-Pacífico e ocasionou a formação de ambientes fluviais durante o Devoniano Inferior (ALMEIDA, 1980; MILANI et al., 1994). Uma nova transgressão causou a substituição desses por ambientes marinhos rasos com ação de marés no decorrer do período, culminando em um extenso mar epicontinental

K	IS	IS13Lc	Sinéclise interior, com deposição de sedimentos não-marinhos basais pré-transgressão seguida por sedimentos continentais regressivos e posterior ação de tectônica modificadora de intensidade moderada, relacionada ao cisalhamento episódico causado pelo rejuvenescimento de blocos.
J			
Tr	IS	Lc	Ação de tectônica modificadora moderada, relacionada ao cisalhamento episódico causado pelo rejuvenescimento de blocos.
P		IS12M3	Sinéclise interior, com deposição de sedimentos não-marinhos basais pré-transgressão seguida por sedimentos marinhos transgressivos e continentais regressivos.
C		Lc	Ação de tectônica modificadora moderada, relacionada ao cisalhamento episódico causado pelo rejuvenescimento de blocos.
D	IS	IS12M	Sinéclise interior, com deposição de sedimentos não-marinhos basais pré-transgressão seguida por sedimentos marinhos transgressivos.
S	IS	IS13	Sinéclise interior, com deposição de sedimentos não-marinhos basais pré-transgressão seguida por sedimentos continentais regressivos.
O	IF (?)	IF(?)FB3B*	Provável fratura interior, com posterior ação de tectônica modificadora fraca a moderada nos cinturões móveis que afetam a bacia.
ε			

**Figura 5** – Eventos tectônicos e sedimentares da Bacia do Paraná (baseado em RAJA GABAGLIA e FIGUEIREDO, 1990).

colonizado por uma rica fauna. Essa seqüência é representada pelo Grupo Paraná (ASSINE *et al.*, 1994). Durante parte do Carbonífero a bacia passou por um estágio de erosão relacionado à Orogenia Eoherciniana, originando um hiato entre as seqüências devonianas e permocarboníferas (MILANI *et al.*, 1994).

A sedimentação foi retomada ao final do Carbonífero, apresentando um caráter transgressivo que perdurou por quase todo o Permiano. Inicialmente formaram-se sistemas fluviais e lacustres, mas esses deram lugar a sistemas marinhos gradativamente mais

profundos, exceto na porção noroeste da bacia, onde os sistemas continentais continuaram a dominar (MILANI *et al.*, 1994). Nesse estágio a bacia esteve sob forte influência glacial, com o Gondwana ocupando uma posição próxima ao pólo, e muitas de suas rochas foram depositadas pela ação de geleiras e em lagos glaciais. Esses eventos estão registrados nas rochas do Grupo Itararé (SCHNEIDER *et al.*, 1974).

Ao longo do Permiano Inferior o continente começou a migrar para o norte, o que provocou alterações climáticas e possibilitou o surgimento de novas condições ambientais na Bacia do Paraná. Houve predomínio de sistemas marinhos transgressivos, com desenvolvimento local de deltas, estuários e ambientes litorâneos. Em algumas regiões da bacia houve a produção de carvão através da invasão de pântanos costeiros pelo mar. Essa seqüência corresponde ao Grupo Guatá (MILANI *et al.*, 1994; SCHNEIDER *et al.*, 1974).

Um grande corpo d'água continuou a cobrir a Bacia do Paraná durante o restante do Permiano, havendo o desenvolvimento de sistemas marinhos com sedimentação carbonática. Próximo ao limite permo-triássico, a sedimentação passou a apresentar um caráter regressivo, havendo uma forte tendência à continentalização durante esse intervalo. O extenso corpo d'água gradativamente reduziu em tamanho, sofrendo sempre o domínio de marés (GAMA Jr., 1979; MILANI *et al.*, 1994). Ao final desse período houve a instalação de sistemas deposicionais lacustres, fluviais e, no início do Triássico, de sistemas flúvio-eólicos em porções restritas da bacia. O Grupo Passa Dois representa o registro desses eventos (GAMA Jr., 1979; LAVINA, 1991; MILANI *et al.*, 1994). O início do Triássico foi marcado por um evento tectônico (Orogenia La Ventana) ocorrido na porção sul do Gondwana, o que ocasionou movimentações positivas em vários setores da bacia, gerando um hiato deposicional.

Durante o Triássico formaram-se na porção sul sistemas flúvio-eólicos associados a lagos rasos e localizados, deixando como registro o Grupo Rosário do Sul (ANDREIS *et al.*, 1980; SCHERER *et al.*, 2000). Uma importante biocenose instalou-se na região, tendo sido preservados principalmente registros de vertebrados e coníferas (*e.g.* HOLZ e DE ROS, 2000). Posteriormente, os primeiros movimentos relacionados à fragmentação do Gondwana causaram a elevação de partes da bacia, levando a um estágio erosivo que continuou até a metade do Jurássico (MILANI *et al.*, 1994).

A Bacia do Paraná esteve sob a ação de sistemas eólicos e climas áridos entre o final do Jurássico e início do Cretáceo, ocasionando a formação de extensos campos de dunas (MILANI *et al.*, 1994). No limite Jurássico – Cretáceo, a ruptura do Gondwana e conseqüente

abertura do Atlântico Sul causaram movimentos tectônicos que resultaram em um volumoso derrame magmático, cobrindo grande parte da bacia com rochas basálticas interdigitadas com os arenitos eólicos. Essa seqüência corresponde ao Grupo São Bento (SCHNEIDER *et al.*, 1974). A subsidência provocada pelo grande acúmulo de rochas basálticas proporcionou a instalação da Bacia Bauru durante o Cretáceo Superior (FERNANDES e COIMBRA, 1996).

### **3.2 GRUPO ROSÁRIO DO SUL**

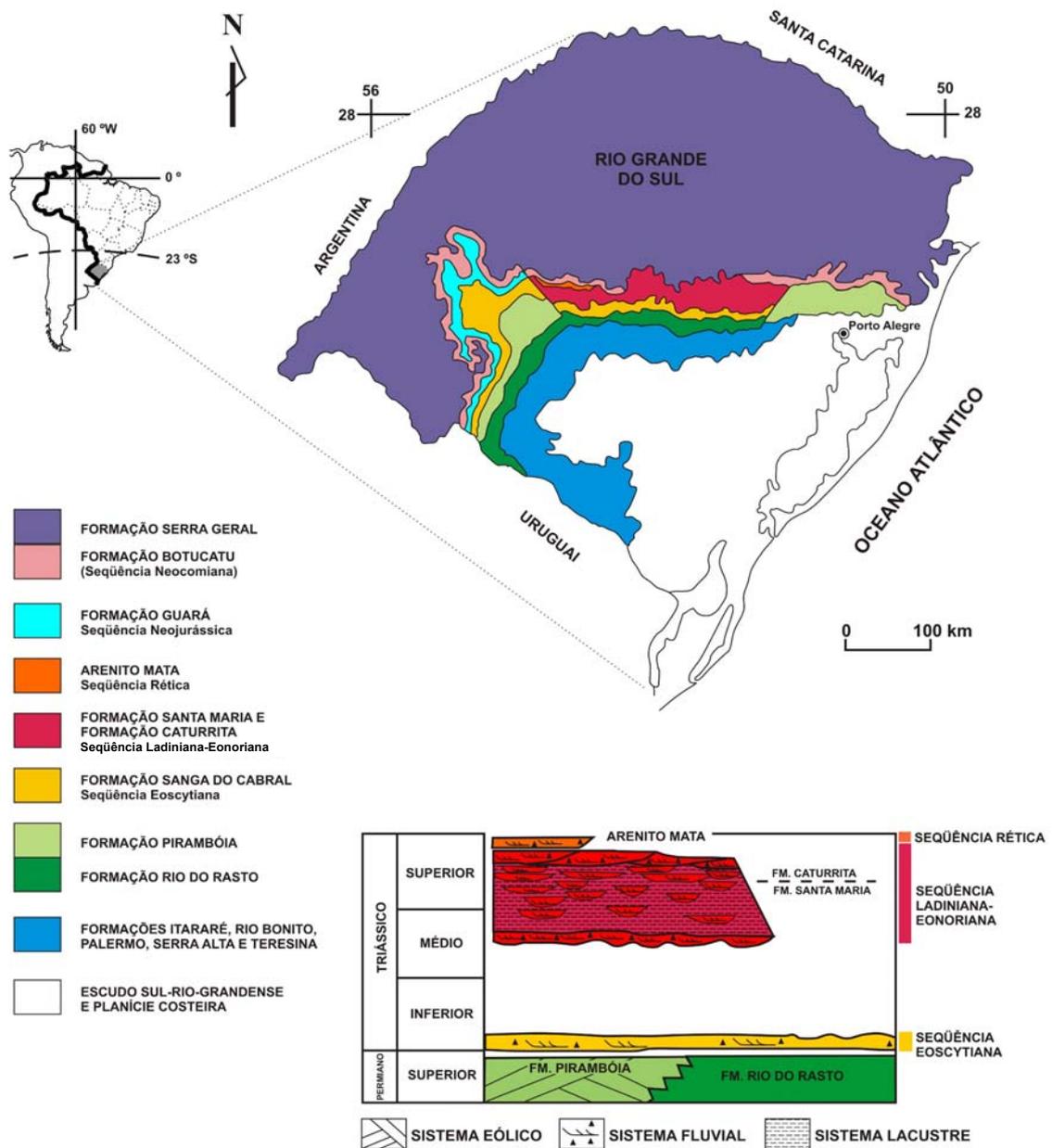
Depositado durante o Triássico por sistemas continentais fluviais, lacustres e eólicos, o Grupo Rosário do Sul é dividido nas formações Sanga do Cabral, Santa Maria e Caturrita (*sensu* ANDREIS *et al.*, 1980), sendo as três últimas restritas ao Estado do Rio Grande do Sul (figura 6).

#### **3.2.1 Formação Sanga do Cabral**

A Formação Sanga do Cabral é constituída por argilitos, siltitos argilosos, arenitos e conglomerados com colorações avermelhadas. Os estratos apresentam geometria tabular ou lenticular, estratificações cruzadas e laminação plano-paralela. Os depósitos dessa formação são interpretados como resultantes de sedimentação fluvial em um contexto climático quente com marcada sazonalidade. De acordo com Scherer *et al.* (2000), esta unidade possui uma ampla diversidade de litofácies, indicando uma sucessão de diferentes modelos deposicionais no transcorrer do tempo: a base da seqüência representa um sistema fluvial entrelaçado, que foi sucedido por depósitos lacustres rasos; o topo representa novamente um contexto de sistema fluvial entrelaçado, efêmero e pouco canalizado, com parcial retrabalhamento eólico.

#### **3.2.3 Formação Santa Maria**

A Formação Santa Maria foi depositada por um sistema continental flúvio-lacustre (FACCINI, 1989; ZERFASS *et al.*, 2003; DA-ROSA, 2005) e é dividida nos membros Passo das Tropas e Alemoa (ANDREIS *et al.*, 1980). O mais basal deles (Membro Passo das Tropas) é formado por conglomerados e arenitos grossos, correspondendo a um sistema



**Figura 6** – Área de ocorrência e contexto estratigráfico das formações triássicas no Estado do Rio Grande do Sul (modificado de SCHERER et al., 2000).

fluvial entrelaçado, efêmero e de alta energia (FACCINI, 1989; ZERFASS *et al.*, 2003). O Membro Alemoa, superior, é caracterizado por pelitos avermelhados, maciços ou finamente laminados, intercalados com siltitos e arenitos finos, níveis de calcretes e paleossolos (FACCINI, 1989; ZERFASS *et al.*, 2003; DA-ROSA, 2005). No topo da unidade, os pelitos são intercalados com arenitos tabulares a lenticulares, finos a médios, esbranquiçados, com estratificações cruzadas de pequeno a médio porte com intraclastos.

### 3.2.4 Formação Caturrita

A Formação Caturrita é composta por arenitos conglomeráticos a finos, com estratificações cruzadas acanaladas ou planares e laminação plano-paralela, associados a siltitos e siltitos arenosos maciços ou com laminação plano-paralela (ANDREIS *et al.*, 1980). Essas rochas são interpretadas como depósitos de rios meandrantés em uma planície aluvial, com níveis de paleosolos associados lateralmente a fácies arenosas multiepisódicas de canal fluvial. O clima teria sido quente e úmido (ANDREIS e MONTARDO, 1980).

### 3.2.5 Idade do Grupo Rosário do Sul

A sedimentação triássica na Bacia do Paraná ocorreu essencialmente no intervalo temporal entre o Triássico Inferior e Triássico Superior definido por Milani (2000) como dentro do contexto das superseqüências Gondwana I e Gondwana II. Os depósitos do Triássico englobados nestas duas superseqüências são sedimentos flúvio-lacustres e eólicos que envolvem as formações Sanga do Cabral, Santa Maria e Caturrita. As pegadas analisadas neste estudo são oriundas da seqüência mais antiga (Eoscytiano), a Formação Sanga do Cabral, que faz parte da Superseqüência Gondwana I (MILANI, 2000).

As idades atribuídas às formações Santa Maria e Caturrita são geralmente baseadas na bioestratigrafia de vertebrados e são controversas, visto que os afloramentos são intermitentes devido à acentuada cobertura vegetal do Rio Grande do Sul, onde poucas exposições apresentam mais que vários metros. De acordo com Scherer *et al.* (2000) e Rubert e Schultz (2004), as formações Santa Maria e Caturrita correspondem à Seqüência Ladiniana-Eonoriana. Segundo Milani (2000), estes depósitos estão inclusos na Superseqüência Gondwana II, que se distribui temporalmente entre o Triássico Médio e Superior. Entretanto, Lucas (1998, 2001) e Lucas e Heckert (2002) dataram a porção superior do Membro Alemoa e a Formação Caturrita como Carniano. Segundo Langer (2005), a porção superior do Membro Alemoa e a base da Formação Caturrita podem ser tentativamente correlacionadas à Formação Ischigualasto (Carniano) na Argentina, mas algumas associações faunísticas da Formação Caturrita parecem corresponder ao pós-Ischigualastiano (Noriano?). De qualquer forma, a idade carniana é admitida para a porção superior do Membro Alemoa.

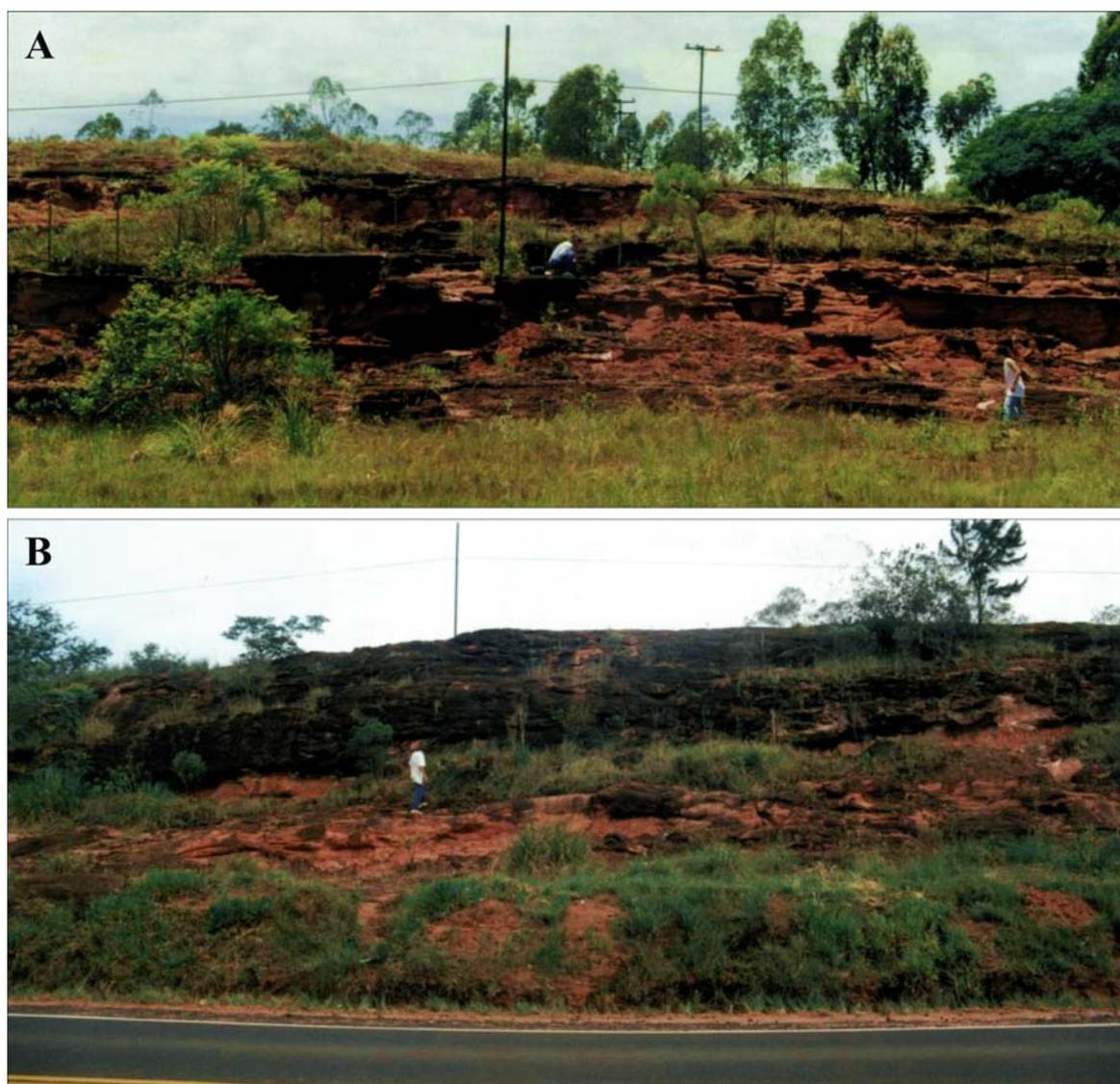
As rochas triássicas do Rio Grande do Sul foram ainda estudadas por Zerfass *et al.* (2003) no contexto da Estratigrafia de Seqüências e divididas em duas seqüências

deposicionais de segunda ordem: superseqüência Sanga do Cabral (equivalente à Formação Sanga do Cabral) e superseqüência Santa Maria (equivalente às formações Santa Maria, Caturrita e ao Arenito Mata de FACCINI, 1989). A primeira teria sido formada por sistemas fluviais efêmeros e de baixa sinuosidade, possivelmente durante o Neógeno. A superseqüência Santa Maria incluiria rios de baixa sinuosidade, lagos e deltas e pode ser dividida em três seqüências de terceira ordem: Santa Maria 1 (Ladiniano), Santa Maria 2 (Carniano a Eonoriano) e Santa Maria 3 (possivelmente Retiano a Jurássico Inferior) (ZERFASS *et al.*, 2003).

### 3.3 DESCRIÇÃO DOS AFLORAMENTOS

Os afloramentos da região de Rio Pardo (figura 7), de onde procedem os espécimes RPJA-01 e RPJA-02 (Formação Sanga do Cabral), apresentam cerca de cinco metros de altura e consistem essencialmente em sucessões de siltitos argilosos maciços ou sem estruturas sedimentares observadas e arenitos avermelhados finos a médios com estratificação cruzada tabular (figura 8). O espécime RPJA-01 procede de uma camada de arenito quartzoso avermelhado de granulometria média e espessura centimétrica, situada no topo do afloramento. O espécime RPJA-02 foi encontrado em uma camada de arenito quartzoso avermelhado, de granulometria média, em uma superfície suavemente ondulada (*ripple-marks*). Trata-se de um nível com três centímetros de espessura, situado no topo do afloramento, sobreposto a uma camada de silito argiloso avermelhado.

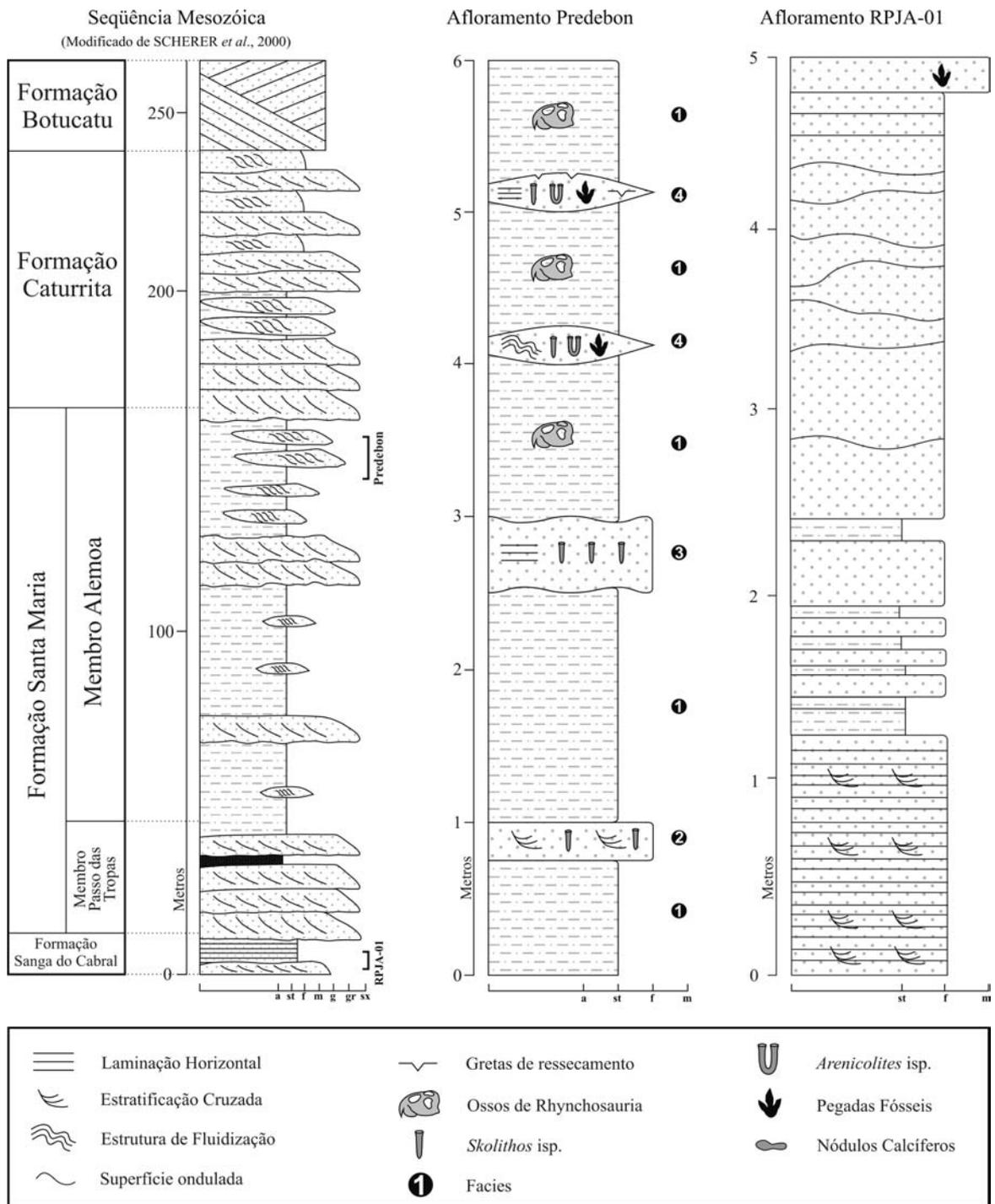
O afloramento Predebon apresenta cerca de 100 metros de extensão e seis metros de altura (figura 9A). A seção estudada corresponde à porção superior do Membro Alemoa da Formação Santa Maria, estando próximo ao contato com a Formação Caturrita (figura 8). Pode ser dividido em quatro fácies distintas (figura 8; figura 9B): silito argiloso avermelhado maciço contendo nódulos calcíferos e fósseis de Rhynchosauria (Facies 1); arenito fino avermelhado ou esbranquiçado de estrutura tabular com estratificação cruzada acanalada de pequeno porte, nódulos calcíferos no topo da camada e icnofósseis de invertebrados, principalmente *Skolithos* isp. (Facies 2); arenito fino maciço avermelhado tabular, apresentando laminação plano-paralela no topo da camada e grande densidade de bioturbações, principalmente *Skolithos* isp. (Facies 3); arenitos finos avermelhados alaranjados com laminação horizontal de espessura milimétrica a centimétrica, formando



**Figura 7** – Afloramentos da região de Rio Pardo, Formação Sanga do Cabral (fotografias de Ismar de Souza Carvalho). **A)** Afloramento RPJA-01. **B)** Afloramento RPJA-02.

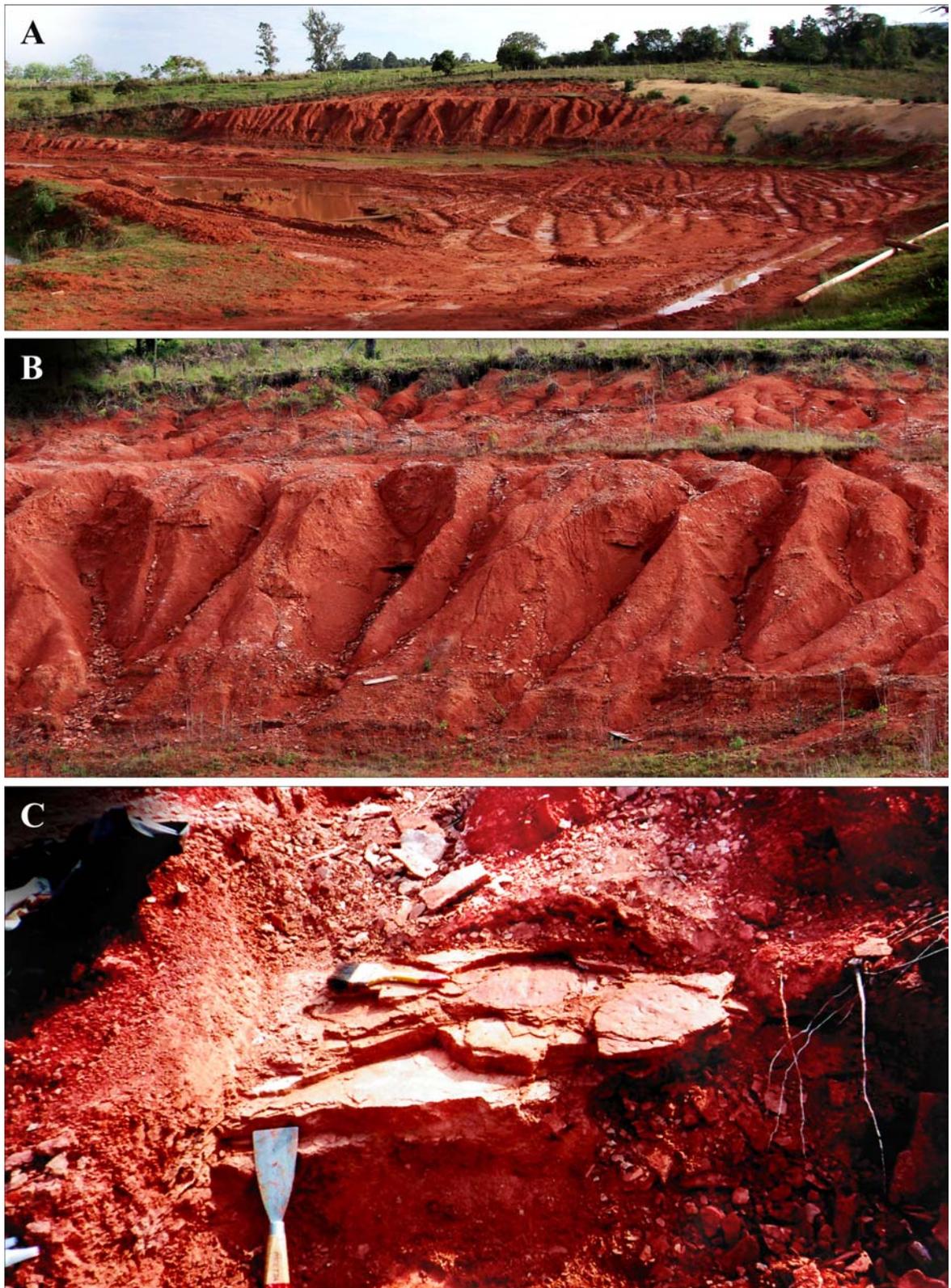
lentes de poucos metros de extensão, com icnofósseis de invertebrados (*Skolithos* isp. e *Arenicolites* isp.) e pegadas fósseis de vertebrados. Esta fácies apresenta ainda gretas de ressecamento e estruturas de deformação por fluidização (Fácies 4; figura 9C).

As fácies 2 e 3 ocorrem intercaladas à fácies 1 na porção inferior do afloramento ao passo que a fácies 4 ocorre intercalada à fácies 1 na porção superior. As interpretações faciológicas para as rochas da porção superior da Formação Santa Maria tem sido controversas e algumas interpretações diferentes podem ser encontradas na literatura especializada. Por exemplo, os pelitos são tradicionalmente interpretados como corpos d'água



**Figura 8** – Seção composta do Grupo Rosário do Sul (modificado de SCHERER *et al.*, 2000) e seção em detalhes dos afloramentos Predebon e RPJA-01.

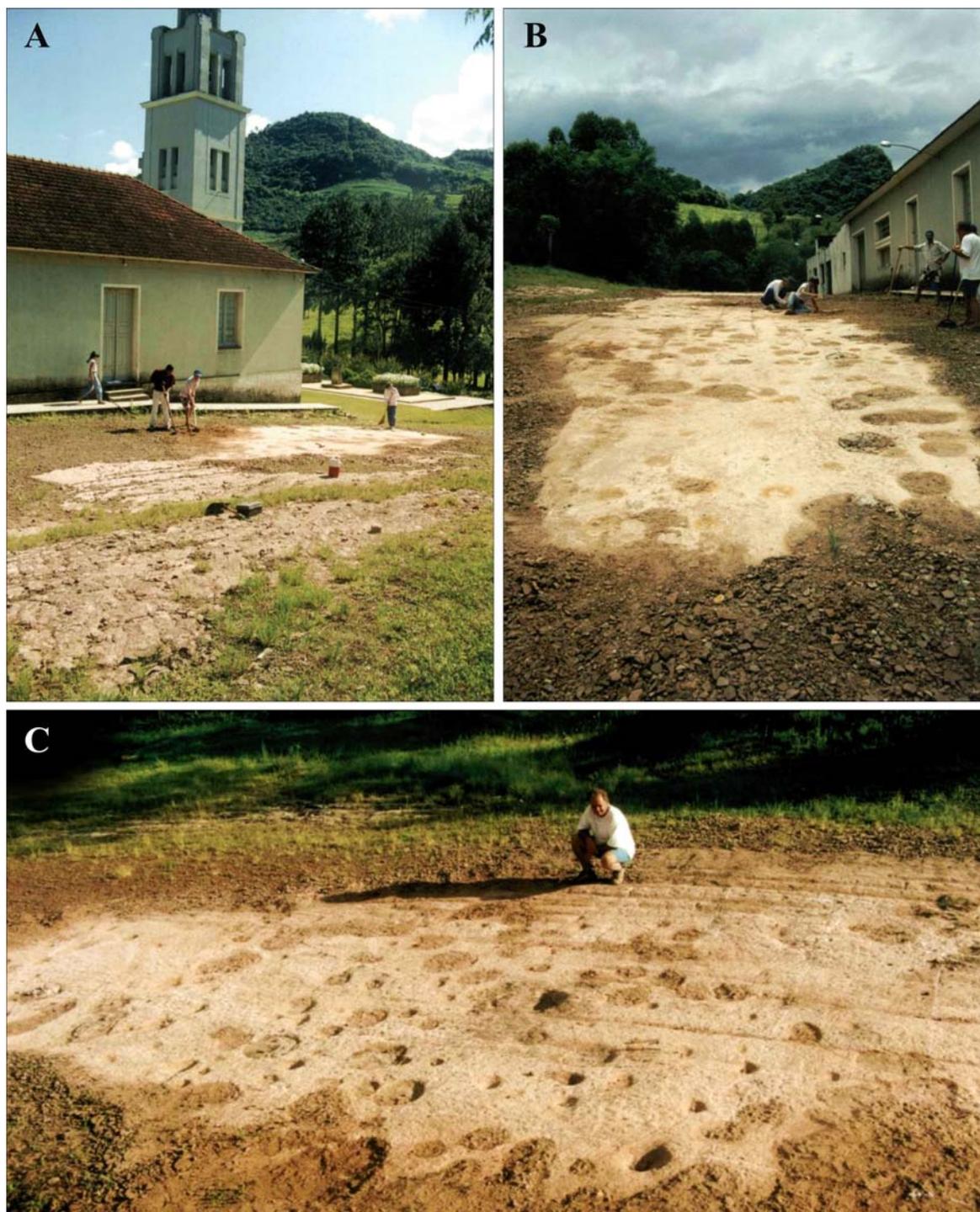
lacustres (e.g. FACCINI, 1989), enquanto as camadas lenticulares representadas pela fácies 4 poderiam corresponder a pequenos canais resultantes de eventos de exposição subaérea. Uma explicação mais recente sugere que esta seqüência poderia ser formada por um sistema fluvial



**Figura 9** – Afloramento Predebon, Formação Santa Maria. **A)** Vista geral. **B)** Detalhes do afloramento, mostrando a disposição das fácies argilosas e arenosas. **C)** Detalhe mostrando uma camada lenticular de arenito em meio ao siltito (fotografia de Jorge Ferigolo).

com canais sinuosos a estáveis, onde os pelitos correspondem a depósitos de planície de inundação; níveis contendo paleosolos também podem ocorrer; os arenitos tabulares correspondem aos canais principais enquanto as pequenas lentes de arenito são interpretadas como depósitos de crevasse (*e.g.* FONSECA e SCHERER, 1998; SCHULTZ *et al.*, 2000).

O afloramento de Novo Treviso (figura 10) constitui-se de um pavimento de arenito fino amarelado, quartzoso e maciço, ocupando uma área de aproximadamente 192 m<sup>2</sup> ao lado da sede paroquial da cidade, onde as estruturas estudadas estão distribuídas. As pegadas encontram-se preenchidas por sedimento areno-argiloso acinzentado a avermelhado, às vezes com grandes concentrações de óxido de ferro.



**Figura 10** – Afloramento Novo Treviso (fotografias de Ismar de Souza Carvalho). **A)** Vista geral, antes da limpeza da superfície. **B)** Superfície exposta após a limpeza. **C)** Vista em detalhe evidenciando as pegadas fósseis.

## 4 DESCRIÇÃO DAS AMOSTRAS

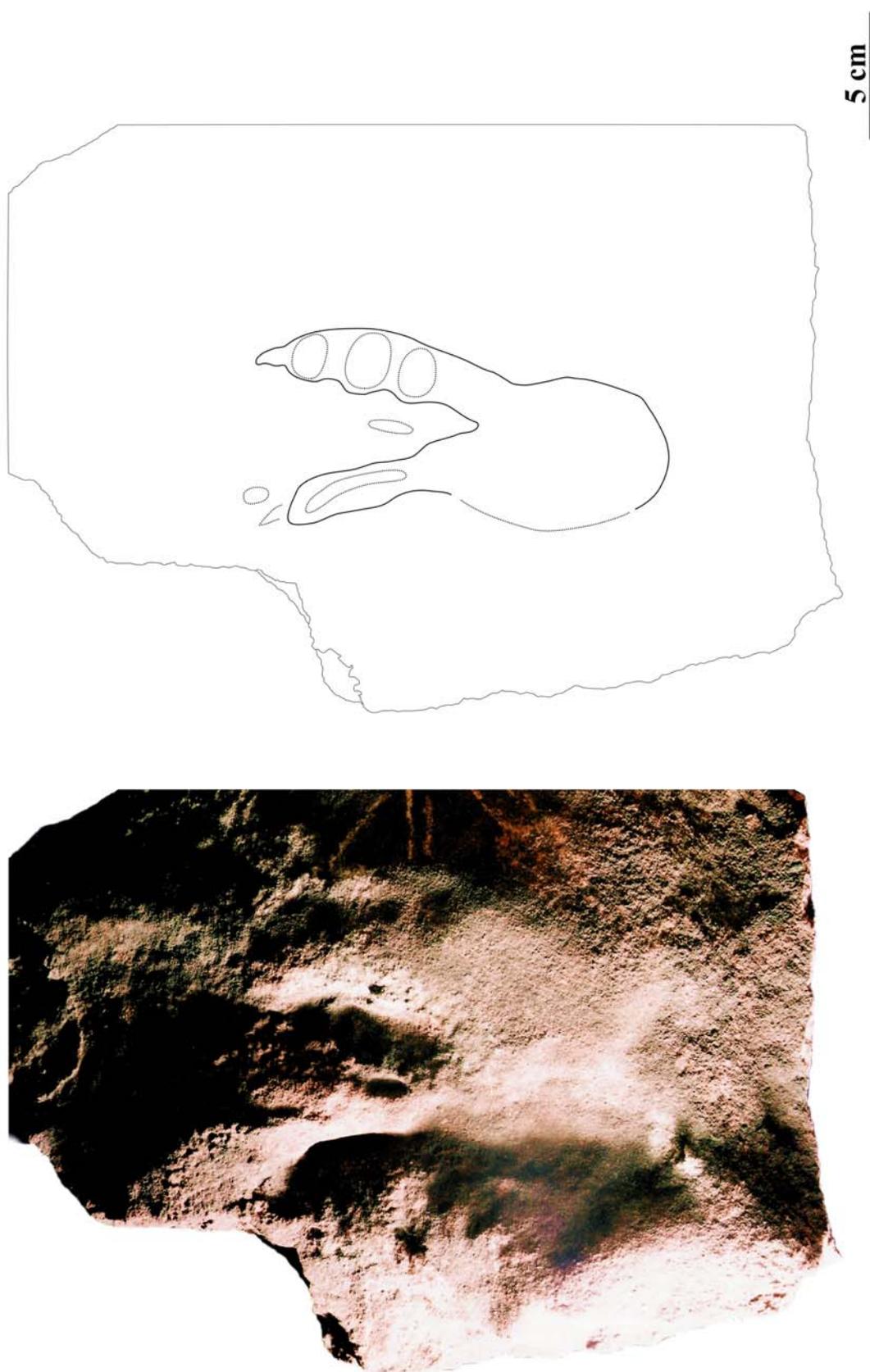
Neste capítulo foram enumeradas, descritas e ilustradas todas as amostras coletadas e depositadas em coleções científicas, a fim de facilitar futuras consultas ou revisões. A amostra RPJA-01 procede da Formação Sanga do Cabral, ao passo que as demais procedem da Formação Santa Maria. O material não coletado não pôde ser descrito de forma individual, sendo que sua caracterização pode ser encontrada nos artigos publicados na seção Apêndices.

### **RPJA-01 (figura 11)**

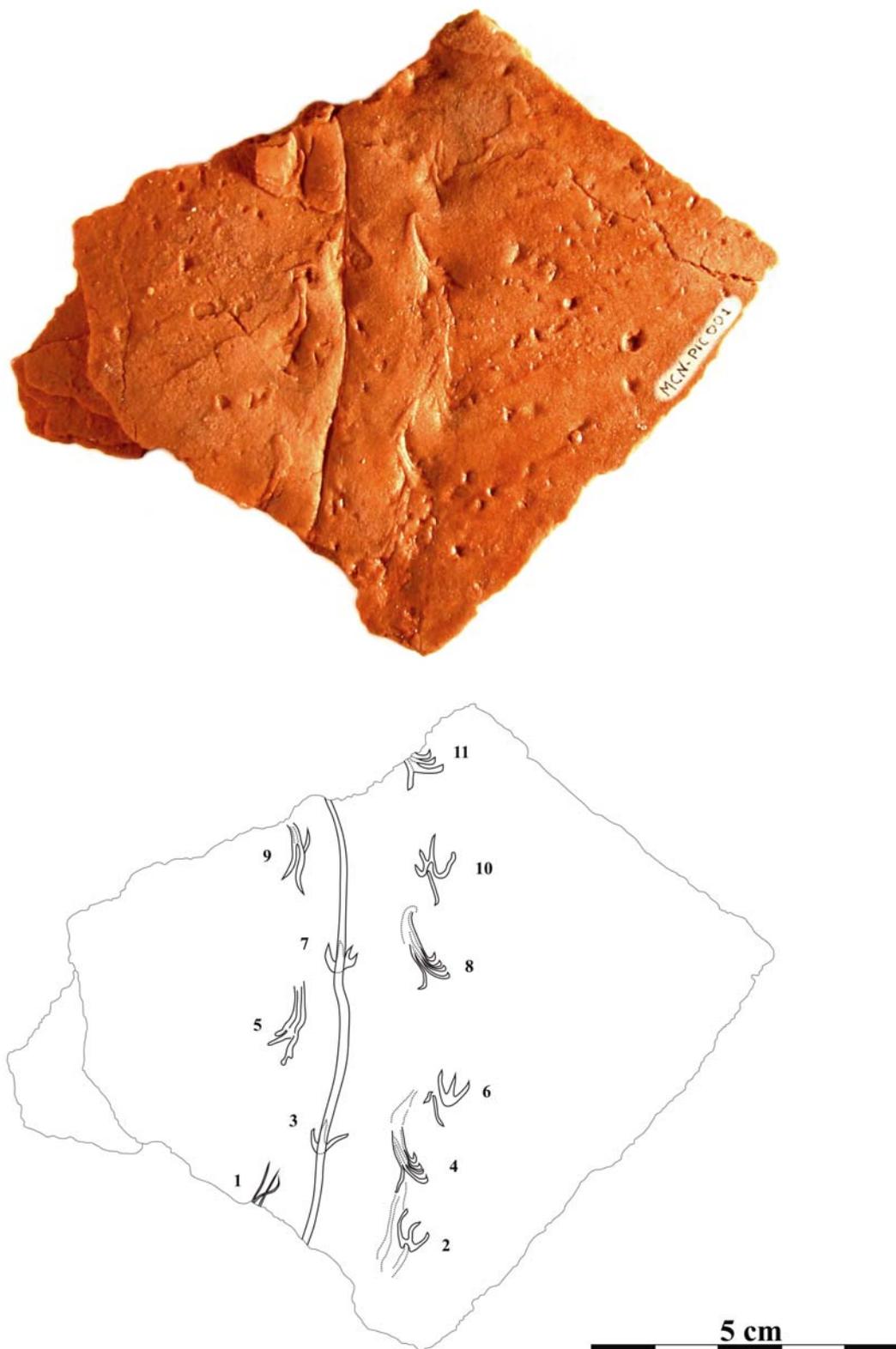
**Descrição:** amostra medindo aproximadamente 35,0 x 25,0 cm com uma pegada isolada, mesaxônica ou ectaxônica, semiplantígrada, na qual foram preservados os dígitos III e IV e pelo menos parte da planta; o dígito III apresenta a impressão de uma garra curta e almofadas falangeais, possivelmente quatro, e o dígito IV uma garra curta e possíveis almofadas falangeais; o hípex é agudo; a porção central da planta é mais profunda, e a porção proximal da planta possui um formato arredondado. Associadas à pegada ocorrem pequenas impressões alongadas entre os dígitos III e IV, anteriormente e internamente ao dígito III. A pegada tem 17,2 cm de comprimento total e 9,5 cm de largura plantar. Os dígitos III e IV apresentam, respectivamente, 12,2 cm e 10,7 cm de comprimento do dedo livre, e a divergência interdigital entre estes dígitos é de 32°. A pegada encontra-se preservada como epirrelevo côncavo em uma camada ondulada de arenito quartzoso vermelho-escuro.

### **MCN-PIC.001 (figuras 12 e 13)**

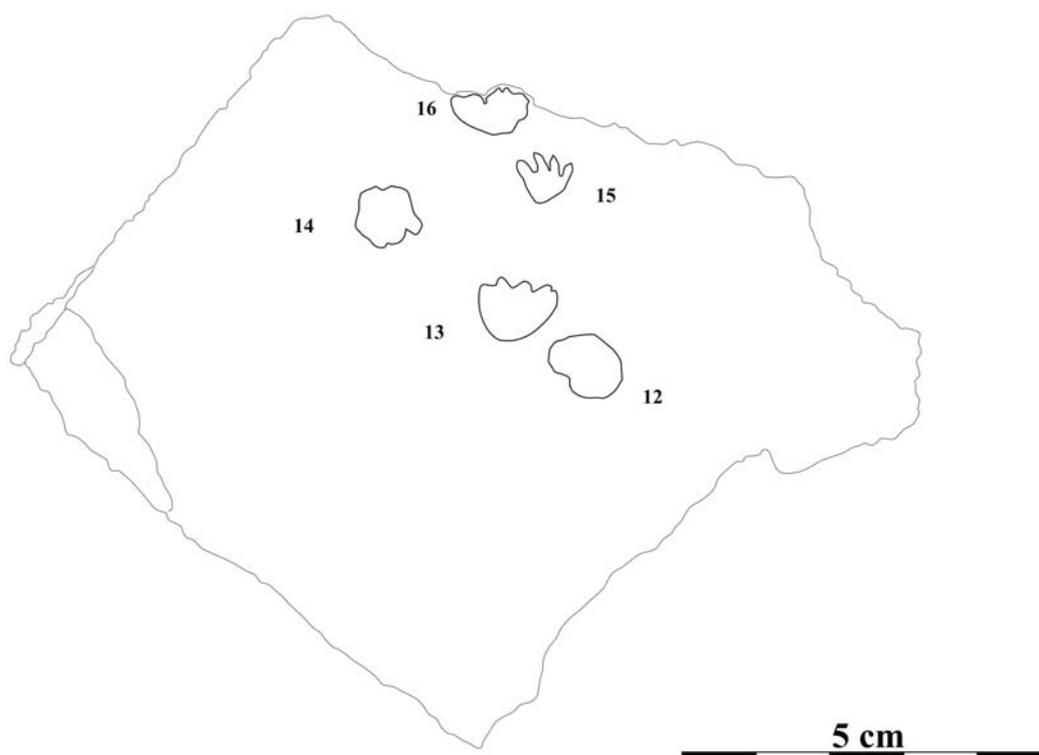
**Descrição:** amostra medindo aproximadamente 10,0 x 9,5 cm com onze pegadas preservadas em epirrelevo côncavo (superfície superior) e cinco em hiporrelevo convexo (superfície inferior). Não ocorrem gretas de ressecamento. As pegadas presentes na superfície superior são lacertóides e formam uma pista de padrão alternado associada a uma marca sinuosa de arraste de cauda, que se encontra deslocada para a esquerda em relação ao eixo da pista. As pegadas MCN-PIC.001/1, MCN-PIC.001/4, MCN-PIC.001/5, MCN-PIC.001/8, MCN-PIC.001/9 e MCN-PIC.001/11 são pentadáctilas, ectaxônicas, semiplantígradas, com escalonamento dos dígitos I ao IV, dígito V menor e separado dos demais por um ângulo interdigital maior; os dígitos são estreitos e longos, com *hypexes* agudos, terminados em uma



**Figura 11** – Fotografia e desenho interpretativo da amostra RPJA-01, Formação Sanga do Cabral.



**Figura 12** – Fotografia e desenho interpretativo da superfície superior da amostra MCN-PIC.001, Formação Santa Maria.

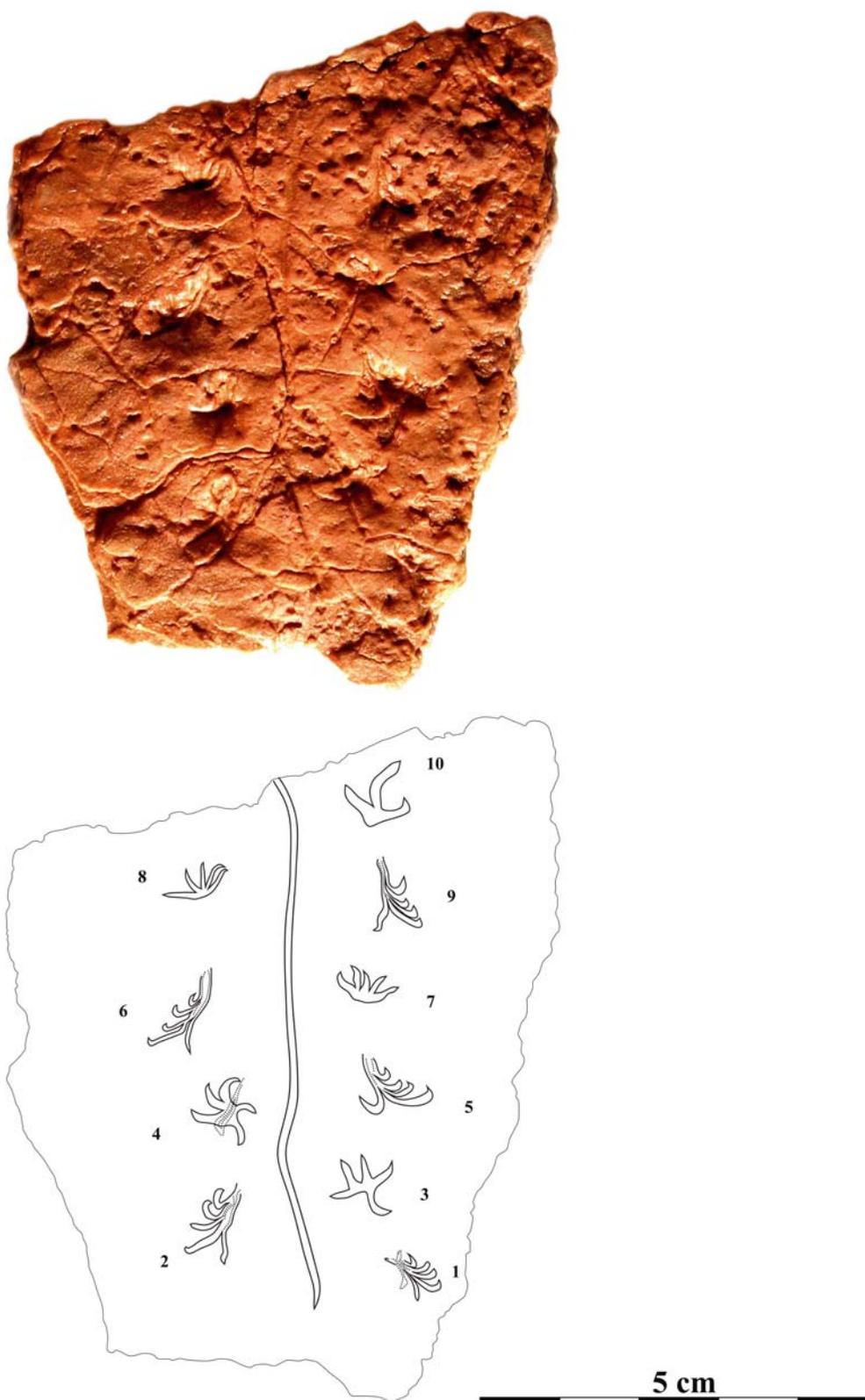


**Figura 13** – Fotografia e desenho interpretativo da superfície inferior da amostra MCN-PIC.001, Formação Santa Maria.

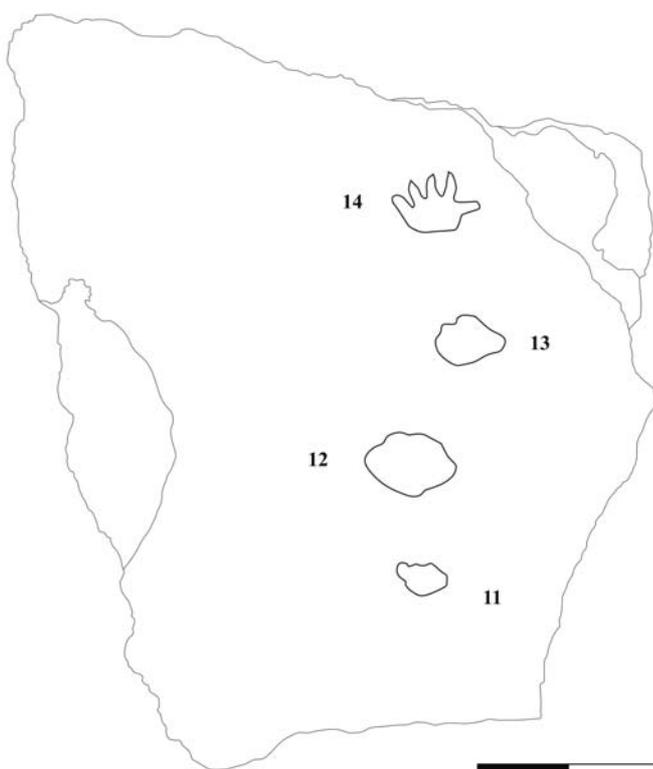
garra curva; essas pegadas apresentam um bordo anterior elevado e o eixo da pegada voltado latero-posteriormente, encontrando-se lateralmente às partes internas (vales) das curvas da marca de arraste de cauda, e correspondem a impressões dos pés. As pegadas MCN-PIC.001/2, MCN-PIC.001/3, MCN-PIC.001/6, MCN-PIC.001/7 e MCN-PIC.001/10 correspondem a impressões das mãos e apresentam três dígitos preservados, são semiplantígradas a digitígradas, aproximadamente simétricas, com dígitos longos e estreitos terminados em garras; encontram-se lateralmente às partes externas (cristas) das curvas da marca de arraste de cauda. O eixo dessas pegadas é aproximadamente paralelo ao eixo da pista. As pegadas da superfície inferior da amostra são teromorfóides, plantígradas e aproximadamente simétricas, formando uma pista incompleta (MCN-PIC.001/12-16); apenas a pegada MCN-PIC.001/15 apresenta dígitos preservados no número de quatro, sendo mesaxônica a ectaxônica com extremidades digitais levemente agudas e *hypexes* arredondados. As demais ocorrem na forma de elevações com contorno arredondado.

#### **MCN-PIC.002 (figuras 14 e 15)**

**Descrição:** amostra medindo aproximadamente 9,0 x 7,9 cm com dez pegadas preservadas em epirrelevo côncavo (superfície superior) e quatro em hiporrelevo convexo (superfície inferior). As pegadas da superfície superior formam uma pista lacertóide com marca de arraste de cauda e ocorrem associadas a gretas de ressecamento, sendo que as pegadas não são cortadas por elas. As pegadas MCN-PIC.002/1, MCN-PIC.002/2, MCN-PIC.002/5, MCN-PIC.002/6 e MCN-PIC.002/9 correspondem a impressões das mãos e são as que melhor representam suas características morfológicas: são pentadáctilas, digitígradas a semiplantígradas com leve escalonamento dos dígitos I ao IV; o dígito V é longo e pode estar direcionado lateralmente ou latero-posteriormente; todos são alongados e estreitos, terminados em garras; apresentam *hypexes* agudos. As pegadas MCN-PIC.002/3, MCN-PIC.002/4, MCN-PIC.002/7, MCN-PIC.002/8 e MCN-PIC.002/10 correspondem a impressões dos pés e são pentadáctilas, ectaxônicas, semiplantígradas, com escalonamento dos dígitos I ao IV; o dígito V é menor e separado dos demais por um ângulo interdigital maior; os dígitos são estreitos e longos, terminados em uma garra curva; os *hypexes* são agudos; o eixo da pegada é voltado latero-posteriormente, encontrando-se lateralmente às partes internas (vales) das curvas da marca de arraste de cauda. A marca de arraste de cauda é sinuosa e pouco evidente e pode ser confundida com uma greta ao seu lado esquerdo. A



**Figura 14** – Fotografia e desenho interpretativo da superfície superior da amostra MCN-PIC.002, Formação Santa Maria.



**Figura 15** – Fotografia e desenho interpretativo da superfície inferior da amostra MCN-PIC.002, Formação Santa Maria.

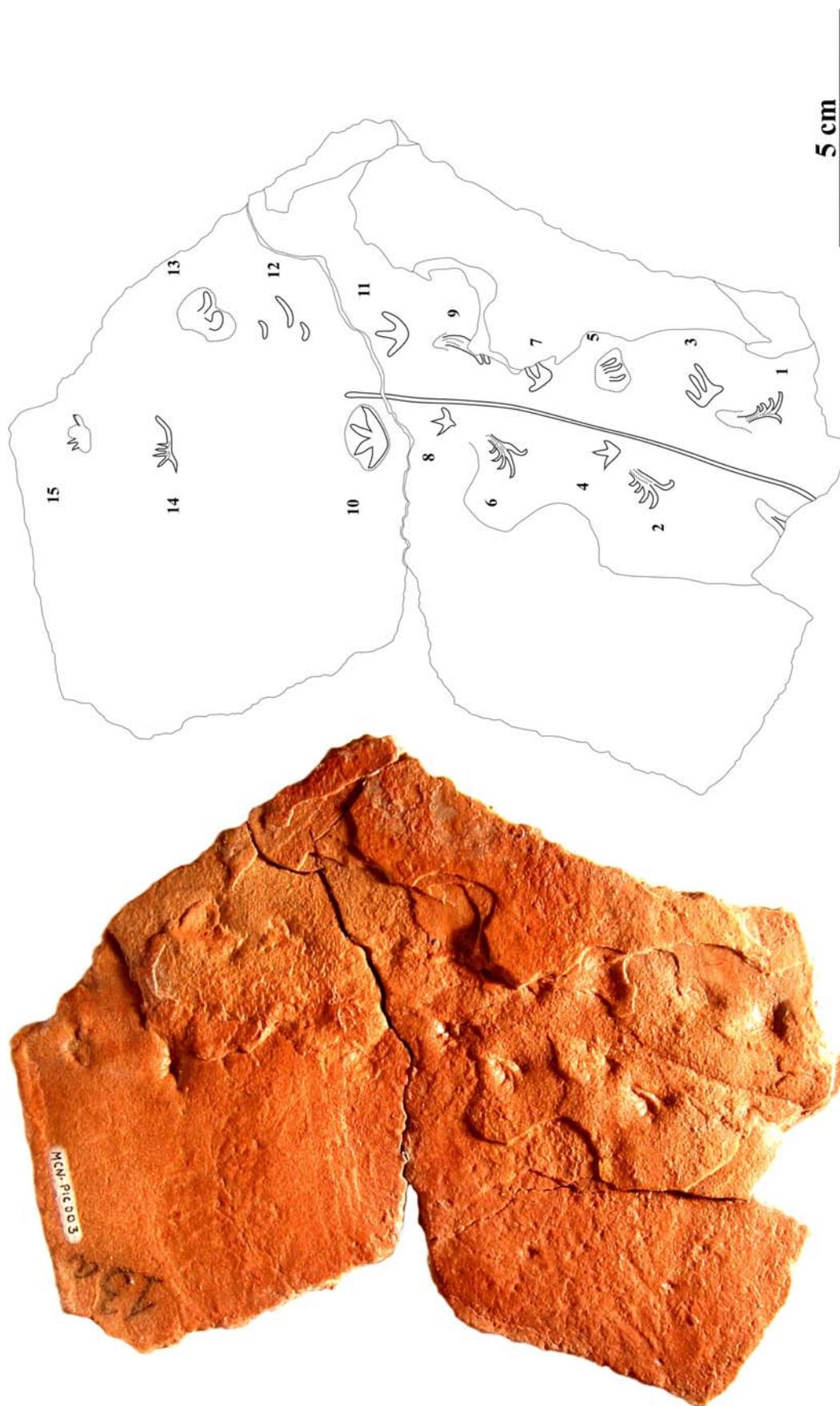
superfície inferior da amostra apresenta uma pista (MCN-PIC.002/11-14) composta por quatro pegadas teromorfóides, aproximadamente simétricas, plantígradas, mesaxônicas a ectaxônicas, sendo que apenas a pegada MCN-PIC.002/14 apresenta cinco dígitos bem preservados com extremidades digitais agudas e *hypexes* arredondados, com leve escalonamento; as demais pegadas ocorrem na forma de impressões arredondadas. A pista apresenta padrão alternado e bitola muito estreita.

### **MCN-PIC.003 (figuras 16 e 17)**

**Descrição:** amostra medindo aproximadamente 17,5 x 15,0 cm com quinze pegadas preservadas em epirrelevo côncavo (superfície superior) e quatro em hiporrelevo convexo (superfície inferior). As pegadas da superfície superior são lacertóides e constituem uma pista de padrão alternado, estando associadas a uma marca sinuosa de arraste de cauda. As pegadas MCN-PIC.003/1, MCN-PIC.003/2, MCN-PIC.003/5 e MCN-PIC.003/6 correspondem a impressões dos pés e são pentadáctilas, ectaxônicas, semiplantígradas, com escalonamento dos dígitos I ao IV e dígito V menor e separado por um maior ângulo interdigital; os dígitos são estreitos e longos, terminados em uma garra curva; os *hypexes* são agudos; o eixo da pegada é voltado latero-posteriormente, encontrando-se lateralmente às partes internas (vales) das curvas da marca de arraste de cauda. As pegadas MCN-PIC.003/3, MCN-PIC.003/4, MCN-PIC.003/7, MCN-PIC.003/8, MCN-PIC.003/11 e MCN-PIC.003/15 correspondem a impressões das mãos com apenas três dígitos preservados e são digitígradas a semiplantígradas com leve escalonamento dos dígitos II ao IV, que são alongados e estreitos, terminando em garras; apresentam *hypexes* agudos. As demais são pouco nítidas e não permitem uma identificação segura. Na superfície inferior ocorrem quatro pegadas formando uma pequena pista alternada (MCN-PIC.003/16-19). As pegadas são digitígradas a semiplantígradas e apresentam tamanho e forma semelhantes, com largura maior que o comprimento; possuem quatro a cinco dígitos retos aproximadamente do mesmo tamanho e *hypexes* arredondados. A planta é visível em apenas na pegada MCN-PIC.003/19.

### **MCN-PIC.004 (figuras 18 e 19)**

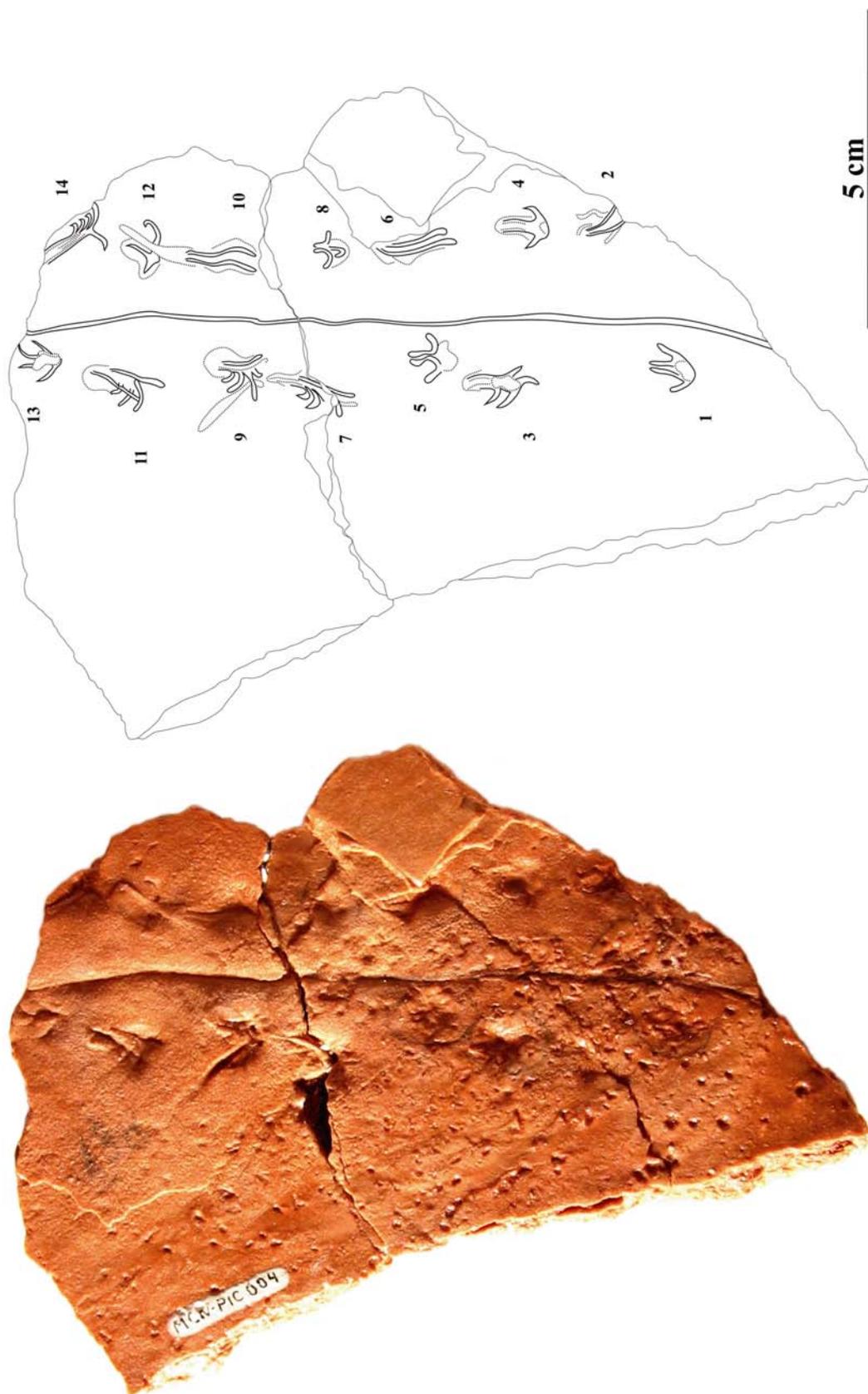
**Descrição:** amostra medindo aproximadamente 13,5 x 9,0 com catorze pegadas preservadas em epirrelevo côncavo (superfície superior) e duas pegadas preservadas em hiporrelevo convexo (superfície inferior). As pegadas em epirrelevo formam uma pista lacertóide com



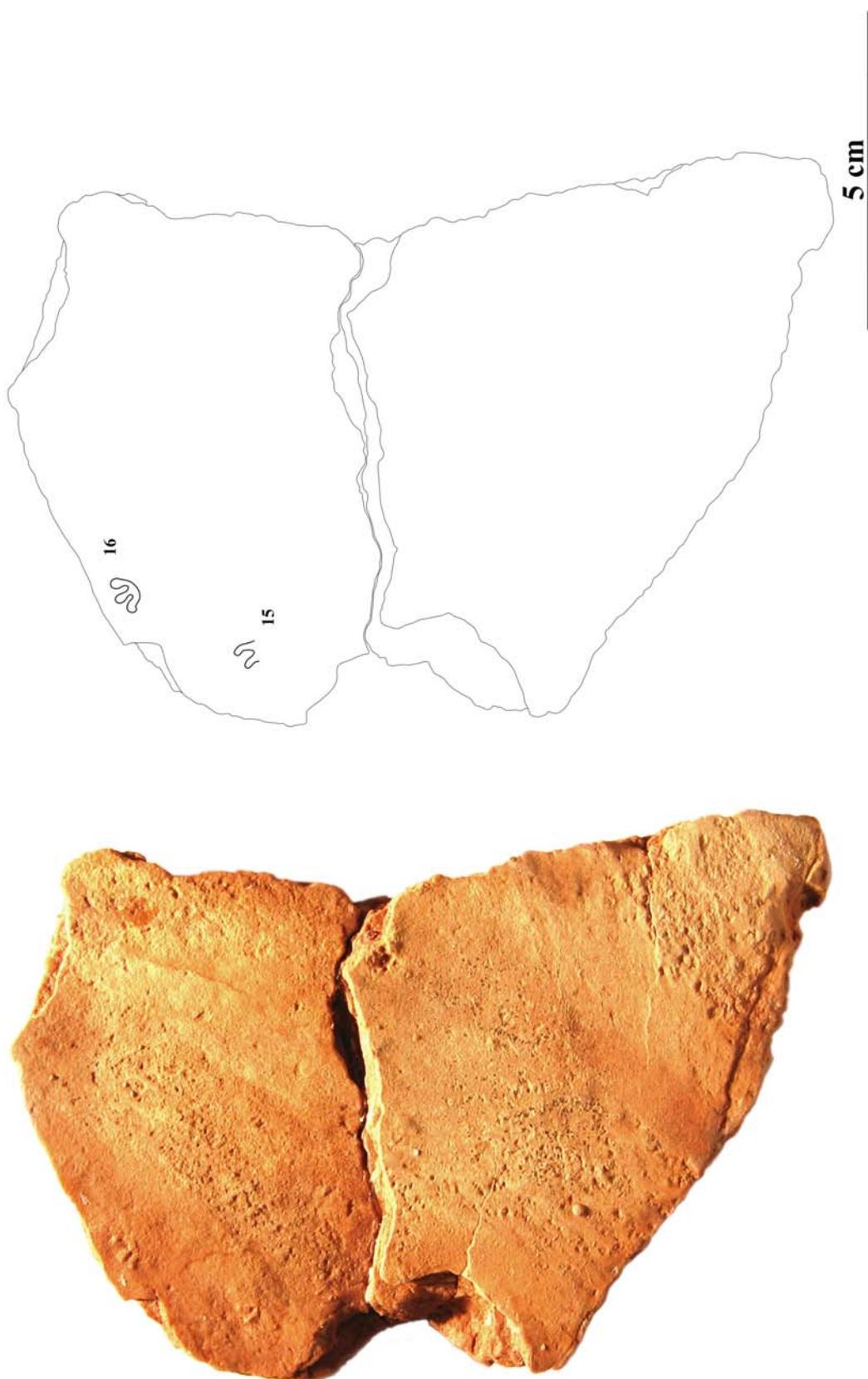
**Figura 16** – Fotografia e desenho interpretativo da superfície superior da amostra MCN-PIC.003, Formação Santa Maria.



**Figura 17** – Fotografia e desenho interpretativo da superfície inferior da amostra MCN-PIC.003, Formação Santa Maria.



**Figura 18** – Fotografia e desenho interpretativo da superfície superior da amostra MCN-PIC.004, Formação Santa Maria.



**Figura 19** – Fotografia e desenho interpretativo da superfície inferior da amostra MCN-PIC.004, Formação Santa Maria.

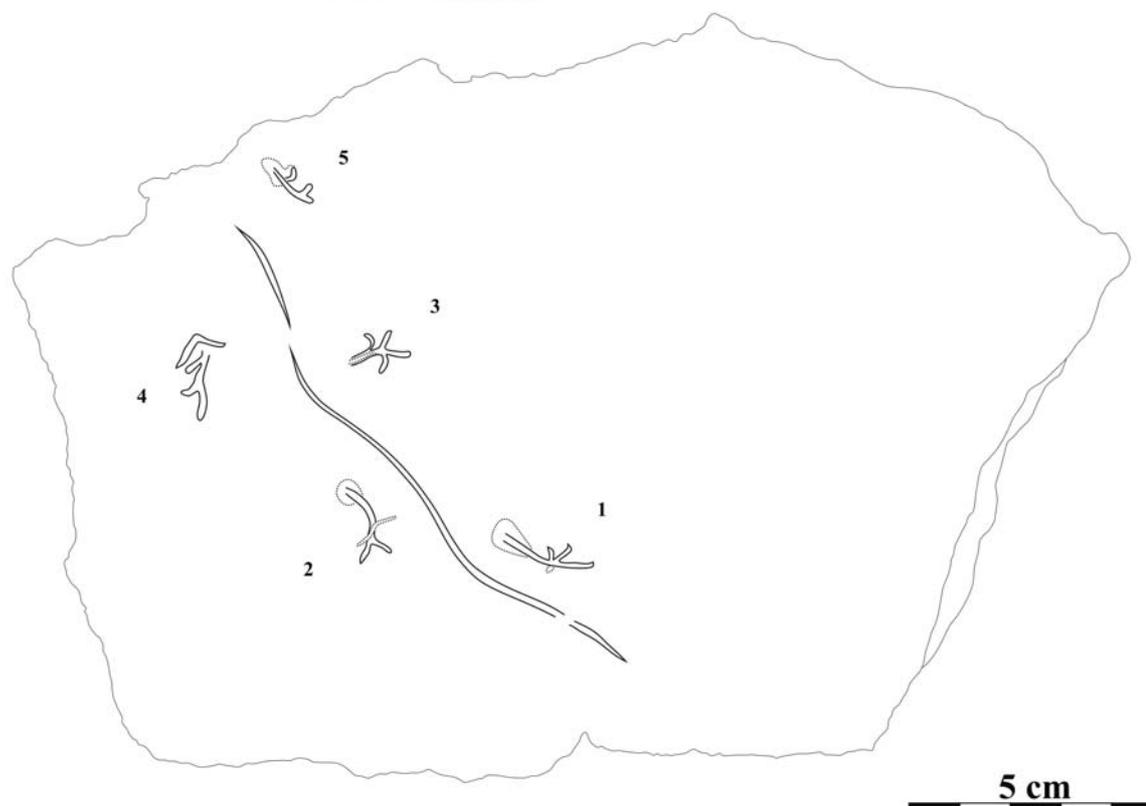
marca de arraste de cauda. As pegadas MCN-PIC.004/1, MCN-PIC.004/4, MCN-PIC.004/5, MCN-PIC.004/8, MCN-PIC.004/12 e MCN-PIC.004/13 correspondem a impressões das mãos e apresentam até quatro dígitos preservados, todos alongados e estreitos, terminados em garras, com *hypexes* agudos. As pegadas MCN-PIC.004/2, MCN-PIC.004/3, MCN-PIC.004/6 e MCN-PIC.004/10 correspondem impressões parciais do arraste dos dígitos dos pés. As pegadas MCN-PIC.004/7, MCN-PIC.004/9, MCN-PIC.004/12 e MCN-PIC.004/14 correspondem a impressões dos pés e são pentadáctilas, ectaxônicas, semiplantígradas, com escalonamento dos dígitos I ao IV; o dígito V é menor e separado dos demais por um ângulo interdigital maior; os dígitos são estreitos e longos, terminados em uma garra curva, com *hypexes* agudos. O eixo das pegadas é voltado latero-posteriormente. A superfície inferior da amostra apresenta duas pegadas teromorfóides (MCN-PIC.004/15-16) com apenas as porções digitais parcialmente preservadas, com extremidades digitais e *hypexes* arredondados.

#### **MCN-PIC.005 (figura 20)**

**Descrição:** amostra medindo aproximadamente 21,5 x 15,0 cm com cinco pegadas preservadas em epirrelevo côncavo; a superfície apresenta gretas de ressecamento, mas as pegadas não são cortadas pelas gretas. As pegadas são lacertóides e formam uma pista incompleta e preservada precariamente, estando associadas a uma marca sinuosa de arraste de cauda. As pegadas MCN-PIC.005/1, MCN-PIC.005/2, MCN-PIC.005/3, MCN-PIC.005/4 e MCN-PIC.005/5 são pentadáctilas, ectaxônicas, semiplantígradas, com escalonamento dos dígitos I ao IV; o dígito V não é claramente visível; os *hypexes* são agudos. Os dígitos são estreitos e longos, mas não ocorrem marcas de garras. Essas pegadas encontram-se lateralmente às partes internas (vales) das curvas da marca de arraste de cauda e apresentam um bordo anterior elevado e o eixo da pegada voltado latero-posteriormente. Todas as pegadas correspondem a impressões dos pés.

#### **MCN-PIC.006 (figura 21)**

**Descrição:** amostra medindo aproximadamente 15,5 x 14,0 cm com trinta e cinco pegadas formando pistas incompletas e parcialmente sobrepostas, associadas a marcas de arraste de cauda e preservadas em epirrelevo côncavo, com gretas de ressecamento. As pegadas MCN-PIC.006/1-16 e MCN-PIC.006/18-35 formam pistas parcialmente preservadas onde é possível distinguir pegadas de mãos (MCN-PIC.006/2, MCN-PIC.006/4, MCN-PIC.006/6, MCN-



**Figura 20** – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.005, Formação Santa Maria.

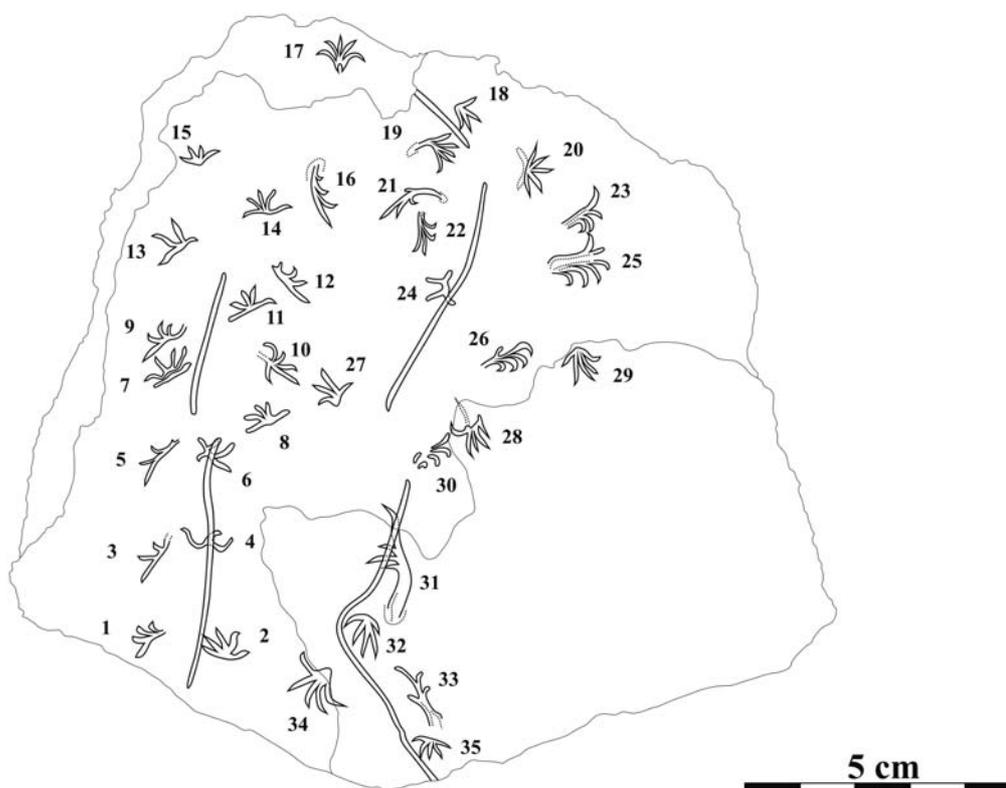
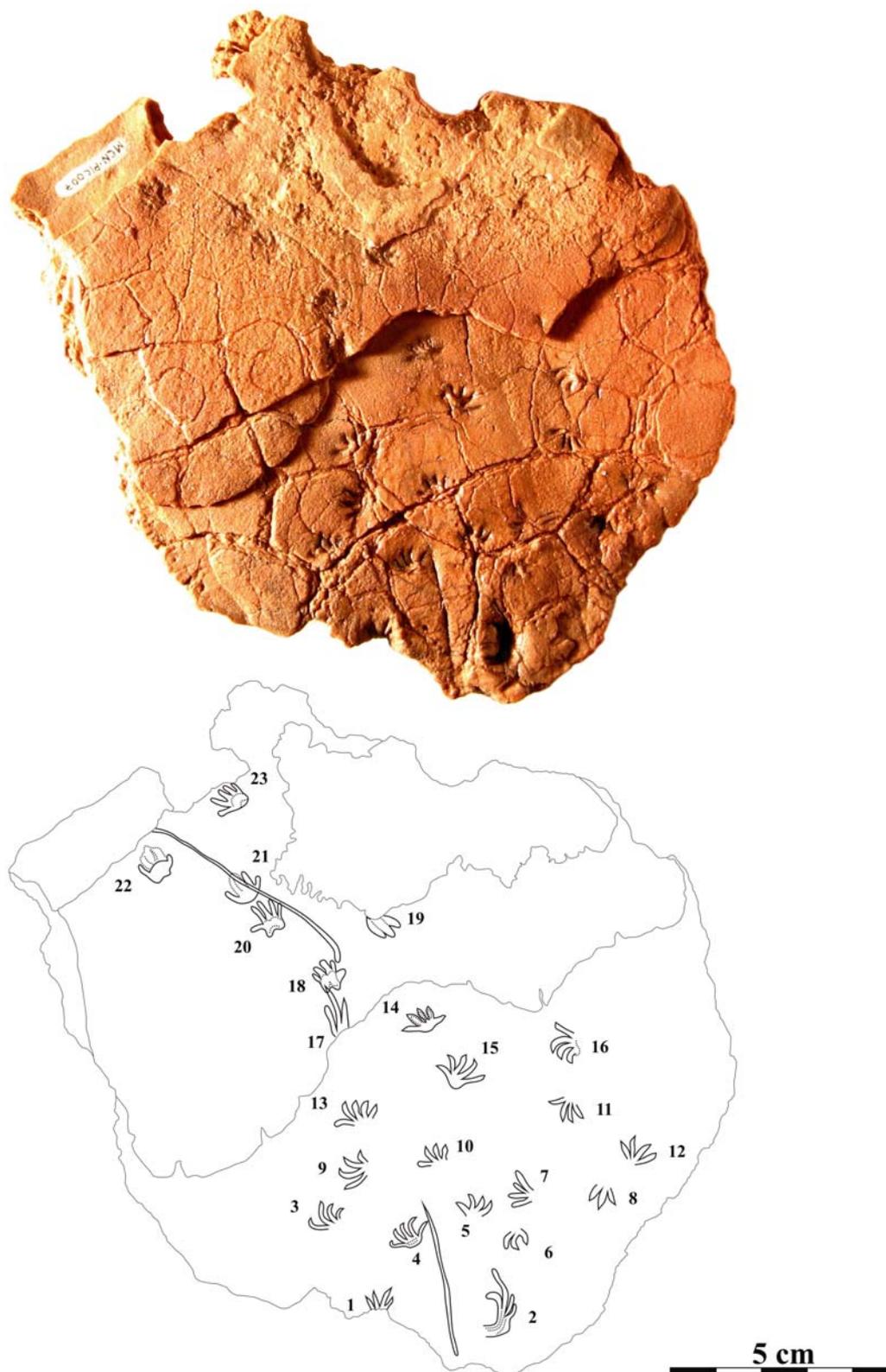


Figura 21 – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.006, Formação Santa Maria.

PIC.006/8, MCN-PIC.006/11, MCN-PIC.006/14, MCN-PIC.006/15, MCN-PIC.006/17, MCN-PIC.006/18, MCN-PIC.006/20, MCN-PIC.006/24, MCN-PIC.006/27, MCN-PIC.006/28, MCN-PIC.006/29, MCN-PIC.006/32, MCN-PIC.006/34 e MCN-PIC.006/35) e pés (MCN-PIC.006/1, MCN-PIC.006/3, MCN-PIC.006/5, MCN-PIC.006/7, MCN-PIC.006/9, MCN-PIC.006/10, MCN-PIC.006/12, MCN-PIC.006/13, MCN-PIC.006/16, MCN-PIC.006/19, MCN-PIC.006/21, MCN-PIC.006/22, MCN-PIC.006/23, MCN-PIC.006/25, MCN-PIC.006/26, MCN-PIC.006/30, MCN-PIC.006/31 e MCN-PIC.006/33). Algumas das pegadas da amostra parecem isoladas (MCN-PIC.006/17 e MCN-PIC.006/27). As pegadas das mãos apresentam três a cinco dígitos preservados e são digitígradas a semiplantígradas com leve escalonamento dos dígitos I ao IV; o dígito V é longo e separado dos demais; todos são alongados e estreitos, terminados em garras, com *hypexes* agudos. As pegadas dos pés e são pentadáctilas, ectaxônicas, semiplantígradas, com escalonamento dos dígitos I ao IV; o dígito V é menor e separado dos demais por um ângulo interdigital maior; os dígitos são estreitos e longos, terminados em uma garra curva, e os *hypexes* são agudos. O eixo da pegada é voltado latero-posteriormente.

### **MCN-PIC.007 (figura 22)**

**Descrição:** amostra medindo aproximadamente 16,5 x 14,0 cm com gretas de ressecamento. Vinte e três pegadas ocorrem em duas camadas diferentes, preservadas em epirrelevo côncavo. As gretas ocorrem preferencialmente ao redor das pegadas, embora cortem algumas delas (pegadas MCN-PIC.007/5, MCN-PIC.007/8, MCN-PIC.007/10, MCN-PIC.007/12 e MCN-PIC.007/13). No nível inferior ocorrem dezesseis pegadas aparentemente lacertóides distribuídas de forma caótica (embora pareça haver uma direção preferencial). As pegadas MCN-PIC.007/1-16 são lacertóides e apresentam quatro a cinco dígitos curvos com garras e são semiplantígradas a digitígradas, ectaxônicas, com escalonamento dos dígitos I a IV, sendo o dígito V levemente menor que o IV e separado dos demais; os *hypexes* são agudos. Ocorrem associadas a uma pequena marca de arraste de cauda. As pegadas MCN-PIC.007/5, 14, 15 e 16 apresentam porções elevadas da planta em epirrelevo convexo, o mesmo acontecendo com a planta e parte interna dos dígitos na pegada MCN-PIC.007/4. No nível superior ocorre uma pequena pista de provável afinidade teromorfóide composta por sete pegadas e uma marca de arraste de cauda. A preservação é bastante precária. As pegadas MCN-PIC.007/18, MCN-PIC.007/20, MCN-PIC.007/21, MCN-PIC.007/22 e MCN-PIC.007/23 são pentadáctilas,



**Figura 22** – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.007, Formação Santa Maria.

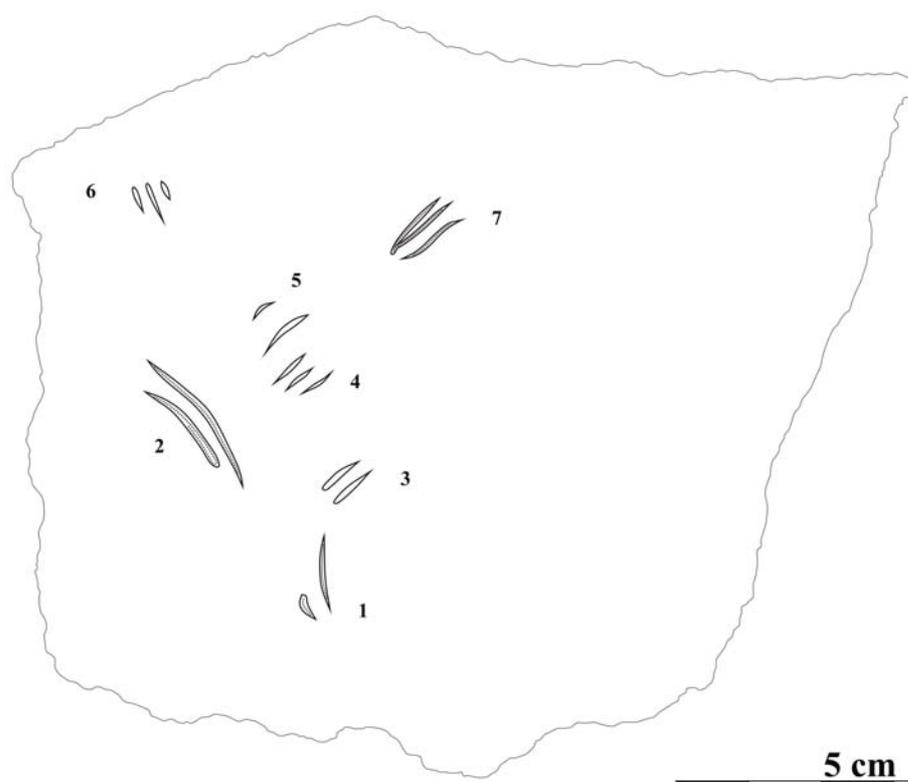
plantígradas a semiplantígradas e ectaxônicas, com *hypexes* agudos. Os dígitos apresentam extremidades arredondadas e escalonamento pouco distinto. As pegadas MCN-PIC.007/17 e MCN-PIC.007/19 correspondem a marcas pouco distintas.

#### **MCN-PIC.008 (figura 23)**

**Descrição:** amostra medindo aproximadamente 13,0 x 11,0 cm com sete pegadas, correspondendo a conjuntos de marcas de arraste de dedos, preservadas em epirrelevo côncavo. Não ocorrem gretas de ressecamento. Em seção transversal, as marcas apresentam-se como uma fenda em forma de V. A marca mais acentuada (pegada MCN-PIC.008/1) apresenta dois traços alongados ligeiramente curvos com extremidades agudas, sendo a marca lateral mais longa. A pegada MCN-PIC.008/2 apresenta dois traços alongados e curvos, descrevendo uma curva semelhante a um arco, sendo o traço medial menor e mais fortemente marcado que o lateral. As pegadas MCN-PIC.008/3, MCN-PIC.008/4, MCN-PIC.008/5 e MCN-PIC.008/6 são bastante tênues e curtas, duplas ou triplas.

#### **MCN-PIC.009 (figura 24)**

**Descrição:** amostra medindo aproximadamente 10,0 x 7,5 cm com cinco pegadas preservadas em hiporrelevo côncavo associadas a marcas de arraste. Embora a amostra apresente rachaduras, não ocorrem gretas de ressecamento. As pegadas MCN-PIC.009/1, MCN-PIC.009/2 e MCN-PIC.009/4 são ectaxônicas, com quatro dígitos preservados e *hypexes* agudos. A pegada MCN-PIC.009/1 é digitígrada e apresenta escalonamento dos dígitos I ao IV, com extremidades agudas, estando sobreposta a outras marcas indistintas. A pegada MCN-PIC.009/2 é digitígrada com leve escalonamento, os dígitos são estreitos, longos e curvados. As pegadas MCN-PIC.009/3 e MCN-PIC.009/5 correspondem a marcas curvas e pouco alongadas, com extremidades agudas, de arraste de dígitos. A pegada MCN-PIC.009/4 apresenta cinco dígitos preservados, é semiplantígrada, com leve escalonamento dos dígitos II a IV, sendo o dígito V menor e separado dos demais; os dígitos são largos e com extremidades e *hypexes* agudos. Não há uma associação evidente entre as pegadas e as marcas de arraste.



**Figura 23** – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.008, Formação Santa Maria.



**Figura 24** – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.009, Formação Santa Maria.

**MCN-PIC.010 (figura 25)**

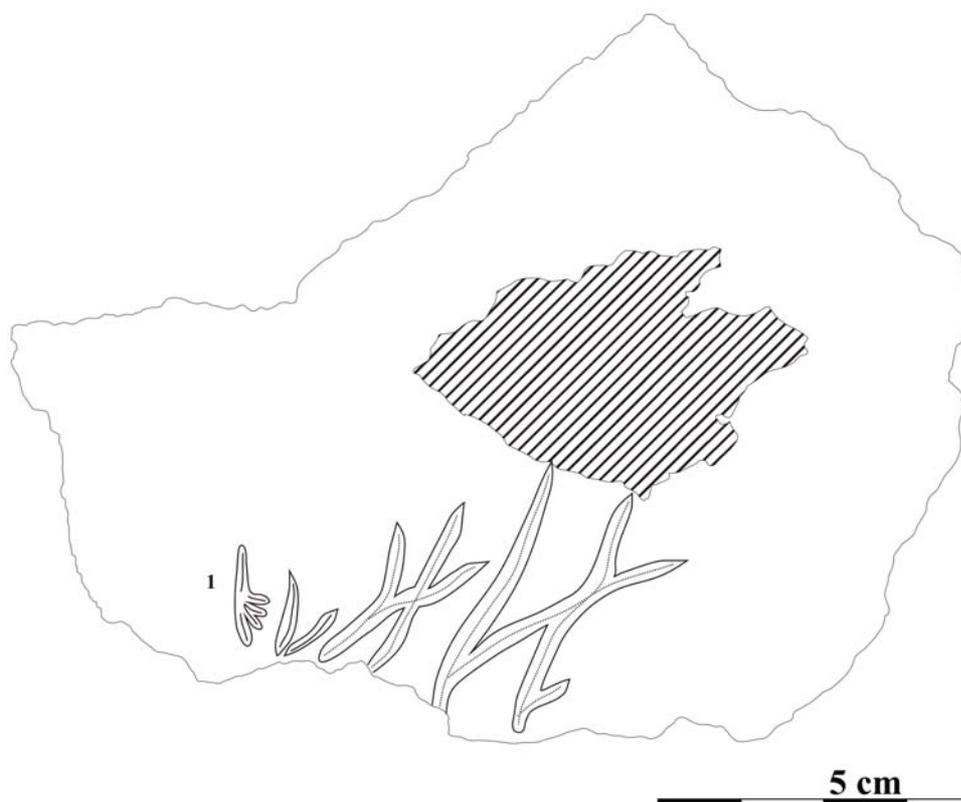
**Descrição:** amostra medindo aproximadamente 11,5 x 9,0 cm sem gretas de contração e com superfície bastante irregular. Ocorrem quatro traços e uma pegada isolada preservados em epirrelevo côncavo. Três dos traços são alongados, retilíneos e paralelos, havendo uma bifurcação em forma de Y em dois deles e também no quarto traço, menor que os outros. A pegada é lacertóide, pentadáctila, ectaxônica, semiplantígrada, com escalonamento dos dígitos I ao IV; o dígito V não pode ser identificado; os dígitos são estreitos e longos, com *hypexes* agudos, terminados em garras; essas pegadas apresentam um bordo anterior elevado. Essa amostra é mais densa que as outras, provavelmente com mais cimentação. Há outros traços pequenos e isolados na amostra que não parecem ter relação com os descritos acima.

**MCN-PIC.011 (figura 26)**

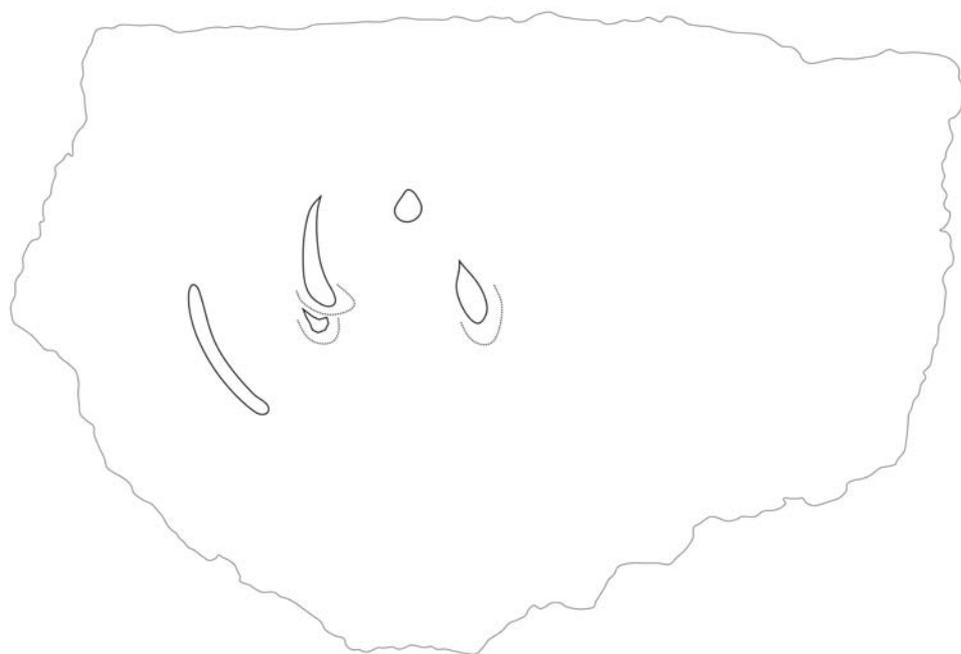
**Descrição:** amostra medindo aproximadamente 7,0 x 4,5 cm com três traços de arraste de dedos, formando uma pegada, e outros traços menores e isolados preservados em epirrelevo côncavo. Não ocorrem gretas de ressecamento, embora a amostra apresente várias rachaduras. Dois dos traços são alongados, curvos e aproximadamente paralelos. O terceiro traço é mais curto mas também paralelo aos outros. O traço central apresenta uma pequena marca arredondada com bordo elevado na porção posterior. Os três traços apresentam uma borda posterior mais elevada, havendo aprofundamento do traço da porção anterior para a posterior.

**MCN-PIC.012 (figura 27)**

**Descrição:** amostra medindo aproximadamente 15,0 x 6,5 cm com sete pegadas preservadas em epirrelevo côncavo. Não ocorrem gretas de ressecamento. As pegadas são lacertóides, pentadáctilas, semiplantígradas, com leve escalonamento progressivo dos dígitos I a IV (curvados com a parte interna da curva voltada para o eixo da pista) e com *hypexes* agudos. Todas apresentam dígitos estreitos e levemente alongados terminados em garras. A impressão das plantas encontra-se em epirrelevo convexo e apresenta a forma de meia-lua com a concavidade voltada posteriormente. As pegadas MCN-PIC.012/2, MCN-PIC.012/3, MCN-PIC.012/4 e MCN-PIC.012/6 apresentam tubérculos e estrias direcionadas antero-posteriormente. Estas pegadas desta amostra provavelmente constituem duas pistas misturadas com padrão desordenado e ocorrem associadas a uma marca de arraste de cauda muito tênue e levemente sinuosa. Não é possível determinar o padrão de andadura com



**Figura 25** – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.010, Formação Santa Maria.



5 cm

**Figura 26** – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.011, Formação Santa Maria.

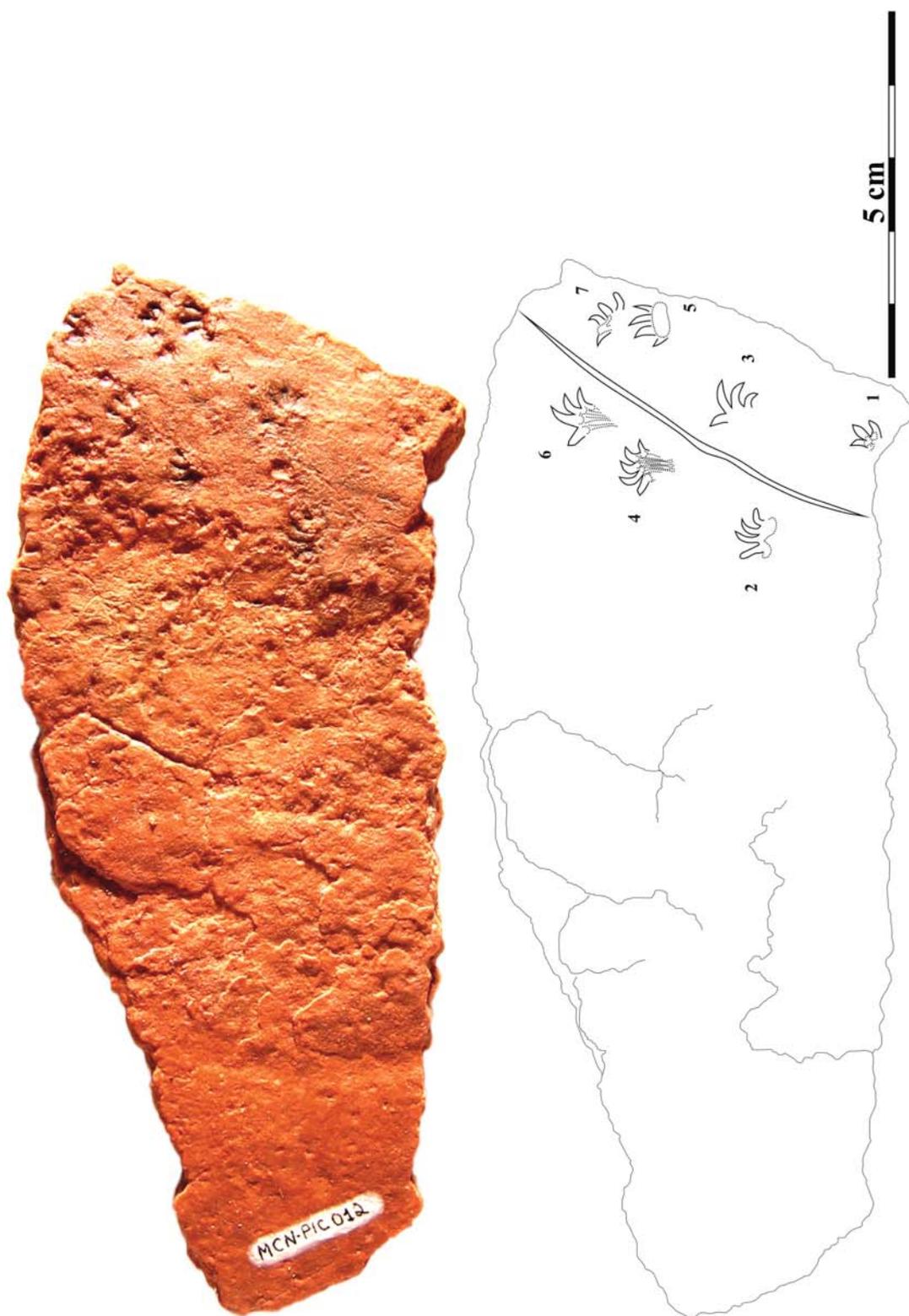


Figura 27 – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC-012, Formação Santa Maria.

segurança. A superfície inferior apresenta várias pegadas e traços alongados pouco distintos, possivelmente marcas de arraste, assim como traços alongados bilobados, retilíneos e sem estrias.

#### **MCN-PIC.013 (figura 28)**

**Descrição:** amostra medindo aproximadamente 6,5 x 6,0 cm com seis pegadas preservadas em epirrelevo côncavo. Ao redor das pegadas ocorrem gretas de ressecamento. A preservação é precária e poucas características podem ser observadas. As pegadas são digitígradas, lacertóides, ectaxônicas e apresentam três a cinco dígitos preservados, terminados em garras e com *hypexes* agudos. As pegadas MCN-PIC.013/1, MCN-PIC.013/2 e MCN-PIC.013/3 apresentam uma pequena elevação posterior. As pegadas MCN-PIC.013/1, MCN-PIC.013/3 e MCN-PIC.013/5 apresentam um leve escalonamento dos dígitos I ou II ao IV, com o V separado dos demais. Nas outras pegadas da amostra, os dígitos apresentam comprimento semelhante, sem escalonamento evidente. Não é possível distinguir um padrão relativo à pista.

#### **MCN-PIC.014 (figura 29)**

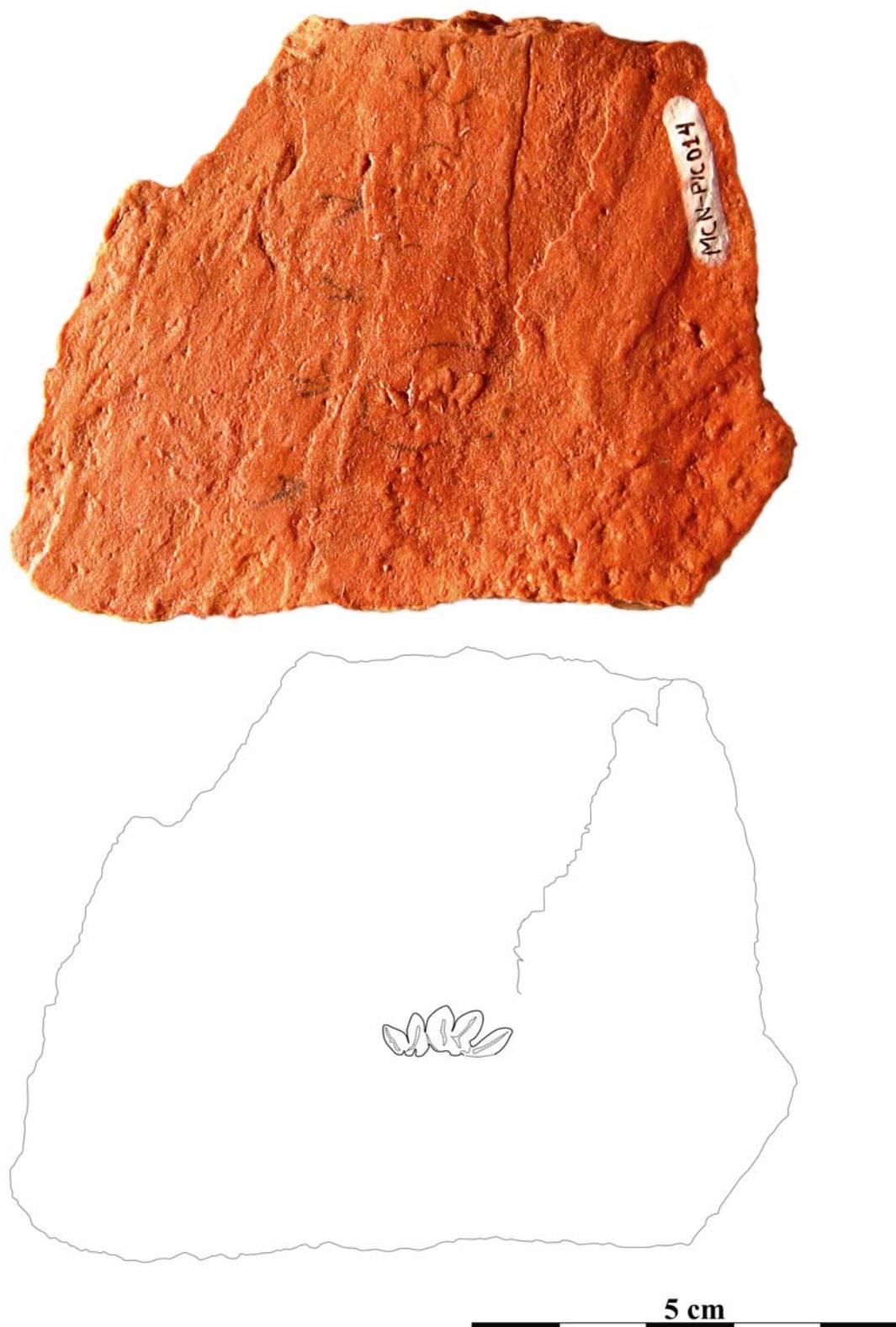
**Descrição:** amostra medindo aproximadamente 9,0 x 7,5 cm com uma pegada isolada preservada em relevo convexo. A pegada é levemente assimétrica e ectaxônica, apresentando cinco dígitos preservados com leve escalonamento do I ao IV, mas o dígito V não é separado dos demais. Os dígitos II a V apresentam uma ranhura central antero-posterior. Os *hypexes* são agudos. Os dígitos I a III apresentam extremidades agudas e os demais tem extremidades arredondadas.

#### **MCN-PIC.015 (figura 30)**

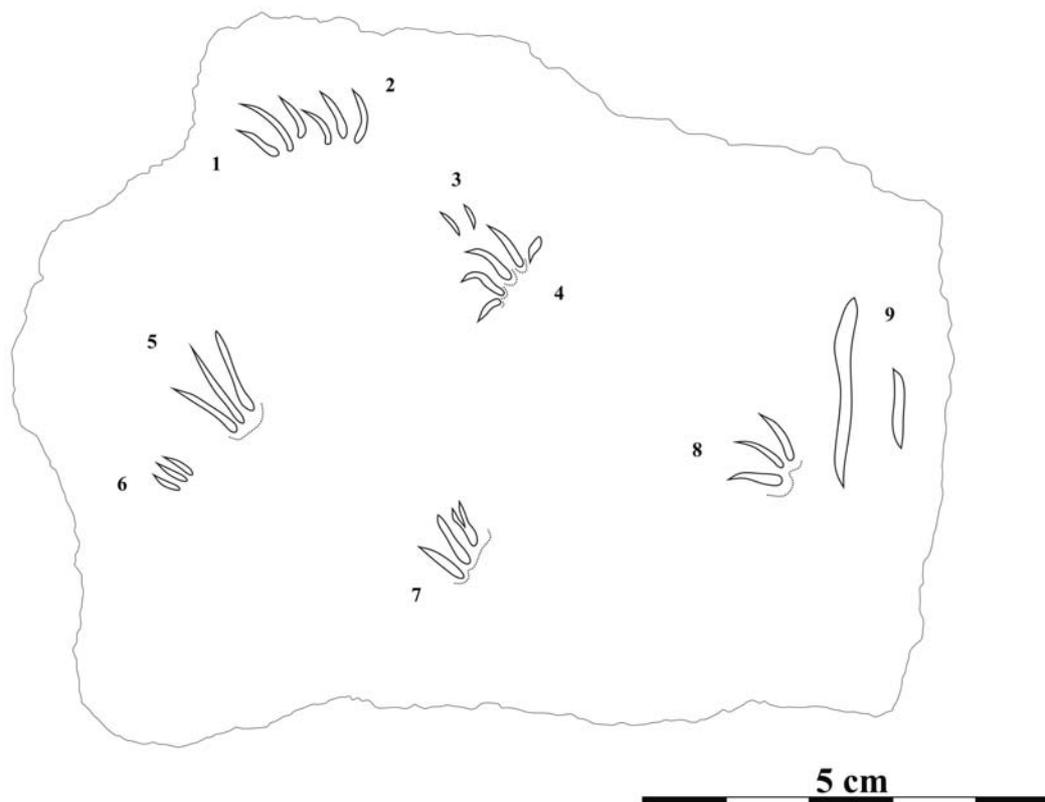
**Descrição:** amostra medindo aproximadamente 12,0 x 9,0 cm com nove pegadas preservadas em epirrelevo côncavo; a superfície apresenta gretas de ressecamento ao redor das pegadas, ou seja, essas não são cortadas pelas gretas. As pegadas são lacertóides, assimétricas, digitígradas, com dois a cinco dígitos preservados ectaxônicas com escalonamento progressivo dos dígitos II a IV, ligeiramente curvos medialmente, formando uma pista com andar alternado. O eixo das pegadas é paralelo ao eixo da pista. Os dígitos são ligeiramente curvos medialmente, com extremidades agudas. Há prevalência anatômica e funcional do



**Figura 28** – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.013, Formação Santa Maria.



**Figura 29** – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.014, Formação Santa Maria.



**Figura 30** – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.015, Formação Santa Maria.

dígito IV. O dígito V, preservado apenas na pegada MCN-PIC.015/4, é menor e separado dos demais por um maior ângulo interdígital e é curvo lateralmente. O dígito I foi preservado apenas na pegada MCN-PIC.015/4. As pegadas MCN-PIC.015/1, MCN-PIC.015/2 e MCN-PIC.015/6 e MCN-PIC.015/8 apresentam apenas três dígitos alongados e estreitos, sem planta preservada e com leve curvatura. Duas das pegadas (MCN-PIC.015/5 e MCN-PIC.015/7) apresentam uma pequena elevação posterior em forma de meia-lua, com a concavidade voltada anteriormente. As pegadas MCN-PIC.015/2, MCN-PIC.015/5, MCN-PIC.015/7 e MCN-PIC.015/8 são claramente divergentes (apresentam ângulo interdígital). A pegada MCN-PIC.015/9 constitui-se de dois traços paralelos. Não é possível observar impressões de almofadas falangeais, plantares ou palmares. Não há distinção morfológica clara entre mãos e pés, apenas nas dimensões, sendo os pés maiores que as mãos. No conjunto mão-pé, a mão é situada anteriormente ao pé, sendo os eixos longitudinais das duas impressões praticamente alinhados. Ocorre leve sobreposição e preservação preferencial dos pés.

### **MCN-PIC.016 (figura 31)**

**Descrição:** amostra medindo aproximadamente 13,0 x 12,5 cm com vinte e uma pegadas com relevo bastante suave preservadas em hiporrelevo convexo, juntamente com marcas de arraste de cauda, mas sem o padrão característico de uma pista. A superfície apresenta gretas de ressecamento pequenas e pouco profundas. As pegadas MCN-PIC.016/1-5 são teromorfóides, pentadáctilas, mesaxônicas a ectaxônicas, plantígradas a semi-plantígradas com tubérculos digitais terminais, sendo que as pegadas MCN-PIC.016/1 e MCN-PIC.016/3 apresentam relevo pouco evidente. A pegada MCN-PIC.016/5 encontra-se sobreposta pela MCN-PIC.016/4. Na pegada MCN.PIC.016/2, os dígitos II a IV apresentam comprimento semelhante são separados dos dígitos I e V por um ângulo interdígital ligeiramente maior que entre os dígitos II, III e IV; os tubérculos terminais podem ser melhor visualizados nessa pegada. As pegadas MCN.PIC.016/1 e MCN.PIC.016/5 apresentam uma pequena projeção posterior da palma/planta. As demais pegadas são pouco nítidas e ocorrem sob a forma de impressões arredondadas, às vezes com marcas digitiformes. Ocorrem também icnofósseis de invertebrados tais como galerias horizontais e verticais.

### **MCN-PIC.017 (figuras 32 e 33)**

**Descrição:** amostra medindo aproximadamente 26,5 x 15,5 cm com trinta e cinco pegadas

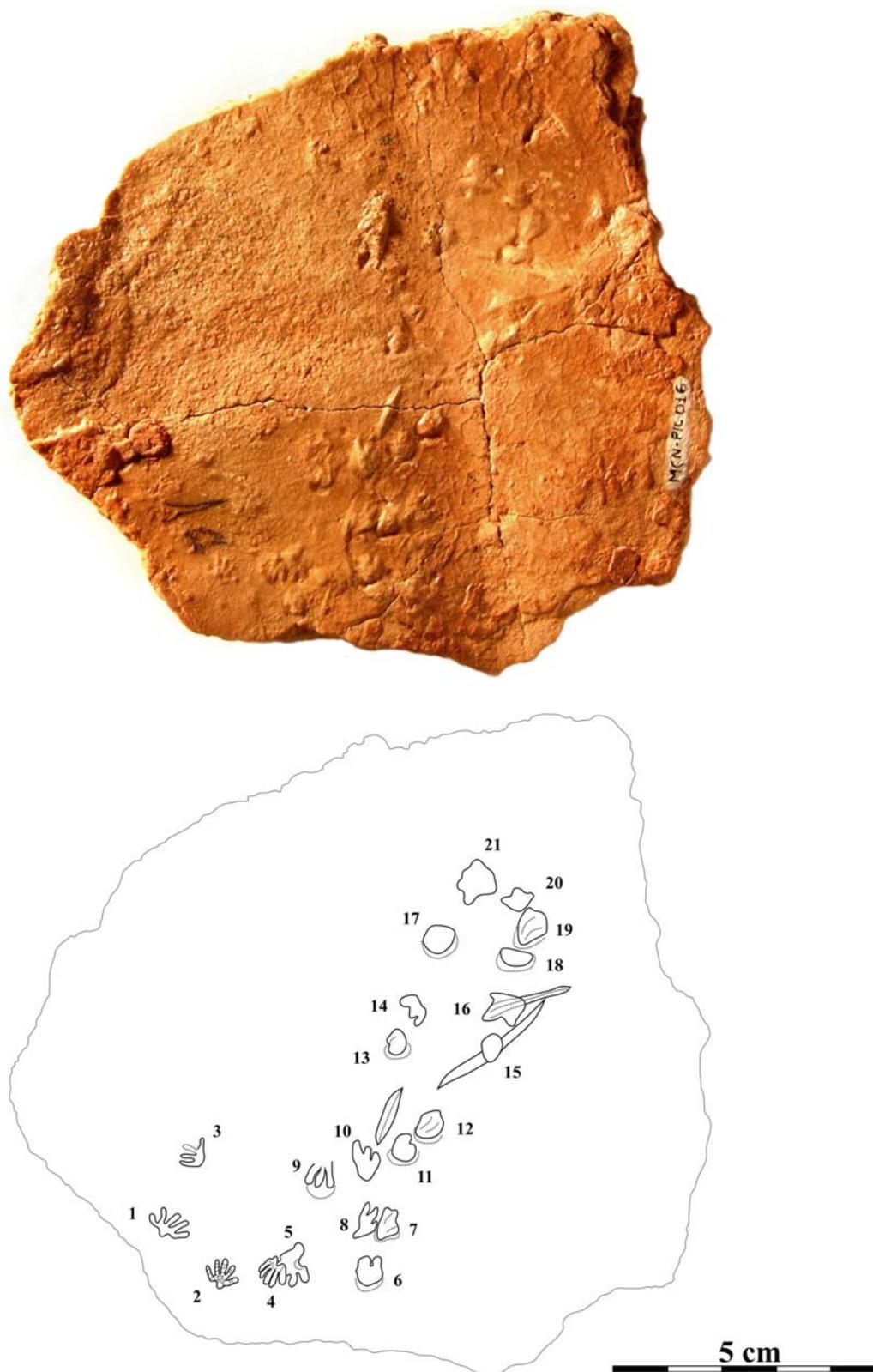


Figura 31 – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.016, Formação Santa Maria.



**Figura 32** – Fotografia da amostra MCN-PIC.017, Formação Santa Maria.



**Figura 33** – Desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.017, Formação Santa Maria.

preservadas em hiporrelevo convexo, associadas a tênues gretas de ressecamento. As pegadas MCN.PIC.017/1-18 formam uma pista teromorfoide de padrão alternado com marca de arraste de cauda. A pegada MCN.PIC.017/2 é a que melhor representa as características da mão, sendo assimétrica, pentadáctila, ectaxônica, plantígrada, com leve escalonamento dos dígitos I a IV e dígito V menor que o IV e com inserção mais posterior, mas não separado dos demais; a palma apresenta um formato aproximadamente retangular com cantos arredondados e um entalhe no bordo posterior; os dígitos I a IV inserem-se ao longo do bordo anterior e o dígito V no bordo lateral; os *hypexes* e as extremidades dos dígitos são arredondados; é possível distinguir duas almofadas falangeais no dígito II, três do dígito III e duas no dígito IV, além de almofadas palmares arredondadas nas bases dos dígitos I, III e IV. A pegada MCN.PIC.017/5 representa melhor as características do pé, sendo assimétrica, ectaxônica, plantígrada, com quatro dígitos preservados, sendo os dígitos II e III mais alongados; a planta apresenta um formato retangular com cantos arredondados e um entalhe arredondado no bordo posterior, sendo que os dígitos I a IV inserem-se ao longo do bordo anterior; os *hypexes* e as extremidades dos dígitos são arredondados; não é possível distinguir almofadas falangeais ou plantares, mas as pegadas MCN.PIC.017/6, MCN.PIC.017/8, MCN.PIC.017/9 e MCN.PIC.017/15 apresentam impressões de almofadas palmares/plantares, e a pegada MCN.PIC.017/10 apresenta duas ou três impressões de almofadas falangeais no dígito I. Não há diferença nas dimensões entre as pegadas das mãos e dos pés. A preservação dos dígitos é bastante variável dentre as amostras observadas, podendo apresentar apenas dois ou três dígitos ou ocorrer sob a forma de uma impressão com contorno arredondado. As pegadas MCN.PIC.017/6-10, MCN.PIC.017/13, MCN.PIC.017/15 e MCN.PIC.017/17 apresentam um contorno aproximadamente triangular com três impressões digitiformes preservadas de forma pouco nítida, sendo a central mais alongada e a lateral mais curta; a impressão central pode apresentar duas ou mais estrias longitudinais; a porção correspondente à palma ou planta apresenta um entalhe arredondado no bordo posterior; os *hypexes* e extremidades dos dígitos são arredondados e a divergência interdigital é pequena. As pegadas MCN.PIC.017/1 e MCN.PIC.017/7 apresentam uma pequena projeção voltada posteriormente no entalhe da planta. Todas as pegadas da pista MCN.PIC.017/1-18, exceto a MCN.PIC.017/18, apresentam um bordo de deformação de sedimento elevado (relevo positivo na superfície original) anteriormente a elas. As pegadas MCN.PIC.017/20-30 formam outra pista que cruza e sobrepõe a pista MCN.PIC.017/1-18. A pista MCN.PIC.017/20-30 é bastante irregular e sem padrão definido, ocorrendo associada a uma marca de arraste de cauda aproximadamente retilínea e descontínua. Não é possível definir seguramente quais pegadas correspondem a pés

ou a mãos. As pegadas MCN.PIC.017/20, MCN.PIC.017/24 e MCN.PIC.017/25 consistem em formas irregulares contendo três impressões digitiformes, sendo que a central é mais longa e a lateral mais curta e separada das demais por um maior ângulo; os *hypexes* e extremidades dos dígitos são arredondados e a divergência interdigital pequena; a impressão central na pegada MCN.PIC.017/24 é bastante larga e ocorrem estrias longitudinais. Na pegada MCN.PIC.017/25 é possível observar um pequeno entalhe posterior; essa pegada ocorre associada a uma impressão arredondada e estriada que não pode ser associada com certeza à pista. A pegada MCN.PIC.017/21 consiste em uma impressão alongada e levemente sinuosa, sem maiores detalhes morfológicos. A pegada MCN.PIC.017/22 sobrepõe a marca de arraste de cauda da pista MCN.PIC.017/1-18 e consiste em uma impressão aproximadamente retangular com uma larga projeção posterior; ao longo da pegada ocorrem estrias longitudinais. A pegada MCN.PIC.017/23 constitui uma impressão irregular com quatro dígitos e uma palma/planta aproximadamente quadrada; o dígito mais lateral insere-se no bordo lateral da palma/planta, enquanto os demais dígitos inserem-se em seu bordo anterior; os dígitos apresentam extremidades e *hypexes* arredondados. As pegadas MCN.PIC.017/26-30 apresentam detalhes morfológicos mais claros. A pegada MCN.PIC.017/26 apresenta três dígitos de comprimento semelhante associados a uma planta/palma mais larga que longa, que apresenta uma projeção posterior; os dois dígitos mais mediais apresentam extremidades agudas, mas todos os *hypexes* são arredondados. A pegada MCN.PIC.017/27 é mesaxônica a ectaxônica, semiplantigrada e apresenta os dígitos II a V preservados; os dígitos II a IV apresentam comprimento semelhante e encontram-se voltados anteriormente; o dígito V é menor e separados dos demais por um maior ângulo interdigital, inserindo-se lateralmente à pegada; ocorrem três almofadas falangeais no dígito II, três no dígito III, quatro no dígito IV e duas no dígito II; todos terminam em garras e apresentam *hypexes* arredondados. A pegada MCN.PIC.017/28 é semelhante à anterior, mas apresenta maior divergência interdigital e total. A pegada MCN.PIC.017/29 apresenta uma palma/planta mais larga que longa e cinco dígitos preservados com leve escalonamento do dígito I ao III; o dígito I é curto e apresenta extremidade arredondada, os demais dígitos são terminados em garras; os *hypexes* são levemente arredondados; o dígito V insere-se lateral e posteriormente à palma/planta; ocorrem duas a três almofadas falangeais em cada dígito e duas almofadas palmares/plantares posteriores à cada dígito, exceto o dígito V. A pegada MCN.PIC.017/30 apresenta forma semelhante à última, mas com quatro dígitos preservados. As pegadas da pista MCN.PIC.017/31-35, embora estejam preservadas de forma mais superficial, mostram características morfológicas semelhantes à pegada MCN.PIC.017/27, sendo tridáctilas,

mesaxônicas, com dígitos aproximadamente do mesmo comprimento e terminados em garras; os *hypexes* são arredondados e ocorrem duas a três almofadas falangeais em cada dígito. O padrão de andadura não é reconhecível.

### **MCN-PIC.018 a & b (figuras 34 e 35)**

**Descrição:** conjunto composto por duas amostras (parte e contraparte) medindo aproximadamente 23,0 x 19,0 cm contendo dezesseis pegadas com relevo muito tênue preservadas em epirrelevo côncavo e hiporrelevo convexo; a superfície não apresenta gretas de ressecamento. A pegada MCN.PIC.018/1 ocorre isoladamente e é pentadáctila, plantígrada e aproximadamente simétrica, com dígitos de tamanho semelhante. Os *hypexes* e extremidades digitais são arredondados. A palma/planta é alongada no sentido antero-posterior. As pegadas MCN.PIC.018/2-16 constituem uma pista teromorfóide, com padrão caminhado e alternado associada a uma marca de arraste de cauda; as pegadas são mesaxônicas a ectaxônicas, originalmente pentadáctilas, aproximadamente simétricas e encontram-se pobremente preservadas, havendo preservação preferencial dos dígitos mais laterais e mediais e do contorno posterior da palma/planta. A preservação dos dígitos é variável entre as pegadas observadas, podendo apresentar dois a quatro dígitos preservados. Os *hypexes* e as extremidades dos dígitos são arredondados. Não é possível distinguir almofadas falangeais ou plantares. A pegada MCN.PIC.018/16 apresenta leve escalonamento dos dígitos I a IV e dígito V menor que o IV e com inserção mais posterior, mas não separado dos demais; a palma ou planta apresenta cantos arredondados e um entalhe no bordo posterior. As pegadas MCN.PIC.018/2, MCN.PIC.018/3 e MCN.PIC.018/14 apresentam um contorno aproximadamente arredondado com impressões digitiformes preservadas de forma pouco nítida. A impressão central pode apresentar estrias longitudinais. As pegadas MCN.PIC.018/4-11, MCN.PIC.018/13 e MCN.PIC.018/15 apresentam apenas a porção plantar/palmar e os dígitos mais internos e externos preservados.

### **MCN-PIC.019 (figura 36)**

**Descrição:** amostra medindo aproximadamente 16,0 x 12,0 cm com onze pegadas preservadas em hiporrelevo convexo. As pegadas ocorrem voltadas no mesmo sentido mas não formam uma pista com padrão de andadura reconhecível. São teromorfóides, aproximadamente simétricas, pentadáctilas, mesaxônicas a ectaxônicas. Os dígitos são largos



**Figura 34** – Fotografia da amostra MCN-PIC.018 a, Formação Santa Maria.



Figura 35 – Desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.018 a, Formação Santa Maria.

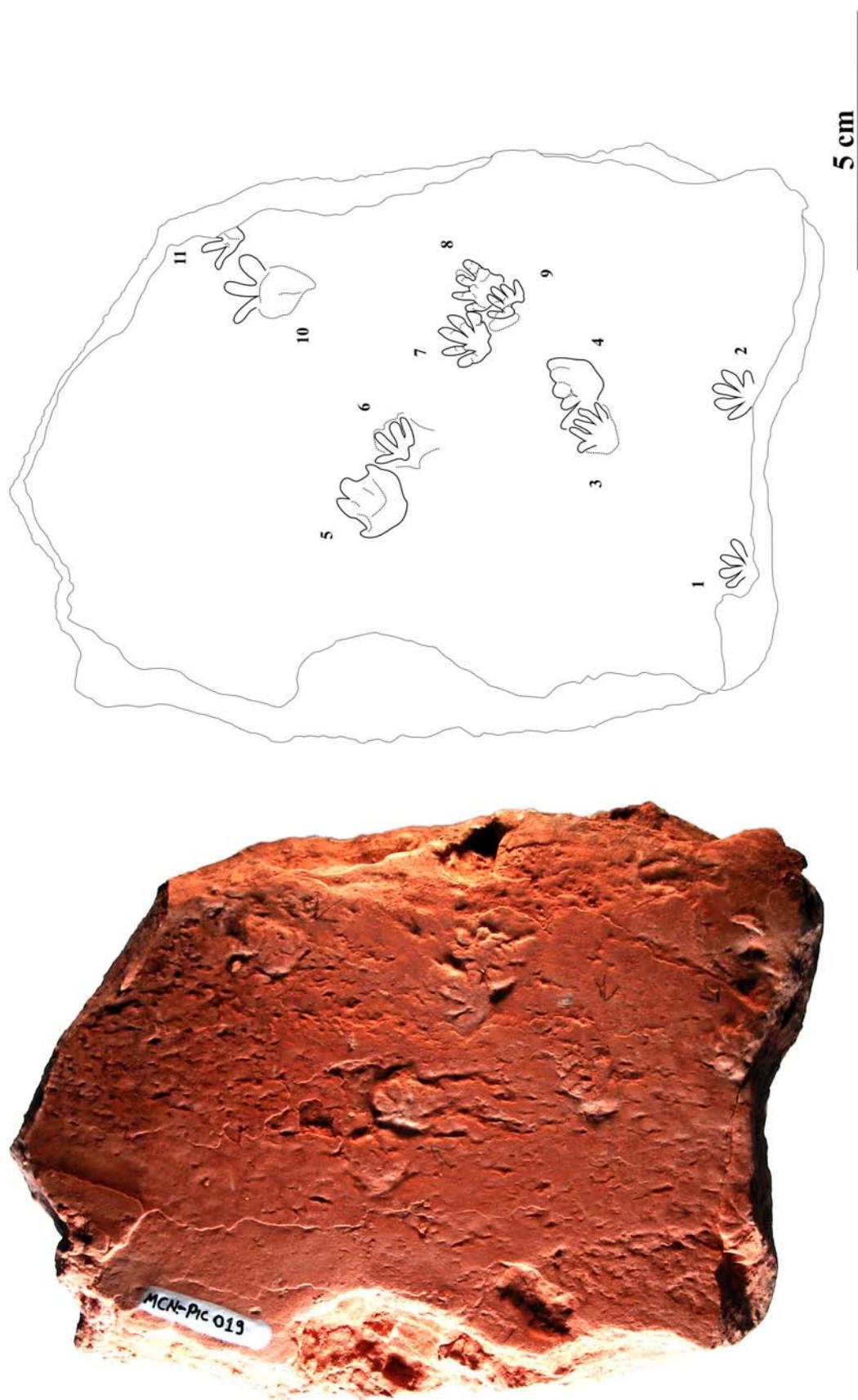


Figura 36 – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC-019, Formação Santa Maria.

e curtos em relação à planta ou palma, com extremidades arredondadas. A palma ou planta é tão longa quanto larga e pode apresentar um entalhe posterior. Os *hypexes* são agudos. As pegadas MCN.PIC.019/2, MCN.PIC.019/6, MCN.PIC.019/7 e MCN.PIC.019/9 apresentam leve escalonamento. As pegadas MCN.PIC.019/7-9 apresentam almofadas falangeais e palmares ou plantares, mas sem um padrão característico. As pegadas MCN.PIC.019/4, MCN.PIC.019/5 e MCN.PIC.019/10 estão preservadas como impressões arredondadas associadas a projeções digitais.

### **MCN-PIC.020 (figura 37)**

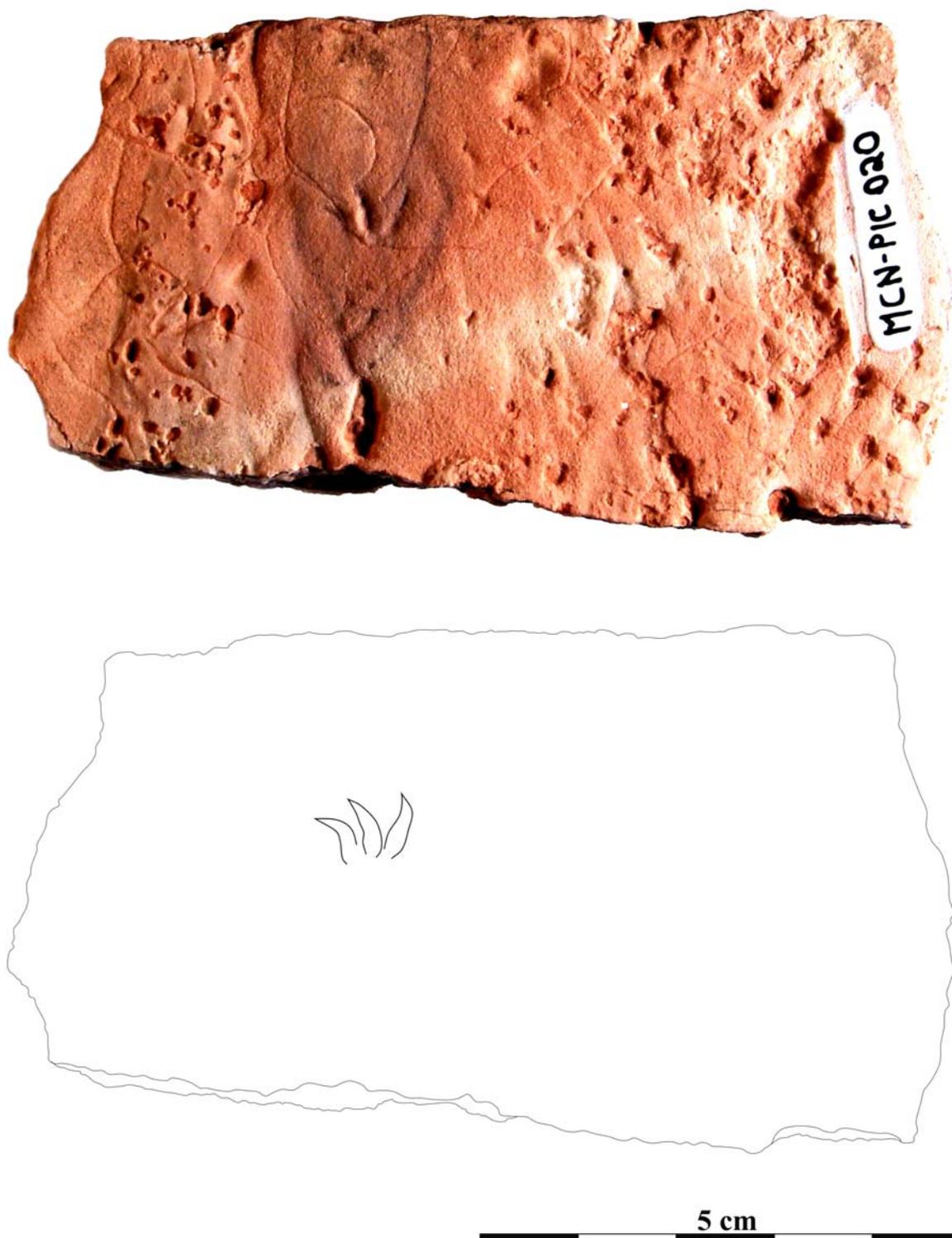
**Descrição:** amostra medindo aproximadamente 10,0 x 5,5 cm com uma pegada isolada preservada em epirrelevo côncavo, associada a uma possível marca de arraste de cauda. A pegada apresenta apenas a porção digital preservada, com três dígitos curvos e extremidades agudas. Ocorrem duas almofadas falangeais no dígito central.

### **MCN-PIC.021 (figura 38)**

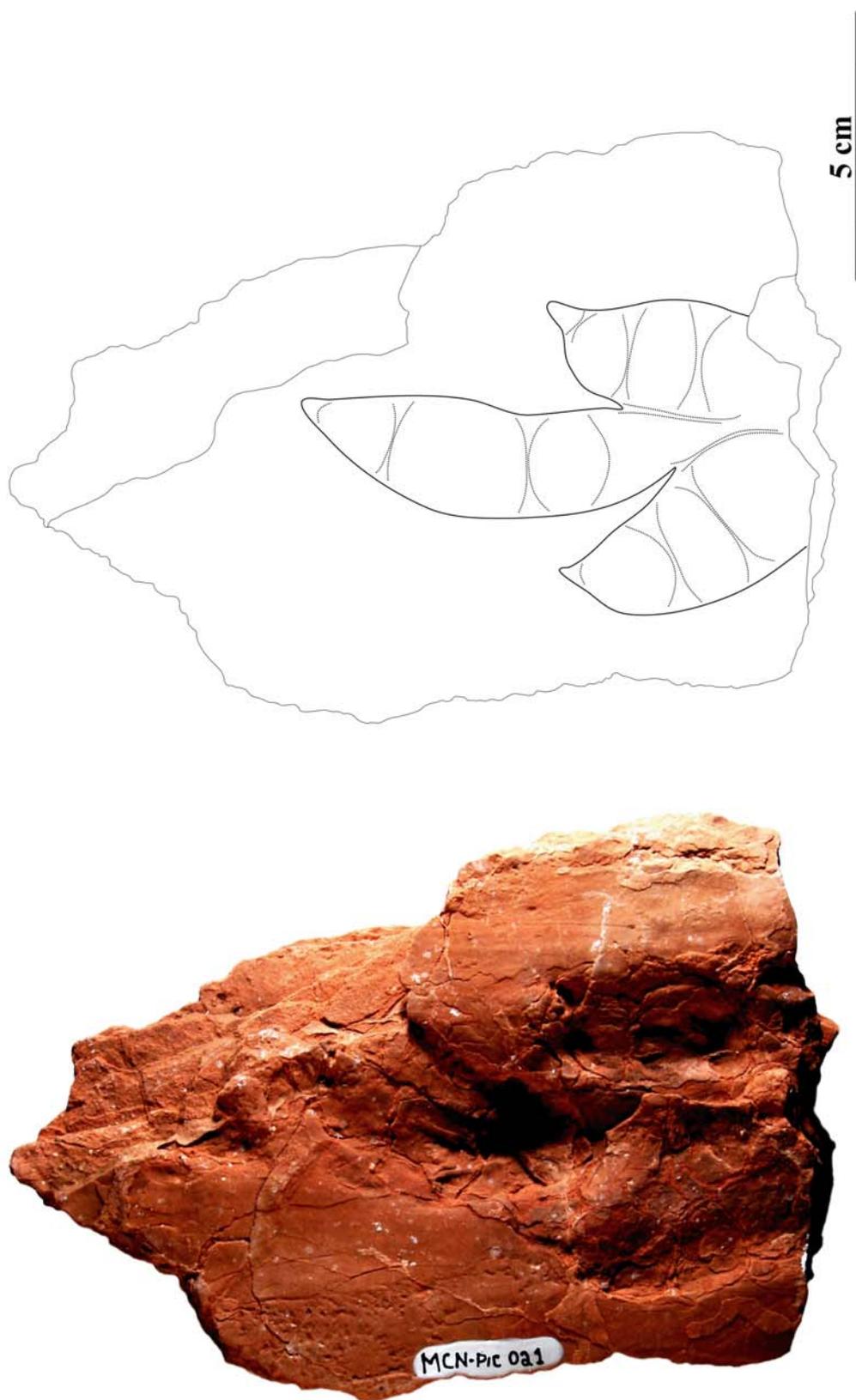
**Descrição:** amostra medindo aproximadamente 16,5 x 11,0 cm com uma pegada isolada preservada em epirrelevo côncavo em uma superfície com gretas de ressecamento. As camadas mais superficiais encontram-se rompidas enquanto as mais profundas estão deformadas pelo peso do animal produtor. A pegada é tridáctila, mesaxônica, digitígrada, com garras e *hypexes* agudos. Sua porção posterior encontra-se quebrada e ausente. Os dígitos são levemente curvados para o lado direito. O dígito central é mais longo que os demais e apresenta três almofadas falangeais preservadas. Os dígitos laterais apresentam duas almofadas falangeais preservadas. O dígito do lado direito é levemente mais curto. A pegada é mais profunda na porção média do dígito central.

### **MCN-PIC.022 (figura 39)**

**Descrição:** amostra medindo aproximadamente 21,0 x 20,0 cm com uma pegada isolada preservada em epirrelevo côncavo em uma superfície com gretas de ressecamento. As camadas mais superficiais encontram-se rompidas enquanto as mais profundas estão deformadas pelo peso do animal produtor. Não é possível reconhecer se foi produzida por um autopódio direito ou esquerdo. A margem posterior das pegadas é levemente angulosa. Não



**Figura 37** – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.020, Formação Santa Maria.



**Figura 38** – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC-021, Formação Santa Maria.



**Figura 39** – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.022, Formação Santa Maria.

ocorrem almofadas falangeais ou plantares. A pegada é tridáctila e digitígrada com garras e *hypexes* agudos e apresenta-se parcialmente coberta por rocha em sua porção central. O dígito central apresenta uma constrição em sua porção proximal. O comprimento da pegada, medido ao longo do eixo do dígito central, é de 8,5 cm. Os dígitos direito e central são levemente curvados para o lado direito e apresentam um ângulo de divergência de 57°. O ângulo entre os dígitos central e esquerdo corresponde a 32°. O ângulo de divergência total corresponde a 89°. A porção distal dos dígitos é mais profundamente impressa que o restante das pegadas.

#### **MCN-PIC.023 (figura 40)**

**Descrição:** amostra medindo aproximadamente 22,0 x 17,0 cm com uma pegada isolada preservada em epirrelevo côncavo em uma superfície com gretas de ressecamento. A pegada apresenta dois dígitos preservados e encontra-se quebrada, faltando sua porção direita. Os dígitos apresentam garras e *hypexes* agudos. O dígito esquerdo apresenta uma pequena constrição em sua porção proximal. A margem posterior das pegadas é angulosa. Não ocorrem almofadas falangeais ou plantares.

#### **MCN-PIC.024 (figura 41)**

**Descrição:** amostra medindo aproximadamente 15,0 x 15,0 cm com seis pegadas preservadas em epirrelevo côncavo. As pegadas apresentam garras e *hypexes* agudos, constituindo uma provável pista quadrúpede. As pegadas MCN-PIC.024/2 e MCN-PIC.024/6 apresentam os dígitos II a V preservados, com leve escalonamento do II ao IV sendo o V separado dos demais por um maior ângulo interdigital. As pegadas MCN-PIC.024/4 e MCN-PIC.024/5 apresentam quatro dígitos preservados, dispostos de forma simétrica e sem escalonamento evidente. As pegadas MCN-PIC.024/1 e MCN-PIC.024/3 constituem-se apenas de impressões das porções digitais preservadas.

#### **MCN-PIC.025 (figura 42)**

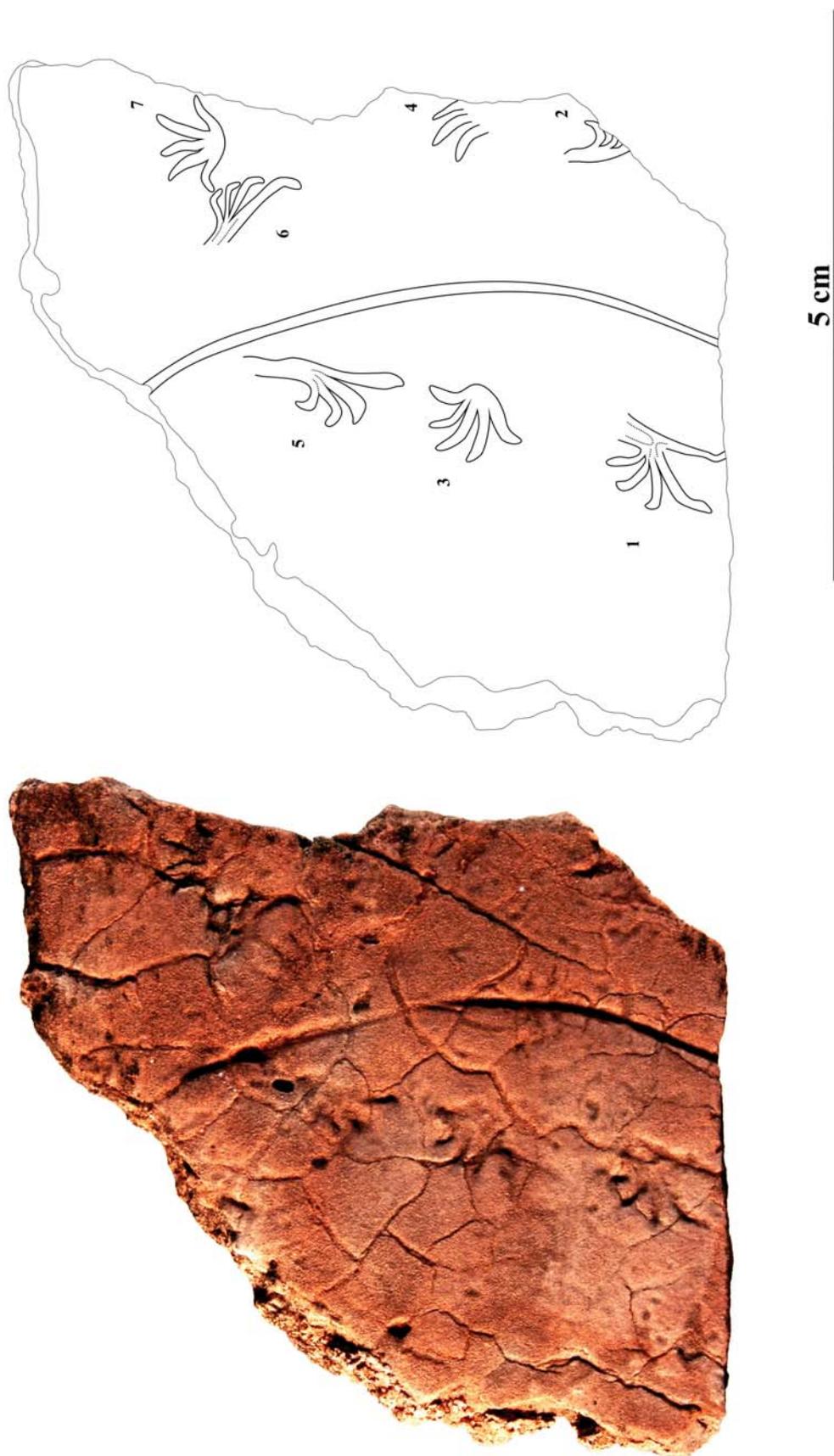
**Descrição:** amostra medindo aproximadamente 7,0 x 5,0 cm com sete pegadas preservadas em epirrelevo côncavo associadas a uma marca curva de arraste de cauda. As pegadas MCN-PIC.025/1, MCN-PIC.025/5 e MCN-PIC.025/6 representam pegadas dos pés e são pentadáctilas, semiplantígradas, ectaxônicas, com escalonamento progressivo dos dígitos I ao



**Figura 40** – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.023, Formação Santa Maria.



**Figura 41** – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.024, Formação Santa Maria.



**Figura 42** – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.025, Formação Santa Maria.

IV e dígito V menor e separado dos demais. O eixo dessas pegadas é voltado latero-posteriormente. As pegadas MCN-PIC.025/3 e MCN-PIC.025/7 constituem impressões completas das mãos e são mesaxônicas, simétricas, semiplantígradas a digitígradas, com dígitos de comprimento semelhante. Os *hypexes* e extremidades digitais são agudos. As pegadas MCN-PIC.025/2 e MCN-PIC.025/4 estão incompletas.

#### **MCN-PIC.026 (figura 43)**

**Descrição:** amostra medindo aproximadamente 6,0 x 5,0 cm com duas pegadas preservadas em hiporrelevo convexo. As pegadas são lacertóides e ectaxônicas. A pegada MCN-PIC.026/1 é digitígrada e apresenta três dígitos curvados medialmente, mais largos na porção proximal, com escalonamento e extremidades agudas. A pegada MCN-PIC.026/2 é pentadáctila, semiplantígrada, ectaxônica, com escalonamento progressivo dos dígitos I ao IV e dígito V menor e separado dos demais. Os dígitos centrais são mais fortemente impressos.

#### **MCN-PIC.027 (figura 44)**

**Descrição:** amostra medindo aproximadamente 9,5 x 7,0 cm com três pegadas incompletas associadas a marcas de arraste preservadas em hiporrelevo convexo. As pegadas MCN-PIC.027/1-3 apresentam dois a três dígitos delgados com extremidades agudas e escalonamento. A porção distal é mais profunda. As marcas de arraste podem ser alongadas ou em forma de Y.

#### **MCN-PIC.028 (figura 45)**

**Descrição:** amostra medindo aproximadamente 14,0 x 7,0 cm com dez pegadas distribuídas de forma pouco regular preservadas em epiorrelevo côncavo. As pegadas MCN-PIC.028/3, MCN-PIC.028/5, MCN-PIC.028/7 e MCN-PIC.028/8 são lacertóides, ectaxônicas, tridáctilas a pentadáctilas, com escalonamento e prevalência do dígito IV. O dígito V é menor e separado dos demais. As pegadas MCN-PIC.028/1, MCN-PIC.028/2, MCN-PIC.028/6, MCN-PIC.028/9 e MCN-PIC.028/10 apresentam três a quatro dígitos delgados com comprimento semelhante e extremidades agudas. A pegada MCN-PIC.028/4 apresenta apenas as extremidades digitais preservadas. Não é possível definir nenhum padrão de pista.



**Figura 43** – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.026, Formação Santa Maria.

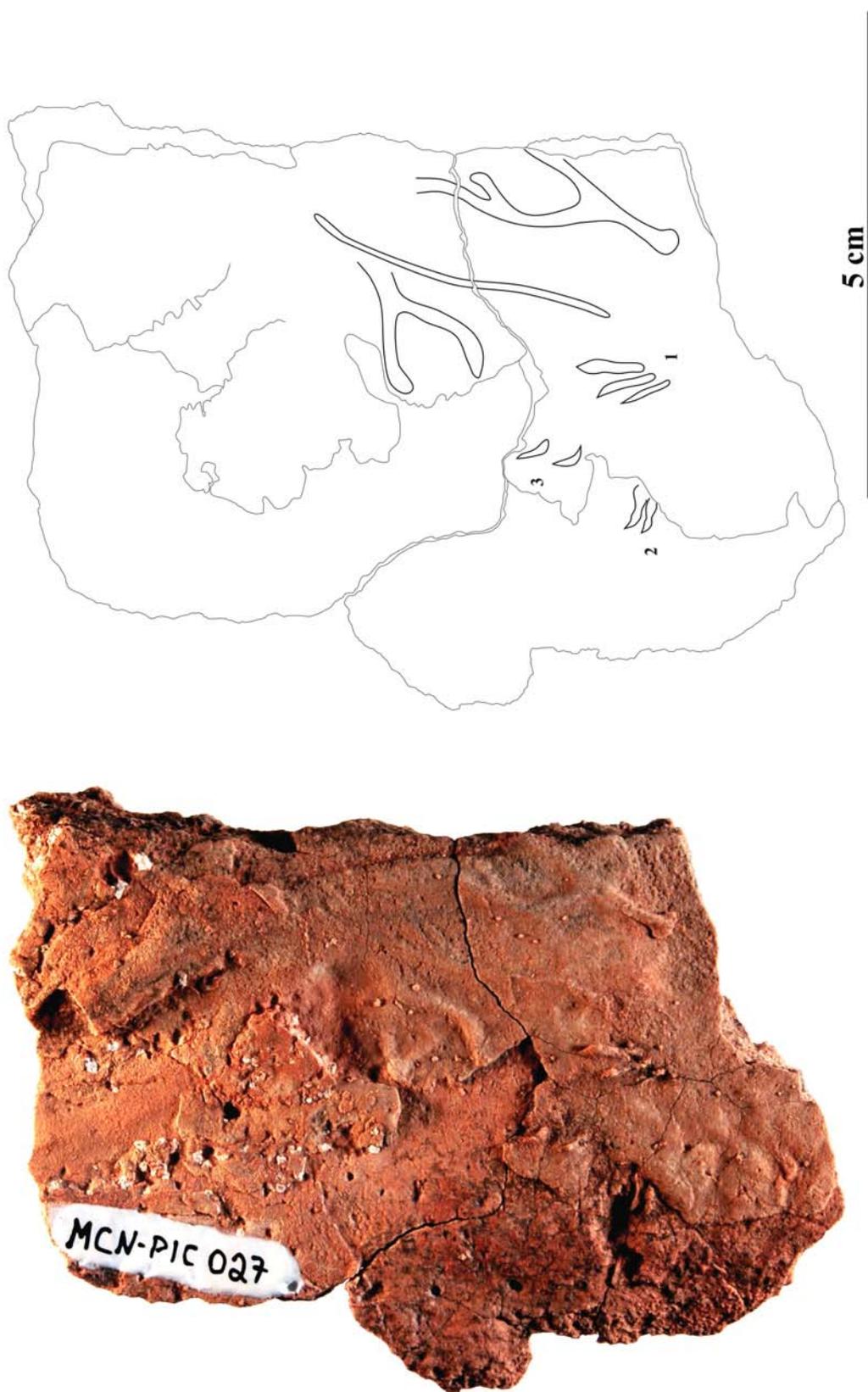


Figura 44 – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC-027, Formação Santa Maria.



**Figura 45** – Fotografia e desenho interpretativo da amostra MCN-PIC.028, Formação Santa Maria.

## 5 MENSURAÇÃO DAS AMOSTRAS

Foram mensuradas nove amostras procedentes da Formação Santa Maria, pois o restante do material não apresentou características que permitissem um estudo morfométrico mais completo, com a mensuração de parâmetros relativos às pegadas e pistas (segundo LEONARDI, 1987). Os dados obtidos permitiram a caracterização do material estudado e a comparação com outros icnofósseis citados na literatura, possibilitando a identificação icnotaxonômica de vários dos morfotipos e trazendo algumas informações sobre os animais produtores.

As amostras MCN-PIC.016, MCN.PIC.017 e MCN.PIC.018 apresentam pegadas completas com boa qualidade de preservação das características originais e foi possível mensurar parâmetros referentes às pegadas (tabelas 1, 2 e 3), tais como o comprimento e largura da pegada (C, L), comprimento e largura da palma/planta (CP, LP), comprimento dos dígitos (CD), divergência interdigital (D) e divergência total (DT), e às pistas (tabelas 4, 5, 6, 7, 8 e 9), como a distância *intermanus* ou *interpedes* (DI), ângulo do passo (AP), passo oblíquo (PO), meio passo (MP), passo duplo (PD) e distância mão-pé (DMP). Na amostra MCN-PIC.015 foram mensurados apenas os parâmetros das pegadas (tabela 1). Nas amostras MCN-PIC.001, MCN-PIC.002, MCN-PIC.003, MCN-PIC.004 e MCN-PIC.005 apenas os parâmetros das pistas foram mensurados (tabelas 4, 5, 6, 7, 8 e 9), pois as pegadas freqüentemente apresentam-se associadas a marcas do arraste dos dígitos ou do próprio autopódio, o que impede a delimitação das dimensões dos mesmos.





**Tabela 3 – Parâmetros morfológicos das pegadas, mensurados em amostras procedentes da Formação Santa Maria (continuação da tabela 2).  
Medidas lineares em centímetros (C, L, CDI, CDII, CDV), medidas angulares em graus (DI-II, DT).**

<b>Pegada</b>	<b>Descrição</b>	<b>C</b>	<b>L</b>	<b>CDI</b>	<b>CDII</b>	<b>CDV</b>	<b>DI-II</b>	<b>DT</b>
<b>MCN.PIC.017/10</b>	mão direita	0,77	0,88	—	—	—	—	—
<b>MCN.PIC.017/11</b>	pé esquerdo	0,75	0,68	—	—	—	—	—
<b>MCN.PIC.017/12</b>	mão esquerda	0,60	0,60	—	—	—	—	—
<b>MCN.PIC.017/13</b>	pé direito	0,60	0,66	—	—	—	—	—
<b>MCN.PIC.017/15</b>	pé esquerdo	0,64	0,60	—	—	—	—	—
<b>MCN.PIC.018/2</b>	mão direita	0,62	0,68	—	—	—	—	—
<b>MCN.PIC.018/3</b>	pé esquerdo	0,82	0,77	—	—	—	—	—
<b>MCN.PIC.018/4</b>	mão esquerda	0,58	0,59	—	—	—	—	—
<b>MCN.PIC.018/6</b>	mão direita	0,60	0,66	—	—	—	—	—
<b>MCN.PIC.018/8</b>	mão esquerda	0,75	0,67	—	—	—	—	—
<b>MCN.PIC.018/9</b>	pé direito	0,86	0,68	0,34	0,47	0,28	8,52°	60,1°
<b>MCN.PIC.018/10</b>	mão direita	0,60	0,78	—	—	—	—	—

**Tabela 4** – Parâmetro morfométrico das pistas, Distância Mão-Pé (DMP), mensurado em amostras procedentes da Formação Santa Maria. Medidas em centímetros.

<b>Pegadas</b>	<b>DMP</b>
MCN-PIC.001/1-11(2-4)	1,28
MCN-PIC.001/1-11(3-5)	1,86
MCN-PIC.001/1-11(6-8)	2,33
MCN-PIC.001/1-11(7-9)	1,69
MCN-PIC.001/1-11(10-11)	1,73
MCN-PIC.002/1-10(1-3)	1,23
MCN-PIC.002/1-10(2-4)	1,30
MCN-PIC.002/1-10(5-7)	1,18
MCN-PIC.002/1-10(6-8)	1,49
MCN-PIC.002/1-10(9-10)	1,10
MCN-PIC.003/1-11(1-3)	1,31
MCN-PIC.003/1-11(2-4)	0,99
MCN-PIC.003/1-11(5-7)	1,29
MCN-PIC.003/1-11(6-8)	1,29
MCN-PIC.003/1-11(9-11)	1,65
MCN-PIC.004/1-14(2-4)	1,36
MCN-PIC.004/1-14(3-5)	1,10
MCN-PIC.004/1-14(6-8)	1,47
MCN-PIC.004/1-14(7-9)	1,18
MCN-PIC.004/1-14(10-12)	1,19
MCN-PIC.004/1-14(11-13)	1,37
MCN-PIC.015/2-8(3-4)	0,87
MCN.PIC.017/1-18(2-3)	0,71
MCN.PIC.017/1-18(4-5)	1,13
MCN.PIC.017/1-18(6-7)	0,73
MCN.PIC.017/1-18(8-9)	1,24
MCN.PIC.017/1-18(10-11)	0,78
MCN.PIC.017/1-18(12-13)	0,79
MCN.PIC.017/1-18(14-15)	1,07
MCN.PIC.017/1-18(16-17)	0,89
MCN.PIC.018/2-12(3-4)	0,90
MCN.PIC.018/2-12(5-6)	0,68
MCN.PIC.018/2-12(7-8)	0,73
MCN.PIC.018/2-12(9-10)	0,82

**Tabela 5** – Parâmetros morfométricos das pistas relativos às mãos, Distância Inter-manus (DIM) e Ângulo do Passo (AP), mensurados em amostras procedentes da Formação Santa Maria. Medidas lineares em centímetros (DIM) e medidas angulares em graus (AP).

Pegadas	DIM	AP
MCN-PIC.001/1-11(2-3-6)	1,75	69,31°
MCN-PIC.001/1-11(3-6-7)	1,93	72,59°
MCN-PIC.001/1-11(6-7-10)	1,54	98,11°
MCN-PIC.002/1-10(3-4-7)	1,72	69,58°
MCN-PIC.002/1-10(4-7-8)	1,88	74,20°
MCN-PIC.002/1-10(7-8-10)	2,10	57,36°
MCN-PIC.003/1-11(3-4-7)	1,46	99,91°
MCN-PIC.003/1-11(4-7-8)	1,34	105,41°
MCN-PIC.003/1-11(7-8-11)	1,51	92,06°
MCN-PIC.004/1-14(1-4-5)	2,10	81,19°
MCN-PIC.004/1-14(4-5-8)	1,88	81,17°
MCN-PIC.004/1-14(5-8-9)	1,82	78,94°
MCN-PIC.004/1-14(8-9-12)	1,90	72,78°
MCN-PIC.004/1-14(9-12-13)	1,78	81,86°
MCN.PIC.017/1-18(2-4-6)	1,39	92,36°
MCN.PIC.017/1-18(4-6-8)	1,40	92,20°
MCN.PIC.017/1-18(6-8-10)	1,45	87,01°
MCN.PIC.017/1-18(8-10-12)	1,45	93,56°
MCN.PIC.017/1-18(10-12-14)	1,49	77,25°
MCN.PIC.018/2-12(2-4-6)	1,92	55,00°
MCN.PIC.018/2-12(4-6-8)	1,98	46,61°
MCN.PIC.018/2-12(6-8-10)	1,92	50,90°

**Tabela 6** – Parâmetros morfométricos das pistas relativos aos pés, Distância Interpedes (DIP) e Ângulo do Passo (AP), mensurados em amostras procedentes da Formação Santa Maria. Medidas lineares em centímetros (DIP) e medidas angulares em graus (AP).

Pegadas	DIP	AP
MCN-PIC.001/1-11(4-5-8)	1,95	79,95°
MCN-PIC.001/1-11(5-8-9)	1,98	68,10°
MCN-PIC.001/1-11(8-9-11)	1,92	77,32°
MCN-PIC.002/1-10(1-2-5)	2,18	57,93°
MCN-PIC.002/1-10(2-5-6)	2,13	63,64°
MCN-PIC.002/1-10(5-6-9)	2,32	53,30°
MCN-PIC.003/1-11(1-2-5)	2,05	80,54°
MCN-PIC.003/1-11(2-5-6)	2,06	73,99°
MCN-PIC.003/1-11(5-6-9)	2,02	67,03°
MCN-PIC.004/1-14(2-3-6)	2,39	63,17°
MCN-PIC.004/1-14(3-6-7)	2,29	64,28°
MCN-PIC.004/1-14(6-7-10)	2,21	69,18°
MCN-PIC.004/1-14(7-10-11)	2,05	71,32°
MCN-PIC.004/1-14(10-11-14)	2,23	54,30°
MCN-PIC.005/1-5(1-2-3)	2,48	94,66°
MCN-PIC.005/1-5(2-3-4)	2,80	79,30°
MCN-PIC.005/1-5(3-4-5)	3,36	57,49°
MCN.PIC.017/1-18(1-3-5)	1,96	79,96°
MCN.PIC.017/1-18(3-5-7)	2,08	68,87°
MCN.PIC.017/1-18(5-7-9)	2,09	71,80°
MCN.PIC.017/1-18(7-9-11)	2,21	62,66°
MCN.PIC.017/1-18(9-11-13)	2,10	66,78°
MCN.PIC.017/1-18(11-13-15)	2,18	60,51°
MCN.PIC.018/2-12(3-5-7)	1,65	59,80°
MCN.PIC.018/2-12(5-7-9)	1,60	55,75°
MCN.PIC.018/2-12(7-9-11)	1,49	61,50°
MCN.PIC.018/2-12(9-11-12)	1,33	74,94°

**Tabela 7** – Parâmetros morfométricos das pistas relativos às mãos, Passo Obliquo (PO) e Meio Passo (MP), mensurados em amostras procedentes da Formação Santa Maria. Medidas lineares em centímetros (MP) e medidas angulares em graus (PO).

Pegadas	PO	MP
MCN-PIC.001/1-11(2-3)	2,08°	1,14
MCN-PIC.001/1-11(3-6)	2,17°	0,99
MCN-PIC.001/1-11(6-7)	2,75°	2,28
MCN-PIC.001/1-11(7-10)	2,06°	1,38
MCN-PIC.002/1-10(3-4)	1,95°	0,92
MCN-PIC.002/1-10(4-7)	1,95°	1,32
MCN-PIC.002/1-10(7-8)	2,40°	1,16
MCN-PIC.002/1-10(8-10)	2,40°	1,15
MCN-PIC.003/1-11(3-4)	2,39°	1,90
MCN-PIC.003/1-11(4-7)	2,15°	1,69
MCN-PIC.003/1-11(7-8)	2,24°	1,66
MCN-PIC.003/1-11(8-11)	2,11°	1,48
MCN-PIC.004/1-14(1-4)	3,12°	2,31
MCN-PIC.004/1-14(4-5)	2,51°	1,67
MCN-PIC.004/1-14(5-8)	2,44°	1,59
MCN-PIC.004/1-14(8-9)	2,33°	1,35
MCN-PIC.004/1-14(9-12)	2,36°	1,56
MCN-PIC.004/1-14(12-13)	2,34°	1,51
MCN.PIC.017/1-18(2-4)	1,90°	1,30
MCN.PIC.017/1-18(4-6)	2,10°	1,57
MCN.PIC.017/1-18(6-8)	1,93°	1,27
MCN.PIC.017/1-18(8-10)	2,07°	1,47
MCN.PIC.017/1-18(10-12)	2,18°	1,60
MCN.PIC.017/1-18(12-14)	1,73°	0,87
MCN.PIC.018/2-12(2-4)	2,16°	0,99
MCN.PIC.018/2-12(4-6)	2,17°	0,90
MCN.PIC.018/2-12(6-8)	2,14°	0,94
MCN.PIC.018/2-12(8-10)	2,12°	0,91

**Tabela 8** – Parâmetros morfométricos das pistas relativos aos pés, Passo Oblíquo (PO) e Meio Passo (MP), mensurados em amostras procedentes da Formação Santa Maria. Medidas lineares em centímetros (MP) e medidas angulares em graus (PO).

Pegadas	PO	MP
MCN-PIC.001/1-11(4-5)	2,76°	1,95
MCN-PIC.001/1-11(5-8)	2,40°	1,34
MCN-PIC.001/1-11(8-9)	2,40°	1,45
MCN-PIC.001/1-11(9-11)	2,52°	1,64
MCN-PIC.002/1-10(1-2)	2,42°	1,07
MCN-PIC.002/1-10(2-5)	2,55°	1,41
MCN-PIC.002/1-10(5-6)	2,48°	0,84
MCN-PIC.002/1-10(6-9)	2,79°	1,54
MCN-PIC.003/1-11(1-2)	2,93°	2,09
MCN-PIC.003/1-11(2-5)	2,49°	1,41
MCN-PIC.003/1-11(5-6)	2,65°	1,75
MCN-PIC.003/1-11(6-9)	2,23°	0,97
MCN-PIC.004/1-14(2-3)	3,21°	2,14
MCN-PIC.004/1-14(3-6)	2,57°	1,17
MCN-PIC.004/1-14(6-7)	2,86°	1,82
MCN-PIC.004/1-14(7-10)	2,54°	1,50
MCN-PIC.004/1-14(10-11)	2,50°	1,15
MCN-PIC.004/1-14(11-14)	2,50°	1,14
MCN-PIC.005/1-5(1-2)	3,64°	2,67
MCN-PIC.005/1-5(2-3)	3,67°	2,39
MCN-PIC.005/1-5(3-4)	3,59°	1,29
MCN-PIC.005/1-5(4-5)	4,16°	2,46
MCN.PIC.017/1-18(1-3)	2,48°	1,52
MCN.PIC.017/1-18(3-5)	2,63°	1,60
MCN.PIC.017/1-18(5-7)	2,44°	1,27
MCN.PIC.017/1-18(7-9)	2,75°	1,62
MCN.PIC.017/1-18(9-11)	2,48°	1,31
MCN.PIC.017/1-18(11-13)	2,56°	1,34
MCN.PIC.017/1-18(13-15)	2,48°	1,19
MCN.PIC.018/2-12(3-5)	2,00°	1,13
MCN.PIC.018/2-12(5-7)	1,82°	0,87
MCN.PIC.018/2-12(7-9)	1,79°	1,03
MCN.PIC.018/2-12(9-11)	1,67°	1,01
MCN.PIC.018/2-12(11-12)	1,67°	1,02

**Tabela 9** – Parâmetro morfométrico das pistas relativos às mãos e pés, Passo Duplo (PD), mensurado em amostras procedentes da Formação Santa Maria. Medidas em centímetros.

<i>Manus</i>		<i>Pes</i>	
Pegadas	PD	Pegadas	PD
MCN-PIC.001/1-11(2-6)	2,42	MCN-PIC.001/1-11(4-8)	3,34
MCN-PIC.001/1-11(3-8)	2,94	MCN-PIC.001/1-11(5-9)	2,68
MCN-PIC.001/1-11(6-10)	3,66	MCN-PIC.001/1-11(8-11)	3,08
MCN-PIC.002/1-10(3-7)	2,44	MCN-PIC.002/1-10(1-5)	2,42
MCN-PIC.002/1-10(4-8)	2,83	MCN-PIC.002/1-10(2-6)	2,65
MCN-PIC.002/1-10(7-10)	2,30	MCN-PIC.002/1-10(5-9)	2,38
MCN-PIC.003/1-11(3-7)	3,48	MCN-PIC.003/1-11(1-5)	3,52
MCN-PIC.003/1-11(4-8)	3,50	MCN-PIC.003/1-11(2-6)	3,11
MCN-PIC.003/1-11(7-11)	3,14	MCN-PIC.003/1-11(5-9)	2,73
MCN-PIC.004/1-14(1-5)	3,69	MCN-PIC.004/1-14(2-6)	3,10
MCN-PIC.004/1-14(4-8)	3,20	MCN-PIC.004/1-14(3-7)	2,89
MCN-PIC.004/1-14(5-9)	3,02	MCN-PIC.004/1-14(6-10)	3,05
MCN-PIC.004/1-14(8-12)	2,77	MCN-PIC.004/1-14(7-11)	2,93
MCN-PIC.004/1-14(9-13)	3,07	MCN-PIC.004/1-14(10-14)	2,28
MCN.PIC.017/1-18(2-6)	2,88	MCN-PIC.005/1-5(1-3)	5,39
MCN.PIC.017/1-18(4-8)	2,91	MCN-PIC.005/1-5(2-4)	4,64
MCN.PIC.017/1-18(6-10)	2,74	MCN-PIC.005/1-5(3-5)	3,75
MCN.PIC.017/1-18(8-12)	3,10	MCN.PIC.017/1-18(1-5)	3,30
MCN.PIC.017/1-18(10-14)	2,47	MCN.PIC.017/1-18(3-7)	2,87
MCN.PIC.017/1-18(14-16)	2,51	MCN.PIC.017/1-18(5-9)	3,05
MCN.PIC.017/1-18(14-18)	1,86	MCN.PIC.017/1-18(7-11)	2,73
MCN.PIC.018/2-12(2-6)	2,00	MCN.PIC.017/1-18(9-13)	2,78
MCN.PIC.018/2-12(4-8)	1,70	MCN.PIC.017/1-18(11-15)	2,54
MCN.PIC.018/2-12(6-10)	1,84	MCN.PIC.017/1-18(15-17)	2,22
		MCN.PIC.018/2-12(3-7)	1,90
		MCN.PIC.018/2-12(5-9)	1,69
		MCN.PIC.018/2-12(7-11)	1,77
		MCN.PIC.018/2-12(9-12)	2,03

## 6 ARTIGOS PUBLICADOS OU SUBMETIDOS

Os resultados obtidos com o material estudado foram preparados para publicação e divididos de acordo com a unidade estratigráfica em que ocorrem. Devido à quantidade de informações e limitações de espaço, os resultados referentes às pegadas da Formação Santa Maria foram organizados em quatro artigos, sendo três deles dedicados à análise dos morfotipos e um à preservação dos icnitos. Assim, a tese resultou em seis artigos, sendo que três deles foram publicados e os outros encontram-se submetidos. Os seis artigos foram transcritos nos Apêndices da mesma forma como foram publicados ou submetidos, exceto pela adequação à formatação. As referências dos artigos foram colocadas em notas de rodapé, na página inicial de cada um deles. Os textos encontram-se organizados de acordo com a ordem em que foram publicados ou submetidos.

Dentre o material das quatro localidades estudadas foram reconhecidos doze morfotipos, sendo que seis deles apresentaram características suficientes para um estudo icnotaxonômico. Segue abaixo a lista com os morfotipos:

### **Localidades de Rio Pardo / Pantano Grande (Formação Sanga do Cabral)**

Pegada de Archosauria (Proterosuchia ou Ornithosuchia)

Pegada de Dicynodontia

### **Localidade de São João do Polêsine (Afloramento Predebon, Formação Santa Maria)**

*Rhynchosauroides* isp.

*Rhynchosauroides retroversipes* isp. nov.

*Rhynchosauroides?* isp.

Marcas de arraste de autopódios

*Dicynodontipus* isp.

*Dicynodontipus protherioides* isp. nov.

Pegadas teromorfóides *Incertae sedis*

Pegadas de Dinossauros indet.

*Grallator?* isp.

### **Localidade de Novo Treviso**

Pegadas de Dinossauros Prossauropoda?

Os morfotipos podem ainda ser agrupados de acordo com a afinidade icnológica, da seguinte forma:

### **Pegadas Lacertóides**

*Rhynchosauroides* isp.

*Rhynchosauroides retroversipes* isp. nov.

*Rhynchosauroides?* isp.

Marcas de arraste de autopódios;

### **Pegadas Teromorfóides**

Pegada de Dicynodontia

*Dicynodontipus* isp.

*Dicynodontipus protherioides* isp. nov.

Pegadas teromorfóides *Incertae sedis*;

### **Pegadas Quiroteróides**

Pegada de Archosauria (Proterosuchia ou Ornithosuchia);

### **Pegadas Dinossauróides**

Pegadas de Dinossauros indet.

*Grallator?* isp.

Pegadas de Dinossauros Prossauropoda?

A Formação Santa Maria apresentou a maior diversidade de formas, com nove morfotipos, e também a melhor qualidade de preservação. Detalhes morfológicos permitiram conhecer características comportamentais dos animais produtores dos icnitos, como a atividade de natação, o possível bipedalismo ocasional e o hábito escalador em *Rhynchosauroides retroversipes* isp nov. (figura 46), além do andar alternado e com arraste da cauda, típicos de amniotas basais, em cinodontes não-mamalianos produtores de *Dicynodontipus protherioides* isp nov. A associação de diversos tipos morfológicos de pegadas em um mesmo afloramento da Formação Santa Maria possibilitou a identificação de uma icnocenose complexa (figura 47), formada por pelo menos dois tipos de esfenodontídeos, cinodontes e dinossauros, mostrando uma composição paleofaunística diferente daquela conhecida para o topo do Membro Alemoa através dos esqueletos fossilizados. Curiosamente,

esta icnocenose evidencia a presença de uma paleofauna similar àquela encontrada na Formação Caturrita, mostrando que os icnofósseis podem antecipar o registro dos grupos em relação aos fósseis corpóreos (*e.g.* LOCKLEY, 1991; SARJEANT, 1988) e complementar as informações fornecidas por eles.

Entretanto, ainda restam questões em aberto e lacunas a serem preenchidas, e há a necessidade da continuidade dos estudos e descoberta de novos espécimes para que um conhecimento mais completo das icnocenoses do Sul do Brasil seja possível. Na Formação Sanga do Cabral são conhecidos apenas dois icnitos incompletos e pouco se sabe sobre o contexto deposicional em que foram produzidos. Por este motivo, essa ocorrência deve ser vista com cautela até que novos exemplares sejam encontrados. Restam poucas dúvidas de que as ocorrências de Novo Treviso correspondam a pegadas fósseis. Ainda assim, a descoberta de exemplares mais completos permitiria refinar e consolidar a identificação dos produtores das pegadas. Há também a possibilidade de se encontrar novos icnitos da Formação Santa Maria não apenas no Afloramento Predebon, mas também em outros sítios faciologicamente similares que ocorrem na mesma região, embora prospecções anteriores tenham apresentado resultados negativos.

A Paleoicnologia de Vertebrados é uma área do conhecimento que muito tem progredido nas últimas décadas, e as descobertas de icnofósseis cada vez mais trazem informações sobre o comportamento, biomecânica e hábitos de vida dos animais que os produziram. Através dos icnofósseis é possível obter o registro de animais que não tiveram seus esqueletos preservados no registro fóssilífero e um maior conhecimento da sua distribuição geográfica e temporal, além de informações acerca das propriedades físicas originais dos depósitos sedimentares, tais como plasticidade e conteúdo d'água. O número de pesquisadores que se dedicam ao estudo dos vestígios fósseis também tem crescido rapidamente, assim como o número de localidades com ocorrências de icnofósseis. Pelo ritmo em que as descobertas de icnológicas vêm sendo efetuadas no Rio Grande do Sul, podemos esperar mais descobertas futuras e uma maior integração entre os dados provenientes de fósseis corpóreos e de icnofósseis.



**Figura 46** - *Reconstrução do animal produtor de Rhynchosauroides retroversipes isp. nov. em seu provável ambiente de vida (desenho por Renata Cunha).*



**Figura 47** - Reconstituição dos animais produtores das pegadas de São João do Polêsine (desenho por Renata Cunha).

## 7 CONCLUSÕES

O estudo das icnocenoses de tetrápodes do Triássico do Rio Grande do Sul permitiu concluir que os elementos faunísticos representados pelos icnofósseis são distintos daqueles registrados através de esqueletos fossilizados, embora possa haver grupos coincidentes.

As pegadas registradas para a Formação Sanga do Cabral podem ser atribuídas a Archosauria basais, provavelmente Proterosuchia ou Ornithosuchia, e a Synapsida, provavelmente Dicynodontia. Este constitui o primeiro registro de arcossauros nessa unidade geológica. A atribuição destas pegadas a estes táxons, somada ao registro recente de materiais osteológicos de dicinodontes e possivelmente cinodontes, reafirma uma idade scytiana inferior (induana) para esta unidade litoestratigráfica da Bacia do Paraná, reforçando sua correlação com a biozona de *Lystrosaurus* e a utilização de *Procolophon* e *Lystrosaurus* como fósseis-índice na determinação de intervalos estratigráficos do Scytiano Inferior (= Lootsbergiano LVF).

Os icnofósseis de Novo Treviso são interpretados como impressões produzidas por animais de grande porte. Estas pegadas apresentam uma coloração avermelhada devido à diagênese diferencial entre o icnito e a matriz circundante. Apesar das limitações em comparações icnotaxonômicas, devido à dificuldade em definir características das pegadas, algumas delas foram atribuídas com dúvidas a Prosauropoda baseado na morfologia de uma pista e diversas pegadas isoladas. Este é um dado potencialmente importante sobre a presença do grupo no Triássico Superior do Brasil, ampliando a distribuição geográfica das pegadas de Prosauropoda na América do Sul e desta forma mostrando a ampla distribuição destas faunas de dinossauros herbívoros no oeste do Gondwana.

A preservação das pegadas do Afloramento Predebon (Formação Santa Maria) foi influenciada pela presença e espessura de uma lâmina d'água durante a sua produção e pela exposição subaérea posterior, sendo classificadas em cinco categorias: pegadas subaquáticas, pegadas semi-aquáticas, pegadas semi-terrestres, pegadas em substrato encharcado e pegadas em substrato úmido. O grau de exposição subaérea aumenta da primeira para a última. As pegadas em substrato encharcado e úmido proporcionaram a melhor preservação. A presença de pequenos canais temporários em clima sazonal, onde as pegadas foram produzidas, implica em regiões com lâmina d'água mais profunda, na parte central do canal, e outras mais rasas, nas margens, ambas sujeitas a um ressecamento gradativo. As regiões mais profundas poderiam ter gerado as pegadas subaquáticas e semi-aquáticas, ao passo que aquelas mais

próximas às margens e mais sujeitas à exposição subaérea teriam originado as demais formas preservacionais. Esses dados constituem a base para a reconstituição da forma dos animais produtores das pegadas, seus hábitos e relação com o ambiente em que viviam.

As pegadas lacertóides da Formação Santa Maria pertencem a três icnotáxons distintos, *Rhynchosauroides retroversipes* isp. nov., *Rhynchosauroides* isp. e *Rhynchosauroides?* isp., além de marcas de arraste produzidas em semi-natação. O produtor de *Rhynchosauroides retroversipes* isp. nov. corresponde a um tetrápode lacertóide, quadrúpede, com autopódios de padrão primitivo, postura espreada e cauda longa; os pés são rotacionados posteriormente e lateralmente. No chão, este animal teria uma locomoção pouco eficiente, embora pudesse atingir maiores velocidades em curtas distâncias com postura bípede. O conjunto das pegadas estudadas, incluindo *Rhynchosauroides retroversipes* isp. nov., *Rhynchosauroides* isp., pegadas de semi-natação e *Rhynchosauroides?* isp., pode ser atribuído a animais lacertóides, possivelmente esfenodontídeos, cujos esqueletos são encontrados na Formação Caturrita, sobreposta à Formação Santa Maria.

As pegadas teromorfóides da Formação Santa Maria podem ser inseridas em dois icnotáxons distintos, *Dicynodontipus protherioides* isp. nov. e *Dicynodontipus* isp.; outras pegadas encontradas associadas a estas não apresentam características suficientes para uma identificação confiável, sendo assim classificadas como *Incertae sedis*. O produtor de *Dicynodontipus protherioides* isp. nov. corresponde a um animal quadrúpede, cursorial, com andar alternado mas pouca flexão lateral da coluna vertebral; a postura era semi-ereta e os autopódios palmígrados/plantígrados a semipalmígrados/semiplantígrados, sem garras longas e agudas e com almofadas falangeais e plantares/palmares. As pistas foram produzidas com andar caminhado e com a cauda tocando o chão. As pegadas estudadas, incluindo *Dicynodontipus protherioides* isp. nov. e *Dicynodontipus* isp., podem ser atribuídas a cinodontes avançados de pequeno porte, possivelmente tritelodontídeos, cujos esqueletos são encontrados nas formações Santa Maria e Caturrita, embora a associação com pegadas de esfenodontídeos torne essa icnocenose mais semelhante à paleofauna da Formação Caturrita.

As pegadas tridáctilas da Formação Santa Maria foram identificadas como pegadas de dinossauros indet. e *Grallator?* isp., sendo atribuídas a dinossauros basais. Os gêneros *Staurikosaurus*, *Saturnalia* e *Sacisaurus*, conhecidos em rochas da seqüência Alemoa-Caturrita, seriam próximos morfologicamente do animal produtor das pegadas. As ocorrências de pegadas de dinossauros da Formação Santa Maria constituem às únicas do Triássico do Rio Grande do Sul e correspondem às mais antigas do Brasil.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABRAMOFF, M.D.; MAGELHAES, P.J.; RAM, S.J. 2004. Image Processing with ImageJ. **Biophotonics International**, Pittsfield, vol. 11, n. 7, p. 36-42.

ALMEIDA, F.F.M. 1980. Tectônica da Bacia do Paraná no Brasil. **Relatório da PAULIPETRO**, São Paulo, nº 14.091, 187 p.

ANDREIS, R.R.; MONTARDO, D.K. 1980. Paleosolos na Formação Caturrita (Triássico Superior), Santa Cruz do Sul, Rio Grande do Sul, Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 31, 1980, Camboriú. **Anais...** Camboriú: SBG, vol. 2, p. 674-682.

ANDREIS, R.R.; BOSSI, G.E.; MONTARDO, D.K. 1980. O Grupo Rosário do Sul (Triássico) no Rio Grande do Sul – Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 31, 1980, Camboriú. **Anais...** Camboriú, SBG, vol. 2, p. 659-673.

ASSINE M.L.; SOARES, P.C.; MILANI, E.J. 1994. Seqüências tectono-sedimentares mesopaleozóicas da Bacia do Paraná, Sul do Brasil. **Revista Brasileira de Geociências**, São Paulo, vol. 24, n. 2, p. 77-89.

BARBERENA, M.C.; DORNELLES, J.E.F. 2000. Cynodontia. In: Holz, M.; De Ros, L.F. (eds.). **Paleontologia do Rio Grande do Sul**. UFRGS/Instituto de Geociências – CIGO, Porto Alegre, p. 317-345.

BONAPARTE, J.F.; FERIGOLO, J.; RIBEIRO, A.M. 1999. A New Early Late Triassic Saurischian Dinosaur from Rio Grande do Sul State, Brazil. Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium, Tokyo, **National Science Museum Monographs**, Tokyo, vol. 15, p. 89-109.

CAMP, C.L.; HANNA, G.D. 1937. **Methods in paleontology**. Berkeley: University of California Press, 153 p.

CARGNIN, D.; FERIGOLO, J.; RIBEIRO, A.M.; NEGRI, F.R.; CARVALHO, I.S. 2001. Pegadas Fósseis do Triássico da Bacia do Paraná (Grupo Rosário do Sul), Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, Rio de Janeiro, vol. 2, jul/dez, p. 71.

CORDANI, U.G.; BRITO NEVES, B.B.; FUCK, R.A.; PORTO, R.; THOMAS FILHO, A.; CUNHA, F.M.B. 1984. Estudo preliminar de integração do pré-Cambriano com os eventos tectônicos das bacias sedimentares Brasileiras. **Revista Ciência Técnica Petróleo**, n.º 15. PETROBRÁS, CENPES, CINTEP, Rio de Janeiro. 70 p.

COSTA, R.; CARVALHO, I.S.; SCHWANKE, C. 2003a. Icnofósseis de vertebrados na Formação Caturrita (Neotriássico da Bacia do Paraná) no Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 18, 2003, Brasília. **Anais...** Brasília: SBP, p. 110-111.

COSTA, R.; SCHWANKE, C.; CARVALHO, I.S. 2003b. Análise das pegadas fósseis da Formação Sanga do Cabral (Eotriássico, Bacia do Paraná), Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 3, 2003, Rio de Janeiro. **Livro de Resumos...** Rio de Janeiro: UERJ, p. 26.

DA-ROSA, A.A.S. 2005. **Paleoalterações em depósitos sedimentares de planícies aluviais do Triássico Médio a Superior do sul do Brasil: caracterização, análise estratigráfica e preservação fossilífera**. Tese de Doutorado, Universidade do Vale do Rio dos Sinos, São Leopoldo, 211 p.

DIAS, E.V.; DIAS-DA-SILVA, S. 2000. Os Anfíbios – os vertebrados iniciam a conquista do ambiente terrestre. In: Holz, M.; De Ros, L.F. (eds.). **Paleontologia do Rio Grande do Sul**. UFRGS/Instituto de Geociências - CIGO, p. 176-193.

DONOVAN, S.K. (ed.). 1994. **The Palaeobiology of Trace Fossils**. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 308 p.

FACCINI, U.F. 1989. **O Permo-Triássico do Rio Grande do Sul. Uma análise sob o ponto de vista das seqüências deposicionais**. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Curso de Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre, 121 p.

FERNANDES, L.A.; COIMBRA, A.M. 1996. A Bacia Bauru (Cretáceo Superior, Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, vol. 68, n. 2, p. 195-205.

FONSECA, M.M.; SCHERER, C.M.S. 1998. The Meso and Late Triassic of Southbrazilian Gondwanaland: a process-oriented analysis and the fluvial deposits. **Hallesches Jahrbuch fur Geowissenschaften**, Halle, B, n. 5, p. 51-52.

GAMA Jr., E. 1979. A sedimentação do Grupo Passa Dois (Exclusive Formação Irati): um modelo geomórfico. **Revista Brasileira de Geociências**, São Paulo, vol. 9, n. 1, p. 1-16.

HIRSCH, K.F. 1994. The fossil record of vertebrate eggs. In: Donovan, S.K. (ed.). **The Palaeobiology of Trace Fossils**. Baltimore: Johns Hopkins University Press, p. 269-294.

HOLZ, M.; DE ROS, L.F. (ed.). 2000. **Paleontologia do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre: CIGO/UFRGS. 398 p.

HOLZ, M.; SIMÕES, M.G. 2002. **Elementos fundamentais de Tafonomia**. Porto Alegre: Ed. Universidade, UFRGS, 231 p.

HUNT, A.P.; CHIN, K.; LOCKLEY, M.G. 1994. The paleobiology of vertebrate coprolites. In: Donovan, S.K. (ed.). **The Palaeobiology of Trace Fossils**. Baltimore: Johns Hopkins University Press, p. 221-240.

KINGSTON, D.R.; DISHROON, C.P.; WILLIAMS, P.A. 1983. Global basin classification system. **American Association of Petroleum Geologists Bulletin**, Tulsa, vol. 67, n. 12, p. 2175-2193.

KISCHLAT, E.E. 2000. Tecodôncios: a aurora dos arcossauros no Triássico. In: Holz, M.; De Ros, L.F. (eds.). **Paleontologia do Rio Grande do Sul**. UFRGS/Instituto de Geociências - CIGO, p. 273-316.

KLEMME, H.D. 1971. The giants and the super-giants. Part 2: to fins a giant, fins the right basin. **Oil and Gas Journal**, Tulsa, vol. 69, n. 10, p. 103-110.

LANGER, M.C. 2005. Studies on continental Late Triassic tetrapod biochronology. I. The type locality of Saturnalia tupiniquim and the faunal succession in south Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, Oxford, vol. 19, p. 205-218.

LANGER, M.C.; LAVINA, E.L. 2000. Os amniotas do Neopermiano e Eotriássico da Bacia do Paraná – Répteis e “Répteis Mamaliformes”. In: Holz, M.; De Ros, L.F. (eds.). **Paleontologia do Rio Grande do Sul**. UFRGS/Instituto de Geociências - CIGO, p. 210-235.

LANGER, M.C.; SCHULTZ, C.L. 2000. Rincossauros – herbívoros cosmopolitas do Triássico. In: Holz, M.; De Ros, L.F. (eds.). **Paleontologia do Rio Grande do Sul**. UFRGS/Instituto de Geociências - CIGO, p. 246-272.

LANGER, M.C.; ABDALA, F; RICHTER, M.; BENTON, M. 1999. A sauropodomorph dinosaur from the Upper Triassic (Carnian) of southern Brazil. **Comptes Rendus de l'Academie des Sciences**, Paris, vol. 329, p. 511-517.

LAVINA, E.L. 1991. **Geologia sedimentar e paleogeografia do Neopermiano e Eotriássico (Intervalo Kazaniano – Scythiano) da Bacia do Paraná**. Tese de Doutorado, Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 333 p.

LEONARDI, G. (Ed.). 1987. **Glossary and manual of Tetrapod footprint Palaeoichnology**. Brasília: DNPM. 117 p.

LOCKLEY, M.G. 1991. **Tracking Dinosaurs**. Cambridge: University Press, 238 p.

LUCAS, S.G. 1998. Global Triassic tetrapod biostratigraphy and biochronology. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, vol. 143, n. 4, p. 347-384.

LUCAS, S.G. 2001. Age and correlation of Triassic tetrapod assemblages from Brazil. **Albertiana**, Budapestlaan, vol. 26, p. 13-20.

LUCAS, S.G.; HECKERT, A.B. 2002. The *Hyperodapedon* Biochron, Late Triassic of Pangea. **Albertiana**, Budapestlaan, vol. 27, p. 30-38.

MILANI, E.J. 2000. Geodinâmica Fanerozóica do Gondwana sul-ocidental e a evolução geológica da Bacia do Paraná. In: Holz, M.; De Ros, L.F. (eds.). **Geologia do Rio Grande do Sul**. UFRGS/Instituto de Geociências - CIGO, p. 275-302.

MILANI, E.J.; FRANÇA, A.B.; SCHNEIDER, R.L. 1994. Bacia do Paraná. **Boletim de Geociências da PETROBRÁS**, Rio de Janeiro, vol. 8, n. 1, p. 69-82.

RAJA GABAGLIA, G.P.; FIGUEIREDO, A.M.F. 1990. Evolução dos conceitos acerca das classificações de bacias sedimentares. In: Raja Gabaglia, G.P.; Milani, E.J. (eds). **Origem e Evolução de Bacias Sedimentares**. PETROBRÁS / SEREC / CEN-SUD, Rio de Janeiro, p. 31-45.

RAUP, D.M.; STANLEY, S.M. 1971. **Principles of Paleontology**. San Francisco: W.H. Freeman and Company, 388 p.

RIGBY, J.K.; CLARK, D.L. 1965. Casting and molding. In: KUMMEL, B.; RAUP, D. (eds.). **Handbook of Paleontological Techniques**. San Francisco: W.H. Freeman and Company, p. 389-413.

RUBERT, R.R.; SCHULTZ, C.L. 2004. Um novo horizonte de correlação para o Triássico Superior do Rio Grande do Sul. **Pesquisas em Geociências**, Porto Alegre, vol. 31, p. 71-88.

SARJEANT, W.A.S. 1975. Fossil tracks and impressions of vertebrates. In: FREY, R.W. (Ed.). **The Study of Trace Fossils**. New York: Springer-Verlag. p. 283-324.

SARJEANT, W.A.S. 1988. Fossil vertebrate footprints. **Geology Today**, London, vol. 4, n. 4, p. 125-130.

SCHERER, C.M.S.; FACCINI, U.F.; LAVINA, E.L. 2000. Arcabouço estratigráfico do Mesozóico da Bacia do Paraná. In: Holz, M.; De Ros, L.F. (eds.). **Geologia do Rio Grande do Sul**. UFRGS/Instituto de Geociências - CIGO, p. 335-354.

SCHNEIDER, R.L.; MÜLMANN, H.; TOMMASI, E.; MEDEIROS, R.A.; DAEMON, R.F.; NOGUEIRA, A.A. 1974. Revisão estratigráfica da Bacia do Paraná. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 28, 1974, Porto Alegre. **Anais...** Porto Alegre: SBG, vol. 1, p. 41-65.

SCHULTZ, C.L.; SCHERER, C.M.S. & BARBERENA, M.C. 2000. Biostratigraphy of Southern Brazilian Middle-Upper Triassic. **Revista Brasileira de Geociências**, São Paulo, vol. 30, n. 3, p. 495-498.

SCHWANKE, C.; ARAÚJO-BARBERENA, D.C. 2000. Dicinodontes – os grandes herbívoros do Triássico. In: Holz, M.; De Ros, L.F. (eds.). **Paleontologia do Rio Grande do Sul**. UFRGS/Instituto de Geociências - CIGO, p. 346-375.

SHIPMAN, P. 1981. **Life History of a Fossil**. Cambridge: Harvard University Press, 222 p.

SILVA, R.C.; FERIGOLO, J.; CARVALHO, I.S.; FERNANDES, A.C.S. 2005a. A new vertebrate ichnocoenosis from the Triassic of Brazil. In: GONDWANA 12, 2005, Mendoza. **Abstracts...** Mendoza: Academia Nacional de Ciencias, p. 115.

SILVA, R.C.; FERIGOLO, J.; RIBEIRO, A.M.; CARVALHO, I.S.; FERNANDES, A.C.S. 2005b. Ocorrência de pegadas fósseis no Grupo Rosário do Sul, Triássico do Estado do Rio Grande do Sul. **Paleontologia em Destaque**, Porto Alegre, vol. 20, n. 49, p. 38.

SILVA, R.C.; FERIGOLO, J.; CARVALHO, I.S.; FERNANDES, A.C.S. 2006a. Pegadas fósseis de Cynodontia (Therapsida) e Theropoda (Dinosauria) do Triássico da Bacia do Paraná. **Revista Ciência e Natura**, Santa Maria, volume especial, agosto/2006, p. 38.

SILVA, R.C.; SCHWANKE, C.; CARVALHO, I.S. 2006b. Análise das pegadas fósseis da Formação Sanga do Cabral (Eotriássico, Bacia do Paraná) Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. In: Gallo, V.; Brito, P.M.; Silva, H.M.A.; Figueiredo, F.J. (eds.). **Paleontologia de Vertebrados – Grandes Temas e Contribuições Científicas**. Rio de Janeiro: Interciência, p. 275-284.

SILVA, R.C.; FERIGOLO, J.; CARVALHO, I.S.; FERNANDES, A.C.S. 2007a. Morfologia funcional das pegadas de esfenodontídeos do Triássico Superior (Formação Santa Maria) do Sul do Brasil. **Paleontologia em Destaque**, Porto Alegre, vol. 22, n. 57, p. 33.

SILVA, R.C.; CARVALHO, I.S.; SCHWANKE, C. 2007b. Vertebrate dinoturbation from the Caturrita Formation (Late Triassic, Paraná Basin), Rio Grande do Sul State, Brazil. **Gondwana Research**, Osaka, vol. 11, p. 303-310.

SILVA, R.C.; CARVALHO, I.S.; FERNANDES, A.C.S.; FERIGOLO, J. 2007c. Preservação e contexto paleoambiental das pegadas de tetrápodes da Formação Santa Maria (Triássico Superior) do Sul do Brasil. 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: Cenários da Vida**. Interciência: Rio de Janeiro, vol. 1, p. 525-532.

SOUTO, P.R.F. 2001. Tetrapods Coprolites from the Middle Triassic of Southern Brazil. **Gaia**, Lisboa, vol. 16, p. 51-57.

SZTAMARI, P.; PORTO, R. 1982. Classificação tectônica das bacias sedimentares terrestres do Brasil. Rio de Janeiro, PETROBRÁS/CENPES (rel. int. 673-2703), não paginado.

THULBORN, T. 1990. **Dinosaur Tracks**. Londres: Chapman; Hall, 410 p.

ZALÁN, P.V.; WOLFF, S.; CONCEIÇÃO, J.C.J.; ASTOLFI, M.A.M.; VIEIRA, I.S.; APPI, V.T.; ZANOTTO, O. A.; MARQUES, A. 1988. Tectonics and sedimentation of the Paraná Basin. In: SIMPÓSIO DO GONDWANA, 1988, São Paulo. **Anais...** São Paulo, não paginado.

ZERFASS, H.; LAVINA, E.L.; SCHULTZ, C.L.; GARCIA, A.G.V.; FACCINI, U.F.; CHEMALE Jr., F. 2003. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. **Sedimentary Geology**, Amsterdam, vol. 161, p. 85-105.

## **APÊNDICES**

APÊNDICE A – ARTIGO 1 (PUBLICADO), ORIGINAL

APÊNDICE B – ARTIGO 2 (PUBLICADO), ORIGINAL

APÊNDICE C – ARTIGO 3 (PUBLICADO), ORIGINAL

APÊNDICE D – ARTIGO 4 (NO PRELO), CÓPIA DO MANUSCRITO ACEITO

APÊNDICE E – ARTIGO 5 (SUBMETIDO)

APÊNDICE F – ARTIGO 6 (SUBMETIDO)

## Análise das pegadas fósseis da Formação Sanga do Cabral (Eotriássico, Bacia do Paraná), Estado do Rio Grande do Sul, Brasil

RAFAEL COSTA DA SILVA  
CIBELE SCHWANKE  
ISMAR DE SOUZA CARVALHO

### Abstract

The Lower Triassic deposits of Sanga do Cabral Formation (Paraná Basin, Brazil) present a diversified fauna of tetrapods recognized through fragmentary skeletal remains. Although fossil tracks are scarce, the morphological analysis of two isolated footprints allow the identification of Synapsida and Archosauria ichnotaxa, widening the taxonomic diversity in this lithostratigraphic unit. The biostratigraphic correlations and the comparison of the faunistic content of Sanga do Cabral Formation with the *Lystrosaurus* Biozone of Beaufort Series (Karoo Basin, South Africa) show that the synapsid and basal archosaurs reinforce the attribution of an Early Scytian (Early Induan) age to Sanga do Cabral Formation and allow that the fauna recovered from this formation to be correlated to the biochronologic level of Lootsbergian LVF.

**Key words:** Sanga do Cabral Formation, Scytian, Archosauria, Synapsida.

### Introdução

Fósseis de tetrápodes continentais na Bacia do Paraná (Brasil) freqüentemente têm sido documentados para a seqüência triássica correspondente às formações Sanga do Cabral, Santa Maria e Caturrita no Estado do Rio Grande do Sul, o que tem contribuído para o zoneamento bioestratigráfico das rochas deste intervalo temporal no sul do país. Os níveis conglomeráticos da Formação Sanga do Cabral apresentam fósseis de tetrápodes em estado bastante fragmentário, o que dificultou por muitos anos a identificação de táxons que permitissem correlações bioestratigráficas com outros depósitos continentais triássicos. A partir da década de 1980, foram reconhecidos nesta formação restos de anfíbios temnospôndilos e de *Procolophon pricei* Lavina, 1983, o que permitiu correlacioná-la à Biozona de *Lystrosaurus* da África do Sul e atribuir-lhe a idade eoscytiana.

Nos últimos anos, além do registro de novos materiais de procolofonóides (Cisneros & Schultz, 2002) e da reinterpretção dos materiais atribuídos a temnospôndilos (Silva, 1999), foram documentados fósseis de protorossaurídeos (Langer & Schultz, 1997; Silva, 1998), dicinodontes (Schwanke & Kellner, 1999) e cinodontes (Abdala *et alii*, 2002).

Contra-pondo-se à enorme quantidade de restos esqueléticos de tetrápodes, elementos icnológicos tais como pegadas são extremamente raros na Formação Sanga do Cabral. Leonardi (1994) atribuiu uma pegada a sinapsídeos, porém o espécime não apresentava detalhes morfológicos suficientes que permitissem uma atribuição taxonômica precisa, podendo inclusive representar a impressão do autopódio de um anfíbio. A análise morfológica de duas outras pegadas registradas preliminarmente por Cargnin *et alii* (2001) e discussões acerca do significado paleontológico das mesmas constituem o objeto de estudo deste trabalho.

### Contexto Geológico

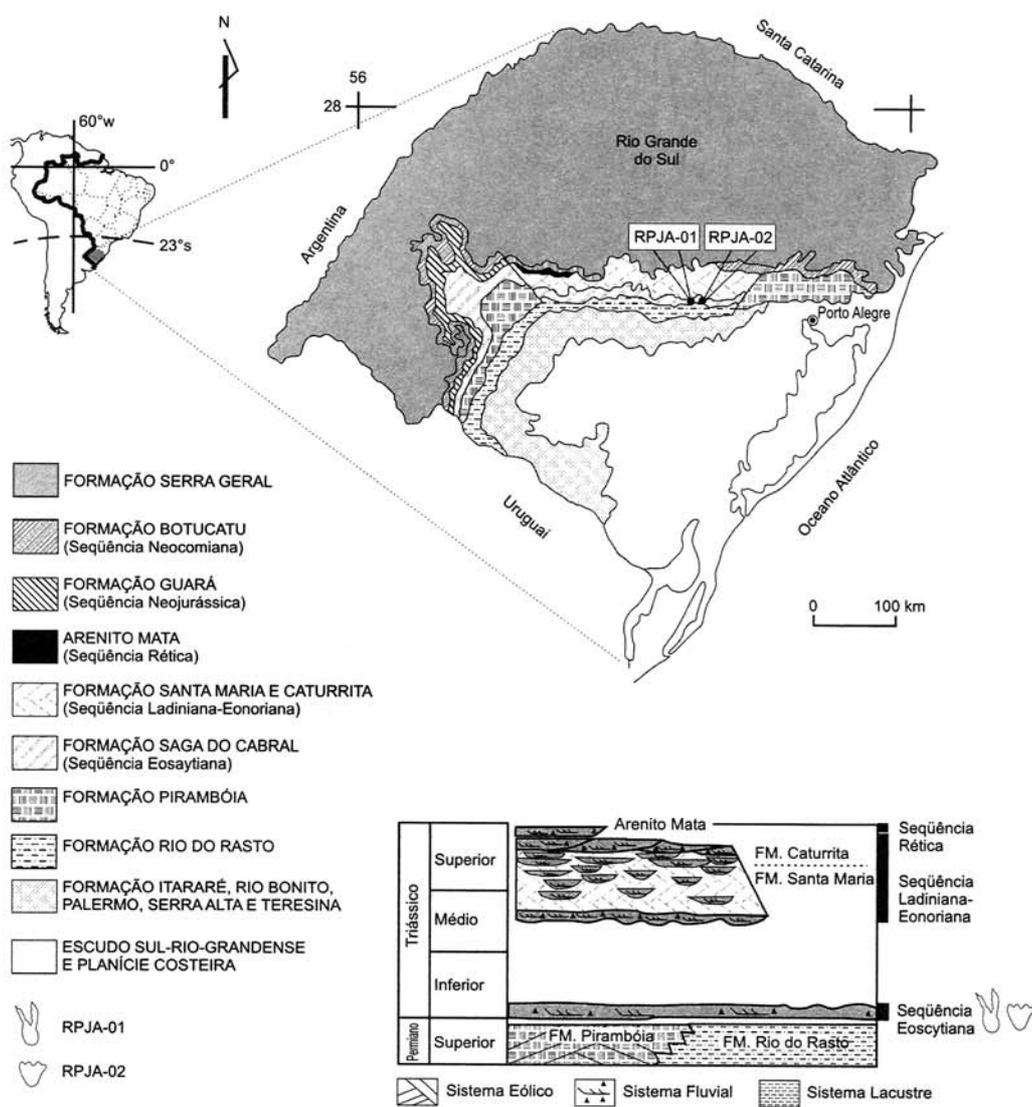
A Bacia do Paraná apresenta grande extensão horizontal e vertical, sendo constituída por rochas formadas entre o Siluriano e o Cretáceo. Estende-se lateralmente do Centro-Oeste do Brasil até a Argentina, Uruguai e Paraguai (Milani *et alii*, 1994). A sedimentação triássica nesta bacia ocorreu essencialmente no intervalo temporal Eo ao Neotriássico definido por Milani (2000) como dentro do contexto das superseqüências Gondwana I e Gondwana II. Os depósitos do Triássico englobados nestas duas superseqüências são sedimentos flúvio-lacustres e eólicos que envolvem as formações Sanga do Cabral, Santa Maria e Caturrita. As pegadas analisadas neste estudo são oriundas da seqüência mais antiga (de idade eoscytiana), a Formação Sanga do Cabral (figura 1), que faz parte da Superseqüência Gondwana I (Milani, 2000). As demais unidades triássicas (formações Santa Maria, Caturrita e Arenito Mata) estão na Superseqüência Gondwana II.

A Formação Sanga do Cabral é constituída por argilitos, siltitos argilosos, arenitos e conglomerados, com estratos de geometria tabular ou lenticular, estratificações cruzadas e laminação plano-paralela. Tais depósitos são interpretados como resultantes de sedimentação fluvial em um contexto climático quente com marcada sazonalidade. De acordo com Scherer *et alii* (2002), esta unidade possui uma ampla diversidade de litofácies, indicando uma sucessão de diferentes modelos deposicionais no transcorrer do tempo: a base da seqüência representa um sistema fluvial entrelaçado, que foi sucedido por depósitos lacustres rasos; o topo representa novamente um contexto de sistema fluvial entrelaçado, efêmero e pouco canalizado, com parcial retrabalhamento eólico.

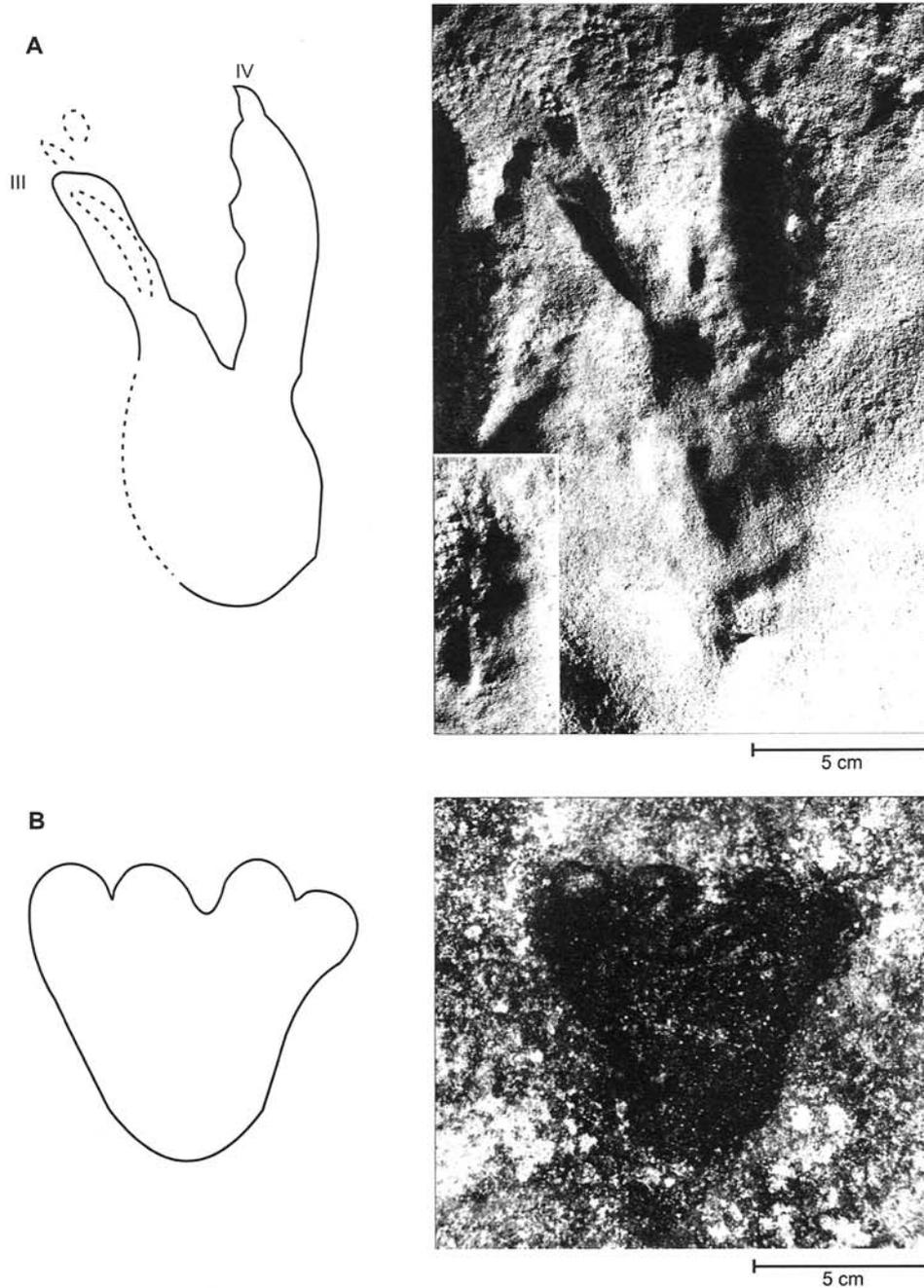
### Material e Métodos

O material de estudo consiste de duas pegadas nomeadas como RPJA-01 e RPJA-02 (figura 2). O espécime RPJA-01 procede da Formação Sanga do Cabral, localidade de Rio Jacuí, rodovia BR 471, cerca de 2 km ao sul do Município de Rio Pardo, Estado do Rio Grande do Sul; encontra-se depositado na coleção de Paleontologia da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul. O afloramento onde este espécime foi encontrado consiste essencialmente em sucessões de siltitos argilosos e arenitos avermelhados finos a médios com estratificação cruzada tabular, sendo que a pegada procede de uma camada de arenito quartzoso de granulometria média (figura 3 A). O espécime RPJA-02 provém do km 159 da rodovia BR 471 entre Pantano Grande e Rio Pardo e foi encontrado em uma camada de arenito quartzoso, de granulometria média, em uma superfície suavemente ondulada (*ripple*

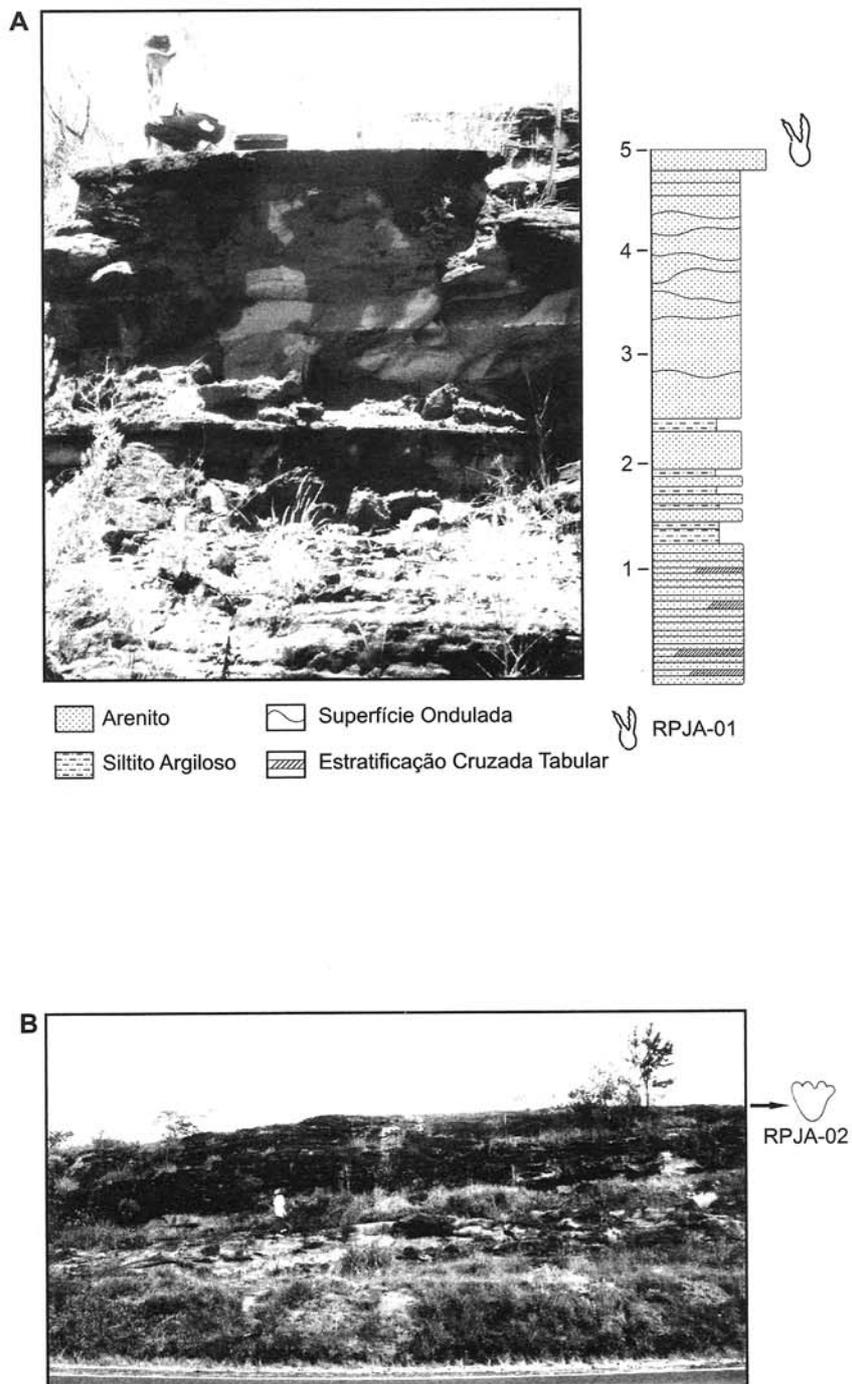
mark) (figura 3 B). Trata-se de um nível com três centímetros de espessura, sobreposto a um siltito argiloso. Este material não foi coletado, e o registro fotográfico foi feito no local com iluminação natural, sendo que a pegada foi realçada com água para facilitar a visualização de seus limites. O espécime RPJA-01 foi fotografado com iluminação natural em diferentes ângulos de luz, e os desenhos de ambos os exemplares foram elaborados a partir do exame das fotografias e dos originais.



**Figura 1** Mapa de localização e contexto estratigráfico das ocorrências de pegadas fósseis na Formação Sanga do Cabral (modificado de Scherer *et alii*, 2000).



**Figura 2** Pegadas da Formação Sanga do Cabral. **A.** RPJA-01: pegada atribuída a Archosauria (Proterosuchia ou Ornithosuchia) – no meio: detalhe do dígito IV iluminado com ângulo de luz diferente, mostrando impressões falangeais; **B.** RPJA-02: pegada atribuída a Synapsida (Dicynodontia).



**Figura 3 A.** Afloramento da localidade de Rio Jacuí, rodovia BR 471, cerca de 2 km ao sul do Município de Rio Pardo, RS; **B.** Afloramento no km 159 da rodovia BR 471 entre Pantano Grande e Rio Pardo.

## Iconologia

### Espécime RPJA-01

Descrição: consiste em uma pegada isolada, mesaxônica ou ectaxônica, semiplantígrada, na qual foram preservados os dígitos III e IV e pelo menos parte da planta; o dígito III apresenta a impressão de uma garra curta e almofadas falangeais, possivelmente quatro, e o dígito IV uma garra curta e possíveis almofadas falangeais; o hípex é agudo; a porção central da planta é mais profunda, e a porção proximal da planta possui um formato arredondado. Associadas à pegada ocorrem pequenas impressões alongadas entre os dígitos III e IV, anteriormente e internamente ao dígito III. A pegada tem 17,2 cm de comprimento total e 9,5 cm de largura plantar. Os dígitos III e IV apresentam, respectivamente, 12,2 cm e 10,7 cm de comprimento do dedo livre, e a divergência interdigital entre estes dígitos é de 32 (figura 2 A). A pegada encontra-se preservada como epirelevo côncavo em uma camada ondulada de arenito quartzoso vermelho-escuro.

Discussão: os dígitos preservados foram interpretados como III e IV pelo fato destes serem os mais longos em pegadas de répteis basais; de acordo com o número de almofadas falangeais, o dígito IV apresentaria quatro ou cinco falanges; as pequenas impressões associadas à pegada podem representar marcas de arraste das garras produzidas durante o movimento do animal. Os dígitos III e IV apresentam quase as mesmas dimensões, o que contrasta com o padrão primitivo dos diapsídeos em que o dígito IV é maior que o III; esta característica é comum nos Proterosuchia e Ornithosuchia eotriássicos (Parrish, 1989). Apesar de não ser possível fazer uma estimativa segura do tamanho do animal produtor com base na pegada, essa não seria incompatível com os Proterosuchia típicos do Triássico Inferior da África do Sul (e.g. Welman, 1998). Esta pegada apresenta semelhanças com o padrão “chiroteróide”, grupo morfológico de pegadas que se estende cronologicamente do Triássico Inferior ao limite Triássico-Jurássico e que é atribuído a arcossauros, sendo muito comum no Triássico Inferior e Médio dos Estados Unidos e Europa (Lockley & Meyer, 1999) e ocorrendo também no Triássico Médio e Superior da Argentina (Leonardi, 1994) e da África do Sul (Olsen & Galton, 1984). O fato de a pegada ser incompleta impede uma identificação icnotaxonômica e conseqüentemente uma adequada comparação com outras pegadas desse tipo. Assim, este icnofóssil pode ser interpretado como uma impressão incompleta do pé direito de um arcossauro, possivelmente um proterossúquio ou um ornitossúquio, constituindo no primeiro registro desse grupo na Formação Sanga do Cabral.

### Espécime RPJA-02

Descrição: consiste em uma pegada isolada, tetradáctila, plantígrada, sem impressões de almofadas falangeais ou plantares; apresenta dígitos curtos direcionados anteriormente com extremidades arredondadas, sem garras definidas, e planta ovalada com a porção posterior arredondada. Apresenta 10,0 cm de largura e 8,0 cm de comprimento; 6,5 cm de largura plantar e 6,0 cm de comprimento plantar; os dígitos apresentam cerca de 3,0 cm de comprimento (figura 2 B). Este espécime encontra-se preservado como epirelevo côncavo em uma camada de arenito quartzoso de coloração vermelho-escuro.

Discussão: suas feições morfológicas parecem relacioná-la à impressão do autopódio de um terápsido, provavelmente um dicinodonte. Tais características são comuns em icnoespécies atribuídas a dicinodontes, como *Therapsipus cumminsi* Hunt *et alii*, 1993, e *Dicynodontipus geinitzi* Hornstein, 1876, embora a última possa também ser atribuída a cinodontes. A ausência da impressão do dígito I ou V é também uma característica de pegadas atribuídas a dicinodontes (Hunt *et alii*, 1993). As pegadas da icnoespécie *Dicynodontipus bellambiensis* Retallack, 1996 têm sido relacionadas ao gênero *Lystrosaurus*, e as dimensões dessas pegadas são compatíveis com o material analisado, embora haja diferenças morfológicas marcantes como os ângulos de divergência e o alongamento dos dígitos. Na África do Sul ocorrem pegadas atribuídas a dicinodontes descritas como *Dicynodontipus icelsi* Klerk, 2002, mas a morfologia e o tamanho dessas são diferentes do material aqui estudado.

Em relação à preservação das pegadas, interpretou-se que o material foi preservado no topo de barras arenosas de um sistema fluvial, as quais encontravam-se temporariamente expostas. A preservação nesse contexto é pouco freqüente, visto que nessas áreas há um maior retrabalhamento do sedimento (Lockley & Conrad, 1991). Normalmente, os icnofósseis ocorrem em arenitos finos ou siltitos, que são mais suscetíveis à preservação de pegadas devido ao sedimento ser mais firme e coesivo. Quando as barras arenosas de um canal fluvial ficam expostas devido a uma diminuição no volume de água, o potencial de preservação de bioturbações torna-se maior, e de fato várias ocorrências desse tipo têm sido registradas nas bacias de Sousa, Uiraúna-Brejo das Freiras, Araripe, Cedro, Malhada Vermelha e Lima Campos (Carvalho, 2000).

### **Considerações sobre a Biozonação na Formação Sanga do Cabral**

Zonações bioestratigráficas globais para depósitos permianos e triássicos baseadas em tetrápodes continentais têm sido realizadas utilizando-se critérios como faunas-locais, cenozonas, zonas-associações e períodos de duração de faunas (*faunachron*), o que resultou em diferentes interpretações (*e.g.* Romer, 1975; Cooper, 1982; Lucas, 1998). Tentativas de zoneamento bioestratigráfico para o Triássico continental sul-americano foram efetuadas por Bonaparte (1982), Barberena (1977) e Barberena *et alii* (1985), tendo sido atualmente reinterpretadas por Schultz *et alii* (2000).

Geralmente as correlações bioestratigráficas de depósitos continentais permo-triássicos baseiam-se nas associações faunísticas da Série Beaufort (Bacia do Karoo), que contém ricas faunas de tetrápodes deste intervalo. Duas associações faunísticas são formalmente reconhecidas para os níveis correspondentes ao Triássico Inferior: Zona-Associação de *Lystrosaurus* (Eoscytiano) e Zona-Associação de *Cynognathus* (Neoscytiano). A Zona-Associação de *Lystrosaurus* (*sensu* Kitching, 1970) é constituída predominantemente por anfíbios temnospôndilos ritidosteídeos e lidekkerinídeos, procolofonídeos (*Owenetta* e *Procolophon*), arcosauros proterossuquídeos e eossuquídeos, dicinodontes (*Lystrosaurus* e *Myosaurus*), terocefálios e cinodontes (*Galesaurus* e *Thrinaxodon*), e tem sido considerada a assembléia-tipo para a designação do intervalo Lootsbergian LVF (= Lootsbergian *Land Vertebrate Faunachron*, Lucas, 1998).

Correlações bioestratigráficas com a Biozona de *Lystrosaurus* têm sido efetuadas para diversas localidades continentais triássicas na China, Índia, Tanzânia, Rússia, Antártida e Groenlândia. Para o Brasil, propostas de correlação da Formação Sanga do Cabral com a Biozona de *Lystrosaurus* foram realizadas (Lavina, 1983 e Lavina & Barberena, 1985), mas alguns pesquisadores sugeriram que a abundância de procolofonídeos aliado à escassez de registros de sinapsídeos (como o dicinodonte *Lystrosaurus* e o cinodonte *Thrinaxodon*), poderia reforçar sua correspondência com a biozona de *Procolophon* (*sensu* Neveling, Rubidge & Hancox, 1999) para a Bacia do Paraná, a qual também poderia ser correlacionável aos níveis inferiores da Formação Puesto Viejo da Argentina (Silva, 1999).

Como resultado de uma intensificação de trabalhos de prospecção, coleta e identificação de fósseis provenientes da Formação Sanga do Cabral, novos táxons têm sido registrados, indicando a presença de cinodontes (Abdala *et alii*, 2002), dicinodontes (Schwanke & Kellner, 1999) e novas espécies de procolofonídeos (Cisneros & Schultz, 2002). A morfologia das pegadas aqui analisadas confirma a ocorrência de sinapsídeos (RPJA-02) e acrescenta o registro de arcossauros (RPJA-01) aos níveis eotriássicos da Bacia do Paraná, o que pode reforçar a correlação da Formação Sanga do Cabral com a Biozona de *Lystrosaurus*, indicando uma idade eoscytiana para estes sedimentos.



**Figura 4** Reconstituição paleoambiental da área de ocorrência das pegadas fósseis da Formação Sanga do Cabral.

## Conclusões

As pegadas registradas para a Formação Sanga do Cabral podem ser atribuídas a Archosauria basais, provavelmente Proterosuchia ou Ornithosuchia, e a Synapsida, provavelmente Dicynodontia. Este constitui o primeiro registro de arcossauros nessa unidade geológica. A atribuição destas pegadas a estes táxons, somada ao registro recente de materiais osteológicos de dicinodontes e possivelmente cinodontes, reafirma uma idade scytiana inferior (induana) para esta unidade litoestratigráfica da Bacia do Paraná, possibilitando sua correlação com a biozona de *Lystrosaurus* e a utilização de *Procolophon* e *Lystrosaurus* como fósseis-índice na determinação de intervalos estratigráficos do Scytiano Inferior (= Lootsbergiano LVF).

## Agradecimentos

Aos professores Jorge Ferigolo, Ana Maria Ribeiro e Francisco Ricardo Negri (Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul) pelo apoio nas atividades de campo e discussão sobre o contexto geológico das ocorrências de pegadas fósseis. Ao CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico), CAPES, Programa Pró-Guaíba e Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ) pelo apoio financeiro ao estudo desenvolvido.

## Referências

- ABDALA, F.; DIAS, S. S. & CISNEROS, J. C. First record of non-mammalian cynodonts (Therapsida) in the Sanga do Cabral Formation (Early Triassic) of Southern Brazil. *Palaeontologia Africana*, 38:93-98, 2002.
- BARBERENA, M. C. Bioestratigrafia preliminar da Formação Santa Maria. *Pesquisas*, 7:111-129, 1977.
- BARBERENA, M. C.; ARAÚJO, D. C. & LAVINA, E. L. Late Permian and Triassic tetrapods of Southern Brazil. *National Geographic Research*, 1:5-20, 1985.
- BONAPARTE, J. F. Faunal replacement in the Triassic of South America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 2(3):362-371, 1982.
- CARGNIN, D.; FERIGOLO, J.; RIBEIRO, A. M.; NEGRI, F. R. & CARVALHO, I. S. Pegadas Fósseis do Triássico da Bacia do Paraná (Grupo Rosário do Sul). Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 2:71-72, 2001.
- CARVALHO, I. S. Huellas de saurópodos de la Formación Antenor Navarro (Cretácico Temprano de la cuenca de Sousa). Serrote do Letreiro, Paraíba, Brasil. *Ameghiniana*, 37(3):353-362, 2000.
- CISNEROS, J. C. & SCHULTZ, C. L. *Procolophon brasiliensis* n. sp., a new procolophonid reptile from the Lower Triassic of southern Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Mh.*, 2002(11):641-648, 2002.
- COOPER, M. R. A mid-Permian to earliest Jurassic Tetrapod Biostratigraphy and its significance. *Arnoldia Zimbabwe*, 9(7):77-104, 1982.
- HUNT, A. P.; SANTUCCI, V. L.; LOCKLEY, M. G. & OLSON, T. J. Dicynodont trackways from the Holbrook Member of the Moenkopi Formation (Middle Triassic: Anisian), Arizona, USA: 213-218 In: LUCAS, S. G. & MORALES, M. (eds.), *The Nonmarine Triassic*. New Mexico Museum of Natural History & Science Bulletin, 1993.
- KITCHING, J. W. A short review of the Beaufort Zoning in South Africa, *Gondwana Symposium*, 2. *Proceedings and Papers*, Pretoria, p. 309-312, 1970.

- LANGER, M. C. & SCHULTZ, C. L. Further comments on the Brazilian protorosaurs. *Ameghiniana*, 34(4):537, 1997.
- LAVINA, E. L. *Procolophon pricei* sp. n., um novo réptil procolofonídeo do Triássico do Rio Grande do Sul. *Iheringia*, Série Geologia, 9:51-78, 1983.
- LAVINA, E. L. & BARBERENA, M. C. Anfíbios ritidosteídeos e lidekkerinídeos da Formação Sanga do Cabral (Triássico Inferior do Rio Grande do Sul) – Implicações bioestratigráficas e geocronológicas. *Iheringia*. Série Geologia, 10:19-27, 1985.
- LEONARDI, G. *Annotated Atlas of South America Tetrapod Footprints (Devonian to Holocene) with an appendix on Mexico and Central America*. Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais, Brasília, 248p., 1994.
- LOCKLEY, M. G. & CONRAD, K. The paleoenvironmental context, preservation and paleoecological significance of dinosaur tracksites in the Western, USA: 121-134 In: GILLETTE, D. D. & LOCKLEY, M. G. (eds.), *Dinosaur Tracks and Traces*. Cambridge University Press, Cambridge, 1991.
- LOCKLEY, M. G. & MEYER, C. *Dinosaur tracks and other fossil footprints of Europe*. Columbia University Press, New York, 323p., 1999.
- LUCAS, S. G. Global Triassic tetrapod biostratigraphy and biochronology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 143:347-384, 1998.
- MILANI, E. J. Geodinâmica Fanerozóica do Gondwana sul-ocidental e a evolução geológica da Bacia do Paraná: 275-302 In: HOLZ, M. & DE ROS, L. F. (eds.), *Geologia do Rio Grande do Sul*. UFRGS/Instituto de Geociências – CIGO, Porto Alegre, 2000.
- MILANI, E. J.; FRANÇA, A. B. & SCHNEIDER, R. L. Bacia do Paraná. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, 8(1):69-82, 1994.
- NEVELING, J.; RUBIDGE, B. S. & HANCOX, P. J. A lower *Cynognathus* Assemblage Zone fossil from the Katberg Formation (Beaufort Group, South Africa). *South African Journal of Science*, 95:555-556, 1999.
- OLSEN, P. E. & GALTON, P. M. A review of the reptiles and amphibian assemblages from the Stormberg of Southern Africa, with special emphasis on the footprints and the age of the Stormberg. *Palaentologia Africana*, 25:87-110, 1984.
- PARRISH, J. M. Phylogenetic patterns in the manus and pes of Early Mesozoic Archosauromorpha: 249-258 In: GILLETTE, D. D. & LOCKLEY, M. G. (eds.), *Dinosaur Tracks and Traces*. Cambridge University Press, Cambridge, 1989.
- ROMER, A. S. Intercontinental correlations of Triassic Gondwana vertebrate faunas. 469-473 In: CAMPBELL, K. S. N. (ed.), *Gondwana Geology*. Australian National University Press, Canberra, 1975.
- SCHERER, C. M. S.; FACCINI, U. F. & LAVINA, E. L. Arcabouço estratigráfico do Mesozóico da Bacia do Paraná: 335-354 In: HOLZ, M. & DE ROS, L. F. (eds.), *Geologia do Rio Grande do Sul*. UFRGS/Instituto de Geociências – CIGO, Porto Alegre, 2000.
- SCHULTZ, C. L.; SCHERER, C. M. S. & BARBERENA, M. C. Biostratigraphy of Southern Brazilian Middle–Upper Triassic. *Revista Brasileira de Geociências*, 30(4):491-494, 2000.
- SCHWANKE, C. & KELLNER, A. W. A. Sobre o primeiro registro de Synapsida para o Triássico basal do Brasil. *Congresso Brasileiro de Paleontologia*, 16, Crato. *Boletim de Resumos*, 101p., 1999.
- SILVA, S. D. Novos Achados Fósseis na Formação Sanga do Cabral (Eotriássico da Bacia do Paraná). *Acta Geologica Leopoldensia*, XXI(46/47):101-108, 1998.
- SILVA, S. D. *Descrição de Novos Achados, Taxonomia, Revisão do Conteúdo Fossilífero e Correlações Faunísticas da Formação Sanga do Cabral (Triássico Inferior do Rio Grande do Sul)*. Curso de Pós-graduação em Geociências, UFRGS, Porto Alegre, Dissertação de Mestrado, 132 p., 1999.
- WELMAN, J. The taxonomy of the South African proterosuchids (Reptilia, Archosauromorpha). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18(2):340-347, 1998.

# Vertebrate dinoturbation from the Caturrita Formation (Late Triassic, Paraná Basin), Rio Grande do Sul State, Brazil

Rafael Costa Da Silva <sup>a</sup>, Ismar De Souza Carvalho <sup>a</sup>, Cibele Schwanke <sup>b,\*</sup>

<sup>a</sup> *Universidade Federal do Rio de Janeiro, Instituto de Geociências-Departamento de Geologia/CCMN. 21910-200, Cidade Universitária-Ilha do Fundão, Rio de Janeiro, RJ, Brazil*

<sup>b</sup> *Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Rua São Francisco Xavier, 524. Pavilhão Haroldo Lisboa da Cunha, sala 506, 20550-013, Rio de Janeiro, RJ, Brazil*

Received 25 October 2005; accepted 15 May 2006

Available online 7 September 2006

## Abstract

The Caturrita Formation is a lithostratigraphic unit that comprises the Ladinian–Eonorian sequence of the Paraná Basin. It has been interpreted as deposits of alluvial plains and meandering rivers. Purported fossil tracks found in this formation at Faxinal do Soturno County, Rio Grande do Sul State, Brazil, are concave circular-shaped structures, with a laminar deformation. Some show digitiform projections, and at least three are aligned. They are interpreted as a disruption of the substrate homogeneity caused by bioturbation of tetrapods. In some of these there is a distinct color pattern — more reddish than the surrounding substrate. This is interpreted as a result of differential diagenesis. The features remain enigmatic tracks but were probably made by prosauropod dinosaurs, the dominant terrestrial herbivore group from the end of the Triassic in Gondwana strata.

© 2006 International Association for Gondwana Research. Published by Elsevier B.V. All rights reserved.

*Keywords:* Caturrita Formation; Late Triassic; Footprints; Prosauropoda; South America; Paraná Basin

## 1. Introduction

At the end of the Permian and the beginning of the Triassic, the Paraná Basin was an area undergoing a gradual terrestrialization process, due to the formation of the Pangean supercontinent. As a result, several terrestrial environments were established. The non-marine deposits, formed at that time, are represented by the Sanga do Cabral, Santa Maria and Caturrita formations in Rio Grande do Sul State, Brazil, and are characterized by a rich tetrapod fauna, that have long been used to correlate Triassic strata of Gondwana. In the rocks of the Caturrita Formation, circular and concave structures of various sizes have been found, ranging from a few to 50 cm. These enigmatic structures could represent tetrapod footprints, as suggested by Cargnin et al. (2001). They are analyzed below

and some are interpreted as tracks of large dinosaurs. The possibility of other interpretations, such as vegetation impressions and fish nests, are also considered but discounted.

## 2. Geological context

The Caturrita Formation is a lithostratigraphic unit of the Triassic Period in the Paraná Basin outcropping in Rio Grande do Sul State. It is composed of conglomeratic to fine sandstones, with channel, planar cross-stratifications and plane-parallel lamination. Pelites, siltites and sandy siltites are massive or show plane-parallel lamination (Andreis et al., 1980). The formation is interpreted as deposits of meandering rivers on an alluvial plain, showing several levels of paleosols, laterally associated with multi-episodic sandy facies, originating from fluvial channels. The paleoclimatic conditions during deposition were probably hot and humid (Andreis and Montardo, 1980). The formation is included in the Supersequence Gondwana II, which is considered Middle and Late Triassic (Milani, 2002). The Santa Maria Formation and the lower portion of the Caturrita Formation are a

\* Corresponding author. Fax: +55 21 2284 9748.

E-mail addresses: [paleoicno@hotmail.com](mailto:paleoicno@hotmail.com) (R. Costa Da Silva), [ismar@geologia.ufjf.br](mailto:ismar@geologia.ufjf.br) (I. De Souza Carvalho), [schwanke@uerj.br](mailto:schwanke@uerj.br) (C. Schwanke).

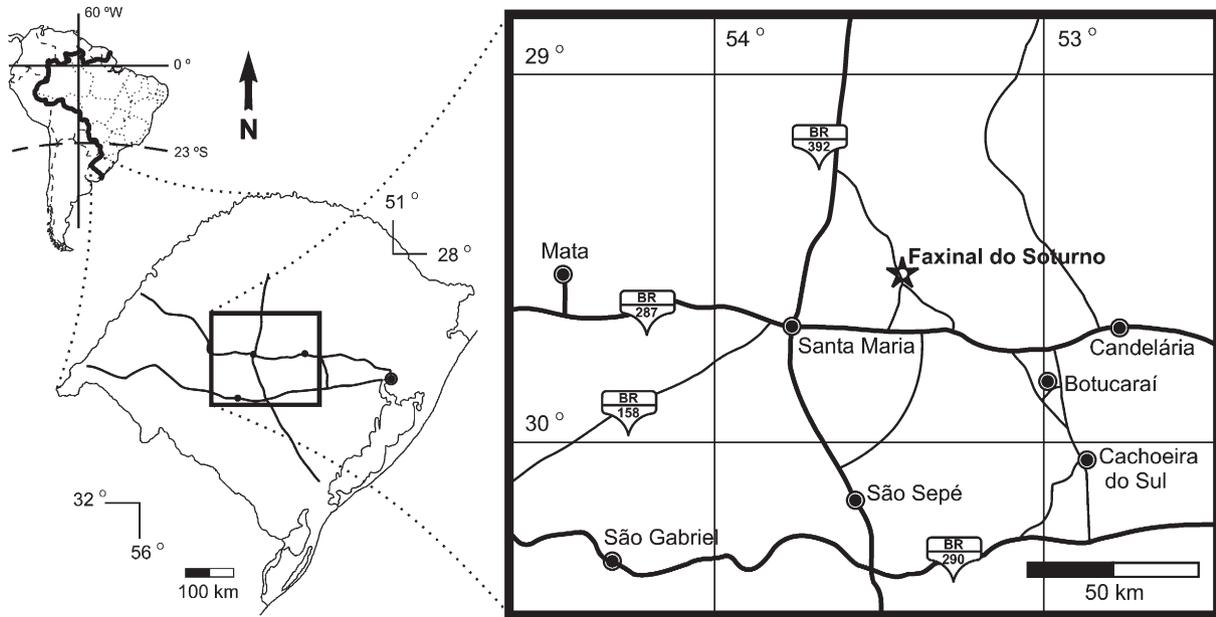


Fig. 1. Map indicating the locality of the outcrops of Novo Treviso, Faxinal do Soturno, Rio Grande do Sul State, Paraná Basin, Brazil.

sandstone-pelitic succession, named the Ladinian–Eonorian Sequence, according to Scherer et al. (2002).

### 3. Material and methods

The material analyzed occurs at an outcrop of the Caturrita Formation at the Novo Treviso locality, in Faxinal do Soturno County, Rio Grande do Sul State (Fig. 1). The structures are distributed over a surface of a massive fine quartz sandstone, exposed over an area of approximately 192 m<sup>2</sup>, near the city church (Fig. 2). The structures were observed in situ in December 1998, and no samples were collected.

Surface mapping of the outcrop site was undertaken to record the distribution and orientation of the structures (Fig. 3). To

assist in the construction of the map, the site was divided into quadrangles of 1 m<sup>2</sup>, marked with chalk directly on the rock. Afterwards, these quadrangles were photographed and used as the basis for the map. The photographs were taken with natural light at different angles of incidence. Further analyses were based on the map and photographs of the site. The sediment fillings of some of the structures were mechanically removed with the aid of cutters and blades.

### 4. Results

During the field study, the outcrop surface revealed many rounded structures of various sizes. In vertical section, most of the structures consist of semi-cylindrical tubes, with a flattened base



Fig. 2. Photograph of the surface preserving the ichnofossils, with several concave structures.

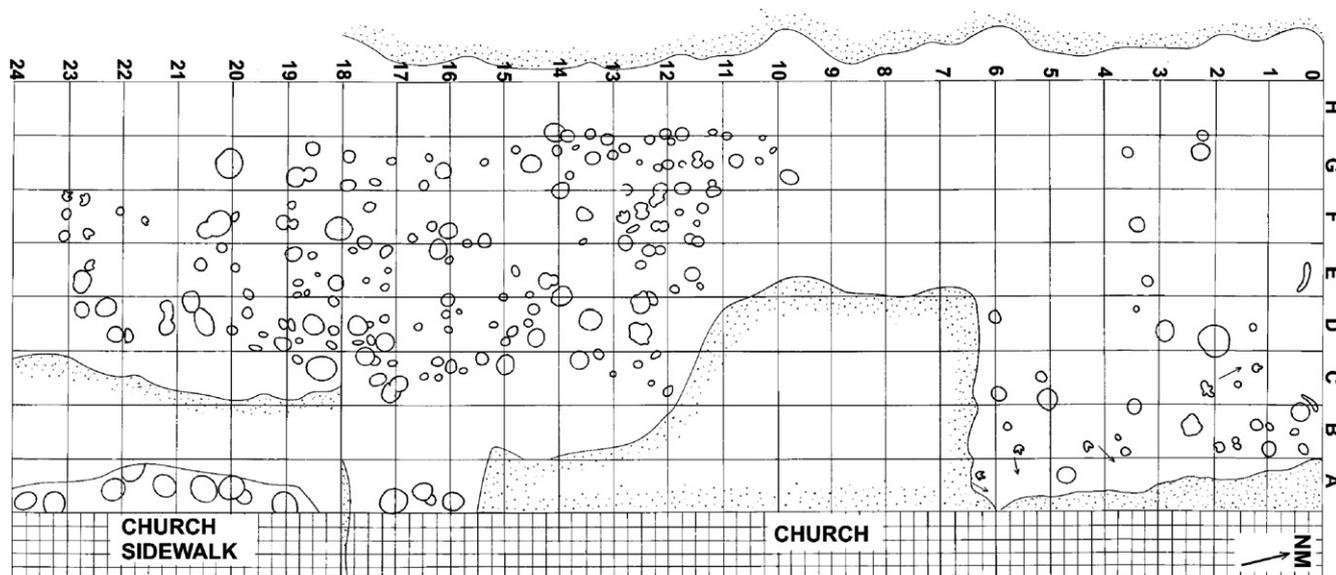


Fig. 3. Distribution map of the fossil footprints of Novo Treviso, Caturrita Formation.

(as in a dish) or gradually tapering to the base. These structures are filled by a grayish sand–clay sediment. Sometimes, the filling has a larger concentration of iron oxides, contrasting with the whitish sandstone. Usually, the smaller structures are shallower (about 1 cm deep) than the larger ones (about 5 cm deep). In relation to their morphology, the structures can be characterized as:

**Finger-projection structures (Fig. 4a–d):** They consist of concave impressions, with a rounded outline, with finger-like projections. These structures are characterized by the deformation of the subjacent layers, as observed during the field study. The number of projections varies from one to three and they may have acute or rounded extremities. At least three of these structures occur in sequence, with the projections pointing in the same direction. The size range is between 16 and 30 cm wide and between 12 and 27 cm long.

**Circular deformation structures (Fig. 4e–f):** These have a circular surface and resemble a dish when observed in transverse section. They are characterized by the deformation of the underlying sediment layers and have a diameter between 20 and 50 cm. Former attempts to remove the filling of these structures resulted in deep shafts.

**Compound structures (Fig. 4g):** They are characterized by the combination of a circular structure and a half-moon one, with the concavity oriented downwards. There is evidence of substrate deformation. The circular print has a diameter of 35 cm and the half-moon reaches 35 cm in maximum length.

## 5. Discussion

Footprints may have a low preservation potential, since surface impressions in soft sediments are readily eroded and destroyed as the succeeding bed is deposited. Under special circumstances they may be preserved from erosion, e.g. when periods of subaerial exposure are short (Tucker and Burchette, 1977). Another factor that influences preservation is that the

deformation of the print-bearing surface, e.g. by a heavy animal, favours the preservation of underprints and transmitted prints.

The reworking of sedimentary substrates by terrestrial vertebrates was considered as important in disturbing the primary grain fabric and sedimentary structures by Laporte and Behrensmeyer (1980). Abundance of vertebrate bioturbation depends upon rates of trampling, burial and varies from single, isolated tracks to thoroughly bioturbated sedimentary layers. The preservational aspect of the tracks depends on the texture and plasticity of the substrate and the opportunity for subsequent permanent burial. From observations of recent environments, Laporte and Behrensmeyer (1980) found that there is a narrow range of sediment textures and moisture content, which will allow preservation of the tracks in the geological record. Tracks and trackways are best preserved in a relatively narrow zone marginal to lake and fluvial environments where moist, vegetation-free, sands and silts are buried and protected after trampling.

Although some of the prints from the Caturrita Formation show similarity to tree trunk casts, preserved in upright position, such as the trunk casts from the late Paleozoic of Peru (Alleman and Pfefferkorn, 1991) and Argentina (Azcuy et al., 1987), there are striking differences. The tree trunk casts from Peru and Argentina are clearly delimited from the surrounding rock and wrapped by a carbonized film, whereas the structures under study have an indistinct outline. Besides, there is no evidence of roots or branches associated with these structures, nor any internal anatomic details.

Other similar structures are the fossil fish nests described by Feibel (1987) and biogenic sedimentary structures formed by rays (Howard et al., 1997; Martinell et al., 2001). Excavations made by the feeding activity of elasmobranchs are broad, shallow, surface depressions that are roughly circular holes up to 30 cm deep (Howard et al., 1997). Although the superficial shape of these excavations is similar to the vertebrate tracks from the Caturrita Formation, they differ in their lower portions. The ray excavations have a lower steep-walled bioturbated portion with an inclined angle to the upper dish-shaped laminated part. Besides, the

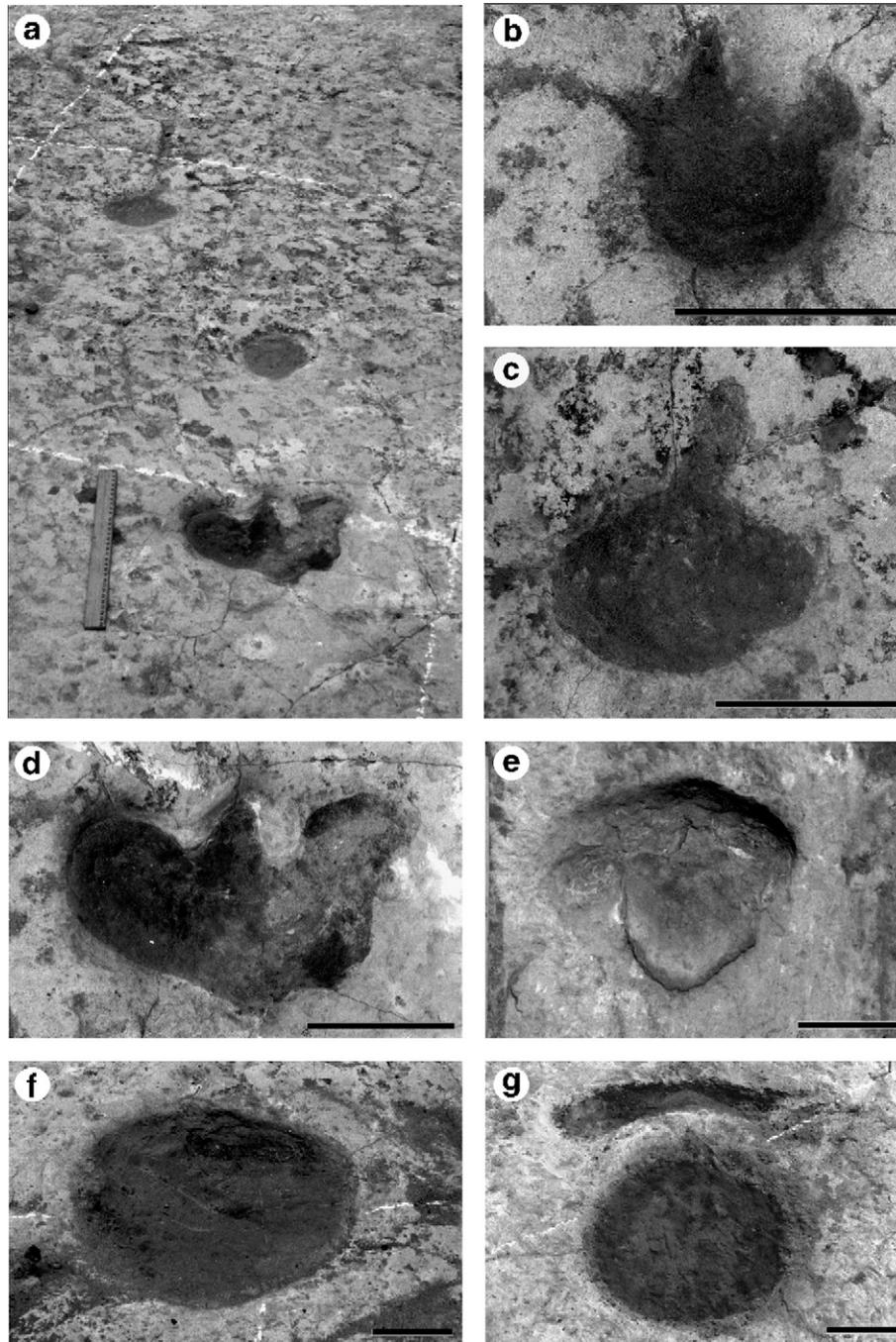


Fig. 4. Morphological categories of deformation structures: (a) sequence of three finger-like structures; (b–d) finger-like structures; (e–f) circular deformation structures; (g) composite structure. Scales: (a) = 30 cm; (b–g) = 10 cm.

excavation of sediment by stingrays does not produce plastic deformation features in the substrate, as made by vertebrate footprints in a saturated medium (Martinell et al., 2001).

As noted during the field study of the structures, they are characterized in vertical sections by the deformation of the lower layers. The depth of the deformation (up to 40 cm) is a common feature in footprints of large tetrapods, produced by the foot pressure, that ruptures the substrate homogeneity and sometimes creates a raised rim around the track. Tracks that are weathered and eroded before burial would lose all or part of the raised periphery, according to Laporte and Behrensmeyer (1980). Therefore, the

tracks do not correspond necessarily to the original interface between the animal autopodia and the substrate. Some of them, as there are no morphological details, could be undertracks produced at different times. In any case, the depth of the depression depends both on the animal's weight and the plasticity of the sediment, as observed by Laporte and Behrensmeyer (1980), and with the transmitted effect the deformation can reach 50 centimeters (Romano and Whyte, 2003). The color patterns result from different rates of fluid percolation producing a halo of yellow-reddish oxidation around the deformed region of the footprints. Similar features were observed by Kuban (1989) in his analysis of

the Glen Rose Formation footprints (Early Cretaceous, USA) and by Carvalho (1994) in the dinosaur footprints of the Alcântara Formation (Late Cretaceous, São Luís Basin, Brazil). As pointed out by these authors, the color contrast between the footprints and the substrate is the result of secondary filling of original footprints and by the oxidation of the iron in the filling material.

The pressure produced by the tetrapod autopodia on the substrate has been analyzed by several authors (Avanzini, 1998; Boyd and Loope, 1984) in relation to the mechanics of movement, the development of deformational structures, and the total substrate bioturbation. The grain size, consistency, plasticity and water content of the sediments are determinants of the preservation of anatomical details. Generally, only the outline of the footprint is preserved, without indication of the fingers, fingerpads or footpads. In these cases, the footprints represent bioturbation structures, produced by the stirring of the substrate at the contact zone with the autopodium (Lockley and Meyer, 2000; Lockley, 1991).

The finger-projection structures (Fig. 4b–d) could correspond to plantigrade undertracks created by large-size animals and still showing vestiges of digit impressions. Another possibility is that the depth of the depression, inducing the preservation of the digits, depends on the animal's weight and the plasticity of the sediment. The three sequential footprints (Fig. 4a) may represent a trackway made by a bipedal or semi-bipedal animal. The other footprints do not form sequences that may be confidently characterized as trackways, due the intense bioturbation of the sediment. The size of the circular deformation structures is similar to those of the finger-projections, possibly representing distinct preservational patterns attributed to the activity of the same animal.

Although footprints have not yet been found in the continental sediments of Camian–Eonorian of the Paraná Basin, some Middle and Late Triassic footprints have been described from Pangea, including diversified tracks registered from south-western Gondwana, especially in the Argentinean localities. The tetrapod track assemblage from the Cuyana Basin (Upper Triassic–Carnian), Portezuelo Formation, has a faunal assemblage of non-mammalian therapsids (small cynodonts and large dicynodonts) and a quite diverse archosaur fauna, which includes crurotarsal archosaurs and dinosaurs (sauropodomorphs and theropods). It is the most important one described for the lower Mesozoic of South America, although other Triassic track records have been recorded from west-central Argentina and northern Patagonia (Marsicano and Barredo, 2004; Melchor and De Valais, 2006).

The dicynodont trackways found in the Moenkopi Formation (Middle Triassic, USA) named as *Therapsipus cumminsi* Hunt, Santucci, Lockley and Olson, 1993, present a pentadactyl pes and a pentadactyl manus of large size with concave posterior margins and blunt digits (Hunt et al., 1993a,b), that are quite distinct from the Caturrita Formation footprints.

The ichnogenera *Tetrasauropus*, *Brachychirotherium*, *Grallator* and *Barrancapus* were described by Hunt et al. (1993a,b) from the Tucumcari Basin (east-central New Mexico, USA). These authors suggested *Brachychirotherium* footprints were made by aetosaurs. Also from this basin, Lockley et al. (1992) recognized *Pseudotetrasauropus*, as the probable tracks of a prosauropod. This last ichnogenus is also common in other Late

Triassic units such as the Sheep Pen Sandstone (Late Triassic, USA), where the tracks show the partial impressions of the four digits recognized in this ichnogenus (Lockley et al., 1993). However, this ichnogenus is very similar to *Evazoum siriguii* recently described by Nicosia and Loi (2003) and probably made by sub-cursorial prosauropods. Marsicano and Barredo (2004) described a set of tracks from the Portezuelo Formation (Carnian, Argentina), named as type FB, in which pes impressions are anteroposteriorly elongated and their anterior border is slightly convex; the pedes are broader anteriorly with a rounded apex posteriorly. The manus impressions are generally slightly less impressed than those of the pes; they are transversally oval and imprinted in front of, or external to the pes impressions. The trackways show a relatively high pace angulation and narrow pace width, evidences that the track-maker is related to Dinosauria, that was interpreted as a facultatively bipedal prosauropod dinosaur. Such footprints are similar to the Compound Structures (Fig. 4g) described above from the Caturrita Formation, with a combination of circular and a half-moon structures, with the concavity downwards.

Other localities from the Late Triassic in Gondwana from which prosauropod dinosaurs were reported in the Karroo Basin, South Africa. The Elliot Formation presents prosauropod tracks ascribed to *Tetrasauropus* and *Pseudotetrasauropus* (Ellenberger, 1970, 1972, 1974; Ellenberger et al., 1970).

Despite the absence of footprints in the Middle and Late Triassic beds of the Paraná Basin, a rich and diversified tetrapod fauna has been reported, showing the rapid diversification of the archosaurs and non-mammalian cynodonts during the middle and upper half of the Triassic in Pangea, especially in the Gondwana localities. These occurrences are found in the higher levels of the Rhynchosauria Cenozoone of the Alemoa Member of the Santa Maria and Caturrita Formation and in the beds of the *Jachaleria* level of the Caturrita Formation. Although these occurrences have been represented as distinct biozones (Barberena et al., 1985; Schultz et al., 2000), they are considered as biochronological equivalents by some authors (Lucas, 2001). They are attributed to the same depositional sequence — Santa Maria 2 Sequence of the Santa Maria Supersequence (Zerfass et al., 2003). The fauna is represented mainly by rhynchosaur, dinosaurs, rauisuchians, aetosaurian archosaurs and non-mammalian cynodonts of the typical Rhynchosauria Cenozoone (Schultz et al., 2000). In different outcrops of the Caturrita Formation dicynodonts, traversodontid, tritheledontid and brasilodontid cynodonts, rhynchosaur, basal archosauromorphs, a phytosaur, saurischians, prosauropods, procolophonids, and sphenodontids are found.

The analysis and interpretation of the described footprints indicate that they were made by animals with a large body size. Therefore, they were probably not made by procolophonids, sphenodontids, cynodonts, rhynchosaur, aetosaurs or archosaurs such as *Proterochampsia nodosa* Barberena, 1982, since these were all animals of small to medium size.

Considering possible body size, the dicynodont *Jachaleria candelariensis* Araújo and Gonzaga, 1980 could reach lengths up to 3 m, a size large enough to produce the footprints. However, trackways of the ichnospecies *T. cumminsi* Hunt, Santucci,

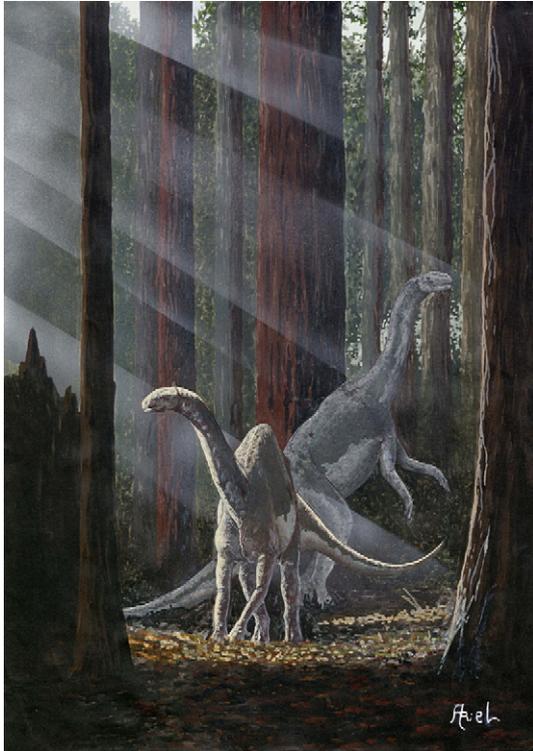


Fig. 5. Reconstruction of a prosauropod dinosaur, probable producers of the dinoturbation of Novo Treviso, by Ariel Milani Martine.

Lockley and Olson, 1993, attributed to dicynodonts, display a smaller breadth and stride (Hunt et al., 1993a,b), incompatible with the footprints under analysis (Fig. 4a). Besides, dicynodonts have footprints with a straighter posterior margin and a width much greater than the length.

The aetosaurs found in the Rhynchosauria Cenozoone indicate similarities with *Stagonolepis* Agassiz, 1844 (Heckert and Lucas, 2002), armored tetrapods with body size ranging between 2.5 to 4.5 meters long (Casamiquela, 1961), although the fossils from Brazil redescribed by Lucas and Heckert (2001) are much smaller than this, being around 1 m long. They are quadrupedal animals, and the footprints called *Brachychirotherium*, assigned to aetosaurs by Hunt et al. (1993a,b) and Haubold (1986), are quite different from the structures analyzed here.

The body size attributed to the dinosaurs *Staurikosaurus pricei* Colbert, 1970 and *Saturnalia tupiniquim* Langer, Abdala, Richter and Benton, 1999 (from the Rhynchosauria Cenozoone) and *Guaibasaurus candelarai* Bonaparte, Ferigolo and Ribeiro, 1999 (*Jachaleria* Level) also indicates that they were animals not sufficiently large to have produced the Caturrita Formation footprints. *Staurikosaurus*, a small theropod dinosaur, and *Saturnalia*, a primitive sauropodomorph, have a relative small size (length of approximately 150 cm, accordingly to Langer et al., 1999; Kellner, 2000), whereas *Guaibasaurus* has a posterior foot with a length around 20 cm (Bonaparte et al., 1999), incompatible with the footprint size under consideration. An analysis of the legs of primitive sauropods, in particular *Guaibasaurus*, indicates that digit I is very reduced. Thus, despite the tetradactyl autopodium morphology, it would display a

functional behavior similar to a tridactyl animal. Besides, digit III is much more prominent than digits II and IV. These features were not observed in the analyzed footprints.

The prosauropod *Unaysaurus tolentinoi* Leal, Azevedo, Kellner and Da Rosa, 2004 was a large animal (Leal, 2001; Leal et al., 2004), judged by the dimensions of the skull (near 30 cm). Although some prosauropod footprints show a tridactyl pattern, generally they are entaxonic. In movement the Prosauropoda create a large track, with the footprints revealing an oval outline, forming angles between 16° and 22° in relation to the middle line of the track (Thulborn, 1990). Proportionally, the width of the footprints amounts to 75% to 85% of their total length. The impressions of the hands have an oval or elliptic outline, are laterally elongated and comparatively smaller than the impressions of the posterior autopodia (Thulborn, 1990). These characteristics are compatible with some footprints from the Caturrita Formation that could therefore be attributed to Prosauropoda (Fig. 5).

According to Sereno (1999) and Carrano and Wilson (2001) the initial radiation of sauropodomorph dinosaurs might have occurred during the Middle Triassic. The widespread record of prosauropod footprints, as that present in the Argentinean Cuyana Basin (Carnian), the Brazilian Paraná Basin (Ladinian–Eonorian) and the Karroo Basin (Carnian–Norian) reinforces the assumption (Marsicano and Barredo, 2004) of an earlier distribution of these dinosaurians in Western Gondwana than previously recorded by body fossils.

## 6. Conclusions

The enigmatic ichnofossils of Novo Treviso, Rio Grande do Sul State, Brazil are interpreted as prints made by large-sized animals. These footprints present a reddish color caused by the differential diagenesis between the track and the surrounding matrix. Despite the limitations in ichnotaxonomic studies, due to the difficulty of defining the characters of the footprints, based on the morphology of one track and several isolated footprints, some of them may be attributed to Prosauropoda. This is potentially important data about the presence of this group in the Late Triassic of Brazil, enlarging the geographic distribution of Prosauropoda footprints in South America and in this way showing a wide distribution of this herbivore dinosaurian fauna in Western Gondwana.

## Acknowledgements

To Jorge Ferigolo, Ana Maria Ribeiro and Francisco Ricardo Negri (Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul) for the support of the field activities and discussions on the geological context of the footprints. To Roberto Iannuzzi (UFRGS) for the information on the fossil logs of the Peruvian Paleozoic. To Spencer Lucas (New Mexico Museum of Natural History and Science), Michael Romano (Sheffield University), Martin Lockley (University of Colorado at Denver), and Rudolph Trouw (Universidade Federal do Rio de Janeiro) for the suggestions and review of the manuscript. The artwork is by Ariel Milani Martine. Financial support was provided by CNPq (Conselho Nacional de

Desenvolvimento Científico e Tecnológico, Grant No. 300571/2003-8), CAPES, Programa Pró-Guaíba, Instituto Virtual de Paleontologia, Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ), and Prociência/UERJ. *In memoriam* of Father Daniel Cargnin, who encouraged the progress of the Paleontology at Rio Grande do Sul and discovered the ichnofossil locality of Faxinal do Soturno.

## References

- Alleman, V., Pfefferkorn, H.W., 1991. Bosques en posición de vida en el Carbonífero de Paracas. In: Congreso Peruano de Geología, 7, 1991. Volumen de Resúmenes Extendidos, Lima, pp. 395–398.
- Andreis, R.R., Montardo, D.K., 1980. Paleosolos na Formação Caturrita (Triássico Superior), Santa Cruz do Sul, Rio Grande do Sul, Brasil. Congresso Brasileiro de Geologia, 31, 1980., Anais, Camboriú, Sociedade Brasileira de Geologia, vol. 2, pp. 674–682.
- Andreis, R.R., Bossi, G.E., Montardo, D.K., 1980. O Grupo Rosário do Sul (Triássico) no Rio Grande do Sul-Brasil. Congresso Brasileiro de Geologia, 31, 1980., Anais, Camboriú, Sociedade Brasileira de Geologia, vol. 2, pp. 659–673.
- Avanzini, M., 1998. Anatomy of a footprint: bioturbation as a key to understanding dinosaur walk dynamics. *Ichnos* 6, 129–139.
- Azcuy, C.L., Longobucco, M.I., Alvarez, L., Strelkov, E., 1987. Licofitas arborecentes de la Formación Cerro Agua Negra (Provincia de San Juan). *Ameghiniana* 24, 257–261.
- Barberena, M.C., 1982. Uma nova espécie de *Proterochampsia* (*P. nodosa* sp. nov.) do Triássico do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 54, 127–141.
- Barberena, M.C., Araújo, D.C., Lavina, L.E., Azevedo, S.A.K., 1985. O estado atual do conhecimento sobre os tetrápodes permianos e triássicos do Brasil meridional. Coletânea de Trabalhos Paleontológicos, MME-DNPM, Série Geologia 27, 21–28.
- Bonaparte, J.F., Ferigolo, J., Ribeiro, A.M., 1999. A New Early Late Triassic Saurischian Dinosaur from Rio Grande do Sul State, Brazil. *Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium*, vol. 15. National Science Museum Monographs, Tokyo, pp. 89–109.
- Boyd, D.W., Loope, D.B., 1984. Probable vertebrate origin for certain sole marks in Triassic redbeds of Wyoming. *Journal of Paleontology* 58, 467–476.
- Cargnin, D., Ferigolo, J., Ribeiro, A.M., Negri, F.R., Carvalho, I.S., 2001. Pegadas Fósseis do Triássico da Bacia do Paraná (Grupo Rosário do Sul), Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 2, 71–72.
- Carvalho, I.S., 1994. Contexto tafonômico das pegadas de terópodes da Praia da Baronesa (Cenomaniano, Bacia de São Luís). Congresso Brasileiro de Geologia, 38, 1994. Anais, Camboriú, Sociedade Brasileira de Geologia, vol. 3, pp. 211–212.
- Carrano, M.T., Wilson, J.A., 2001. Taxon distributions and the tetrapod track record. *Paleobiology* 27, 564–582.
- Casamiquela, R.M., 1961. Dos nuevos estagonolepoideos argentinos (de Ischigualasto, San Juan). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 6, 143–203.
- Ellenberger, P., 1970. Les niveaux paléontologiques de première apparition des mammifères primordiaux en Afrique du Sud et leur ichnologie. Etablissement de zones stratigraphiques détaillées dans le Stormberg de Lesotho (Afrique du Sud) (Trias Supérieur a Jurassique). *Proceedings II Gondwana Symposium* 343–370.
- Ellenberger, P., 1972. Contribution à la classification des pistes de vertèbres du Trias: les types du Stormberg d’Afrique du Su (I Partie). *Palaeovertebrata, Mémoire Extraordinaire* 1–152.
- Ellenberger, P., 1974. Contribution à la classification des pistes de vertèbres du Trias: les types du Stormberg d’Afrique du Su (II Partie), Le Stormberg Supérieur: I. Le biome de la zone B/I aux niveau de Moyeni: ses biocénoses. *Palaeovertebrata, Mémoire Extraordinaire* 1–202.
- Ellenberger, F., Ellenberger, P., Ginsburg, L., 1970. Les dinosaures du Trias e du Lias en France et en Afrique du Sud, d’après les pistes quils ont laissées. *Bulletin Société Géol. France* 12, 151–159.
- Feibel, C.S., 1987. Fossil fish nets from the koobi fora formation (plio-pleistocene) of northern Kenya. *Journal of Paleontology* 61 (1), 130–134.
- Haubold, H., 1986. Archosaur footprints at the terrestrial Triassic–Jurassic transition. In: Padian, K. (Ed.), *The Beginning of the Age of Dinosaurs*. Cambridge University Press, pp. 189–201.
- Heckert, A.B., Lucas, S.G., 2002. South American occurrences of the Adamanian (Late Triassic: Latest Carnian) index taxon *Stagonolepis* (Archosauria: Aetosauria) and their biochronological significance. *Journal of Paleontology* 76 (5), 852–863.
- Howard, J.D., Mayou, T.V., Heard, R.W., 1997. Biogenic sedimentary structures formed by rays. *Journal of Sedimentary Petrology* 47 (1), 339–346.
- Hunt, A.P., Lockley, M.G., Lucas, S.G., 1993a. Vertebrate and invertebrate tracks and trackways from Upper Triassic Strata of the Tucumcari Basin, East-Central New Mexico, U.S.A. In: Lucas, S.G., Morales, M. (Eds.), *The Nonmarine Triassic*. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, vol. 3, pp. 199–201.
- Hunt, A.P., Santucci, V.L., Lockley, M.G., Olson, T.J., 1993b. Dicotyrodont trackways from the Holbrook Member of the Moenkopi Formation (Middle Triassic: Anisian), Arizona, USA. In: Lucas, S.G., Morales, M. (Eds.), *The Nonmarine Triassic*. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, vol. 3, pp. 213–218.
- Kellner, A.W.A., 2000. Brief review of dinosaur studies and perspectives in Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 72, 509–538.
- Kuban, G.L., 1989. Color distinctions and other curious features of dinosaur tracks near Glen Rose, Texas. In: Gillette, D.D., Lockley, M.G. (Eds.), *Dinosaur Tracks and Traces*. Cambridge University Press, New York, pp. 427–440.
- Langer, M.C., Abdala, F., Richter, M., Benton, M., 1999. A sauropodomorph dinosaur from the Upper Triassic (Carnian) of southern Brazil. *C. R. Acad. Sci. Paris* 329, 511–517.
- Laporte, L.F., Behrensmeier, A.K., 1980. Tracks and substrate reworking by terrestrial vertebrates in Quaternary sediments of Kenya. *Journal of Sedimentary Petrology* 50, 1337–1346.
- Leal, L.A., 2001. Descrição osteológica do crânio de um novo dinossauro Prosauropoda do Neotriássico do sul do Brasil. MSc. Thesis, Programa de Pós-graduação em Zoologia, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Leal, L.A., Azevedo, S.A., Kellner, A.W.A., Da Rosa, Á.A.S., 2004. A new early dinosaur (Sauropodomorpha) from the Caturrita Formation (Late Triassic), Paraná Basin, Brazil. *Zootaxa* 690, 1–24.
- Lockley, M., 1991. *Tracking Dinosaurs*. Cambridge University Press, New York. 238 p.
- Lockley, M.G., Meyer, C., 2000. *Dinosaur Tracks and Other Fossil Footprints of Europe*. Columbia University Press, New York. 323 p.
- Lockley, M.G., Conrad, K., Paquette, M., Farlow, J.O., 1992. Distribution and significance of Mesozoic vertebrate trace fossils in Dinosaur National Monument. In: Plumb, G.E., Harlow, H.J. (Eds.), *University of Wyoming National Park Service Research Center, 16th Annual Report*, pp. 74–85.
- Lockley, M.G., Santos, V.F., Hunt, A.P., 1993. A new Late Triassic tracksite from the Sheep Pen Sandstone, Sloan Canyon, Cimarron Valley, New Mexico. In: Lucas, S.G., Morales, M. (Eds.), *The Nonmarine Triassic*. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, vol. 3, pp. 285–288.
- Lucas, S.G., 2001. Age and correlation of Triassic tetrapod assemblages from Brazil. *Albertiana* 26, 13–20.
- Lucas, S.G., Heckert, A.B., 2001. The aetosaur *Stagonolepis* from the Upper Triassic of Brazil and its biochronological significance. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatsheft* 12, 719–732.
- Marsicano, C.A., Barredo, S.P., 2004. A Triassic tetrapod footprint assemblage from southern South America: palaeobiogeographical and evolutionary implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 203, 313–335.
- Martinell, J., Gibert, J.M., Domènech, R., Ekdale, A.A., Steen, P.P., 2001. Cretaceous ray traces? An alternative interpretation for the alleged dinosaur tracks of La Posa, Isona, NE Spain. *Palaios* 16 (4), 409–416.
- Melchor, R.N., De Valais, S., 2006. A review of Triassic tetrapod track assemblages from Argentina. *Palaeontology* 49 (2), 355–379.
- Milani, E.J., 2002. Geodinâmica fanerozoica do Gondwana sul-ocidental e a evolução geológica da Bacia do Paraná. In: Holz, M., De Ros, L.F. (Eds.), *Geologia do Rio Grande do Sul*. Universidade Federal do Rio Grande do

- Sul. Instituto de Geociências., Centro de Investigação do Gondwana, pp. 275–302.
- Nicosia, U., Loi, M., 2003. Triassic footprints from Lerici (La Spezia Northern Italy). *Ichnos* 10, 127–140.
- Romano, M., Whyte, M.A., 2003. Jurassic dinosaur tracks and trackways of the Cleveland Basin, Yorkshire: preservation, diversity and distribution. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society* 54, 185–215.
- Scherer, C.M.S., Faccini, U.F., Lavina, E.L., 2002. Arcabouço estratigráfico do Mesozóico da Bacia do Paraná. In: Holz, M., De Ros, L.F. (Eds.), *Geologia do Rio Grande do Sul*. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Instituto de Geociências., Centro de Investigação do Gondwana, pp. 335–354.
- Schultz, C.L., Scherer, C.M.S., Barberena, M.C., 2000. Biostratigraphy of Southern Brazilian Middle-Upper Triassic. *Revista Brasileira de Geociências* 30, 491–494.
- Sereno, P., 1999. The evolution of dinosaurs. *Science* 284, 2137–2147.
- Thulborn, T., 1990. *Dinosaur Tracks*. Chapman and Hall, London. 410 pp.
- Tucker, M.E., Burchette, T.P., 1977. Triassic dinosaur footprints from South Wales: their context and preservation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 22, 195–208.
- Zerfass, H., Lavina, E.L., Schultz, C.L., Garcia, A.J.V., Faccini, U.F., Chemale Jr., F., 2003. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of Southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana Palaeogeography and Palaeoclimate. *Sedimentary Geology* 161, 85–105.

## PÓS-ESCRITO

As rochas da localidade de Novo Treviso, Município de Faxinal do Soturno, até então atribuídas à Formação Caturrita (Noriano), foram recentemente estudadas em um mapeamento realizado pela Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais (CPRM – Serviço Geológico Brasileiro) e identificadas, juntamente com outros afloramentos da região, como pertencentes à Formação Guará (ZERFASS, 2007), com idade estimada entre o Jurássico Superior e Cretáceo Inferior (SCHERER *et al.*, 2000; SCHERER *et al.*, 2001; SCHULTZ *et al.*, 2003). A Formação Guará aflora principalmente na porção oeste do Estado do Rio Grande do Sul, sendo constituída por uma sucessão de arenitos finos a conglomeráticos, esbranquiçados a avermelhados, com estratificações cruzadas de pequeno a grande porte e laminação plano-paralela, com intercalações de níveis centimétricos de pelitos (SCHERER *et al.*, 2000). Estes depósitos foram originados por sistemas fluviais entrelaçados associados a lagos e dunas eólicas (SCHERER *et al.*, 2000).

A análise dos icnitos de Novo Treviso apresentou dois problemas principais a serem resolvidos: a interpretação das estruturas como pegadas fósseis e a identificação dos animais produtores. O primeiro foi resolvido com a comparação das pegadas com outras feições semelhantes, tais como troncos fósseis preservados em posição de vida (ALLEMAN & PFEFFERKORN, 1991; AZCUY *et al.*, 1987) e estruturas biogênicas produzidas por peixes (FEIBEL, 1987; HOWARD *et al.*, 1997; MARTINELL *et al.*, 2001), e com a interpretação dos icnitos como estruturas de deformação produzidas pelo peso do animal. O segundo problema não poderia ser seguramente resolvido devido à falta de detalhes diagnósticos nas pegadas, que foram assim tentativamente atribuídas a dinossauros prossaurópodes principalmente devido às poucas feições morfológicas presentes e às dimensões apresentadas pelos icnitos, visto que estes seriam os únicos animais triássicos suficientemente grandes para produzi-los. A Formação Guará apresenta, em afloramentos à oeste do Rio Grande do Sul, ocorrências de pegadas de dinossauros Sauropoda e Theropoda (SCHERER *et al.*, 2001; SCHULTZ *et al.*, 2003; DENTZIEN-DIAS *et al.*, 2005; DIAS e SCHULTZ, 2005; DENTZIEN-DIAS e BERTONI-MACHADO, 2005). As estruturas circulares presentes em Novo Treviso assemelham-se a pegadas de Sauropoda descritas na literatura (*e.g.* THULBORN, 1990; LOCKLEY, 1991) e poderiam ser relacionadas estes animais, sendo também similares àquelas encontradas no sul do estado. As estruturas compostas apresentam notável semelhança com conjuntos mão-pé de saurópodes (*e.g.* THULBORN, 1990;

LOCKLEY, 1991). As pegadas tridáctilas ou com projeções digitiformes podem ser relacionadas mais provavelmente a Ornithopoda devido ao tamanho, bitola mais larga da pista e ângulos maiores de divergência interdigital, constituindo assim uma icnofauna mais coerente com as características apresentadas pelos icnitos. Dessa forma, as ocorrências de pegadas de dinossauros do afloramento Predebon passam a ser as únicas do Triássico do Rio Grande do Sul, sendo compatíveis com a paleofauna conhecida para a seqüência Alemoa-Caturrita.

## **REFERÊNCIA**

ZERFASS, H. 2007. **Geologia da Folha Agudo, SH.22-V-C-V, escala 1:100.000**. Serviço Geológico do Brasil - CPRM, CD-ROM.

# PRESERVAÇÃO E CONTEXTO PALEOAMBIENTAL DAS PEGADAS DE TETRÁPODES DA FORMAÇÃO SANTA MARIA (TRIÁSSICO SUPERIOR) DO SUL DO BRASIL

## *PRESERVATION AND PALEOENVIRONMENTAL CONTEXT OF THE TETRAPOD FOOTPRINTS FROM SANTA MARIA FORMATION (LATE TRIASSIC) OF SOUTHERN BRAZIL*

Rafael Costa da Silva<sup>1</sup>, Ismar de Souza Carvalho<sup>1</sup>, Antonio Carlos Sequeira Fernandes<sup>2</sup> & Jorge Ferigolo<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Geologia, IGEO/CCMN, UFRJ – Cidade Universitária, Ilha do Fundão, Rio de Janeiro, CEP 21910-200

<sup>2</sup> Museu Nacional/UFRJ - Quinta da Boa Vista s/n, São Cristóvão, Rio de Janeiro, CEP 20940-040

<sup>3</sup> Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Av. Dr. S. França 1427, CEP 90690-000, Porto Alegre.

*E-mails: paleoicno@yahoo.com.br, ismar@geologia.ufrj.br, fernande@acd.ufrj.br, jorge.ferigolo@fzb.rs.gov.br*

### RESUMO

---

Este trabalho consiste no registro preliminar de pegadas de tetrápodes da Formação Santa Maria e na análise de suas condições de preservação e do contexto paleoambiental. As pegadas em estudo podem ser classificadas em cinco estágios em relação ao conteúdo ou nível d'água no momento em que foram produzidas e à posterior exposição subaérea: pegadas subaquáticas, pegadas semi-aquáticas, pegadas semi-terrestres, pegadas em substrato encharcado e pegadas em substrato úmido. A preservação ocorreu como resultado de três etapas: (1) as pegadas foram produzidas tanto em sedimento úmido como subaquático; (2) com a diminuição do nível d'água, a superfície secou de forma diferencial, ficando levemente endurecida; (3) as pegadas foram soterradas por uma fina camada de areia, com baixa energia.

**Palavras-chave:** pegadas, Triássico, Formação Santa Maria, Bacia do Paraná

### ABSTRACT

---

This is a preliminary record of tetrapod footprints from Santa Maria Formation, as well as the analysis of their preservation conditions and the paleoenvironmental context. The footprints and trackways from the Santa Maria Formation are classified in five different stages with their water content or water level during the moment in which they were produced and to the posterior subaerial exposition: underwater tracks, semi-aquatic footprints, semi-terrestrial tracks, wet substrate tracks and damp substrate tracks. The footprints were preserved as the result of three stages: (1) the footprints were produced both in damp and in subaquatic substrate; (2) with the change of the water level the surface dried in a differentiated way and became slightly hardened; (3) the footprints were buried by a thin sand layer during flooding in a low energy context.

**Key-words:** *footprints, Triassic, Santa Maria Formation, Paraná Basin*

## 1. INTRODUÇÃO

As unidades geológicas do Triássico do Sul do Brasil são amplamente conhecidas por sua rica paleofauna de tetrápodes, cujos registros incluem inúmeros esqueletos fossilizados (*e.g.* Huene, 1990; Holz & De Ros, 2000). Icnofósseis de vertebrados do Triássico são relativamente abundantes em todo o mundo, mas poucos foram registrados no Brasil. Na Formação Santa Maria (Triássico Superior da Bacia do Paraná, Estado do Rio Grande do Sul) há registros preliminares de pegadas fósseis encontradas apenas recentemente (Silva *et al.*, 2005a, 2005b, 2006), tendo sido reconhecidas pegadas de esfenodontídeos, terapsídeos, dinossauros e pegadas de semi-natação, mas sua forma de preservação e contexto paleoambiental permanecem desconhecidos.

O presente trabalho objetiva analisar as condições que ocasionaram a preservação de tais pegadas e suas relações com o ambiente deposicional.

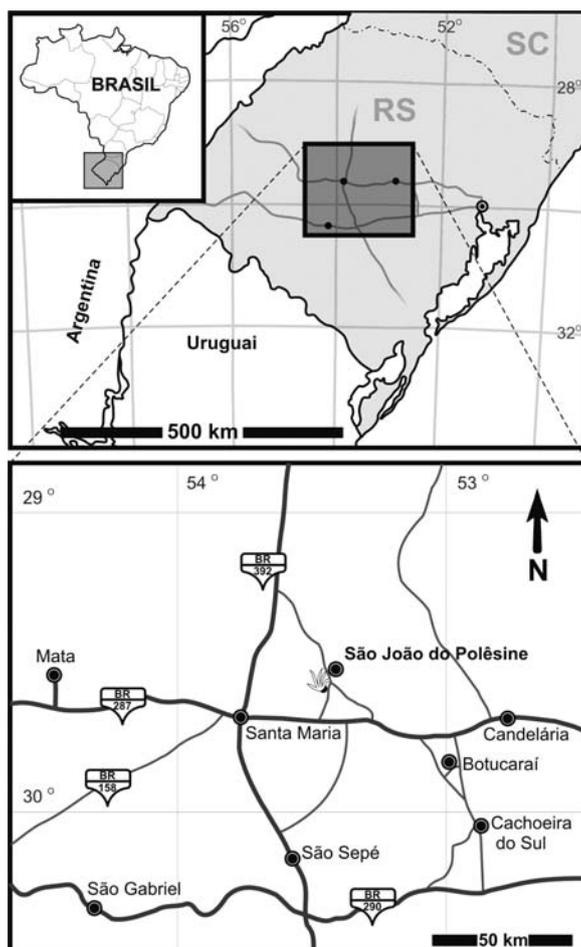
## 2. MATERIAL E MÉTODOS

O material de estudo consiste em 28 amostras de rocha contendo icnofósseis de vertebrados e invertebrados, provenientes da Formação Santa Maria, coletadas entre 2002 e 2005 e depositadas na Coleção Paleontológica de Icnofósseis do Museu de Ciências Naturais (MCN), Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (FZBRS), Porto Alegre, RS, sob a sigla MCN-PIC. Este material procede do afloramento Predebon, situado no Município de São João do Polêsine, Estado do Rio Grande do Sul (Figura 1). As pegadas são raras no afloramento e as amostras coletadas estavam deslocadas de camadas lenticulares. Nenhuma pegada coletada foi encontrada *in situ* e dessa forma não é possível conhecer a posição azimutal em que se encontravam.

Expedições foram realizadas em parceria com o MCN/FZBRS e CPRM (Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais – Serviço Geológico Brasileiro) a diversos outros afloramentos da Formação Santa Maria no Município de São João do Polêsine e municípios vizinhos para levantamento de dados geológicos e prospecção. Todos os fósseis estudados são do mesmo afloramento.

## 3. CONTEXTO GEOLÓGICO

A Formação Santa Maria (Grupo Rosário do Sul, Bacia do Paraná) foi depositada em um sistema continental flúvio-lacustre (Faccini, 1989; Zerfass *et al.*, 2003; Da-Rosa, 2005), sendo dividida nos Membros Passo das Tropas e Alemoa (Andreis *et al.*, 1980). A unidade mais basal (Membro Passo das Tropas) é formada por conglomerados e arenitos grossos, correspondendo a um sistema fluvial entrelaçado (Faccini, 1989; Zerfass *et al.*, 2003). O Membro Alemoa, superior, é caracterizado por pelitos avermelhados, maciços ou finamente laminados, intercalados com siltitos e arenitos finos, níveis de calcretes e paleosolos (Faccini, 1989; Zerfass *et al.*, 2003; Da-Rosa, 2005). No topo da unidade, os pelitos são intercalados com arenitos esbranquiçados finos a médios, tabulares e lenticulares, ricos em intraclastos, com laminação horizontal e estratificações cruzadas de pequeno a médio porte (Schultz *et al.*, 2000). Esses depósitos podem ser inclusos na Superseqüência Gondwana II, temporalmente distribuída entre o Triássico Médio e Superior (Milani, 2002). De acordo com Scherer *et al.* (2000), a Formação Santa Maria e a porção inferior da Formação Caturrita correspondem à seqüência Ladiniano-Eonoriano.



**Fig. 1:** Localização do afloramento Predebon, Formação Santa Maria (Triássico, Bacia do Paraná), Município de São João do Polêsine, Estado do Rio Grande do Sul, Brasil.

O afloramento Predebon (Figura 2) apresenta cerca de 100 metros de extensão e 6 metros de espessura. A seção estudada corresponde à porção superior do Membro Alemoa da Formação Santa Maria, estando próximo ao contato com a Formação Caturrita. Pode ser dividido em quatro fácies distintas:

Fácies 1 – Siltito argiloso avermelhado maciço contendo nódulos calcíferos e fósseis de *Rhynchosauria*.

Fácies 2 – Arenito fino avermelhado ou esbranquiçado de estrutura tabular com estratificação cruzada acanalada de pequeno porte. No topo da camada ocorrem nódulos calcíferos. Esta fácies apresenta icnofósseis de invertebrados, principalmente *Skolithos isp.*

Fácies 3 – Arenito fino avermelhado tabular. Apresenta laminação plano-paralela no topo da camada e grande densidade de bioturbações, principalmente *Skolithos isp.*

Fácies 4 – Arenitos finos avermelhados a alaranjados com laminação horizontal de espessura milimétrica a centimétrica, intercalados com siltitos argilosos, formando lentes de poucos metros de extensão. Ocorrem icnofósseis de invertebrados (*Skolithos isp.* e *Arenicolites isp.*) e pegadas fósseis de vertebrados. Esta fácies apresenta ainda gretas de contração por ressecamento e estruturas de deformação por fluidização.

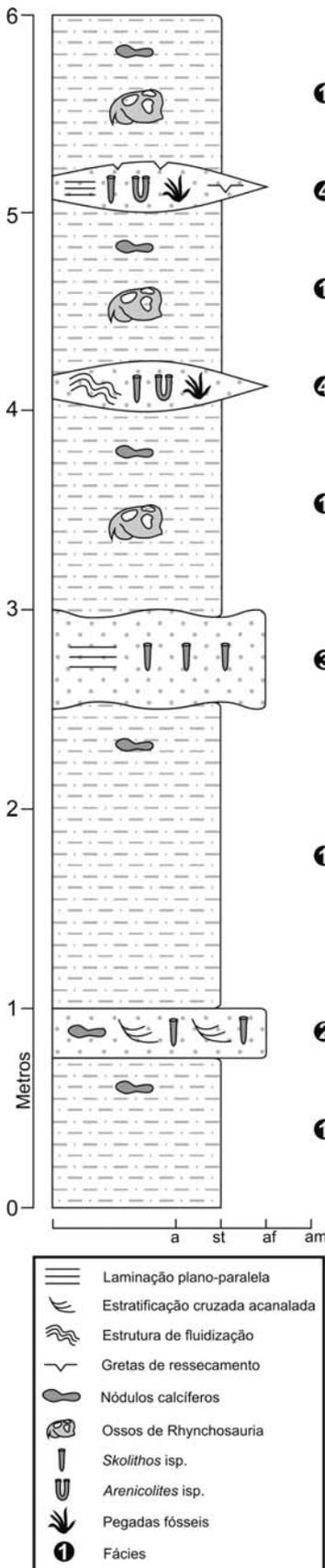


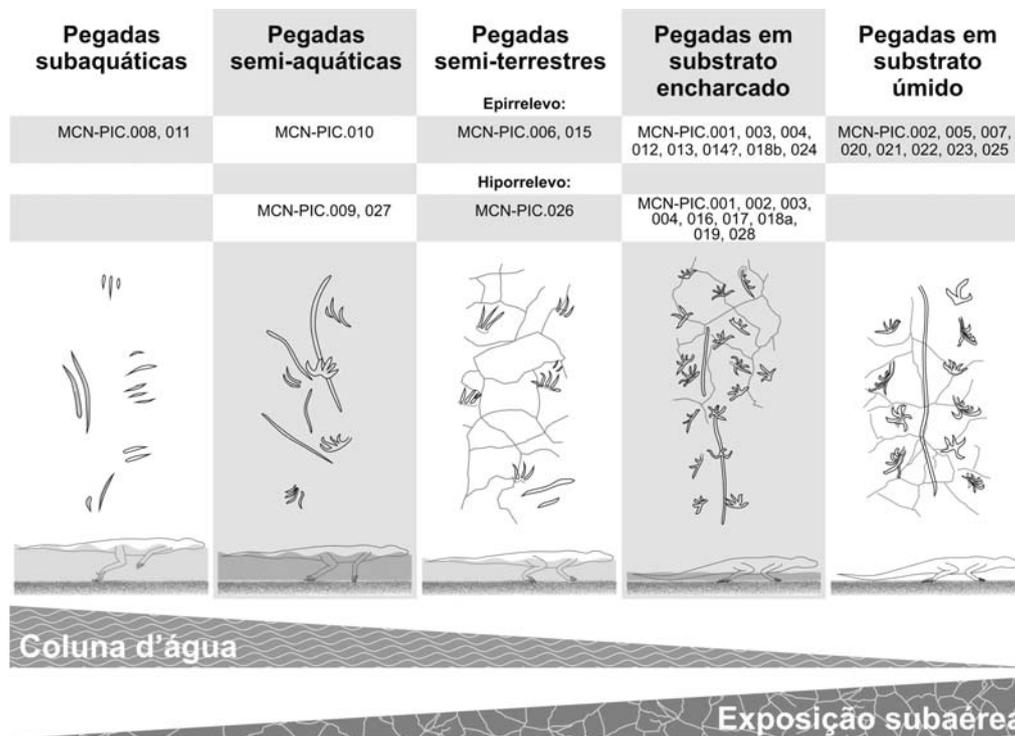
Fig. 2: Perfil geológico do afloramento Predebon.

- ❶ As fácies 2 e 3 ocorrem intercaladas à fácies 1 na metade inferior do afloramento ao passo que a fácies 4 ocorre intercalada à fácies 1 na metade superior. As camadas tabulares representadas pelas fácies 2 e 3 indicam a presença de um corpo de água rasa, o que é corroborado pelo alto índice de bioturbação. Embora as pegadas fósseis ocorram em amostras isoladas, é possível determinar sua origem na fácies 4 devido às características litológicas. A fácies 1 é tradicionalmente interpretada como um corpo d'água lacustre, sendo que as camadas lenticulares corresponderiam a pequenos canais (Zerfass *et al.*, 2003). Uma explicação alternativa sugere que os siltitos seriam formados em uma planície de inundação, eventualmente cortada por canais temporários de pequeno porte (Schultz *et al.*, 2000).

#### 4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

- ❶ Várias feições relacionadas às pegadas permitem inferir as condições de plasticidade do sedimento e da coluna d'água em que estas foram produzidas e os fatores que permitiram posteriormente sua preservação. Apesar de algumas dessas feições, tais como redução do número de dígitos e digitigrada, serem típicas de subpegadas (*undertracks*), esta interpretação não é consistente devido à presença de marcas de arraste de cauda, que são um indicativo de que as superfícies com pegadas correspondem às originais (vide Swanson & Carlson, 2002; Milàn & Bromley, 2006). Dessa forma, o nível de exposição subaérea posterior à produção das pegadas pôde ser estimado com base na ausência de gretas de ressecamento ou sua presença apenas em parte ou em toda a superfície das amostras. A presença dos tipos morfológicos (semi-natação ou tração) e de feições preservacionais (bordos de sedimento, marcas de arraste e outros) permitiu inferir a quantidade de água no momento da produção dos icnitos.
- ❷ As pegadas e pistas em estudo podem ser classificadas em cinco estágios diferentes (Figura 3) em relação ao conteúdo ou nível d'água no momento em que foram produzidas e à posterior exposição subaérea: (1) Pegadas subaquáticas - apenas pegadas de semi-natação sem gretas de ressecamento, com lâmina d'água de alguns centímetros ↑, o sedimento permaneceu úmido até o soterramento, sem exposição subaérea; (2) Pegadas semi-aquáticas - prevalência de pegadas de semi-natação mas também ocorrem pegadas de tração, sem gretas de ressecamento, ↑ pequena lâmina d'água, exposição subaérea mínima ou nenhuma; (3) Pegadas semi-terrestres - prevalência de pegadas de tração mas também ocorrem pegadas de semi-natação e marcas de arraste, podendo ocorrer gretas de ressecamento, ↑ lâmina d'água mínima, exposição subaérea moderada; (4) Pegadas em substrato encharcado - pegadas formando

pistas irregulares, com marcas de arraste de cauda intermitentes e gretas de ressecamento cobrindo parcialmente a superfície, produzidas em sedimento encharcado e muito plástico, ↑ exposição subaérea moderada; (5) Pegadas em substrato úmido - pegadas formando pistas regulares, com marcas de arraste de cauda contínuas e gretas de ressecamento, produzidas em sedimento úmido e pouco plástico, ↑ exposição subaérea prolongada. Formas semelhantes de preservação foram descritas por Diedrich (2000, 2002). As pegadas em substrato encharcado constituem o tipo preservacional mais abundante dentre o material estudado (Figura 4).



**Fig. 3:** Classificação das amostras contendo pegadas da Formação Santa Maria segundo o conteúdo de água na ocasião da sua geração e a posterior exposição subaérea.

As características preservacionais das pegadas fósseis podem ser compreendidas levando-se em conta o ambiente deposicional em que foram produzidas. A presença de pequenos canais temporários em clima sazonal, com alternância de estações secas e úmidas (Schultz *et al.*, 2000), tanto em um ambiente lacustre com secas esporádicas quanto em uma planície de inundação, implica em porções com coluna d'água mais profunda, na parte central do canal, e outras mais rasas, nas margens, ambas sujeitas a um ressecamento gradativo. As porções mais profundas apresentariam um ressecamento menor antes do soterramento, sofrendo um endurecimento da superfície suficiente apenas para receber uma nova carga de sedimento sem haver erosão. De um modo geral, essas porções poderiam ter gerado as pegadas subaquáticas e semi-aquáticas, ao passo que as porções mais próximas às margens e mais sujeitas à exposição subaérea teriam originado as demais formas preservacionais. Um padrão semelhante foi encontrado em pistas, produzidas por tartarugas, descritas por Avanzini *et al.* (2005).

A influência da espessura da coluna d'água, quando da preservação, também pode ser percebida, em especial nas pegadas semi-terrestres: embora tenham sido produzidas com uma lâmina d'água mais alta que aquela das pegadas em substrato encharcado (o que pode ser inferido pela presença

de marcas de arraste de dígitos) ambas apresentam gretas de ressecamento na mesma proporção. As pegadas semi-terrestres possivelmente foram produzidas próximas às margens, porém em um momento em que o canal apresentava um volume d'água maior, ao passo que aquelas em substrato encharcado seriam produzidas também próximas à margem, mas em um momento posterior, com nível d'água menor. Assim, após o ressecamento, as pegadas de ambas as formas preservacionais ficariam igualmente expostas. As pegadas em substrato encharcado e em substrato úmido apresentam a preservação mais detalhada, estando de acordo com os experimentos efetuados por Brand (1996).

As pegadas foram preservadas como resultado de três etapas, de forma semelhante à descrita por Tucker & Burchette (1977): 1ª etapa - as pegadas foram produzidas tanto em sedimento úmido como subaquático; 2ª etapa - com a diminuição do nível d'água, a superfície secou de forma diferencial, ficando levemente endurecida; 3ª etapa - as pegadas foram soterradas por uma fina camada de areia, por um fluxo d'água com baixa energia. A preservação foi ainda facilitada pela presença de argila misturada à areia, o que aumenta a coesão do sedimento tornando sua superfície mais resistente quando ressecada (Tucker & Burchette, 1977).

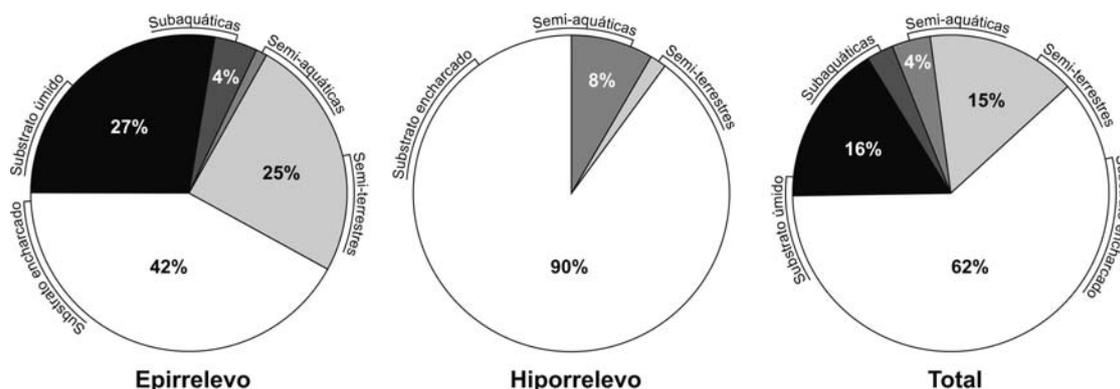


Fig. 4: Proporção entre as formas de preservação das pegadas da Formação Santa Maria.

## 5. CONCLUSÕES

A preservação das pegadas foi influenciada pela presença e espessura de uma lâmina d'água durante a sua produção e pela exposição subaérea posterior, sendo classificadas em cinco categorias: pegadas subaquáticas, pegadas semi-aquáticas, pegadas semi-terrestres, pegadas em substrato encharcado e pegadas em substrato úmido. O grau de exposição subaérea aumenta da primeira para a última. As pegadas em substrato encharcado e úmido proporcionaram a melhor preservação. A presença de pequenos canais temporários em clima sazonal, onde as pegadas foram produzidas, implica em regiões com lâmina d'água mais profunda, na parte central do canal, e outras mais rasas, nas margens, ambas sujeitas a um ressecamento gradativo. As regiões mais profundas poderiam ter gerado as pegadas subaquáticas e semi-aquáticas, ao passo que aquelas mais próximas às margens e mais sujeitas à exposição subaérea teriam originado as demais formas preservacionais. Esses dados constituem a base para a reconstituição da forma dos animais produtores das pegadas, seus hábitos e relação com o ambiente em que viviam.

## 6. AGRADECIMENTOS

À Ana Maria Ribeiro (Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul) e Ricardo Negri, pela colaboração nos trabalhos de campo; Henrique Zerfass (CPRM - Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais) pelas críticas e apoio ao levantamento geológico; Cibele Schwanke (Universidade do Estado do Rio de Janeiro) pelas críticas e sugestões; e Albino João Predebon, proprietário da área onde se situa o afloramento. O apoio financeiro ao desenvolvimento deste estudo foi realizado através do CNPq, FAPERJ e CAPES.

## 7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andreis, R.R.; Bossi, G.E. & Montardo, D.K. 1980. O Grupo Rosário do Sul (Triássico) no Rio Grande do Sul - Brasil. *In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA*, 31. *Anais*, Camboriú, SBG, 2: 659-673.
- Avanzini, M.; García-Ramos, J.C.; Lires, J.; Menegon, M.; Piñuela, L. & Fernández, L.A. 2005. Turtle tracks from the Late Jurassic of Asturias, Spain. *Acta Palaeontologica Polonica*, 50(4):743-755.
- Brand, L.R. 1996. Variations in salamander trackways resulting from substrate differences. *Journal of Paleontology*, 70:1004-1010.
- Da-Rosa, A.A.S. 2005. *Paleoalterações em depósitos sedimentares de planícies aluviais do Triássico Médio a Superior do sul do Brasil: caracterização, análise estratigráfica e preservação fóssilífera*. Universidade do Vale do Rio dos Sinos, Programa de Pós-Graduação em Geologia, São Leopoldo. *Tese de Doutorado*, 211p.
- Diedrich, C. 2000. Neue Wirbeltierfährten aus dem Unteren Muschelkalk (Mitteltrias) des Osnabrücker Berglandes and Teutoburger Waldes (NW-Deutschland) und ihre stratigraphische und paläogeographische Bedeutung im Germanischen Becken. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 217(3):369-395.
- Diedrich, C. 2002. Vertebrate track bed stratigraphy at new megatrack sites in the Upper Wellenkalk Member and *orbicularis* Member (Muschelkalk, Middle Triassic) in carbonate tidal flat environments of the western Germanic Basin. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 183(3-4):185-208.
- Faccini, U.F. 1989. *O Permo-Triássico do Rio Grande do Sul. Uma análise sob o ponto de vista das seqüências deposicionais*. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Curso de Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre. *Dissertação de Mestrado*, 121 p.
- Holz, M.; De Ros, L.F. (eds.). 2000. *Paleontologia do Rio Grande do Sul*. Porto Alegre: UFRGS/ Instituto de Geociências - CIGO, 397 p.
- Huene, F.F. von. 1990. *Répteis fósseis do Gondwana Sul-Americano*. Santa Maria: CCNE, UFSM. 353 p.

- Milà, J. & Bromley, R.G. 2006. True tracks, undertracks and eroded tracks, experimental work with tetrapod tracks in laboratory and field. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 231:253-264.
- Milani, E.J. 2002. Geodinâmica fanerozóica do Gondwana sul-ocidental e a evolução geológica da Bacia do Paraná. In: HOLZ, M. & DE ROS, L.F. (eds.). *Geologia do Rio Grande do Sul*. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Instituto de Geociências. Centro de Investigação do Gondwana, p. 275-302.
- Scherer, C.M.S.; Faccini, U.F. & Lavina, E.L. 2000. Arcabouço estratigráfico do Mesozóico da Bacia do Paraná. In: HOLZ, M. & DE ROS, L.F. (eds.). *Geologia do Rio Grande do Sul*. UFRGS/ Instituto de Geociências - CIGO, p. 335-354.
- Schultz, C.L.; Scherer, C.M.S. & Barberena, M.C. 2000. Biostratigraphy of Southern Brazilian Middle-Upper Triassic. *Revista Brasileira de Geociências*, 30(3):495-498.
- Silva, R.C.; Ferigolo, J.; Carvalho, I.S. & Fernandes, A.C.S. 2005a. A new vertebrate ichnocoenosis from the Triassic of Brazil. In: GONDWANA 12. *Abstracts*, Mendoza, Academia Nacional de Ciencias, p.115.
- Silva, R.C.; Ferigolo, J.; Ribeiro, A.M.; Carvalho, I.S. & Fernandes, A.C.S. 2005b. Ocorrência de pegadas fósseis no Grupo Rosário do Sul, Triássico do Estado do Rio Grande do Sul. *Paleontologia em Destaque*, 20(49):38.
- Silva, R.C.; Ferigolo, J.; Ribeiro, A.M.; Carvalho, I.S. & Fernandes, A.C.S. 2006. Pegadas fósseis de Cynodontia (Therapsida) e Theropoda (Dinosauria) do Triássico da Bacia do Paraná. *Revista Ciência e Natura*, volume especial, agosto/2006, p.38.
- Swanson, B.A. & Carlson, K.J. 2002. Walk, wade or swim? Vertebrate traces on an Early Permian Lakeshore. *Palaaios*, 17(2):123-133.
- Tucker, M.E. & Burchette, T.P. 1977. Triassic dinosaur footprints from South Wales: their context and preservation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 22:195-208.
- Zerfass, H.; Lavina, E.L.; Schultz, C.L.; Garcia, A.G.V.; Faccini, U.F. & Chemale Jr., F. 2003. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. *Sedimentary Geology*, 161:85-105.

Manuscript Number: PALAEO3943R3

Title: LACERTOID FOOTPRINTS FROM THE UPPER TRIASSIC (SANTA MARIA FORMATION) OF  
SOUTHERN BRAZIL

Article Type: Research Paper

Section/Category:

Keywords: Rhynchosauroides retroversipes isp. nov.; lacertoid footprints; swimming traces; Parana Basin;  
Triassic

Corresponding Author: M.D. Rafael Costa da Silva, M.D.

Corresponding Author's Institution: Universidade Federal do Rio de Janeiro

First Author: Rafael Costa da Silva

Order of Authors: Rafael Costa da Silva; Jorge Ferigolo, Ph.D.; Ismar S Carvalho, Ph.D.; Antonio Carlos S  
Fernandes, Ph.D.

Manuscript Region of Origin:

Abstract: The Triassic of Southern Brazil is well-known for its rich tetrapod body fossils. However, trace fossil such as footprints were discovered only recently in the Predebon outcrop (upper part of the Alemoa Member, Santa Maria Formation), providing new information on those small-sized animals. The studied footprints can be identified as *Rhynchosauroides retroversipes* isp. nov. *Rhynchosauroides* isp., *Rhynchosauroides?* isp. and drag marks produced by swimming animals of lacertoid affinity. The preservation of the footprints was influenced by the the height of the water level during its production and by the subsequent subaerial exposition. The trackmaker of *Rhynchosauroides retroversipes* isp. nov. corresponds to a lacertoid quadruped tetrapod with primitive autopodia, sprawling gait and possibly a long tail; the pes was directed posterior and laterally. Perhaps, the trackmaker would correspond to a climbing animal, with adaptations that include curved claws and reversion of the pes. On the ground this animal would have a slow, lumbering

locomotion, although it could attain higher speeds over short distances in biped position. These footprints can be attributed to lacertoid animals, possibly sphenodontids, whose skeletons are encountered in the Caturrita Formation, that overlies the Santa Maria Formation.

1 LACERTOID FOOTPRINTS FROM THE UPPER TRIASSIC (SANTA MARIA  
2 FORMATION) OF SOUTHERN BRAZIL

3 Rafael Costa da Silva <sup>a,\*</sup>, Jorge Ferigolo <sup>b</sup>, Ismar de Souza Carvalho <sup>a</sup>, Antonio Carlos  
4 Sequeira Fernandes <sup>c</sup>

5 <sup>a</sup> CCMN, IGEO, Departamento de Geologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Cidade Universitária, Ilha do Fundão,  
6 Av. Athos da Silveira Ramos, 274, Bloco G, 21910-200, Rio de Janeiro, RJ, Brazil

7 <sup>b</sup> Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Av. Dr. S. França, 1427, 90690-000, Porto  
8 Alegre, RS, Brazil

9 <sup>c</sup> Museu Nacional/UFRJ, Quinta da Boa Vista, São Cristóvão, 20940-040, Rio de Janeiro, RJ, Brazil

10 \*Corresponding author; Fax: +55-21-2568-1352

11 E-mail address: [paleoicno@yahoo.com.br](mailto:paleoicno@yahoo.com.br) (R.C. Silva).

12  
13 **Abstract**

14  
15 The Triassic of Southern Brazil is well-known for its rich tetrapod body fossils. However,  
16 trace fossils such as tetrapod trackways and trails were discovered only recently from the  
17 Predebon outcrop (upper part of the Alemoa Member, Santa Maria Formation), providing new  
18 information on small-sized animals. The trackways can be identified as *Rhynchosauroides*  
19 *retroversipes* isp. nov., *Rhynchosauroides* isp., *Rhynchosauroides?* isp. and drag marks  
20 produced by swimming animals of lacertoid affinity. The preservation of the tracks and  
21 trackways was influenced by the water level while they were being made and subsequent  
22 subaerial exposure. The trackmaker of *Rhynchosauroides retroversipes* isp. nov. corresponds  
23 to a lacertoid quadruped tetrapod with primitive autopodia, a sprawling gait and possibly a  
24 long tail, whilst the pes was directed postero-laterally. The trackmaker may have been a  
25 climbing animal, with adaptations that include curved claws and reversion of the pes. On the  
26 ground this animal would have had a slow, lumbering locomotion, although it could attain  
27 higher speeds over short distances using a bipedal gait. These trackways can be attributed to

1 lacertoid reptiles, possibly sphenodontids, whose skeletons are encountered in the Caturrita  
2 Formation, which overlies the Santa Maria Formation.

3 *Keywords:* *Rhynchosauroides retroversipes* isp. nov.; lacertoid footprints; swimming traces;  
4 Parana Basin; Triassic

5

## 6 **1. Introduction**

7

8           The Triassic strata of southern Brazil are widely known for their abundant tetrapod  
9 body fossils, represented by a large number of skeletons. However, fossil tracks and  
10 trackways were discovered only recently. In the Santa Maria Formation, preliminary track  
11 identifications have included lacertoid, theromorphoid and dinosauroid footprints (Silva *et al.*,  
12 2005a, 2005b, 2007), although they were only recently described formally. This work deals  
13 with the description of the lacertoid trackways of the Santa Maria Formation (Late Triassic,  
14 Paraná Basin, Rio Grande do Sul State) and the analysis of conditions that permitted their  
15 preservation, as well as the description of morphological, biomechanical and behavioural  
16 characters of the trackmakers and their palaeoenvironmental relationships.

17           The tetrapod palaeofauna of the Triassic of southern Brazil is mainly represented by  
18 a variety of large animals including temnosponyls, rhynchosaurs, pseudosuchians, dinosaurs,  
19 cynodonts, dicynodonts, together with smaller animals such as procolophonids and  
20 sphenodonts (Barberena and Dornelles, 2000; Bonaparte *et al.*, 1999; Dias and Dias-da-Silva,  
21 2000; Kischlat, 2000; Langer *et al.*, 1999; Langer and Lavina, 2000; Langer and Schultz,  
22 2000; Schwanke and Araújo-Barberena, 2000; Ferigolo, 2000). Most of these animals are  
23 medium to large in size, except from a few cynodonts, procolophonids and sphenodonts. In  
24 contrast, the tracks and trackways described herein were produced by small-sized animals,  
25 and their study will therefore be an important contribution to expanding the current  
26 knowledge on Santa Maria tetrapod assemblages. The texture of the rock also allowed the

1 preservation of morphological details in the tracks and trackways that are of great value for  
2 the identification of the trackmakers and a better understanding of the palaeoenvironmental  
3 conditions.

## 4 5 **2. Material and Methods**

6  
7 The material consists of 16 rock samples containing tracks and trackways of  
8 tetrapods from the Santa Maria Formation. They were collected between 2002 and 2006 by J.  
9 Ferigolo and R.C. Silva and are housed in the palaeontological collection of the Museu de  
10 Ciências Naturais (MCN), Fundação Zoobotânica de Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Rio  
11 Grande do Sul State, southern Brazil. This material originates from the lenticular sandstone  
12 layers at the Predebon Outcrop, located in the municipality of São João do Polêsine, Rio  
13 Grande do Sul (Fig. 1). Expeditions were conducted in collaboration with the CPRM  
14 (Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais – Geological Survey of Brazil).

15 The specimens were prepared by mechanical processes under the stereomicroscope.  
16 The samples were impregnated with Paraloid solution in acetone to harden and waterproof the  
17 rock. Flexible casts in silicone rubber and replicas in epoxy resin of several samples were  
18 manufactured following the techniques of Raup and Stanley (1971). The casts are housed in  
19 the palaeontological collection of the Instituto de Geociências, Departamento de Geologia,  
20 Universidade Federal do Rio de Janeiro. Interpretative drawings were made, using the  
21 computer program Corel Draw v. 12, following examination of original specimens, casts in  
22 silicone, replicas and photographs. The institutional acronym for the Museu de Ciências  
23 Naturais is MCN. PIC denotes the Palaeontology-Ichnology collection. These abbreviations  
24 prefix each sample and footprint number.

25 Trackway parameters were measured using the computer program ImageJ (Abramoff  
26 et al., 2004). Parameters of the footprints were not measured due to the presence of drag

1 marks, which made it impossible to establish the true dimensions of the digits. Samples  
2 MCN-PIC.001, MCN-PIC.002, MCN-PIC.003 and MCN-PIC.004 were measured, whilst the  
3 other trackways were too irregular to yield adequate measurements.

### 4 5 **3. Geological Setting**

6  
7 The Paraná Basin is a large intracratonic basin and contains sedimentary and igneous  
8 rocks that formed between the Late Ordovician and the Early Cretaceous (Milani et al., 1994;  
9 Schneider et al., 1974). It is geographically distributed from the central-western region of  
10 Brazil southwards to Argentina and Uruguay and westwards to Paraguay, covering about  
11 1,600,000 km<sup>2</sup>. The basin overlies the crystalline basement and is one of the world's largest  
12 intracratonic basins. Fluvial-aeolian deposits associated with shallow and small lakes  
13 developed during the Triassic in the southern part of the basin. An important biocoenosis  
14 Triassic was present at this time, and its record is associated with rocks of the Rosário do Sul  
15 Group (e.g. Scherer et al., 2000). Following this, the fragmentation of Gondwana caused the  
16 elevation of parts of the basin, which produced an erosive stage that continued until the  
17 middle of the Jurassic (Milani et al., 1994). The Rosário do Sul Group is divided into the  
18 Sanga do Cabral, Santa Maria and Caturrita formations (sensu Andreis et al., 1980), all  
19 confined to Rio Grande do Sul State, Brazil (Fig. 2).

20 The Santa Maria Formation was deposited in a continental fluvial-lacustrine system  
21 (Faccini, 1989; Zerfass et al., 2003; Da-Rosa, 2005) and is divided into the Passo das Tropas  
22 and Alemoa members (Andreis et al., 1980). The basal Passo das Tropas Member consists of  
23 conglomerates and coarse sandstones that were deposited in a braided fluvial system (Faccini,  
24 1989; Zerfass et al., 2003). The upper Alemoa Member is characterized by massive or finely-  
25 laminated, reddish, calciferous nodule-rich mudstones, intercalated with siltstones and fine  
26 sandstones, levels of calcrete and paleosols (Faccini, 1989; Zerfass et al., 2003; Da-Rosa,

1 2005). At the top of this member, the mudstones are intercalated with tabular and lenticular,  
2 fine to medium, whitish intraclast-rich sandstones with horizontal laminae and climbing  
3 ripples. These deposits are part of the Gondwana II Supersequence, which is temporally  
4 located between the Middle and the Late Triassic (Milani, 2002). The ages attributed to the  
5 Santa Maria and Caturrita formations are generally based on vertebrate biostratigraphy and  
6 are controversial, because the outcrops are discontinuous and few expose more than a few  
7 metres of section. According to Scherer et al. (2000) and Rubert and Schultz (2004), the Santa  
8 Maria Formation and the Caturrita Formation correspond to the Ladinian-Lower Norian  
9 Sequence (Fig. 2). However, Lucas (1998; 2001) and Lucas and Heckert (2002) have  
10 considered the upper part of the Alemoa Member and Caturrita Formation as Carnian.  
11 According to Langer (2005), the upper part of the Alemoa Member and the base of the  
12 Caturrita Formation can be tentatively correlated with the Ischigualasto Formation (Carnian)  
13 in Argentina, but some faunal associations of the Caturrita Formation appear to correspond to  
14 the post-Ischigualastian, perhaps Norian. The general consensus is that the upper Alemoa  
15 Member corresponds to the Carnian.

16

### 17 *3.1. Description of the Predebon Outcrop*

18

19 The Predebon outcrop is approximately 6 metres thick and extends for around 100  
20 metres (Fig. 3A and 3B). The studied section corresponds to the upper part of the Alemoa  
21 Member of the Santa Maria Formation, and is close to the contact with the Caturrita  
22 Formation (Fig. 2). It can be divided into four distinct lithofacies: reddish massive mudstone  
23 containing calciferous nodules and fossils of Rhynchosauria (Facies 1); fine reddish or  
24 whitish tabular sandstone with small scale cross-bedding, calciferous nodules at the top of the  
25 layer and invertebrate trace fossils, mostly *Skolithos* isp. (Facies 2); fine, reddish, tabular,  
26 massive sandstone, with horizontal laminae in the upper parts and a high degree of



1 **Type ichnospecies** – *Rhynchosauroides rectipes* Maidwell, 1911.

2

3 *Rhynchosauroides retroversipes* isp. nov.

4

5 **Material** – MCN-PIC.001/1-11 (Fig. 4A), MCN-PIC.002/1-10 (Fig. 4B), MCN-PIC.003/1-15  
6 (Fig. 5A), MCN-PIC.004/1-14 (Fig. 5B), MCN-PIC.005/1-5 (Fig. 6A), MCN-PIC.006/1-35  
7 (Fig. 6B), MCN-PIC.025/1-7, tracks and trackways preserved in concave epirelief (upper  
8 surface).

9 **Holotype** – MCN-PIC.002/1-10, trackway in concave epirelief.

10 **Paratypes** – MCN-PIC.001/1-11, MCN-PIC.003/1-15, MCN-PIC.004/1-14, MCN.PIC-  
11 005/1-5, trackways in concave epirelief.

12 **Etymology** – specific name *retroversipes*, from Latin, pes turned back.

13 **Diagnosis** – *Rhynchosauroides retroversipes* isp. nov. is distinguished from all the other  
14 species of *Rhynchosauroides* by the following combination of characters: trackways with  
15 pentadactyl tracks; pedal digit imprints increase in length from I to IV, but not in the manus;  
16 typical manus-pes sets are absent, with the pes and manus tracks on the same side of the  
17 trackway being similarly spaced; the axis of the pes tracks is turned lateroposteriorly; the pes  
18 tracks occur laterally to the concave segments of the curved tail drag marks, whilst the manus  
19 tracks occur laterally to the convex segments of the curved tail drag marks.

20 *Rhynchosauroides retroversipes* isp. nov. differs from *R. tirolicus* Abel, 1926 in the anterior  
21 position of the manus in the manus-pes set (Avanzini and Renesto, 2002). It also differs from  
22 *R. peabodyi* Faber, 1958, *R. moenkopiensis* Haubold, 1971 and *R. schocharthi* Rühle von  
23 Liliestern, 1939, which have a greatly lengthened palm or sole imprint. *Rhynchosauroides*  
24 *retroversipes* isp. nov. further differs from *R. tirolicus* Abel, 1926, as well as *R. articeps*  
25 (Owen, 1842), *R. franconicus* Heller, 1956, *R. hyperbates* Baird, 1957, *R. petri* Demathieu,  
26 1966, *R. bornemanni* Haubold, 1966, *R. pusillus* Haubold, 1966, *R. sphaerodactylus*

1 Demathieu, 1971 and *R. virgiliae* Demathieu, Ramos and Sopeña, 1978, in minor dimensions  
2 and the position of the manus and pes in the set. In *R. santanderensis* Demathieu and  
3 Omeñaca, 1976, *R. brunswickii* (Ryan and Willard, 1947) and *R. pallinii* Conti, Leonardi,  
4 Mariotti and Nicosia, 1977, digit imprint V is oriented latero-posteriorly or at a right angle  
5 with relative to digit imprint IV, and thus differ from *R. retroversipes* isp. nov.

6 **Description** – The tracks are preserved in concave epirelief and form indicating and  
7 alternating walking gait in which the left manus is opposite the right pes and vice-versa (Fig.  
8 7). The trackways are associated with a strongly marked, continuous sinuous medial  
9 impression, consisting of a central furrow and elevated lateral edges. The pes tracks are  
10 pentadactyl, ectaxonic, digitigrade to semiplantigrade, and the digit imprints increase  
11 progressively in length from I to IV. Digit imprint V is smaller than digit imprint IV and they  
12 are separated by a large degree of interdigital divergence. The hypicies are acute. The axis of  
13 the track is oriented latero-posteriorly, being oblique to the metapodium-phalangeal axis,  
14 which is oriented parallel to the axis of the trackway. The tracks frequently preserve a broad,  
15 proximal drag mark, directed antero-medially, and preserved in concave epirelief, whilst an  
16 elongated anterior projection produced by the crawling action of the autopodia is preserved in  
17 convex epirelief. The distal extremities of digit imprints I to IV are curved latero-anteriorly.  
18 These tracks occur laterally to the concave parts of the curved tail trace. The manus tracks are  
19 pentadactyl, but generally only the three central digit imprints are preserved. These tracks  
20 demonstrate a pronounced variation in preservation, varying from semipalmigrade to  
21 digitigrade, mesaxonic to ectaxonic and occur laterally to the convex curved tail trace. The  
22 digit imprints are long, slender, similar in length and the hypicies are acute. The axis of these  
23 tracks is oriented approximately parallel to the axis of the trackway. The angle between the  
24 digit imprints IV and V is quite variable and in some cases (MCN-PIC.002/3-4, MCN-  
25 PIC.001/10) digit imprint V is oriented posteriorly. Both the pes and the manus tracks have  
26 long, pointed digit imprints and frequently curved distal extremities. It is not possible to

1 distinguish imprints of the phalangeal and plantar (or palmar) sole pads. The measured  
2 parameters of the trackways are presented in Table 1.

3 **Discussion** – Several ichnogenera attributed to lacertoid reptiles are known in the fossil  
4 record, mostly from the Permian-Triassic interval. The most representative is  
5 *Rhynchosauroides* Maidwell, 1911, due to the large number of constituent ichnospecies and  
6 their wide geographic and temporal distribution. Amongst the several known ichnogenera  
7 attributed to lacertoid reptiles, the studied footprints can be identified as *Rhynchosauroides*  
8 due to the presence of tracks with digit imprints that progressively increase in length from I to  
9 IV, have a smaller digit imprint V that is oriented antero-laterally and separated from the  
10 others by a larger interdigital angle, whilst the manus and pes tracks are different sizes. A  
11 further ichnogenus attributed to lacertoid reptiles, *Varanopus* (Moodie, 1929), has large  
12 interdigital angles, particularly between digit imprints IV and V, which distinguishes it from  
13 the analysed material. This material also differs in a similar fashion from the ichnogenus  
14 *Dromopus* Marsh, 1894, which has long and sinuous digit imprints with a strong increase in  
15 their length and a narrow and lengthened sole imprint, and ichnogenus *Phalangichnus*  
16 Schmidt, 1959, which has manus tracks where digit imprint V is opposed to III, whilst the  
17 manus track is anterior and medial to the pes track and the digit imprints show a strong  
18 increase in length. They differ also from *Procolophonichnium* Nopcsa, 1923, which exhibits  
19 broader and shorter digit imprints, a proportionally larger sole imprint and an evident increase  
20 of digit imprint length, with digit imprint III approximately equal in length to digit imprint IV  
21 (e.g. Holst et al., 1970; Diedrich, 2000; Diedrich, 2002). *Rhynchosauroides retroversipes* isp.  
22 nov. also shows some similarities with the specimen of *Lunichnium rotteroidium* Walter,  
23 1983 described by Minter and Braddy (2006, pp. 1137–1138), such as the presence of a  
24 slightly sinuous medial impression and drag marks produced during the movement of the  
25 autopodia, but it differs in the presence of clearly defined manus and pes tracks with well  
26 preserved digit imprints. *Lunichnium* is considered a swimming trace produced by a

1 temnospondyl amphibian, and this particular specimen corresponds to a part walking, part  
2 swimming trackway produced in shallow water (Minter and Braddy, 2006).

3  
4 *Rhynchosauroides* isp.

5  
6 **Material** – MCN-PIC.015/1-8 (Fig. 10B), trackway preserved in concave epirelief.

7 **Description** – The trackways have alternate symmetry and the tracks are preserved in  
8 concave epirelief with two to five digit imprints. The tracks were originally pentadactyl,  
9 asymmetrical, ectaxonic and digitigrade with a progressive increase in the length of digit  
10 imprints from I to IV, which are slightly curved medially. Digit imprint IV is prevalent, whilst  
11 digit imprint V is smaller, is separated from the others by a larger interdigital angle, and is  
12 laterally curved. Digit imprint I is only preserved in track MCN-PIC.015/4. All digit imprints  
13 have acute extremities. There is no clear morphological distinction between the manus and  
14 pes tracks, except for the size, the pes track being larger than that of the manus. The axis of  
15 the tracks is oriented parallel to the axis of the trackway. Two of the tracks (MCN-PIC.015/5  
16 and 7) show a small proximal, posterior elevation in the shape of a half moon. Tracks MCN-  
17 PIC.015/2, 5, 7 and 8 preserve a divergent interdigital angle. Medial impressions and imprints  
18 of the phalangeal and plantar (or palmar) sole pads are absent. In the manus-pes sets the  
19 manus track is situated anteriorly to the pes track, with a slight overlap, and the longitudinal  
20 axes of the two tracks are approximately parallel. The trackway shows an alternating pattern  
21 with preferential preservation of the pes track.

22 **Discussion** – These trackways can be identified as *Rhynchosauroides*, mainly due to the  
23 presence of digit imprints that progressively increase in length from I to IV, a smaller digit  
24 imprint V that is oriented antero-laterally, and manus and pes tracks of different sizes.

25 *Rhynchosauroides* isp. is larger than *Rhynchosauroides retroversipes* isp. nov. and also differs  
26 in the absence of the characteristic rotation of the pes track, with the axis of the tracks

1 oriented parallel to the axis of the trackway. The distances between the digit imprints are also  
2 greater and the manus and pes tracks in a manus-pes set are closer together. These tracks also  
3 preserve characters indicative of both subaqueous and terrestrial production, which precludes  
4 their identification to an ichnospecific level. Other records of *Rhynchosauroides* in South  
5 America occur in the Permian of southern Brazil (Leonardi et al., 2002) and in the Triassic of  
6 Argentina (Melchor and Valais, 2006).

7

8 *Rhynchosauroides? isp.*

9

10 **Material** – MCN-PIC.007/1-16 (Fig. 8A), MCN-PIC.012/1-7 (Fig. 8B), MCN-PIC.013/1-6  
11 (Fig. 8C), MCN-PIC.024/1-6, trackways preserved in concave epirelief with mudcracks.

12 **Description** – The tracks are pentadactyl, ectaxonic, semiplantigrade to digitigrade, with claw  
13 imprints and acute hypices. The digit imprints are frequently curved medially and their length  
14 increases progressively from I to IV. Digit imprint V is smaller than digit imprint IV and is  
15 separated from it by a larger degree of interdigital divergence. Imprints of the sole are half  
16 moon-shaped and are preserved in convex epirelief with a posterior concavity, and may  
17 preserve imprints of tubercles and striations that are directed antero-posteriorly. Sample  
18 MCN-PIC.007 preserves sixteen chaotically distributed tracks (although they seem to have a  
19 preferential orientation) associated with mudcracks that occur preferentially around the tracks,  
20 and cross cut them in some cases (MCN-PIC.007/5, 8, 10, 12 and 13). The tracks MCN-  
21 PIC.007/1-16 preserve four to five curved digit imprints and are associated with a small  
22 medial impression. The tracks MCN-PIC.007/5, 14, 15 and 16 preserve portions of the sole in  
23 convex epirelief, whilst MCN-PIC.007/4 preserves portions of the sole and the inner part of  
24 the digits in convex epirelief. Specimen MCN-PIC.012 preserves seven tracks with narrow  
25 and lightly elongated digit imprints, probably constituting two trackways with a disordered  
26 pattern. The imprints of the palm/sole are half moon-shaped and are preserved in convex

1 epirelief with a posterior concavity. The tracks MCN-PIC.012/2, 3, 4 and 6 preserve imprints  
2 of tubercles and striations that are directed antero-posteriorly. It is not possible to determine  
3 the pattern of gait with certainty. These tracks are associated with a possible lightly sinuous  
4 medial impression and mudcracks are absent. The sample MCN-PIC.013 consists of six tracks  
5 associated with mudcracks. The preservation of these tracks is poor and few characteristics  
6 are observable. The tracks preserve three to five digit imprints. Tracks MCN-PIC.013/1, 2  
7 and 3 preserve a small posterior elevation. The tracks MCN-PIC.013/1, 3 and 5 preserve a  
8 slight increase in the length of digit imprints from I or II to IV, whilst the digit imprint V is  
9 separated from the others. In the other tracks of the sample, the digit imprints are similar in  
10 length. It is not possible to distinguish the pattern of the gait. MCN-PIC.024 consists of six  
11 tracks with acute claw imprints and hypices, constituting a probable quadruped track. Tracks  
12 MCN-PIC.024/2 and 6 preserve only digit imprints II to V, with a slight increase in the digital  
13 imprint length from II to IV, whilst digit imprint V is separated from the others by a higher  
14 interdigital angle. MCN-PIC.024/4-5 consist of tracks with four digit imprints preserved that  
15 are symmetrical in form without evident increase in length. The tracks MCN-PIC.024/1 and 3  
16 consist of only portions of digit imprints.

17 **Discussion** – The presence of mudcracks cross cutting some tracks in sample MCN-PIC.007  
18 demonstrates that desiccation occurred after their production. The track MCN-PIC.013/2  
19 preserves drag marks of the claws produced by the tractive movement of the autopodia  
20 during the locomotion of the animal. The tubercle imprints and striations found in tracks  
21 MCN-PIC.012/2, 3, 4 and 6 are oriented antero-posteriorly and resemble the pattern of  
22 striations described by Gatesy (2001) in dinosaur footprints from Late Triassic that have been  
23 interpreted as skin impressions and drag marks of scales. These striations occur in the  
24 direction of the movement of autopodia. In tracks, impressions of the skin are more  
25 commonly preserved in the form of rugose textures (Avanzini, 2000). The tracks analyzed in  
26 this study are small in size, and are unlikely to preserve impressions of the skin, but the

1 striations and tubercle imprints may represent drag marks of the scales, or more probably the  
2 cushions of the palm or sole, produced during the locomotion of the animal. The absence of a  
3 characteristic pattern of tracks makes identification difficult. The presence of some tracks  
4 with digit imprints that increase in length, claw imprints and acute hypices suggests that they  
5 are similar to the ichnogenus *Rhynchosauroides*, although these tracks are smaller than  
6 *Rhynchosauroides* isp. and do not demonstrate the typical reversion of the pes track as in  
7 *Rhynchosauroides retroversipes* isp. nov. The absence of this character in other tracks may be  
8 product of the preservational variation.

9

#### 10 Drag marks of autopodia

11

12 **Material** – MCN-PIC.008/1-7 (Fig. 9A), MCN-PIC.010 (Fig. 9C), MCN-PIC.011 (Fig. 10A),  
13 traces preserved in concave epirelief; MCN-PIC.009/1-9 (Fig. 9B), traces preserved in convex  
14 hyporelief.

15 **Description** – These traces may be isolated or occur in groups of two to four, that are parallel.  
16 They may be sinuous and elongate (MCN-PIC.009). They are V-shaped in transverse section.  
17 Some groups of traces may describe a curve resembling an arch, with the traces on the inside  
18 of the curve being more strongly curved (MCN-PIC.008/2, MCN-PIC.011). Several traces are  
19 quite thin and short, consist of two or three imprints (MCN-PIC.008/3, 4, 5, 6). Several  
20 parallel and anastomosed traces occur in sample MCN-PIC.010; three of which are elongated,  
21 rectilinear and parallel, with Y-shaped bifurcation in two of them and also in a fourth, smaller,  
22 trace. MCN-PIC.011 preserves two elongated, curved and approximately parallel traces,  
23 together with a third trace that is shorter but also parallel to the others. The central of these  
24 traces has a small rounded mark with an elevated posterior margin and there is a further  
25 rounded mark between the central trace and the shorter trace. The three traces have elevated  
26 posterior margins and deepen from the anterior part to the posterior of the trace. Isolated

1 tracks that resemble those of the pes (MCN-PIC.009/2, MCN-PIC.010/1) and manus (MCN-  
2 PIC.009/4) of *Rhynchosauroides retroversipes* isp. nov. are also present.

3 **Discussion** – The presence of isolated tracks of *Rhynchosauroides retroversipes* isp. nov.  
4 suggests that the drag marks of autopodia correspond to behavioural or preservational  
5 variations of this ichnotaxon, produced by the paddling action of autopodia. The subaqueous  
6 traces and tracks studied by McAllister (1989) and McAllister and Kirby (1998) demonstrate  
7 similar variations and characteristics such as excessively variable trace lengths compared to  
8 the widths of the traces and traces with unusual configurations. The parallel oriented and  
9 anastomosed traces in sample MCN-PIC.010 show some similarities with the ichnogenus  
10 *Undichna* Anderson, 1976 (e.g. Minter and Braddy, 2006), but the sample is too small to  
11 make this identification possible with certainty. The studied material also resembles the  
12 ichnogenus *Lunichnium* Walter, 1983 in the presence of discontinuous and paired curvilinear  
13 imprints, but differs because there is no regular pattern or bifurcated imprints. Swimming  
14 traces, which were attributed to crocodiles, were also described by Foster and Lockley (1997)  
15 as *Hatcherichnus* and consist of irregular toe scratch marks and tail traces, but they are much  
16 larger than the material described herein.

17

## 18 **5. Discussion**

19

### 20 *5.1. Preservation of the tracks*

21

22 Several features associated with the tracks allow us to deduce the plasticity of the  
23 sediment and the water depth in which they were produced, together with factors that  
24 permitted their preservation. Some of these features, such as a reduction in the number of  
25 preserved digit imprints and digitigrady, are typical of undertracks. However, many of the  
26 studied tracks (MCN-PIC.001, MCN-PIC.003, MCN-PIC.004, MCN-PIC.005, MCN-

1 PIC.006, MCN-PIC.009, MCN-PIC.011 and MCN-PIC.015) have displacement rims  
2 preserved in convex epirelief, and these were produced during the movement of the autopodia  
3 over the substrate. These structures are not preserved in undertracks because they are not  
4 produced by weight or disruption of the substrate, and consequently do not affect sediment  
5 levels below the surface. These tracks therefore do not represent undertracks. The presence of  
6 sinuous medial impressions, produced by dragging of the tail, provides further evidence that  
7 the surfaces with tracks correspond to the original surface of track production (Swanson and  
8 Carlson, 2002; Milàn and Bromley, 2006). Samples MCN-PIC.008 and MCN-PIC.010 do not  
9 show such evidence and consequently may represent undertracks produced by disruption of  
10 the surface during swimming.

11           The pes tracks of *Rhynchosauroides retroversipes* isp. nov. also preserve a proximal,  
12 anterior progression mark produced during the withdrawal movement and typical latero-  
13 posterior rotation of the pes. The presence of drag marks associated with displacement rims  
14 (MCN-PIC.001, MCN-PIC.003, MCN-PIC.004, MCN-PIC.005, MCN-PIC.006) may indicate  
15 a greater degree of plasticity and water content of the sediment at the time of track production  
16 compared to those samples without these features (MCN-PIC.002, MCN-PIC.024). The  
17 preservation of the manus tracks is also related to the plasticity of the sediment and those with  
18 the largest number of preserved characters occur in sample MCN-PIC.002. The other samples  
19 demonstrate a greater degree of morphological variation in the manus tracks, exceeding drag  
20 marks and plastic deformation features associated with the tracks. A similar kind of  
21 preservation occurs in samples MCN-PIC.012, MCN-PIC.013 and MCN-PIC.024.

22           A moderate degree of sediment plasticity (and possibly a thin sheet of water) appears  
23 to have been present during the production of the tracks in sample MCN-PIC.006, many of  
24 which are deformed and have a displacement rim, whilst the tail drag marks are discontinuous  
25 and the trackways quite irregular. The surface is partially affected by mudcracks, which  
26 demonstrates that there was limited subaerial exposure before the burial.

1           Sample MCN-PIC.005 is attributable to *Rhynchosauroides retroversipes* isp. nov.,  
2 although only the pes tracks, associated to an intermittent medial impression produced by the  
3 tail, are preserved. This trackway appears to be an artefact produced by a swimming animal,  
4 with the legs driving the body, and the tail accidentally touching the bottom. Alternatively it  
5 could be the result of undertracking, with the pes and the tail penetrating the substrate to a  
6 greater depth than the manus. However, the tail would probably not penetrate a plastic  
7 sediment more than the manus which suggests that they are not undertracks. Swanson and  
8 Carlson (2002) described swimming tracks produced in shallow water, but they do not  
9 preserve drag marks of the tail. Another hypothesis is that the trackway indicates a bipedal  
10 gait representing a higher velocity than during quadrupedal progression with the tail touching  
11 the ground. A number of lines of evidence support this hypothesis. The tracks in this sample  
12 are more deeply impressed than in the other samples and the relative values of the trackway  
13 parameters are greater than the mean relative values of the other trackways. For example, the  
14 stride is almost the double (ID=2.88 cm; PA=77.15 cm; OP=3.76 cm; LP=2.20 cm; LS=4.59  
15 cm, abbreviations from Table 1), which implies a greater speed (see for instance Irschick and  
16 Jayne, 1999). The tracks are also digitigrade, without a large crawling mark corresponding to  
17 the sole, and Irschick and Jayne (1999) observed that lizards running at high speed with a  
18 bipedal gait have a tendency to show digitigrady. The presence of mudcracks covering the  
19 sample surface suggests moderate subaerial exposure and consequently only a very thin water  
20 sheet would be inferred at the time of imprint.

21           Samples MCN-PIC.015, MCN-PIC.009, MCN-PIC.010, MCN-PIC.008 and MCN-  
22 PIC.011 all demonstrate characteristics that McAllister (1989) and McAllister and Kirby  
23 (1998) used in other instances for the recognition of tracks produced subaqueously, such as:  
24 reflexion of the digit imprints, the depth of the track corresponding to arc of digit imprints,  
25 elongation of tracks, posterior overhang, imprints of distal digits, track lengths excessively  
26 variable compared to widths, and trackways with unexpected configurations. The digit drag

1 marks present in these samples can therefore be interpreted as traces produced by a swimming  
2 animal in deeper water in such a way that the autopodia touch the sediment surface whilst the  
3 body and the tail floated in the water. The presence of *Rhynchosauroides retroversipes* isp.  
4 nov. tracks in the samples MCN-PIC.009/2, MCN-PIC.010/1 and MCN-PIC.009/4 suggests  
5 that the drag marks were produced by the same trackmaker and represent a variation of that  
6 track type produced in a deeper water column. Drag marks similar to these, which were  
7 attributed to Mesosauridae (Sauropsida), are recorded by Sedor and Silva (2004) in Permian  
8 rocks of Brazil. Brand (1979, 1996) observed similar configurations of drag marks and tracks  
9 in experiments with modern salamanders.

10           The preservation of tracks in sample MCN-PIC.015 suggests the possibility of  
11 production in a greater water depth than in the former samples. The reduction of the number  
12 of digit imprints in some tracks, which is typical for tracks produced subaqueously, supports  
13 this hypothesis (Brand, 1996). The tracks in sample MCN.PIC-015/1-8 preserve  
14 characteristics suggesting production by traction, such as a posterior displacement rim  
15 produced by the movement of the animal (Brand, 1979) and well-preserved tracks reflecting  
16 the morphology of the autopodia. However, there are also features suggesting that the animal  
17 was swimming, such as distal elongation of the digit imprints due to dragging of the digits,  
18 particularly in track MCN-PIC.015/5. A medial impression produced by the tail is absent and  
19 the tail would be expected to float in deeper water, as has been observed by McAllister and  
20 Kirby (1998). Track MCN-PIC.015/9 represents a swimming trace. The largest imprint is  
21 medial with reference to the smallest, which can be inferred from the angle of inclination of  
22 the walls and the slight curvature of the imprints. The occurrence of two types of tracks  
23 (traction and swimming) on the same surface indicates that they were produced at different  
24 times and under at least three different conditions, which were, in temporal order: deep water  
25 (swimming), shallow water (traction), and subaerially exposed (mudcracks). A similar  
26 preservation occurs in the samples MCN-PIC.009 and MCN-PIC.010, where tracks produced

1 by traction (MCN-PIC.009/2,4; MCN-PIC.010/1) occur associated with drag marks produced  
2 by swimming (MCN-PIC.009/1,3,5) and longer traces, possibly tail drag marks, which are all  
3 distributed chaotically and are characteristic of subaqueous track production (Peabody, 1956;  
4 Brand, 1979).

5 Samples MCN-PIC.008 and MCN-PIC.011 consist of chaotically distributed digit  
6 drag marks, which indicate that the water only allowed the trackmaking animals to touch the  
7 bottom with the claws when swimming (Brand, 1996; McAllister and Kirby, 1998). The track  
8 MCN-PIC.008/2 comprises a longer external digit imprint compared to the internal digit  
9 imprint, which may be evidence of a lacertoid origin consistent with the typical increase of  
10 digit imprint length in this type of tracks. Mudcracks do not occur in these two samples,  
11 which suggests minimal, or a lack of, subaerial exposure. Generally, the tracks produced in  
12 deep water were subjected to minimal or no subaerial exposure.

13 The tracks and trackways from the Predebon outcrop were classified by Silva et al.  
14 (2007) into five different categories with reference to the water content of the substrate or  
15 water depth at the time of production prior to subaerial exposure (Fig. 11): (1) underwater  
16 tracks - only swimming traces with no mudcracks (MCN-PIC.008, MCN-PIC.011); (2) semi-  
17 aquatic tracks - prevalence of swimming traces but also show traction footprints without mud  
18 cracks (MCN-PIC.009, MCN-PIC.010); (3) semi-terrestrial tracks - prevalence of traction  
19 tracks, but also associated with swimming traces and drag marks, whilst mudcracks may be  
20 present (MCN-PIC.015); (4) wet substrate tracks - tracks forming irregular trackways, with  
21 intermittent tail drag marks and mudcracks partially covering the surface (MCN-PIC.001,  
22 MCN-PIC.003, MCN-PIC.004, MCN-PIC.005, MCN-PIC.006, MCN-PIC.012, MCN-  
23 PIC.013, MCN-PIC.024, MCN-PIC.025); (5) damp substrate tracks - tracks forming regular  
24 trackways, with continuous tail drag marks and mudcracks (MCN-PIC.002, MCN-PIC.007).  
25 Similar forms of preservation were described by Diedrich (2000, 2002).

1           In general, according to Silva et al. (2007), the underwater and semi-aquatic tracks  
2 could have been produced in the central parts of channels with greater water depths, whilst the  
3 other forms of track preservation may have formed closer to the margins and were subject to  
4 greater degrees of subaerial exposure (Fig. 12). Avanzini et al. (2005) described a similar  
5 pattern in trackways produced by turtles, but on a larger scale.

## 6 7 5.2. Considerations about the trackmakers

8  
9           The statistical analysis of *Rhynchosauroides retroversipes* isp. nov. (Table 1)  
10 revealed that the mean and median values are very close and therefore constitute good  
11 representations of the studied populations. The angular measurements (PA) of the trackways  
12 have greater coefficients of variability compared to the linear measurements (ID =  
13 intermanus/interpedes distance, OP = oblique pace, LS = length of stride). The pace (LP) and  
14 distance between the manus and pes (DMP) were exceptions and showed the greatest range of  
15 variation. The measurements regarding the pes tracks have a lower range of variation than  
16 those of the manus tracks. The large degree of preservational variation encountered in the  
17 samples that were not measured is characteristic of subaqueously produced tracks (Brand,  
18 1979).

19           The morphological and statistical analysis of the trackways enables some  
20 morphological aspects of the trackmaker to be determined. *Rhynchosauroides retroversipes*  
21 isp. nov. can be attributed to a lacertoid reptile with autopodia resembling the primitive  
22 condition of the amniotes, as is demonstrated by the increase of digit imprint lengths (I-IV) in  
23 the tracks, and pes tracks that are oriented postero-laterally. The morphology of the trackways  
24 indicate that the producer was a pentadactyl, semiplantigrade and semipalmigrade to  
25 digitigrade, quadruped, with a sprawling gait and a long tail that touched the ground during  
26 locomotion. The trackway evidence also indicates that the producer could attain high speeds

1 over short distances using a bipedal gait. The gleno-acetabular distance (GAD), calculated  
2 using the formula  $GAD = LS/2 + DMP$  (Leonardi, 1987; LS = length of stride, DMP =  
3 distance between manus and pes), is 2.8 cm. The total length of the body, is generally  
4 estimated to be twice the gleno-acetabular distance (McKeever, 1994), giving a value of 5.6  
5 cm, although it may have been slightly longer considering the difficulty of locomotion in a  
6 plastic sediment. According to Irschick and Jayne (1999), high speed locomotion using a  
7 bipedal gait is frequent in living lizards, particularly in those species that have a long tail,  
8 granting an equilibrium point near the pelvic girdle, although the tail generally remains raised  
9 during locomotion, thus avoiding interference with the posterior locomotory appendages. In  
10 contrast, the trackway evidence indicates that the producer of *Rhynchosauroides retroversipes*  
11 isp. nov. evidently dragged the tail over the ground when using a bipedal gait and was  
12 therefore less adapted to this kind of locomotion. These characteristics indicate that  
13 *Rhynchosauroides retroversipes* isp. nov. can be attributed to a lacertoid reptile. The producer  
14 of *Rhynchosauroides* isp. was larger than that of *Rhynchosauroides retroversipes* isp. nov.,  
15 but was also likely to be a lacertoid reptile with a quadrupedal sprawling gait, and  
16 pentadactyl, semiplantigrade and semipalmigrade to digitigrade autopodia. The ichnogenus  
17 *Rhynchosauroides* is traditionally attributed to the Rhynchocephalia (e.g. Peabody, 1948),  
18 although some authors consider that Prolacertiformes were more likely producers (Avanzini  
19 and Renesto, 2002). The only animals known from the Late Triassic of Brazil that would be  
20 able to produce tracks such as these are the Sphenodontia (Rhynchocephalia) (Ferigolo, 2000;  
21 Bonaparte and Sues, 2006).

22 Other notable characteristics in *Rhynchosauroides retroversipes* isp. nov. are the  
23 very long, slender and curved digit imprints that end in curved claw imprints, thus indicating  
24 that the autopodia were not well-adapted for efficient quadrupedal walking on the ground,  
25 which is evident from the low values of pace and stride (McKeever, 1994; Irschick and Jayne,  
26 1999; Spezzano Jr. and Jayne, 2004). Such characteristics occur in some living, poorly-

1 specialized, climbing lizards (Hildebrand, 1995; Higham, Davenport and Jayne, 2001;  
2 Higham and Jayne, 2004). A long tail is also characteristic of climbing animals and  
3 contributes to maintaining balance (Hildebrand, 1995). The producer of *Rhynchosauroides*  
4 *retroversipes* isp. nov. may therefore have had a climbing habit. According to Hildebrand  
5 (1995) most climbing animals that do not possess adhesive or prehensile structures utilize  
6 strong and curved claws, similar to those inferred for the producer of *Rhynchosauroides*  
7 *retroversipes* isp. nov., to grip the substrate. In plant stems or trunks of large diameter, this  
8 type of adaptation is more efficient than prehensile fingers. The reversion of the pes also  
9 represents an adaptation for maintaining a firm anchoring on vertical surfaces, such that the  
10 posterior claws can be pulled against the anterior claws (Hildebrand, 1995). A number of lines  
11 of evidence therefore indicate a climbing habit for the trackmaker, and these characteristics  
12 are unlikely to be present in an entirely terrestrial trackmaker. Reversion of the pes is known  
13 in several groups of mammals and lizards, and the inferred occurrence in the producer of  
14 *Rhynchosauroides retroversipes* isp. nov. could constitute one of the oldest records of this  
15 kind of adaptation for a climbing habit.

16           It is more difficult to establish the producer of the swimming traces, although there is  
17 some evidence that they may have been the same as those that produced *Rhynchosauroides*  
18 *retroversipes* isp. nov. and *Rhynchosauroides* isp. The measurements of the swimming traces  
19 are consistent with those of the tracks produced by traction. Samples MCN-PIC.009 and  
20 MCN-PIC.010 also preserve a combination of swimming traces and tracks produced by  
21 traction, the latter corresponding to the manus (MCN.PIC.009/1,4) and pes (MCN-PIC.009/2;  
22 MCN-PIC.010/1) of *Rhynchosauroides retroversipes* isp. nov. Swimming traces MCN-  
23 PIC.008/2 and MCN-PIC.015/9 also show lateral drag marks that are longer than the medial  
24 ones, indicating an increase in the length of the digits as found in lacertoid reptiles.

25           The succession consisting of the Alemoa Member (Santa Maria Formation) and  
26 Caturrita Formation can be divided into three temporal successive assemblages through time:

1 the Cenozoone of Therapsida, the Cenozoone of Rhynchosauria, and the *Jachaleria* Level  
2 (Schultz et al., 2000). The Predebon outcrop occurs in the Cenozoone of Rhynchosauria, where  
3 rhynchosauria occur in large proportion, along with cynodonts and dinosaurs. Sphenodonts are  
4 not present in the Santa Maria Formation, although they do occur in the overlying Caturrita  
5 Formation (Ferigolo, 2000). Some recorded specimens coincide approximately in size with  
6 the estimates for *Rhynchosauroides* isp. Considering the Alemoa-Caturrita sequence to be  
7 concordant and continuous, then the difference in age would be relatively small, possibly  
8 within the limits of the Carnian (Schultz *et al.*, 2000), and therefore attribution of the  
9 trackways from the Predebon outcrop to sphenodonts is not problematic.

10

## 11 **6. Conclusions**

12

- 13 1) Trackways from the Santa Maria Formation can be identified as *Rhynchosauroides*  
14 *retroversipes* isp. nov., *Rhynchosauroides* isp., *Rhynchosauroides?* isp. and drag marks  
15 interpreted as swimming traces of reptiles with lacertoid affinity;
- 16 2) The preservation of the tracks was influenced by the presence and depth of a water sheet  
17 during their production and by the subsequent subaerial exposure. The tracks produced in wet  
18 or damp substrates were the best-preserved;
- 19 3) The trackmaker of *Rhynchosauroides retroversipes* isp. nov. corresponds to quadrupedal  
20 lacertoid reptile with primitive autopodia, a sprawling gait, long tail, and a postero-laterally  
21 oriented pes. It most likely correspond to a climbing animal, with indications of adaptations  
22 for climbing that include curved claws and reversion of the pes. On the ground this animal  
23 would have a rather inefficient locomotion, although it could attain higher speeds over short  
24 distances using a bipedal gait;
- 25 4) All of the documented trackways, including *Rhynchosauroides retroversipes* isp. nov.,  
26 *Rhynchosauroides* isp., *Rhynchosauroides?* isp. and swimming traces, can be attributed to

1 lacertoid reptiles, possibly sphenodonts, whose skeletons are found in the Caturrita  
2 Formation, which overlies the Santa Maria Formation.

3

#### 4 **Acknowledgements**

5

6 Thanks go to: Ana Maria Ribeiro (Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio  
7 Grande do Sul) for access to the palaeontological collection and participation in field work; to  
8 Ricardo Negri for participation in field work; to Henrique Zerfass and CPRM (Companhia de  
9 Pesquisa de Recursos Minerais) for critical comments, elaboration of the stratigraphic section  
10 of the Predebon outcrop and support in field work concomitant with the geological mapping  
11 of the area by the aforementioned institution; to Giuseppe Leonardi for critical comments and  
12 suggestions for the name of the new taxon; to Cibele Schwanke (Universidade do Estado do  
13 Rio de Janeiro) and to Fernando A. Sedor (Universidade Federal do Paraná) for critical  
14 comments; to André de Meijner for translation of the original manuscript; to Renata Cunha  
15 for the artwork in the figure 7; to Nicholas Minter (University of Bristol), Spencer Lucas  
16 (New Mexico Museum of Natural History and Science), Rudolph Trouw (Universidade  
17 Federal do Rio de Janeiro) and Sankar Chatterjee (Museum of Texas Tech University) for the  
18 improvement of the English language; and Albino João Predebon, owner of the studied area.  
19 We also thank Martin Lockley (University of Colorado at Denver) who, at the request of the  
20 authors and journal editors, edited the revised draft for English fluency, without intervention  
21 to alter the content or scientific interpretation. Financial support was provided by CNPq  
22 (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, grant nº 305780/2006-9),  
23 FAPERJ (Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa no Estado do Rio de Janeiro)  
24 and CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior).

25

1 **References**

2

3 Abramoff, M.D., Magelhaes, P.J., Ram, S.J., 2004. Image Processing with ImageJ.

4 Biophotonics International 11(7), 36–42.

5 Andreis, R.R., Bossi, G.E., Montardo, D.K., 1980. O Grupo Rosário do Sul (Triássico) no Rio

6 Grande do Sul – Brasil. Anais do XXXI Congresso Brasileiro de Geologia. SBG,

7 Camboriú, 2, pp. 659–673.

8 Avanzini, M. 2000. *Synaptichnium* tracks with skin impressoins from the Anisian (Middle

9 Triassic) of the Southern Alps (Val di Non – Italy). Ichnos 7(4), 243–251.

10 Avanzini, M., Renesto, S., 2002. A review of *Rhynchosauroides* tyrolicus Abel, 1926

11 ichnospecies and some inferences on middle Triassic (Anisian-Ladinian)

12 *Rhynchosauroides* ichnogenus trackmaker. Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia

13 108(1), 51–66.

14 Avanzini, M., García-Ramos, J.C., Lires, J., Menegon, M., Piñuela, L., Fernández, L.A.,

15 2005. Turtle tracks from the Late Jurassic of Asturias, Spain. Acta Palaeontologica

16 Polonica 50(4), 743–755.

17 Barberena, M.C., Dornelles, J.E.F., 2000. Cynodontia. In: Holz, M., De Ros, L.F. (Eds.),

18 Paleontologia do Rio Grande do Sul. UFRGS/Instituto de Geociências - CIGO, Porto

19 Alegre, pp. 317–345.

20 Bonaparte, J. F., Ferigolo, J., Ribeiro, A.M., 1999. A New Early Late Triassic Saurischian

21 Dinosaur from Rio Grande do Sul State, Brazil. Proceedings of the Second Gondwanan

22 Dinosaur Symposium, Tokyo, National Science Museum Monographs 15, 89–109.

23 Bonaparte, J.F., Sues, H.D., 2006. A new species of *Clevosaurus* (Lepidosauria:

24 Rhynchocephalia) from the Upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. Palaeontology

25 49(4), 917–923.

- 1 Brand, L.R., 1979. Field and laboratory studies on the coconino sandstone (Permian)  
2 vertebrate footprints and their paleoecological implications. *Palaeogeography,*  
3 *Palaeoclimatology, Palaeoecology* 28, 25–38.
- 4 Brand, L.R., 1996. Variations in salamander trackways resulting from substrate differences.  
5 *Journal of Paleontology* 70(6), 1004–1010.
- 6 Da-Rosa, A.A.S., 2005. Paleoalterações em depósitos sedimentares de planícies aluviais do  
7 Triássico Médio a Superior do sul do Brasil: caracterização, análise estratigráfica e  
8 preservação fóssilífera. Ph.D. Thesis, Universidade do Vale do Rio dos Sinos, São  
9 Leopoldo, Brazil. 211 pp.
- 10 Dias, E.V., Dias-da-Silva, S., 2000. Os Anfíbios – os vertebrados iniciam a conquista do  
11 ambiente terrestre. In: Holz, M., De Ros, L.F. (Eds.), *Paleontologia do Rio Grande do*  
12 *Sul*. UFRGS/Instituto de Geociências - CIGO, Porto Alegre, pp. 176–193.
- 13 Diedrich, C., 2000. Neue Wirbeltierfährten aus dem Unteren Muschelkalk (Mitteltrias) des  
14 Osnabrücker Berglandes and Teutoburger Waldes (NW-Deutschland) und ihre  
15 stratigraphische und paläogeographische Bedeutung im Germanischen Becken. *Neues*  
16 *Jarbuch für Geologie und Paläontologie* 217(3), 369–395.
- 17 Diedrich, C., 2002. Vertebrate track bed stratigraphy at new megatrack sites in the Upper  
18 Wellenkalk Member and *orbicularis* Member (Muschelkalk, Middle Triassic) in  
19 carbonate tidal flat environments of the western Germanic Basin. *Palaeogeography,*  
20 *Palaeoclimatology, Palaeoecology* 183(3–4), 185–208.
- 21 Faccini, U.F., 1989. O Permo-Triássico do Rio Grande do Sul. Uma análise sob o ponto de  
22 vista das seqüências deposicionais. M.D. Thesis, Curso de Pós-Graduação em  
23 Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brazil. 121 pp.
- 24 Ferigolo, J., 2000. Esfenodontídeos do Neo-triássico/?Jurássico do Estado do Rio Grande do  
25 Sul, Brasil. In: Holz, M., De Ros, L.F. (Eds.), *Paleontologia do Rio Grande do Sul*.  
26 UFRGS/Instituto de Geociências - CIGO, Porto Alegre, pp. 236–245.

- 1 Fonseca, M.M., Scherer, C.M.S., 1998. The Meso and Late Triassic of Southbrazilian  
2 Gondwanaland: a process-oriented analysis and the fluvial deposits. *Hallesches*  
3 *Jahrbuchfur Geowissenschaften*, B(5), 51–52.
- 4 Foster, J.R., Lockley, M.G., 1997. Probable crocodylian tracks and traces from the Morrison  
5 Formation (Upper Jurassic) of eastern Utah. *Ichnos* 5, 121–129.
- 6 Gatesy, S.M. 2001. Skin impression of Triassic theropods as records of foot movement.  
7 *Bulletin Museum of Comparative Zoology* 156(1), 137–149.
- 8 Higham, T.E., Davenport, M.S., Jayne, B.C., 2001. Maneuvering in an arboreal habitat: the  
9 effects of turning angle on the locomotion of three sympatric ecomorphs of *Anolis* lizards.  
10 *Journal of Experimental Biology* 204, 4141–4155.
- 11 Higham, T.E., Jayne, B.C., 2004. Locomotion of lizards on inclines and perches: hindlimb  
12 kinematics of an arboreal specialist and a terrestrial generalist. *Journal of Experimental*  
13 *Biology* 207, 233–248.
- 14 Hildebrand, M., 1995. *Análise da estrutura dos vertebrados*. Atheneu, São Paulo. 700 pp.
- 15 Holst, H.K.H., Smit, J., Veenstra, E., 1970. Lacertoid footprints from the early Middle  
16 Triassic at Haarmühle, near Alstätte, W. Germany. *Proceedings of the Koninklijke*  
17 *Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Sect. B* 73(2), 157–165.
- 18 Irschick, D.J., Jayne, B.C., 1999. Comparative three-dimensional kinematics of the hindlimb  
19 for high-speed bipedal and quadrupedal locomotion of lizards. *Journal of Experimental*  
20 *Biology* 202, 1047–1065.
- 21 Kischlat, E.E., 2000. Tecodôncios: a aurora dos arcossauros no Triássico. In: Holz, M., De  
22 Ros, L.F. (Eds.), *Paleontologia do Rio Grande do Sul*. UFRGS/Instituto de Geociências -  
23 CIGO, Porto Alegre, pp. 273–316.
- 24 Langer, M.C., 2005. Studies on continental Late Triassic tetrapod biochronology. I. The type  
25 locality of *Saturnalia tupiniquim* and the faunal succession in south Brazil. *Journal of*  
26 *South American Earth Sciences* 19, 205–218.

- 1 Langer, M.C., Abdala, F., Richter, M., Benton, M., 1999. A sauropodomorph dinosaur from  
2 the Upper Triassic (Carnian) of southern Brazil. *Comptes Rendus de l'Academie des*  
3 *Sciences* 329, 511–517.
- 4 Langer, M.C., Lavina, E.L., 2000. Os amniotas do Neopermiano e Eotriássico da Bacia do  
5 Paraná – Répteis e “Répteis Mamaliformes”. In: Holz, M., De Ros, L.F. (Eds.),  
6 *Paleontologia do Rio Grande do Sul. UFRGS/Instituto de Geociências - CIGO, Porto*  
7 *Alegre*, pp. 210–235.
- 8 Langer, M.C., Schultz, C.L., 2000. Rincossauros – herbívoros cosmopolitas do Triássico. In:  
9 Holz, M., De Ros, L.F. (Eds.), *Paleontologia do Rio Grande do Sul. UFRGS/Instituto de*  
10 *Geociências - CIGO, Porto Alegre*, pp. 246–272.
- 11 Leonardi, G. (Ed.), 1987. *Glossary and manual of Tetrapod footprint Palaeoichnology.*  
12 *DNPM, Brasília*, 117 pp.
- 13 Leonardi, G., Sedor, F.A., Costa, R., 2002. Pegadas de répteis terrestres na Formação Rio do  
14 Rasto (Permiano Superior da Bacia do Paraná), Estado do Paraná, Brasil. *Arquivos do*  
15 *Museu Nacional* 60(3), 213–216.
- 16 Lucas, S.G., 1998. Global Triassic tetrapod biostratigraphy and biochronology.  
17 *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 143(4), 347–384.
- 18 Lucas, S.G., 2001. Age and correlation of Triassic tetrapod assemblages from Brazil.  
19 *Albertiana* 26, 13–20.
- 20 Lucas, S.G., Heckert, A.B., 2002. The *Hyperodapedon* Biochron, Late Triassic of Pangea.  
21 *Albertiana* 27, 30–38.
- 22 Mcallister, J.A., 1989. Dakota Formation tracks from Kansas: Implications for the recognition  
23 of tetrapod subaqueous traces. In: Gillette, D.D., Lockley, M.G. (Eds.), *Dinosaur tracks*  
24 *and traces. University Press, Cambridge*, pp. 343–348.

- 1 Mcallister, J.A., Kirby, J., 1998. An occurrence of reptile subaqueous traces in the Moenkopi  
2 Formation (Triassic) of Capitol Reef National Park, South Central Utah, USA. National  
3 Park Service, Technical Report 98/1, 45–49.
- 4 Mckeever, P.J., 1994. The behavioral and biostratigraphical significance and origin of  
5 vertebrate trackways from the Permian of Scotland. *Palaios* 9(5), 477–487.
- 6 Melchor, R.N., Valais, S., 2006. A review of Triassic tetrapod track assemblages from  
7 Argentina. *Palaeontology* 49(2), 355–379.
- 8 Milàn, J., Bromley, R.G., 2006. True tracks, undertracks and eroded tracks, experimental  
9 work with tetrapod tracks in laboratory and field. *Palaeogeography, Palaeoclimatology,*  
10 *Palaeoecology* 231(3-4), 253–264.
- 11 Milani, E.J., 2002. Geodinâmica fanerozóica do Gondwana sul-ocidental e a evolução  
12 geológica da Bacia do Paraná. In: Holz, M., De Ros, L.F. (Eds.), *Geologia do Rio Grande*  
13 *do Sul*. UFRGS/Instituto de Geociências - CIGO, Porto Alegre, pp. 275–302.
- 14 Milani, E.J., França, A.B., Schneider, R.L., 1994. Bacia do Paraná. *Boletim de Geociências*  
15 *da PETROBRÁS* 8(1), 69–82.
- 16 Minter, N.J., Braddy, S.J., 2006. The fish and amphibian swimming traces *Undichna* and  
17 *Lunichnium*, with examples from the Lower Permian of New Mexico, USA.  
18 *Palaeontology* 49(5), 1123–1142.
- 19 Peabody, F.E., 1948. Reptile and Amphibian trackways from the Lower Triassic Moenkopi  
20 Formation of Arizona and Utah. *University of California Bulletin of Geological Science*  
21 27(8), 295–468.
- 22 Peabody, F.E., 1956. Ichnites from the Triassic Moenkopi Formation of Arizona and Utah.  
23 *Journal of Paleontology* 30(3), 295–468.
- 24 Raup, D.M., Stanley, S.M., 1971. *Principles of Paleontology*.: W.H. Freeman and Company,  
25 San Francisco. 388 pp.

- 1 Rubert, R.R., Schultz, C.L. 2004. Um novo horizonte de correlação para o Triássico Superior  
2 do Rio Grande do Sul. *Pesquisas em Geociências* 31,71–88.
- 3 Scherer, C.M.S., Faccini, U.F., Lavina, E.L., 2000. Arcabouço estratigráfico do Mesozóico da  
4 Bacia do Paraná. In: Holz, M., De Ros, L.F. (Eds.), *Geologia do Rio Grande do Sul*.  
5 UFRGS/Instituto de Geociências - CIGO, Porto Alegre, pp. 335–354.
- 6 Schneider, R.L., Müllmann, H., Tommasi, E., Medeiros, R.A., Daemon, R.F., Nogueira, A.A.,  
7 1974. Revisão estratigráfica da Bacia do Paraná. *Anais do XXVIII Congresso Brasileiro*  
8 *de Geologia*. SBG, Porto Alegre, 1, 41–65.
- 9 Schultz, C.L., Scherer, C.M.S., Barberena, M.C., 2000. Biostratigraphy of Southern  
10 Brazilian Middle-Upper Triassic. *Revista Brasileira de Geociências* 30(3), 495–498.
- 11 Schwanke, C., Araújo-Barberena, D.C., 2000. Dicinodontes – os grandes herbívoros do  
12 Triássico. In: Holz, M., De Ros, L.F. (Eds.), *Paleontologia do Rio Grande do Sul*.  
13 UFRGS/Instituto de Geociências - CIGO, Porto Alegre, pp. 346–375.
- 14 Sedor, F.A., Silva, R.C., 2004. Primeiro registro de pegadas de Mesosauridae (Amniota,  
15 Sauropsida) na Formação Irati (Permiano Superior da Bacia do Paraná) do Estado de  
16 Goiás, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 7(2), 269–274.
- 17 Silva, R.C., Ferigolo, J., Carvalho, I.S., Fernandes, A.C.S., 2005a. A new vertebrate  
18 ichnocoenosis from the Triassic of Brazil. *Gondwana* 12. *Academia Nacional de*  
19 *Ciências*, Mendoza, pp. 115.
- 20 Silva, R.C., Ferigolo, J., Ribeiro, A.M., Carvalho, I.S., Fernandes, A.C.S., 2005b. Ocorrência  
21 de pegadas fósseis no Grupo Rosário do Sul, Triássico do Estado do Rio Grande do Sul.  
22 *Paleontologia em Destaque* 20(49), 38.
- 23 Silva, R.C., Carvalho, I.S., Fernandes, A.C.S., Ferigolo, J. 2007. Preservação e contexto  
24 paleoambiental das pegadas de tetrápodes da Formação Santa Maria (Triássico Superior)  
25 do Sul do Brasil. In: Carvalho, I.S., Cassab, R.C.T., Schwanke, C., Carvalho, M.A.,

- 1        Fernandes, A.C.S., Rodrigues, M.A.C., Carvalho, M.S.S., Arai, M., Oliveira, M.E.Q.  
2        (Eds.), *Paleontologia: Cenários da Vida*. Interciência, Rio de Janeiro, 1:525–532.
- 3        Spezzano Jr., L.C., Jayne, B.C., 2004. The effects of surface diameter and incline on the  
4        hindlimb kinematics of an arboreal lizard (*Anolis sagrei*). *Journal of Experimental*  
5        *Biology* 207, 2115–2131.
- 6        Swanson, B.A., Carlson, K.J., 2002. Walk, wade or swim? Vertebrate traces on an Early  
7        Permian Lakeshore. *Palaios* 17(2), 123–133.
- 8        Tucker, M.E., Burchette, T.P., 1977. Triassic dinosaur footprints from South Wales: their  
9        context and preservation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 22(3),  
10       195–208.
- 11       Zerfass, H., Lavina, E.L., Schultz, C.L., Garcia, A.G.V., Faccini, U.F., Chemale Jr., F., 2003.  
12       Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of southernmost Brazil: a contribution  
13       to Southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. *Sedimentary Geology*  
14       161, 85–105.

15

## 16 **Figure Captions**

17

18 Table 1. *Rhynchosauroides retroversipes* isp. nov. Parameters of the trackways: ID =  
19 intermanus/interpedes distance; PA = pace angulation; OP = oblique pace; LP = length of  
20 pace; LS = length of stride; DMP = distance between manus and pes.

21

22 Fig. 1. Location of the Predebon outcrop, Santa Maria Formation (Triassic, Paraná Basin),  
23 municipality of São João do Polêsine, Rio Grande do Sul State, Brazil.

24

25 Fig. 2. Compound section of the Rosário do Sul Group (modified from Scherer, Faccini  
26 and Lavina, 2000) and detailed section of Predebon outcrop.

1

2 Fig. 3. A) General view of the Predebon outcrop, upper portion of Santa Maria Formation; B)  
3 Detailed view of the outcrop, showing the distribution of mudstone and sandstone facies.

4

5 Fig. 4. *Rhynchosauroides retroversipes* isp. nov., from the Santa Maria Formation: A) Sample  
6 MCN-PIC.001; B) Sample MCN-PIC.002.

7

8 Fig. 5. *Rhynchosauroides retroversipes* isp. nov., from the Santa Maria Formation: A) Sample  
9 MCN-PIC.003; B) Sample MCN-PIC.004.

10

11 Fig. 6. *Rhynchosauroides retroversipes* isp. nov., from the Santa Maria Formation: A) Sample  
12 MCN-PIC.005; B) Sample MCN-PIC.006.

13

14 Fig. 7. Reconstruction of the trackway of *Rhynchosauroides retroversipes* isp. nov. based on  
15 the mean of the measured parameters (artwork of the specimen by Renata Cunha).

16

17 Fig. 8. *Rhynchosauroides?* isp., from the Santa Maria Formation: A) Sample MCN-PIC.007;  
18 B) Sample MCN-PIC.012; C) Sample MCN-PIC.013.

19

20 Fig. 9. Swimming traces from Santa Maria Formation: A) Sample MCN-PIC.008; B) Sample  
21 MCN-PIC.009; C) Sample MCN-PIC.010.

22

23 Fig. 10. Footprints from Santa Maria Formation: A) Swimming trace, sample MCN-PIC.011;  
24 B) *Rhynchosauroides* isp., sample MCN-PIC.015.

25

1 Fig. 11. Relationship between the preservation of the tracks from the Santa Maria Formation,  
2 the water content of the substrate when the tracks were produced and subsequent subaerial  
3 exposure (modified from Silva et al., 2007).

4

5 Fig. 12. Influence of water depth on the production of tracks in the Santa Maria Formation.

6

	Manus					Pes					DMP (cm)	
	ID (cm)	PA (°)	OP (cm)	LP (cm)	LS (cm)	ID (cm)	PA (°)	OP (cm)	LP (cm)	LS (cm)		
MCN-PIC.001	mean	1.74	80.00	2.65	1.45	3.01	1.95	75.12	2.52	1.59	3.03	1.78
	median	1.75	72.59	1.12	1.26	2.94	1.95	77.32	2.46	1.54	3.08	1.73
	standard deviation	0.19	15.77	0.33	0.58	0.62	0.03	6.23	0.17	0.27	0.33	0.38
	coefficient of variability (%)	10.91	19.71	12.45	40.00	20.60	1.54	8.29	6.75	16.98	10.89	21.35
MCN-PIC.002	mean	1.90	67.05	2.26	1.14	2.52	2.21	58.29	2.56	1.21	2.48	1.26
	median	1.88	69.58	2.34	1.15	2.44	2.18	57.93	2.51	1.24	2.42	1.23
	standard deviation	0.19	8.70	0.21	0.16	0.27	0.09	5.18	0.16	0.32	0.15	0.15
	coefficient of variability (%)	10.00	12.97	9.29	14.03	10.71	4.07	8.89	6.25	26.45	6.05	11.90
MCN-PIC.003	mean	1.44	99.13	2.22	1.68	3.37	2.04	73.85	2.57	1.55	3.12	1.31
	median	1.46	99.91	2.19	1.67	3.48	2.05	73.99	2.57	1.58	3.11	1.29
	standard deviation	0.09	6.71	0.12	0.17	0.20	0.02	6.75	0.29	0.48	0.39	0.23
	coefficient of variability (%)	6.25	6.77	5.40	10.12	5.93	0.98	9.14	11.28	2.58	12.50	17.56
MCN-PIC.004	mean	1.90	79.19	2.52	1.66	3.15	2.23	64.45	2.70	1.48	2.85	1.28
	median	1.88	81.17	2.40	1.57	3.07	2.23	64.28	2.55	1.33	2.93	1.27
	standard deviation	0.12	3.75	0.30	0.33	0.34	0.12	6.60	0.28	0.41	0.33	0.14
	coefficient of variability (%)	6.31	4.73	11.9	19.88	10.79	5.38	10.24	10.37	27.70	11.58	10.94
Total	mean	1.76	81.03	2.34	1.50	3.03	2.13	67.43	2.60	1.47	2.87	1.40
	median	1.80	80.05	2.33	1.49	3.04	2.10	67.57	2.53	1.43	2.91	1.30
	standard deviation	0.23	13.54	0.27	0.39	0.45	0.15	8.74	0.23	0.38	0.36	0.31
	coefficient of variability (%)	13.07	16.71	11.54	26.00	14.85	7.04	12.96	8.85	25.85	12.54	22.14

FIGURA 1

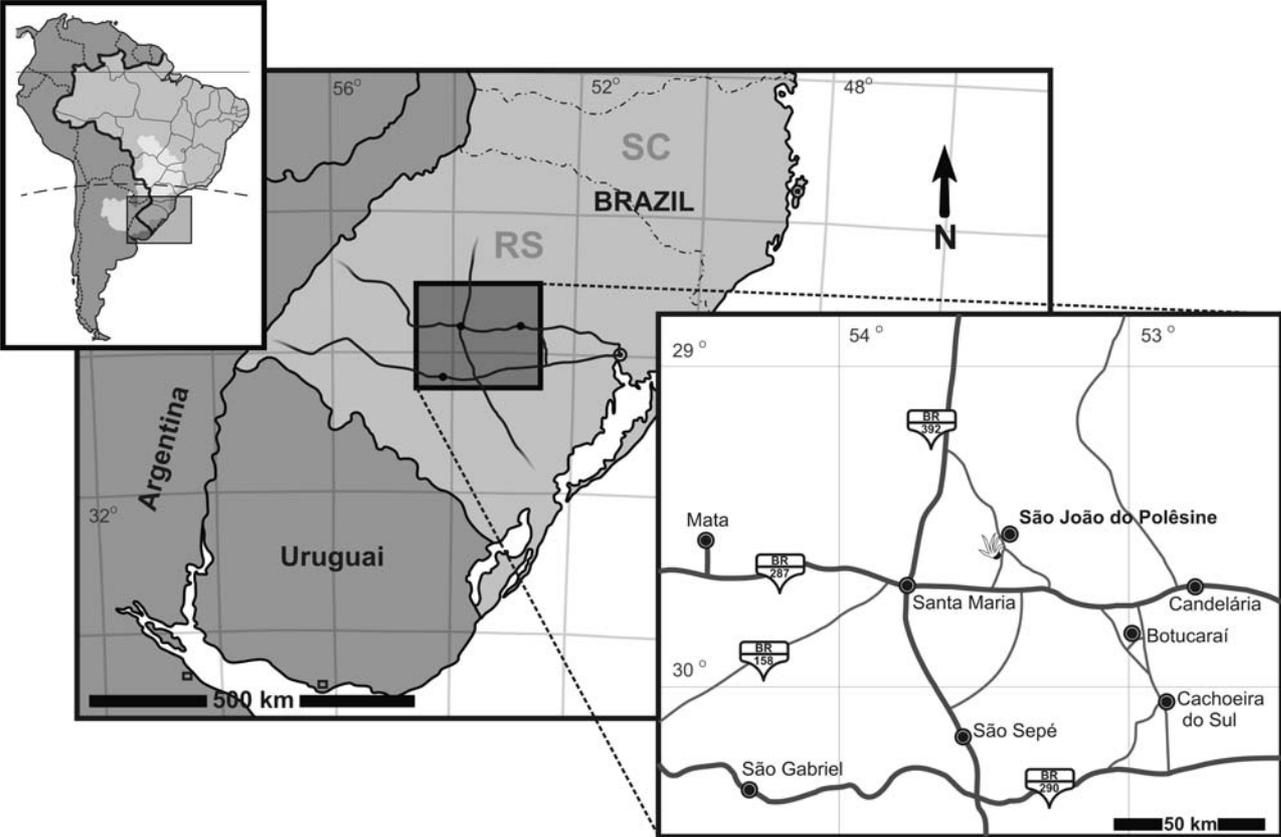


FIGURA 2

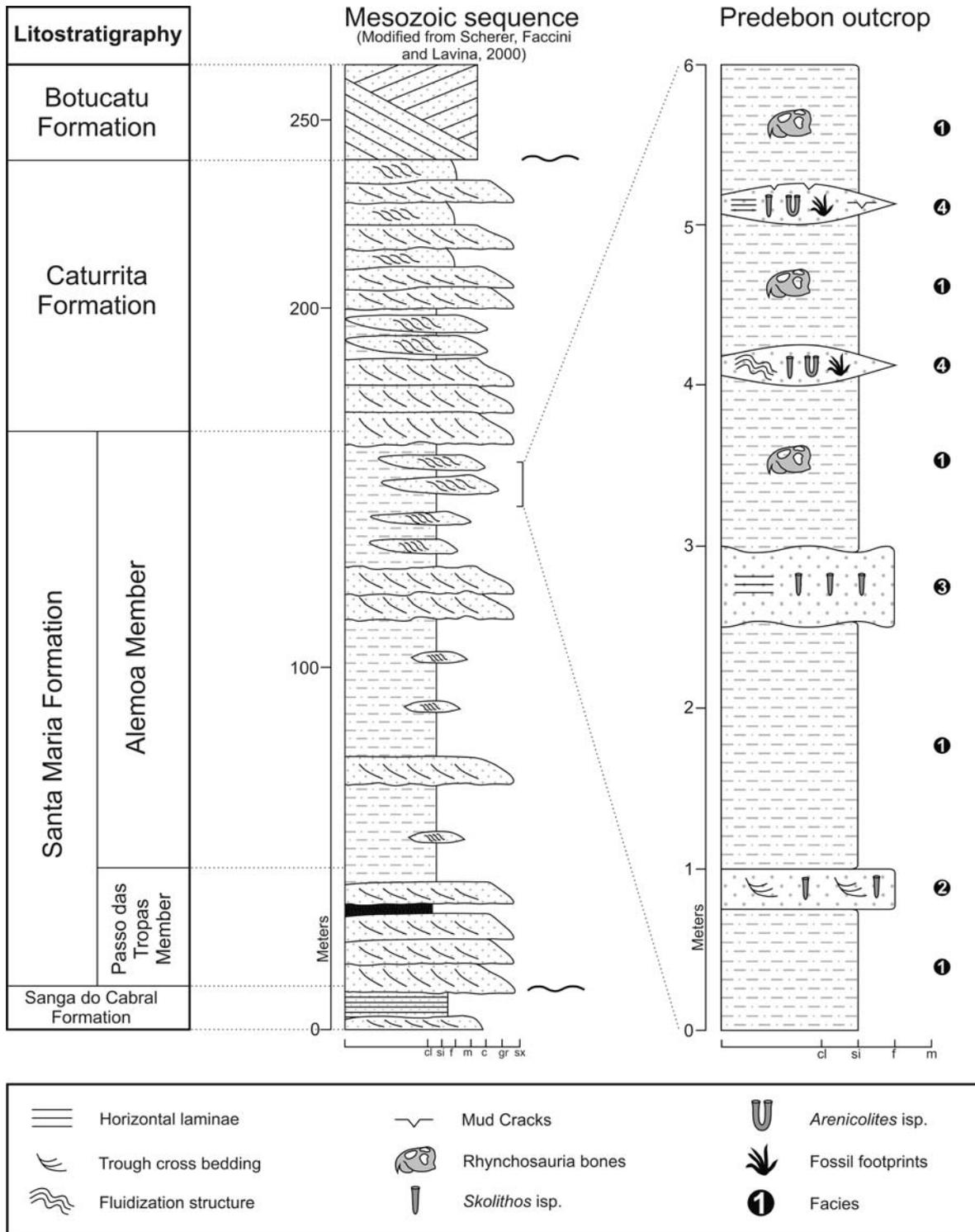


FIGURA 3

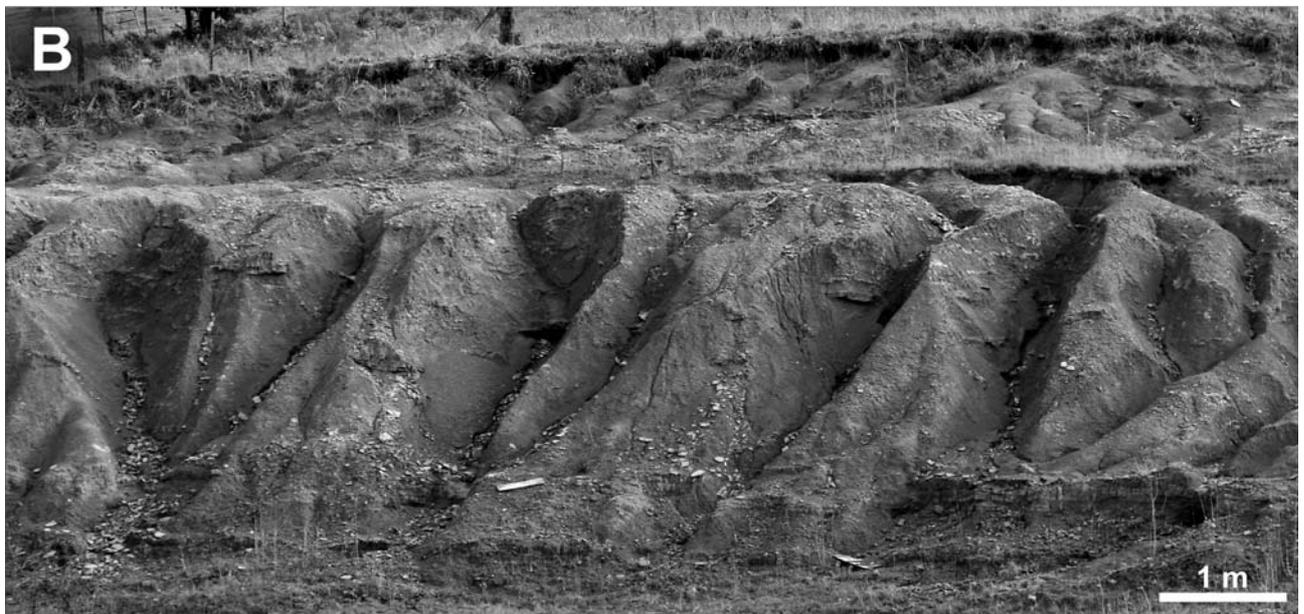
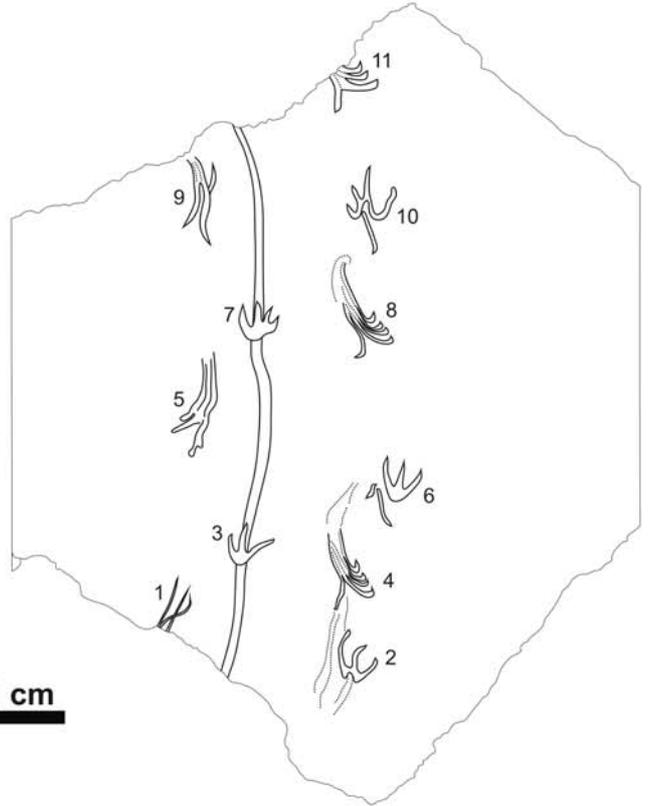
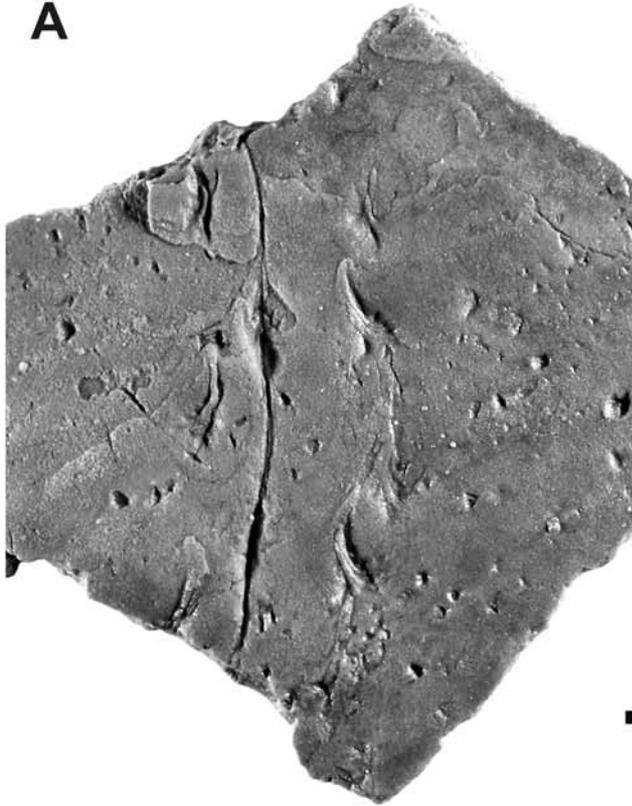


FIGURA 4

A



B

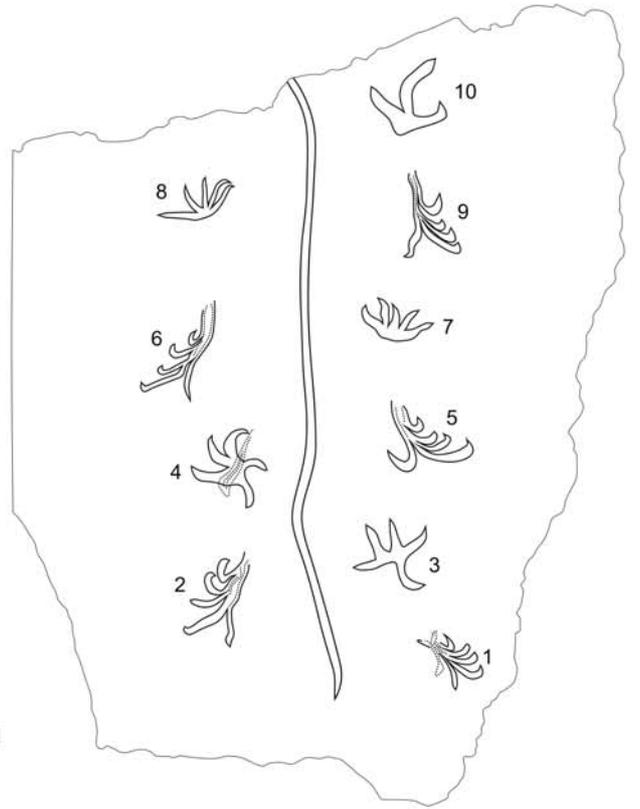
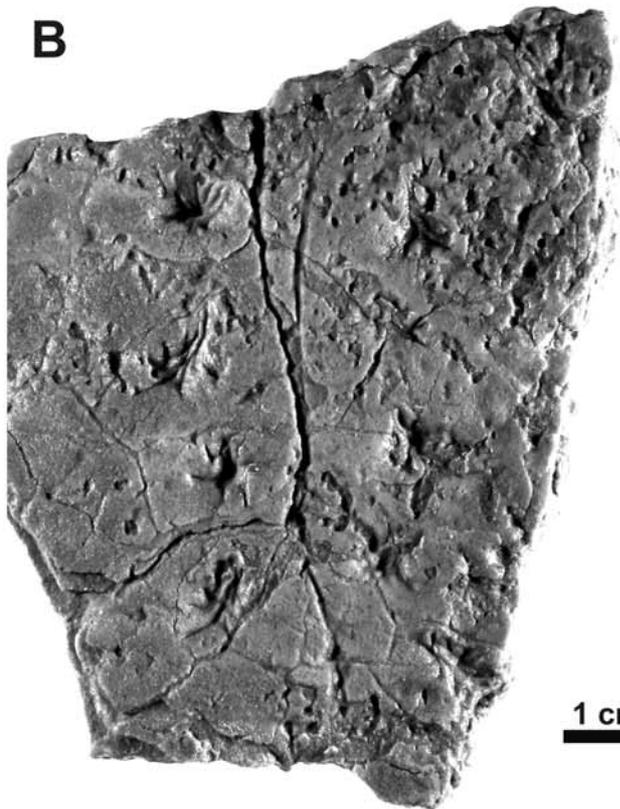
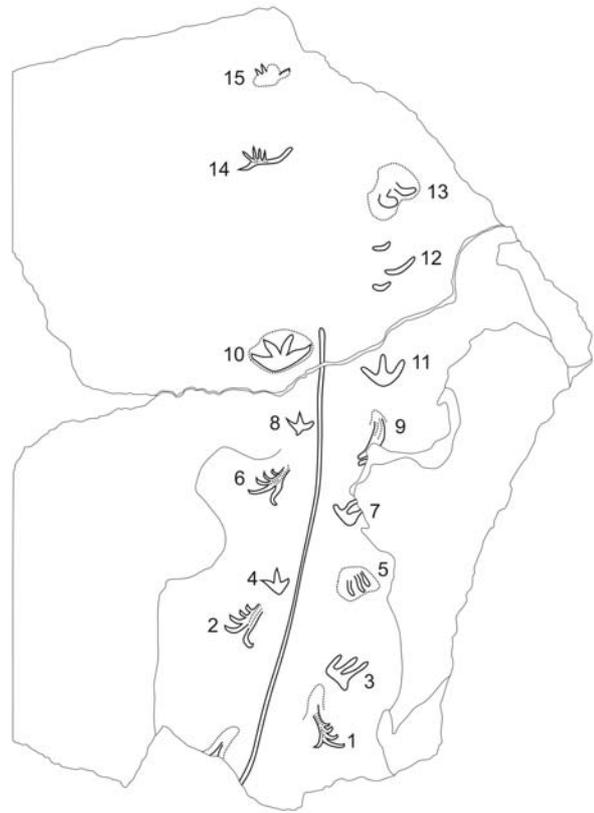
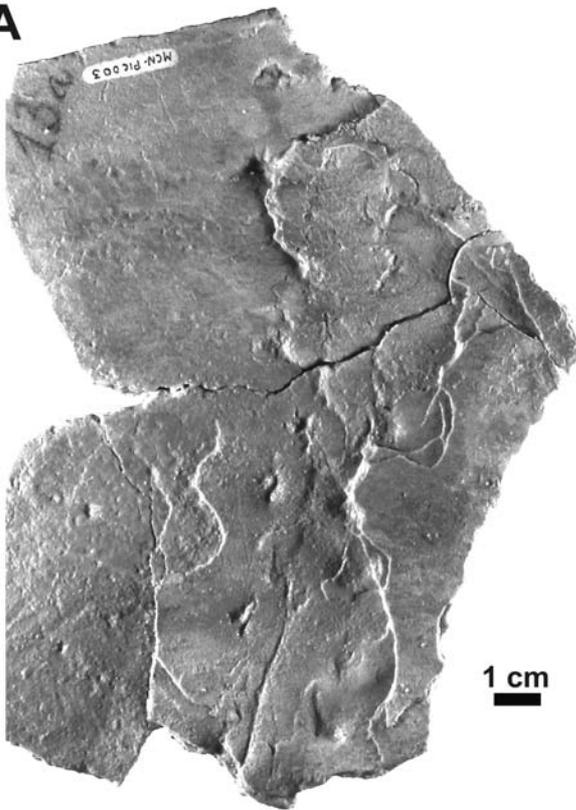


FIGURA 5

A



B

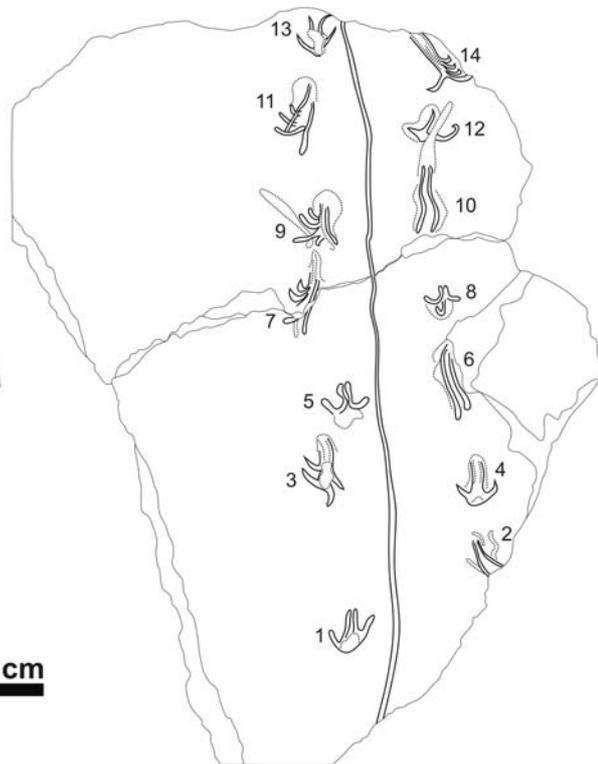
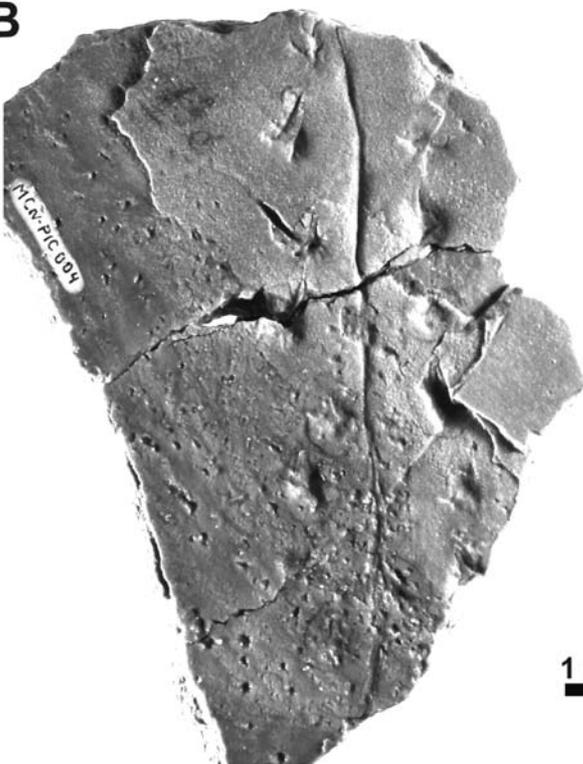


FIGURA 6

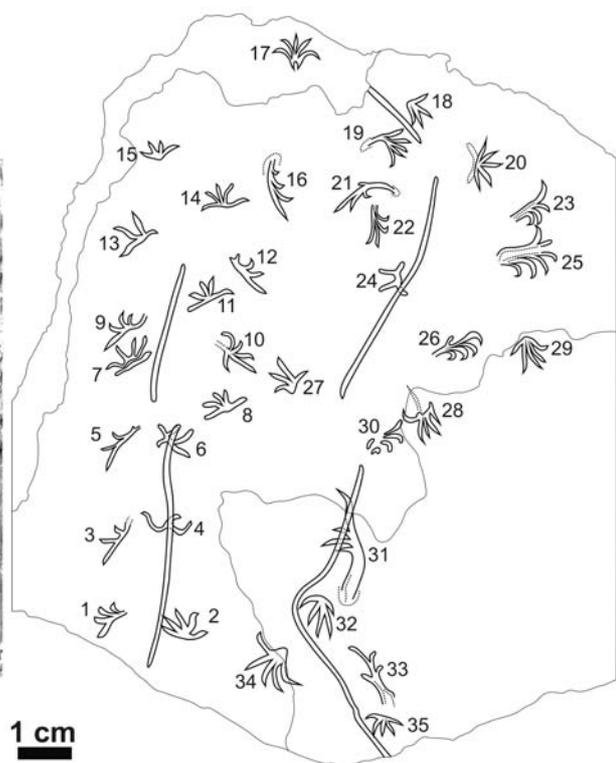
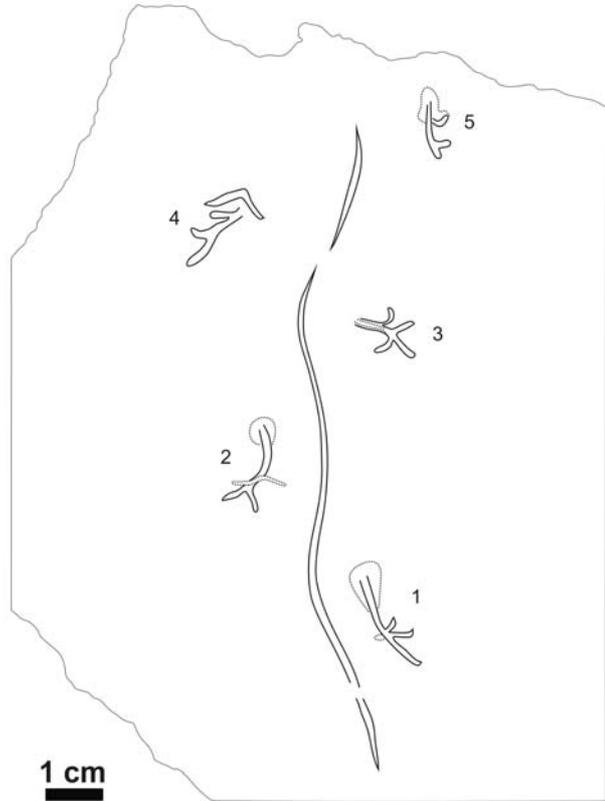
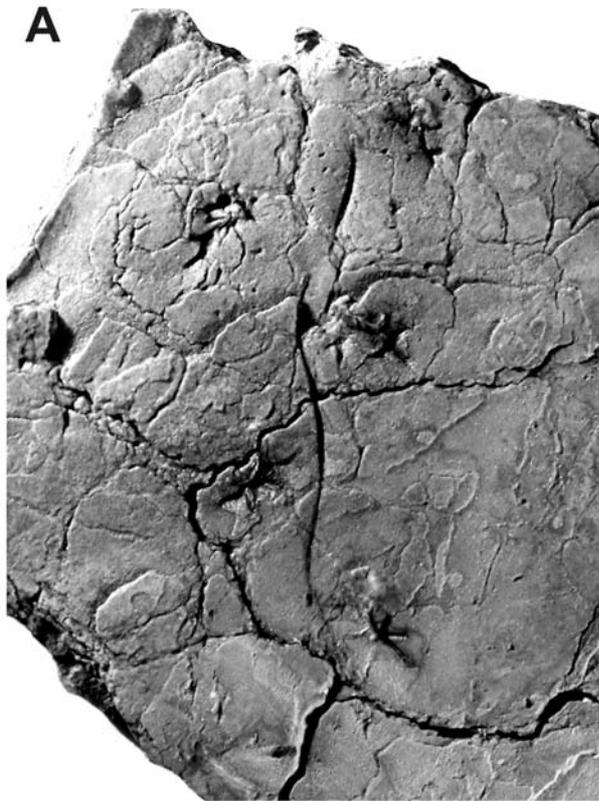


FIGURA 7

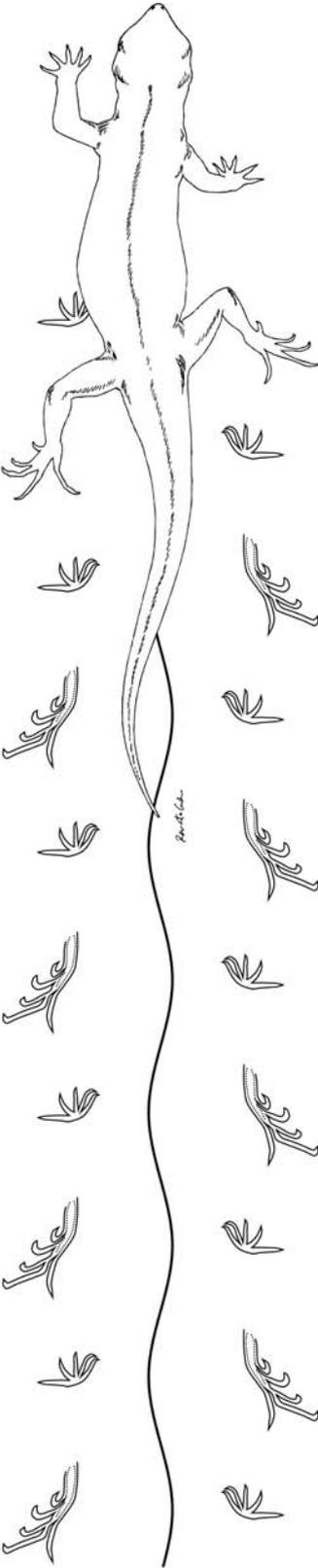


FIGURA 8

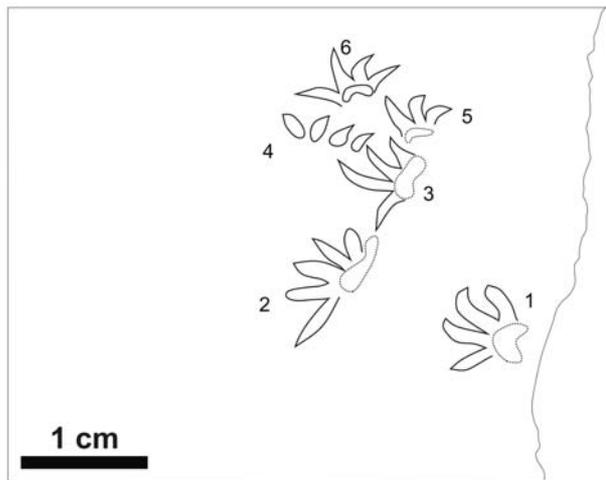
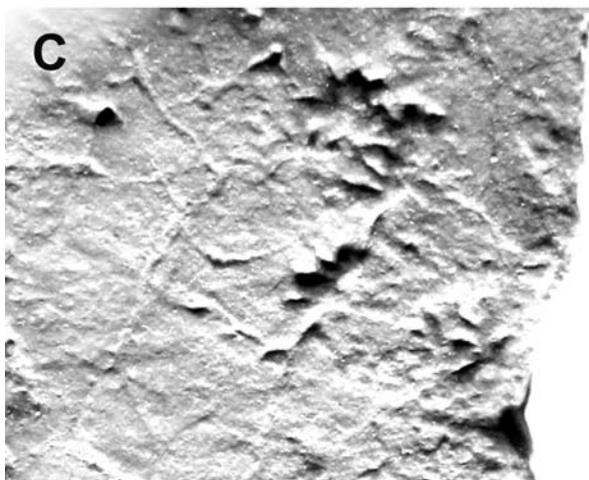
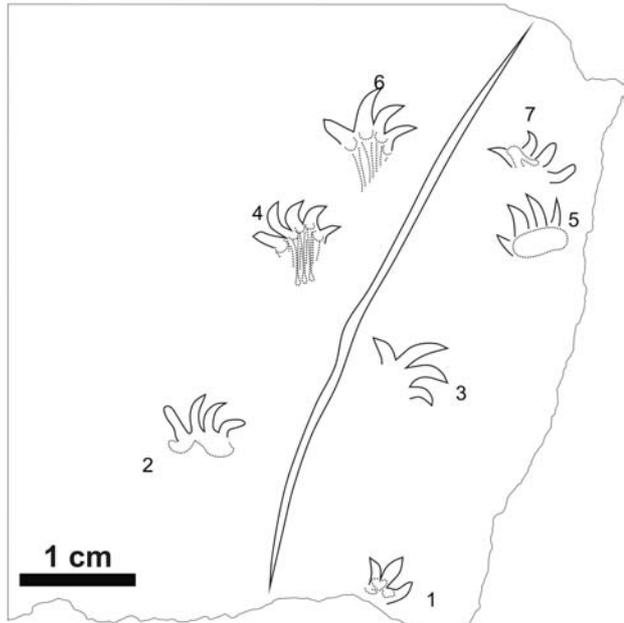
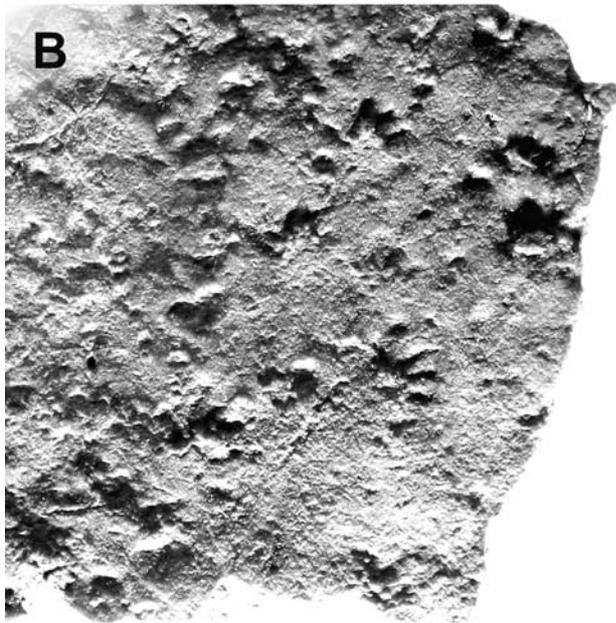
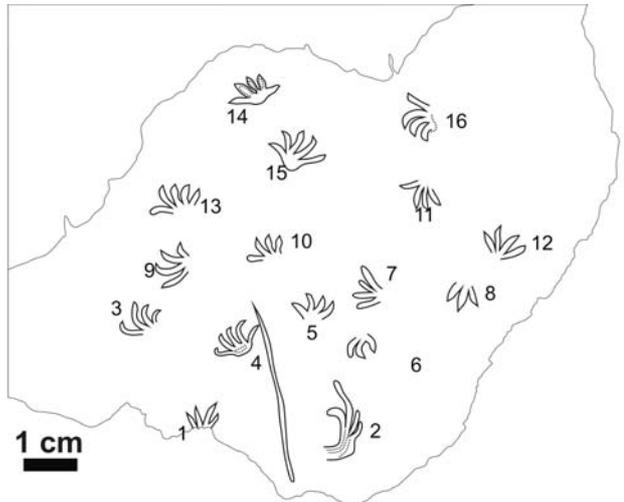
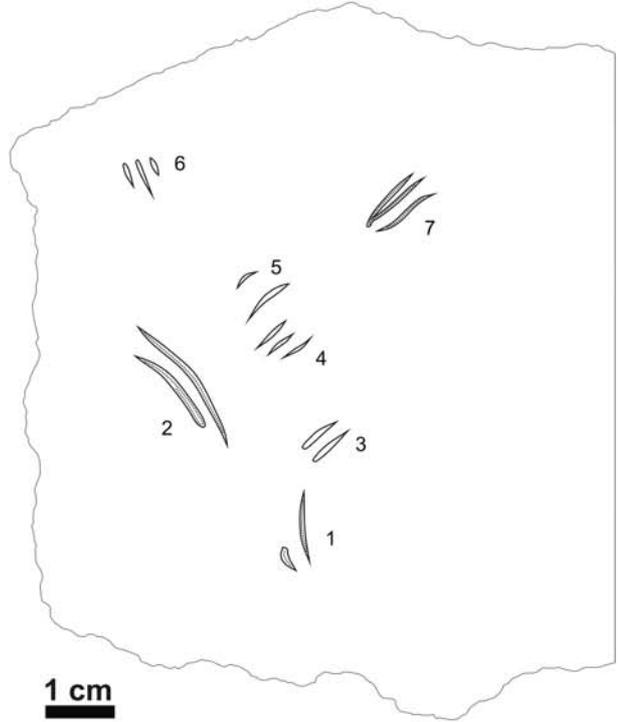
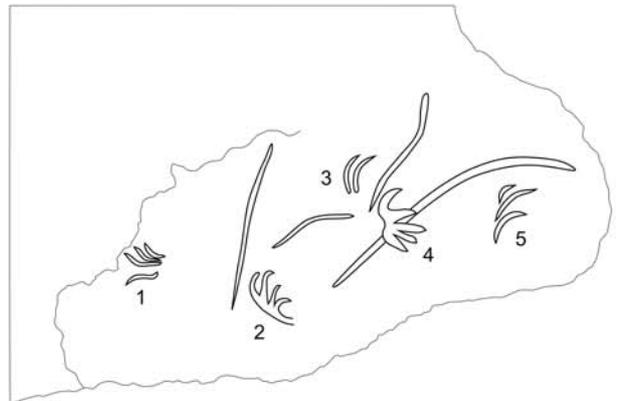


FIGURA 9

A



B



C

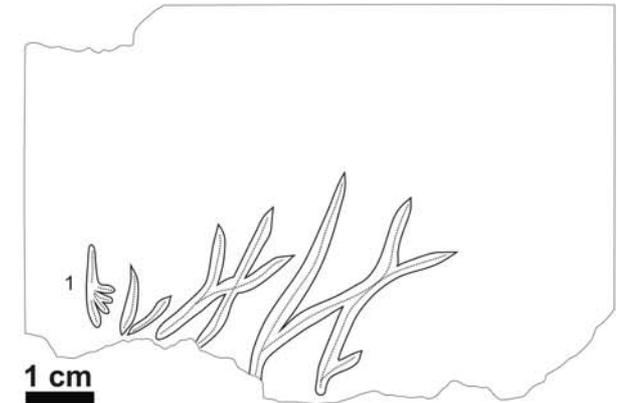
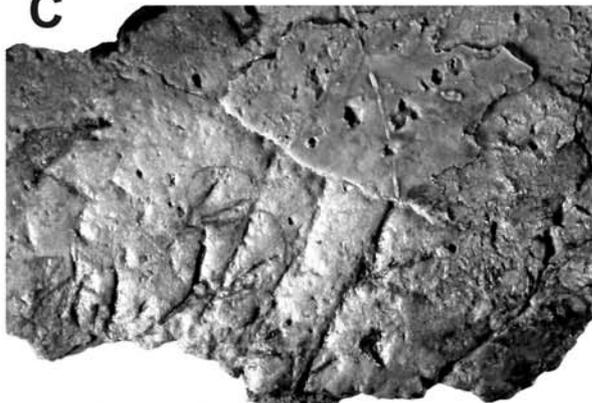


FIGURA 10

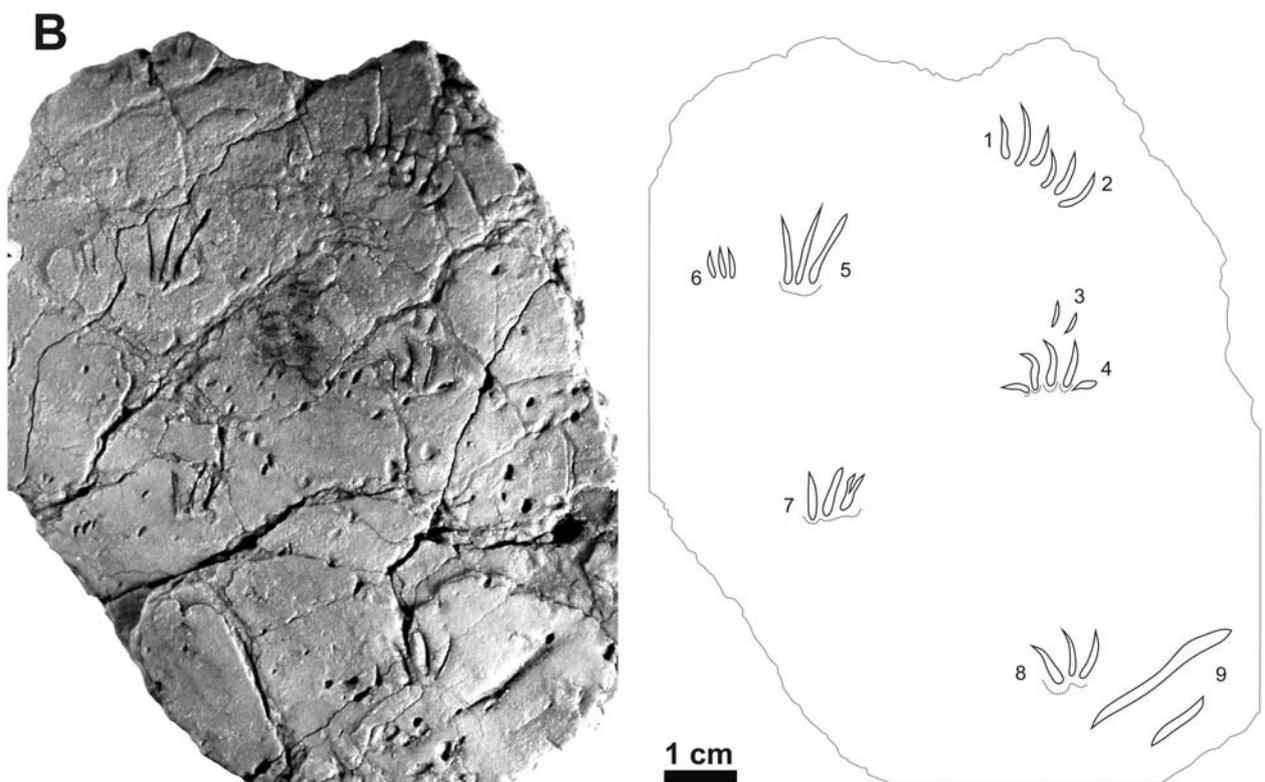
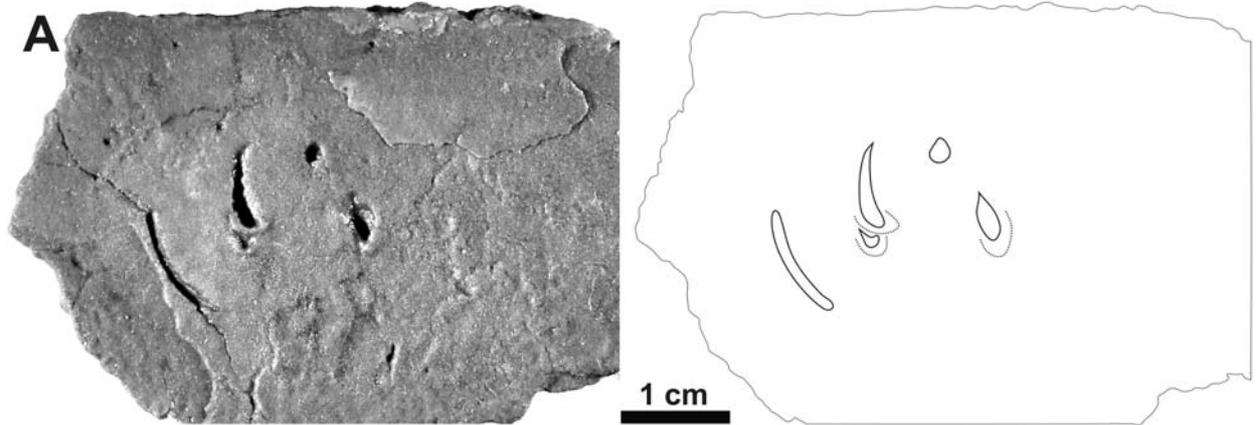


FIGURA 11

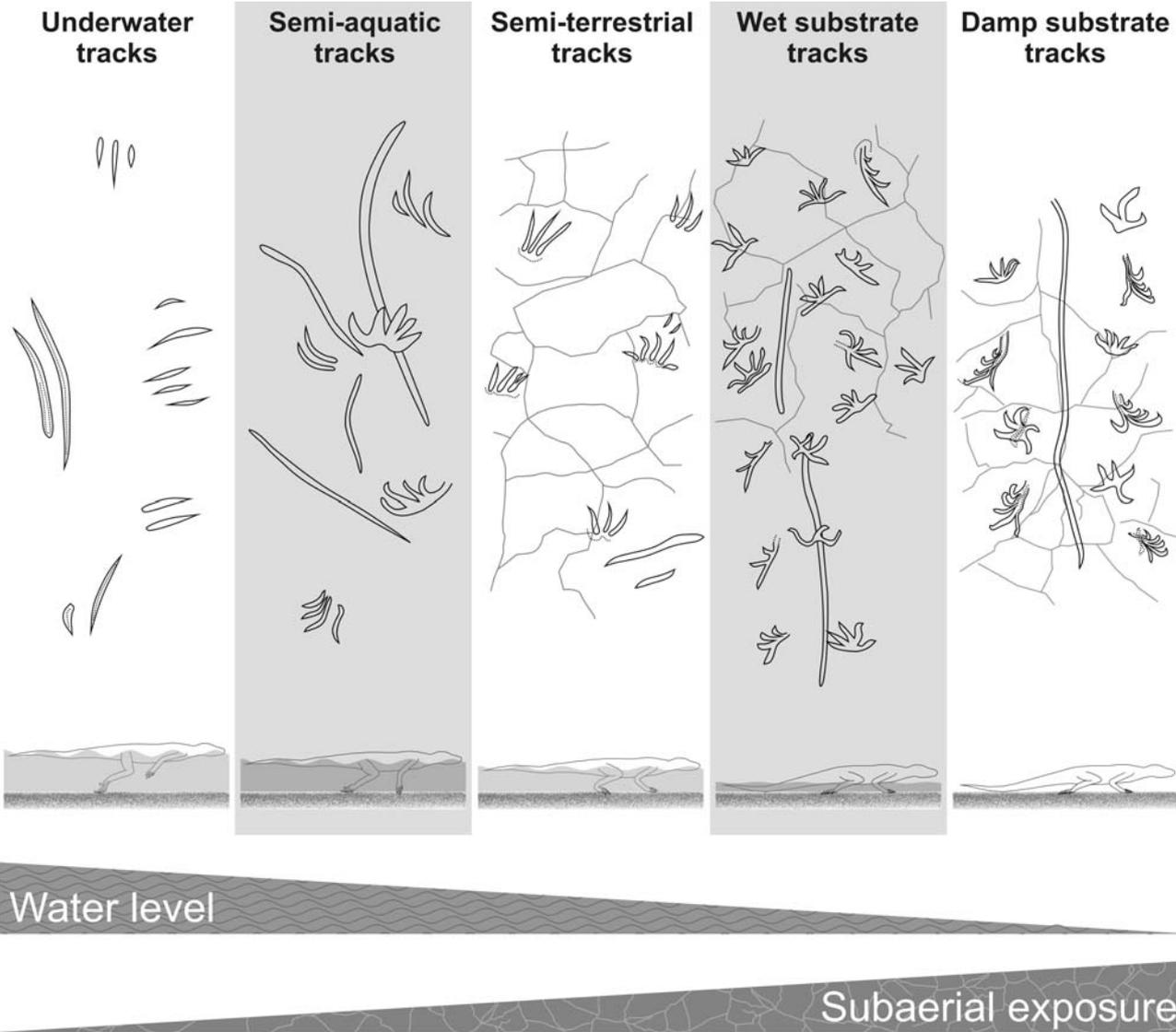
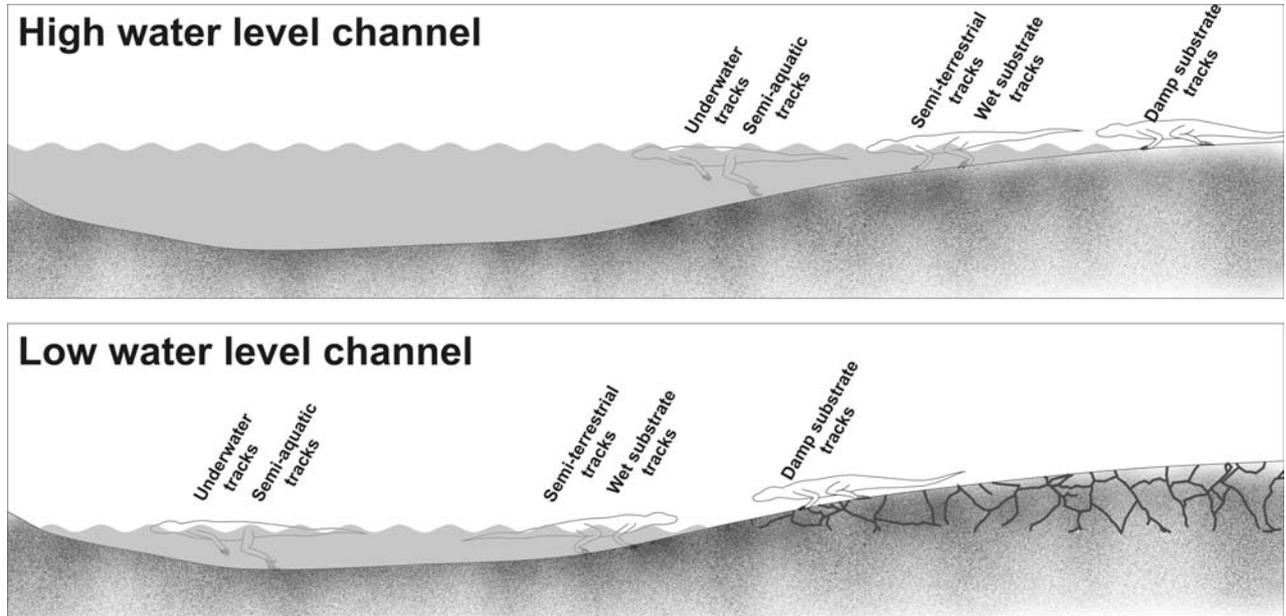


FIGURA 12



APÊNDICE E – ARTIGO 5 (SUBMETIDO)

PEGADAS TEROMORFÓIDES DO TRIÁSSICO SUPERIOR (FORMAÇÃO SANTA MARIA) DO SUL DO BRASIL<sup>1</sup>

RAFAEL COSTA DA SILVA

ISMAR DE SOUZA CARVALHO

CCMN, IGEO, Departamento de Geologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Cidade Universitária, Ilha do Fundão, Av. Athos da Silveira Ramos, 274, Bloco G, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. paleoicno@yahoo.com.br / ismar@geologia.ufrj.br

ANTONIO CARLOS SEQUEIRA FERNANDES

Museu Nacional/UFRJ, Quinta da Boa Vista, São Cristóvão, 20940-040, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. fernande@acd.ufrj.br

JORGE FERIGOLO

Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Av. Dr. S. França, 1427, 90690-000, Porto Alegre, RS, Brasil. jorge.ferigolo@fzb.rs.gov.br

***Abstract***

Tracks of triassic vertebrates are abundant all over the world, but they were discovered only recently in Santa Maria Formation (Middle-Late Triassic, Southern Brazil), although the rich osteological record in this unit. The studied material consists of rock samples containing theromorphoid footprints and tracks from Predebon outcrop (upper part of Alemoa Member, Santa Maria Formation), located in the municipality of São João do Polêsine, Rio Grande do Sul State. Some of the footprints had been attributed to *Dicynodontipus* isp., while others had been described as *Dicynodontipus protherioides* isp. nov. Some footprints associated to these could not have been identified, being classified as *Incertae sedis*. The studied footprints do not correspond to undertracks and had been produced in wet and very plastic substratum, having occurred a brief period of subaerial exposition leading to the hardening of the surface

---

<sup>1</sup> **Referência:** SILVA, R.C.; CARVALHO, I.S.; FERNANDES, A.C.S.; FERIGOLO, J. (submetido). Pegadas teromorfóides do Triássico Superior (Formação Santa Maria) do Sul do Brasil. **Revista Brasileira de Geociências**.

before its burial. The trackmaker of *Dicynodontipus protherioides* isp. nov. was quadrupedal, cursorial, with alternate pace and half-erect gait, but it had little lateral movement of the vertebral column; the autopodia were plantigrade to semiplantigrade, without long claws and with falangeal and sole pads. The tracks had been produced with walking gait and the tail touching the ground. The gleno-acetabular distance of the trackmaker was calculated as 2.68 cm. The studied footprints, including *Dicynodontipus protherioides* isp. nov. and *Dicynodontipus* isp., can be attributed to small-size cynodonts, whose skeletons are found in the Santa Maria and Caturrita formations.

**Keywords:** *Dicynodontipus protherioides* isp. nov, theromorphoid footprints, cynodonts, Late Triassic, Parana Basin.

### Resumo

Pistas de vertebrados do Triássico são abundantes em todo o mundo, mas apenas recentemente foram encontradas na Formação Santa Maria (Triássico Médio a Superior, Sul do Brasil), apesar do rico registro osteológico presente nessa unidade. O material estudado consiste em amostras contendo pegadas e pistas teromorfóides procedentes do afloramento Predebon (porção superior do Membro Alemoa, Formação Santa Maria), situado no Município de São João do Polêsine, Estado do Rio Grande do Sul. Algumas das pegadas encontradas foram atribuídas a *Dicynodontipus* isp., ao passo que outras foram descritas como *Dicynodontipus protherioides* isp. nov. Algumas pegadas associadas a estas não puderam ser identificadas, sendo então classificadas como *Incertae sedis*. As pegadas estudadas não correspondem a subpegadas (*undertracks*) e foram produzidas em substrato encharcado e muito plástico, tendo ocorrido um breve período de exposição subaérea levando ao endurecimento da superfície antes do seu soterramento. O animal produtor de *Dicynodontipus protherioides* isp. nov. era quadrúpede, cursorial, com andar alternado e postura semi-ereta, mas tinha pouca flexão lateral da coluna vertebral; os autopódios eram plantígrados a semiplantígrados, sem garras e com almofadas falangeais e plantares. As pistas foram produzidas com andar caminhado e com a cauda tocando o chão. A distância gleno-acetabular do produtor dessas pegadas foi calculada como 2,68 cm. As pegadas estudadas, incluindo *Dicynodontipus protherioides* isp. nov. e *Dicynodontipus* isp., podem ser atribuídas a cinodontes de pequeno porte, cujos esqueletos são encontrados nas formações Santa Maria e Caturrita.

**Palavras-chave:** *Dicynodontipus protherioides* isp. nov., pegadas teromorfóides, cinodontes, Triássico Superior, Bacia do Paraná.

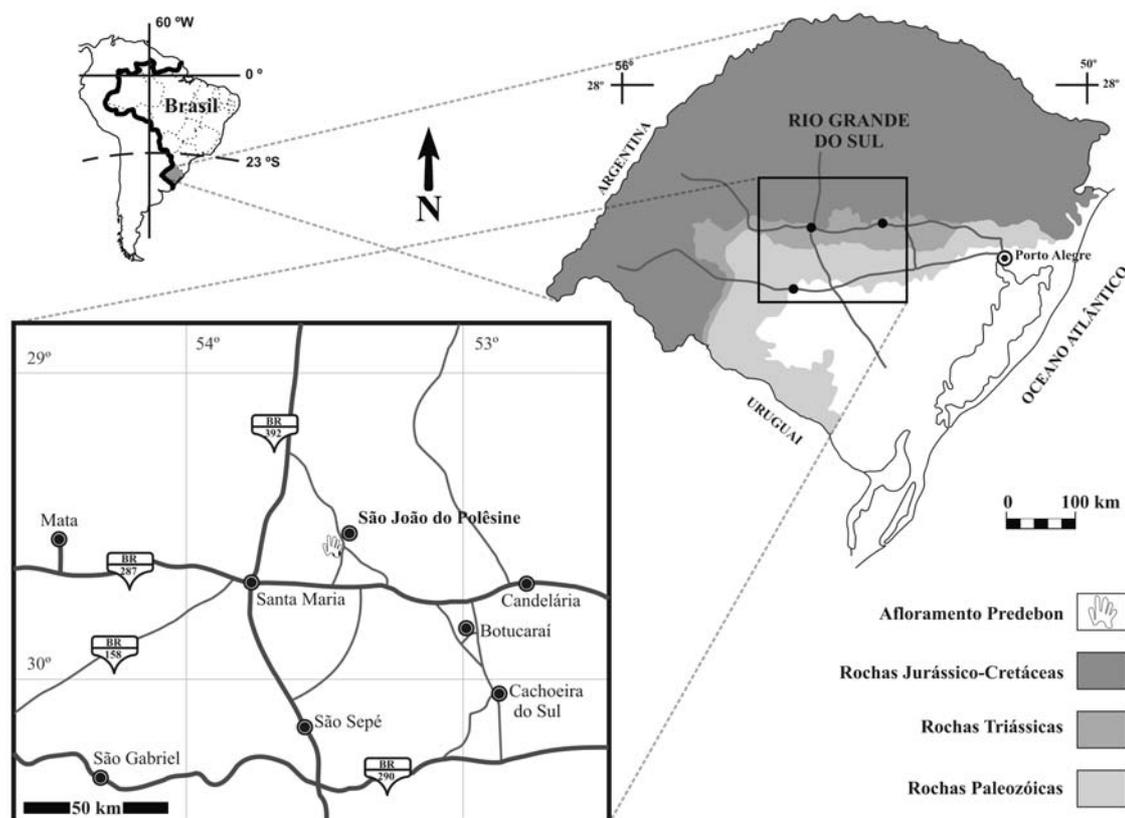
## INTRODUÇÃO

Pegadas e pistas de vertebrados do Triássico são relativamente abundantes em todo o mundo, mas apenas recentemente foram encontradas no Brasil. Na Formação Santa Maria (Triássico Médio a Superior, Sul do Brasil) foram registradas pegadas lacertóides, provavelmente produzidas por esfenodontídeos, além de registros preliminares de pegadas teromorfóides e dinossauróides (SILVA *et al.*, 2005a, 2005b, 2006, 2007a). A forma de preservação dessas pegadas foi estudada por Silva *et al.* (2007b). A textura fina da rocha permitiu a preservação de detalhes morfológicos dos icnofósseis, o que os torna valiosos para a identificação dos organismos produtores e para uma melhor compreensão sobre a gênese das camadas, além de trazer informações sobre morfologia funcional e hábitos de vida dos organismos produtores das pegadas. Outras ocorrências icnofossilíferas da Formação Santa Maria consistem em coprólitos, ao menos um deles com ocorrências de pegadas (*e.g.* SOUTO, 2001), e um registro de perfurações em ossos feitas por coleópteros (SCHWANKE e KELLNER, 1999; FERNANDES *et al.*, 2002).

Neste trabalho identificamos e descrevemos as pegadas teromorfóides da Formação Santa Maria, Triássico Médio a Superior da Bacia do Paraná, Estado do Rio Grande do Sul e tecemos inferências quanto às características morfológicas, biomecânicas e comportamentais dos organismos que as produziram.

## MATERIAL E MÉTODOS

O material de estudo consiste em dez amostras de rochas contendo icnofósseis de vertebrados e invertebrados, provenientes da Formação Santa Maria, coletadas entre 2002 e 2005 e depositadas na coleção paleontológica do Museu de Ciências Naturais (MCN) da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, situada no Município de Porto Alegre (RS), sob os números MCN.PIC.001, MCN.PIC.002, MCN.PIC.003, MCN.PIC.004, MCN.PIC.007, MCN.PIC.016, MCN.PIC.017, MCN.PIC.018 a & b e MCN.PIC.019. As amostras encontram-se referenciadas através da sigla do Museu de Ciências Naturais (MCN), coleção



**Figura 1** - Localização do afloramento Predebon, Formação Santa Maria (Triássico, Bacia do Paraná), Município de São João do Polêsine, Estado do Rio Grande do Sul, Brasil.

de Paleontologia-Icnologia (PIC), número da amostra e número da pegada. Este material procede do afloramento Predebon (coordenadas  $29^{\circ} 38' 29,14''$  S;  $53^{\circ} 26' 52,14''$  W), situado no Município de São João do Polêsine, Estado do Rio Grande do Sul (figura 1).

Expedições foram realizadas entre 2005 e 2006 em parceria com a Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais (CPRM, Núcleo de Porto Alegre) a diversos afloramentos das formações Santa Maria e Caturrita na região próxima a São João do Polêsine, RS, objetivando o levantamento de dados geológicos, prospecção e coleta.

Foram confeccionados moldes e réplicas das amostras MCN.PIC.016, MCN.PIC.017 e MCN.PIC.018a & b segundo técnicas de Rigby e Clark (1965) com o objetivo de facilitar a identificação, descrição e ilustração dos icnofósseis. As réplicas encontram-se depositadas na coleção paleontológica do Instituto de Geociências, Departamento de Geologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro.

Os parâmetros morfométricos das pegadas e pistas foram mensurados com o auxílio do programa Image J (ABRAMOFF *et al.*, 2004). Foram utilizados os seguintes parâmetros (baseados em LEONARDI, 1987): comprimento da pegada (C), largura da pegada (L),

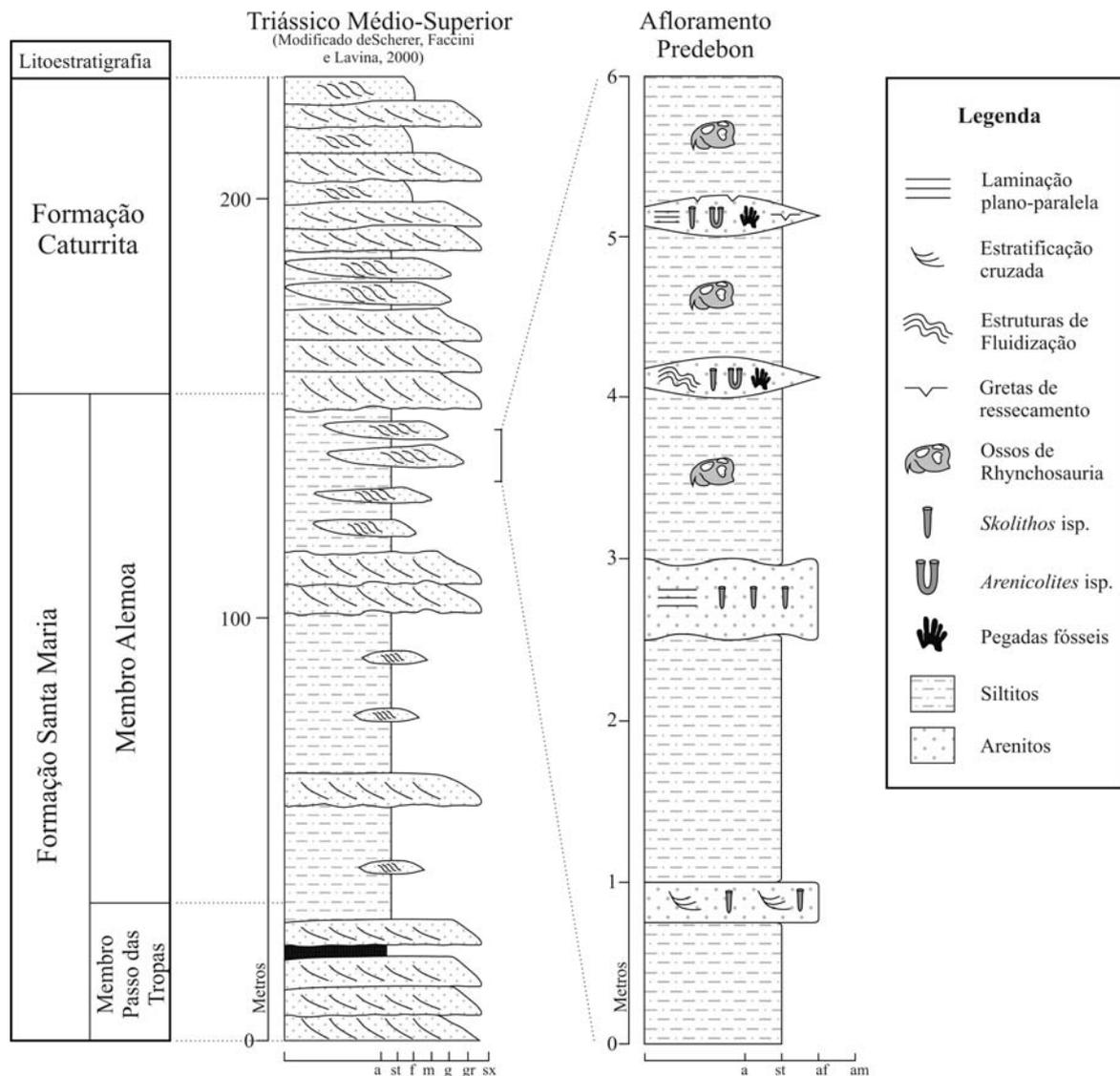
comprimento da planta (CP), largura da planta (LP), comprimento dos dígitos (CDI, CDII, CDIII, CDIV, CDV), divergência interdigital (DI-II, DII-III, DIII-IV, DIV-V), divergência total (DT), distância *intermanus* ou *interpedes* (DI), ângulo do passo (AP), passo oblíquo (PO), meio passo (MP), passo duplo (PD) e distância mão-pé (DMP). Foram mensuradas duas pistas das amostras MCN.PIC.017 e MCN.PIC.018, resultando em 16 pegadas de mãos e 10 pegadas de pés. Esses dados permitiram a realização de uma análise estatística simples, com o objetivo de caracterizar morfometricamente o material estudado.

## CONTEXTO GEOLÓGICO

A Formação Santa Maria (Triássico Médio-Superior) integra o Grupo Rosário do Sul (Bacia do Paraná), que abrange ainda as formações Sanga do Cabral (Triássico Inferior) e Caturrita (*sensu* ANDREIS *et al.*, 1980, Triássico Superior), todas restritas ao Estado do Rio Grande do Sul (MILANI *et al.*, 1994; SCHNEIDER *et al.*, 1974).

A Formação Santa Maria (figura 2) originou-se em um sistema deposicional continental flúvio-lacustre (FACCINI, 1989; ZERFASS *et al.*, 2003; DA-ROSA, 2005) e é dividida nos membros Passo das Tropas e Alemoa (ANDREIS *et al.*, 1980). O primeiro, mais basal, é formado por conglomerados e arenitos grossos, correspondendo a um sistema fluvial entrelaçado, efêmero e de alta energia (FACCINI, 1989; ZERFASS *et al.*, 2003). Os arenitos são lenticulares, com estratificações cruzadas acanaladas de pequeno a médio porte e laminações plano-paralelas. O Membro Alemoa, superior, é caracterizado por pelitos avermelhados, maciços ou finamente laminados, intercalados com siltitos e arenitos finos, níveis de calcretes e paleosolos (FACCINI, 1989; ZERFASS *et al.*, 2003; DA-ROSA, 2005). No topo deste membro, os pelitos são intercalados com arenitos tabulares e lenticulares finos a médios, ricos em intraclastos esbranquiçados, com laminação horizontal e *climbing ripples* (SCHULTZ *et al.*, 2000). Estes depósitos podem ser inclusos na Superseqüência Gondwana II, distribuída temporalmente entre o Triássico Médio e Superior (MILANI, 2002). Diversos autores estudaram anteriormente a seqüência Alemoa-Caturrita e não há consenso em relação à sua idade, mas todos parecem concordar em uma idade carniana para o topo da Formação Santa Maria (*e.g.* SCHERER *et al.*, 2000; RUBERT e SCHULTZ, 2004; LUCAS, 1998, 2001; LUCAS e HECKERT, 2002; LANGER, 2005).

O afloramento Predebon (figura 2), situado no Município de São João do Polêsine (RS), apresenta cerca de 100 metros de extensão e seis metros de altura e é constituído por duas



**Figura 2** - Seção composta das formações Santa Maria e Caturrita (Triássico, Bacia do Paraná) e seção detalhada do afloramento Predebon.

seqüências distintas. A seqüência inferior estende-se até a metade da altura do afloramento e é caracterizada por arenitos finos siltosos, quartzosos, avermelhados e tabulares intercalados por camadas centimétricas de siltitos também avermelhados, maciços ou com estratificação plano-paralela pouco distinta. Os arenitos tabulares apresentam estratificação plano-paralela e são ricos em icnitos de escavação verticais. A seqüência superior é constituída por um depósito de pelito maciço avermelhado cortado por camadas lenticulares de arenito siltoso e quartzoso com pouco mais de um metro de extensão lateral. Estas lentes apresentam estratificação plano-paralela e níveis com gretas de ressecamento bastante finas, além de estruturas de fluidização. As pegadas fósseis, raras no afloramento, ocorrem nestas camadas lenticulares.

## ICNOLOGIA SISTEMÁTICA

*Dicynodontipus* Rühle von Liliestern, 1944

**Diagnose** – Pegadas plantígradas, pentadáctilas, com contorno arredondado, aproximadamente simétricas, mesaxônicas ou ligeiramente ectaxônicas, com prevalência funcional da palma. A planta é elíptica, sendo o eixo transversal maior que o longitudinal, e pode apresentar uma projeção posterior arredondada. Os dígitos são curtos e seu tamanho aumenta ligeiramente do I ao IV, sendo o V menor.

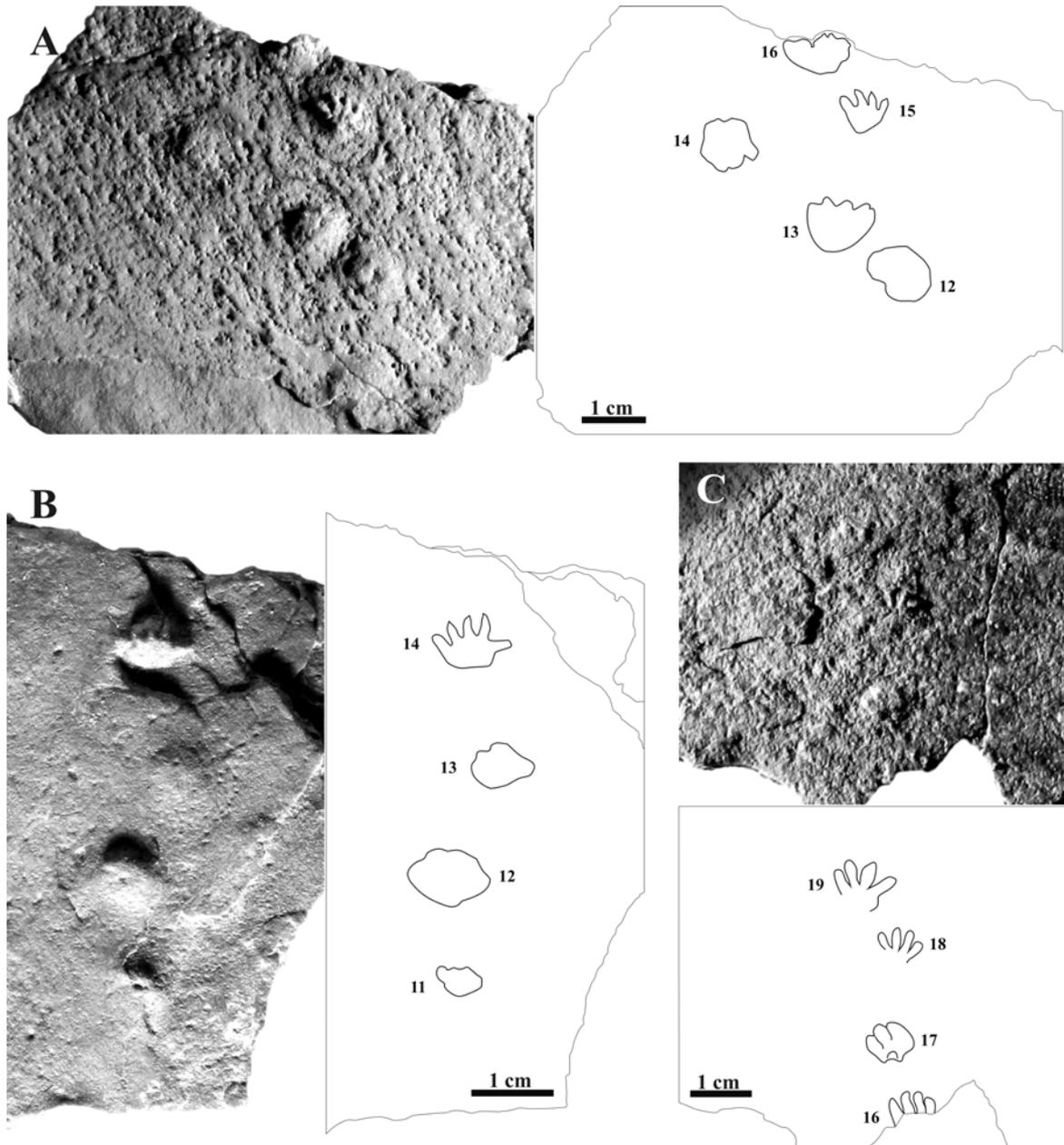
**Ícnoespécie tipo** – *Dicynodontipus geinitzi* (Hornstein, 1876).

*Dicynodontipus* isp.

**Material** – MCN.PIC.001/12-16 (figura 3A), MCN.PIC.002/11-14 (figura 3B), MCN.PIC.003/16-19 (figura 3C), MCN.PIC.004/15-16 (figura 4A) e MCN.PIC.019/1-11 (figura 4B), pistas em hiporrelevo convexo; MCN.PIC.018-1 (figura 5), molde e contramolde.

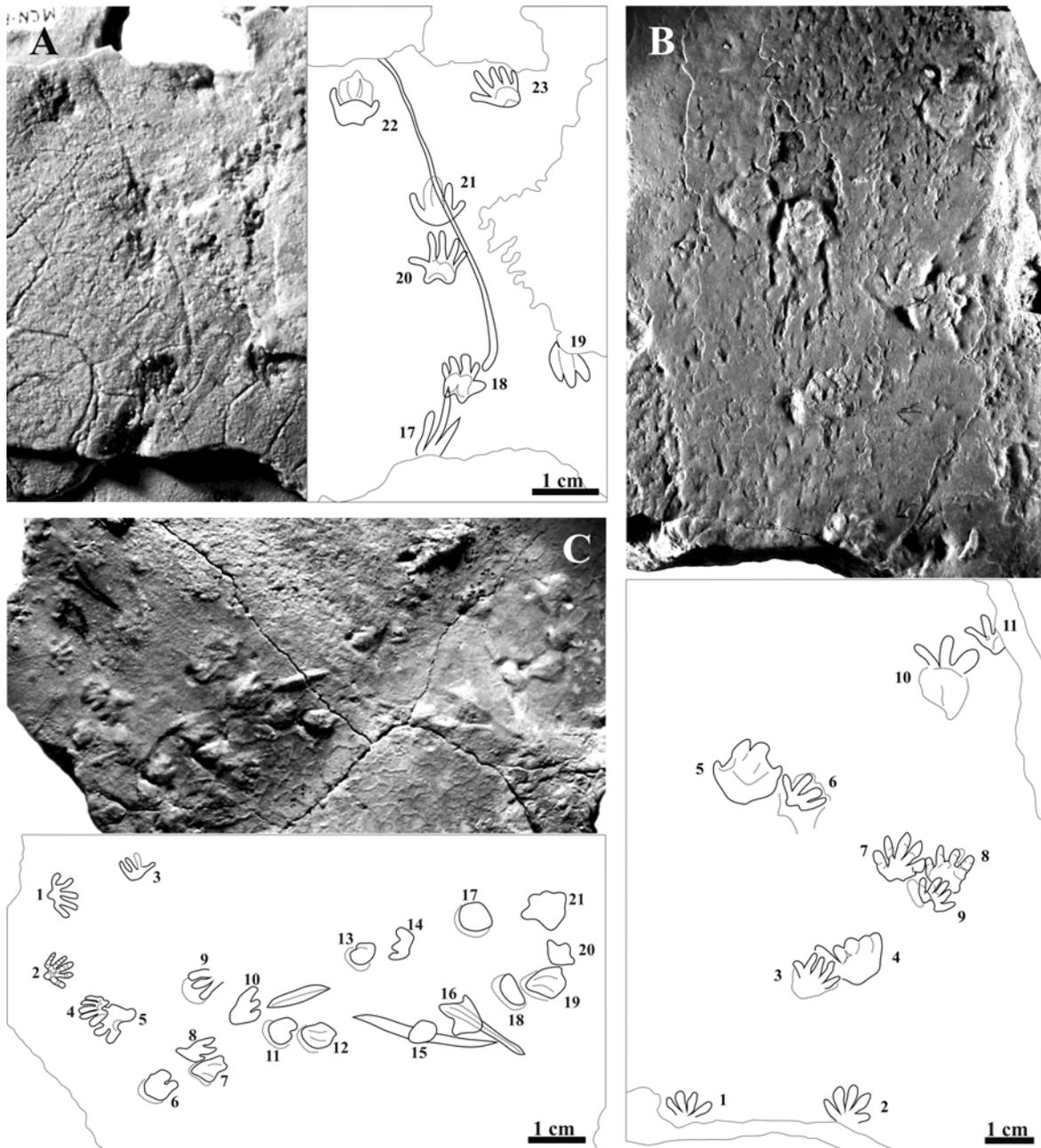
**Descrição** – Pegadas teromorfóides isoladas ou formando pistas incompletas, aproximadamente simétricas, pentadáctilas, mesaxônicas, preservadas em hiporrelevo convexo. Pode haver leve escalonamento proporcionado não pelo tamanho crescente dos dígitos e sim pela posição do eixo metapódio-falangeal. Os dígitos são largos e curtos em relação à planta ou palma, com extremidades agudas. Os *hypexes* são levemente arredondados. Não ocorrem almofadas falangeais, mas há impressões de almofadas palmares ou plantares, sendo uma almofada arredondada posterior a cada dígito. A planta é tão longa quanto larga, com formato ovalado e uma pequena projeção digitiforme posterior. As pistas são bastante irregulares com pegadas alternadas pouco nítidas. Em muitas das pegadas são preservados apenas três ou quatro dígitos. A planta ou palma pode não ocorrer ou estar preservada com forma arredondada. A bitola da pista é bastante estreita, com altos ângulos de passo.

**Discussão** – O material estudado difere dos icnotáxons teromorfóides ou mamalóides *Dicynodontipus protherioides* isp. nov. e *Ameghinichnus* Casamiquela, 1964 pela presença de



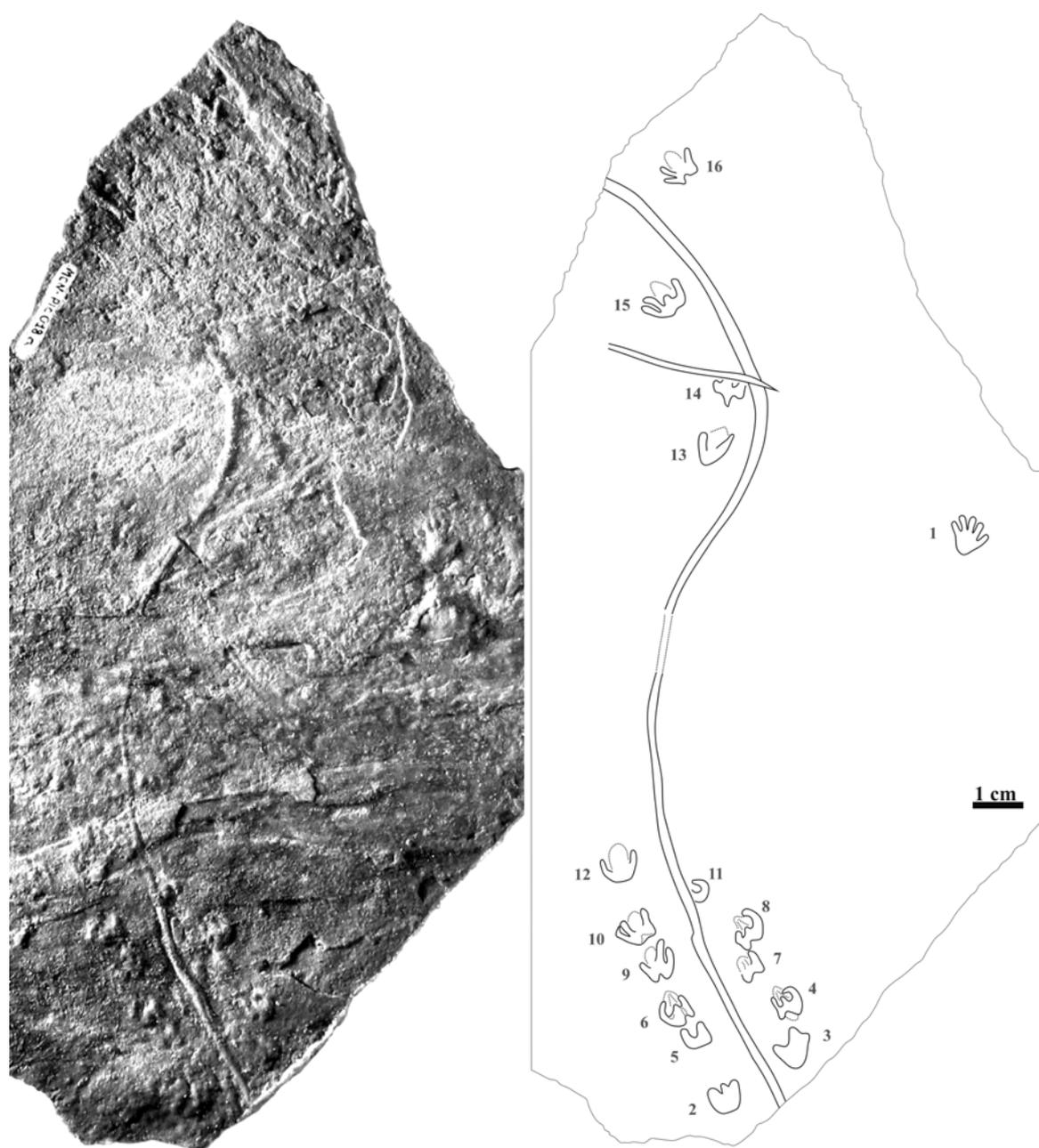
**Figura 3** - Pegadas teromorfoides, *Dicynodontipus* isp., da Formação Santa Maria: **A)** Amostra MCN.PIC.001; **B)** Amostra MCN.PIC.002; **C)** Amostra MCN.PIC.003.

uma planta grande com projeção posterior. Entretanto, assemelha-se à icnoespécie *Dicynodontipus bellambiensis* Retallack, 1996, descrito para o Triássico Inferior da Antártica, pela presença de dígitos mais estreitos com extremidades agudas, diferindo do mesmo por não apresentar uma grande divergência interdigital entre os dígitos IV e V. O material estudado difere também de *Dicynodontipus icelsi* Klerk, 2002, com pegadas que ultrapassam 20



**Figura 4** - Pegadas teromorfoídes da Formação Santa Maria: **A)** *Dicynodontipus* isp., amostra MCN.PIC.004; **B)** *Dicynodontipus* isp., amostra MCN.PIC.019; **C)** *Dicynodontipus protherioides* isp. nov., amostra MCN.PIC.016, parátipo.

centímetros de comprimento, pela evidente diferença de dimensões. Assemelha-se a *D. geinitzi* (Hornstein, 1876), comum em rochas triássicas européias, pela forma da palma ou planta e posição da inserção dos dígitos, mas não apresenta características suficientes para uma atribuição a essa icnoespécie. De acordo com as características morfológicas, o material estudado pode ser atribuído ao icnogênero *Dicynodontipus*. Devido à escassez de espécimes



**Figura 5** - Pegadas teromorfoídes da Formação Santa Maria, *Dicynodontipus protherioides* *isp. nov.*, amostra MCN.PIC.018a, parátipo.

não é possível atribuir essas pegadas a nenhuma das demais icnoespécies de *Dicynodontipus*, sendo usada então a denominação *Dicynodontipus* *isp.* Uma hipótese a ser considerada é que essas pegadas constituam variações preservacionais, comportamentais ou populacionais de *Dicynodontipus protherioides* *isp. nov.*, mas até o momento não há evidências suficientes que a confirmem.

*Dicynodontipus protherioides* isp. nov

**Material** – MCN-PIC.007/17-23, pista em epirrelevo côncavo (superfície superior); MCN-PIC.016/1-21 (figura 4C), amostra com uma pista formada por 21 pegadas e pequenas marca de arraste de cauda preservada em hiporrelevo convexo (superfície inferior); MCN-PIC.017/1-18 (figura 6), amostra com uma pista formada por 18 pegadas preservadas em hiporrelevo convexo (superfície inferior), com marca de arraste de cauda e gretas de ressecamento; MCN-PIC.018/2-16 (figura 5), duas amostras (molde e contramolde) com uma pista formada por quinze pegadas e uma marca de arraste de cauda preservadas em epirrelevo côncavo (superfície superior) e hiporrelevo convexo (superfície inferior).

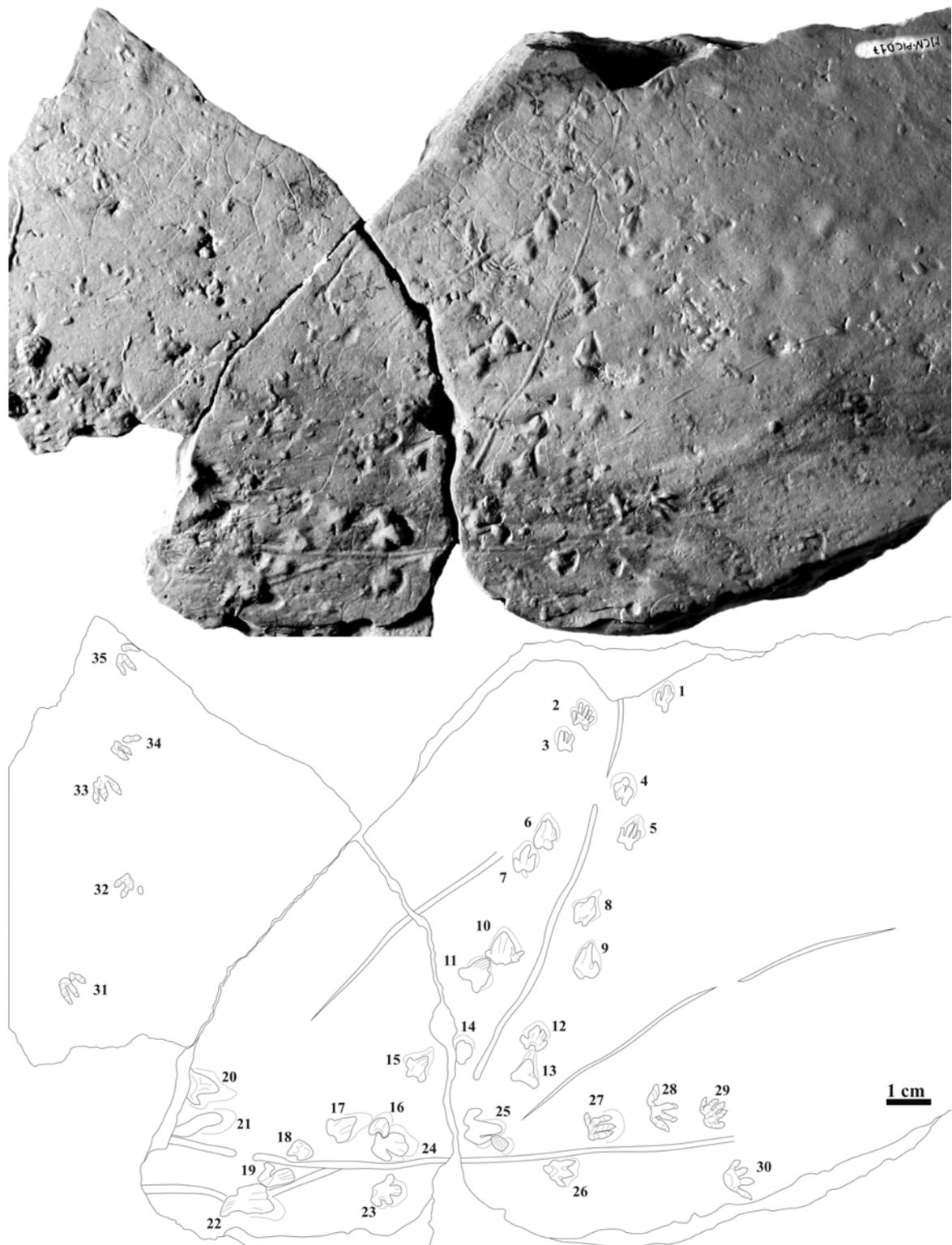
**Holótipo** – MCN-PIC.017/1-18, pista em hiporrelevo convexo.

**Parátipos** – MCN-PIC.016/1-21, pegadas isoladas em hiporrelevo convexo; MCN-PIC.018/2-16, pista em hiporrelevo convexo.

**Diagnose** – Pegadas plantígradas a semiplantígradas, levemente assimétricas e mesaxônicas a ectaxônicas. Apresentam quatro a cinco dígitos curtos (em relação à planta ou palma) com leve escalonamento progressivo dos dígitos I a IV, que são separados do dígito V por um ângulo interdigital ligeiramente maior. Palma ou planta apresentam forma de meia lua com concavidade voltada posteriormente, com uma almofada palmar/plantar para cada dígito. A pista apresenta andar caminhado e alternado com mão anterior e medial em relação ao pé no conjunto mão-pé, sem sobreposição ou ultrapassagem, associada a marca de arraste de cauda intermitente, retilínea a ligeiramente sinuosa.

**Etimologia** – *Pro*, ancestral; *therio* (*therium*), besta, geralmente usado para mamíferos; *oide*, com forma semelhante a.

**Descrição** – Todas as pegadas observadas ocorrem preservadas como hiporrelevo convexo. As pistas indicam andar caminhado com conjuntos mão-pé alternados, estando associadas a uma marca de arraste de cauda irregular e descontínua, retilínea a ligeiramente sinuosa com a parte interna da curva medial ao conjunto mão-pé; a mão é anterior e medial em relação ao pé no conjunto mão-pé; não ocorre sobreposição ou ultrapassagem. A pegada MCN.PIC.017/2 é a que melhor representa as características da mão, sendo assimétrica, pentadáctila, ectaxônica, plantígrada, com leve escalonamento dos dígitos I a IV e dígito V menor que o IV e com inserção mais posterior, mas não separado dos demais; a palma apresenta um formato



**Figura 6** - Pegadas teromorfoídes da Formação Santa Maria, *Dicynodontipus protherioides* *isp. nov.*, amostra MCN.PIC.017, holótipo.

aproximadamente retangular com cantos arredondados e um entalhe no bordo posterior; os dígitos I a IV inserem-se ao longo do bordo anterior e o dígito V no bordo lateral; os *hypexes* e as extremidades dos dígitos são arredondados; é possível distinguir duas almofadas falangeais no dígito II, três do dígito III e duas no dígito IV, além de almofadas palmares arredondadas nas bases dos dígitos I, III e IV. A pegada MCN.PIC.017/5 representa melhor as características do pé, sendo assimétrica, ectaxônica, plantígrada, com quatro dígitos preservados, sendo os dígitos II e III mais alongados; a planta apresenta um formato retangular com cantos arredondados e um entalhe arredondado no bordo posterior, sendo que os dígitos I a IV inserem-se ao longo do bordo anterior; os *hypexes* e as extremidades dos dígitos são arredondados; não é possível distinguir almofadas falangeais ou plantares, mas as pegadas MCN.PIC.017/6, MCN.PIC.017/8, MCN.PIC.017/9 e MCN.PIC.017/15 apresentam impressões de almofadas palmares/plantares, e a pegada MCN.PIC.017/10 apresenta duas ou três impressões de almofadas falangeais no dígito I. Não há diferença nas dimensões entre as pegadas das mãos e dos pés. A preservação dos dígitos é bastante variável dentre as amostras observadas, podendo apresentar apenas dois ou três dígitos ou ocorrer sob a forma de uma impressão com contorno arredondado. As pegadas MCN.PIC.017/6-10, MCN.PIC.017/13, MCN.PIC.017/15 e MCN.PIC.017/17 apresentam um contorno aproximadamente triangular com três impressões digitiformes preservadas de forma pouco nítida, sendo a central mais alongada e a lateral mais curta; a impressão central pode apresentar duas ou mais estrias longitudinais; a porção correspondente à palma ou planta apresenta um entalhe arredondado no bordo posterior; os *hypexes* e extremidades dos dígitos são arredondados e a divergência interdigital é pequena. As pegadas MCN.PIC.017/1 e MCN.PIC.017/7 apresentam uma pequena projeção voltada posteriormente no entalhe da planta. Todas as pegadas da pista MCN.PIC.017/1-18, exceto a MCN.PIC.017/18, apresentam um bordo de deformação de sedimento elevado (relevo positivo na superfície original) anteriormente a elas. As pegadas MCN.PIC.017/19-30 formam outra pista que cruza e sobrepõe a pista MCN.PIC.017/1-18. Na amostra MCN.PIC.016 ocorrem 21 pegadas sem o padrão característico de uma pista, com relevo bastante suave. As pegadas MCN.PIC.016/1-5 são pentadáctilas, mesaxônicas a ectaxônicas, plantígradas a semi-plantígradas com tubérculos digitais terminais. Na pegada MCN.PIC.016/2, os dígitos II a IV apresentam comprimento semelhante são separados dos dígitos I e V por um ângulo interdigital ligeiramente maior que entre os dígitos II, III e IV; os tubérculos terminais podem ser melhor visualizados nessa pegada. As pegadas MCN.PIC.016/1 e MCN.PIC.016/5 apresentam uma pequena projeção posterior da palma/planta. A pista MCN-PIC.007/17-23 é composta por sete pegadas e uma marca de

arraste de cauda levemente sinuosa que corta a pegada MCN-PIC.007/21; a preservação é bastante precária, mas é possível observar o padrão do conjunto mão-pé sendo a mão anterior e levemente medial em relação ao pé; as pegadas MCN-PIC.007/18, MCN-PIC.007/20 e MCN-PIC.007/23 apresentam cinco dígitos preservados, sem garras, com escalonamento pouco evidente. A pista MCN.PIC.018/2-16 apresenta uma pista característica, com padrão caminhado e alternado associada a marca de arraste de cauda, porém, com todos os valores relativos ao passo menores que na pista MCN.PIC.017/1-18; as pegadas encontram-se pobremente preservadas, havendo preservação preferencial dos dígitos mais laterais e mediais e do contorno posterior da palma/planta. As medidas das pegadas e pistas de *Dicynodontipus protherioides* isp. nov encontram-se na Tabela 11.

**Discussão** – O material estudado apresenta semelhanças com alguns icnogêneros tradicionalmente atribuídos a terapsídeos ou mamíferos basais. Segundo Hunt *et al.* (1993b), o icnogênero *Dicynodontipus* Rühle von Liliestern, 1944 é o icnotáxon melhor conhecido e mais representativo dentre aqueles atribuídos a Therapsida. Este apresenta diversas semelhanças com o material estudado, tais como a presença pegadas plantígradas/palmígradas, aproximadamente simétricas, mesaxônicas ou ligeiramente ectaxônicas, com prevalência funcional da planta/palma, com leve escalonamento dos dígitos I ao IV, planta larga e curta com projeção posterior, sendo o eixo transversal maior que o longitudinal, e preservação freqüente de apenas quatro dígitos, especialmente em *D. geinitzi* (Hornstein, 1876) e *D. icelsi* Klerk, 2002. Dessa forma, as pegadas estudadas podem ser atribuídas ao icnogênero *Dicynodontipus*. As várias espécies conhecidas de *Dicynodontipus* diferem do material estudado por várias características: *D. icelsi* apresenta grandes dimensões, sendo os dígitos com garras, curtos em relação à palma/planta; *D. bellambiensis* Retallack, 1996 apresenta dígitos afilados com base larga e extremidade aguda, pouca diferenciação entre os dígitos e a palma/planta é de tamanho maior; *D. geinitzi* apresenta pegadas com maiores dimensões, planta elíptica e grande em relação aos dígitos, sendo que estes não possuem tubérculos terminais (*e.g.* CONTI *et al.*, 1977; LEONARDI *et al.*, 2002). Sendo assim, o material estudado pode ser atribuído a uma espécie nova. *Dicynodontipus protherioides* isp. nov. assemelha-se a *Ameghinichnus* Casamiquela, 1964, icnogênero tipicamente jurássico presente na Argentina e África do Sul (CASAMIQUELA, 1964; OLSEN e GALTON, 1984), por apresentar pista com mãos mais próximas à linha média em relação aos pés, freqüente sobreposição parcial das mãos pelos pés, almofadas plantares e palmares, dígitos com tubérculos terminais e marca de cauda sinuosa. Entretanto,

Tabela 1 - *Dicynodontipus protherioides isp. nov. Parâmetros das pistas.*

	C	L	CP	LP	CDI	CDII	CDIII	CDIV	CDV	DMP
<b>MÃOS</b>										
Média	0,63	0,62	0,36	0,28	0,22	0,26	0,30	0,31	0,27	0,87
Mediana	0,60	0,61	0,27	0,26	0,23	0,27	0,30	0,31	0,27	0,80
Desvio Padrão	0,08	0,12	0,18	0,06	0,03	0,03	0,02	0,02	0,02	0,18
C. de Variação	12,70	19,35	50,00	21,43	13,63	11,54	6,45	6,45	7,41	20,69
<b>PÉS</b>										
Média	0,69	0,57	0,28	0,38	0,29	0,37	0,31	0,29	0,28	
Mediana	0,64	0,59	0,28	0,38	0,29	0,37	0,31	0,29	0,28	
Desvio Padrão	0,13	0,13	-	-	0,07	0,10	0,07	0,02	-	
C. de Variação	18,84	22,80	-	-	20,14	27,03	22,58	6,70	-	
	DI-II	DI-II-III	DIII-IV	DIV-V	DT	DI	AP	PO	MP	PD
<b>MÃOS</b>										
Média	36,22	21,40	13,07	19,59	82,25	1,62	74,36	2,05	1,18	2,40
Mediana	35,69	22,73	12,27	21,10	76,31	1,47	82,13	2,11	1,13	2,49
Desvio Padrão	21,69	9,82	2,35	5,67	36,03	0,26	20,26	0,15	0,29	0,51
C. de Variação	59,88	45,89	17,98	28,94	43,80	16,05	27,25	7,32	24,58	21,25
<b>PÉS</b>										
Média	9,98	11,00	9,65	-	60,10	1,87	66,26	2,23	1,24	2,44
Mediana	9,98	11,00	9,65	-	60,10	2,02	64,72	2,46	1,23	2,54
Desvio Padrão	2,07	3,03	3,47	-	-	0,32	7,61	0,40	0,24	0,55
C. de Variação	20,74	27,54	35,96	-	-	17,11	11,48	17,94	19,35	22,54

*Ameghinichnus* apresenta algumas características não compartilhadas com *Dicynodontipus protherioides* isp. nov., tais como a presença de planta e palma mais curtas sem projeção posterior, autopódios digitígrados a semi-digitígrados, pistas de andar caminhado e ricochete com ultrapassagem dos pés em relação às mãos e dígitos I e V separados dos demais por um ângulo maior que entre II, III e IV, sendo estes do mesmo comprimento. As duas últimas características podem ser observadas também em *Cynodontipus polythrix* Ellenberger, 1976 e na pegada isolada MCN.PIC.016-2, sendo possível que representem variações comportamentais dos animais produtores e não necessariamente anatômicas. As pegadas do icnogênero *Cynodontipus* diferem de *Dicynodontipus protherioides* isp. nov. por apresentar maiores dimensões, chegando a 25 cm de comprimento. Algumas pegadas de *C. polythrix* apresentam evidências da presença de pêlos no animal produtor (ELLENBERGER, 1976). As pegadas do icnogênero *Therapsipus* Hunt, Santucci, Lockley e Olson, 1993, cuja única icnoespécie é *T. cumminsi*, são atribuídas a dicinodontes, mas também diferem de *Dicynodontipus protherioides* isp. nov. por apresentar planta grande em relação aos dígitos e grandes dimensões (HUNT *et al.*, 1993b). O icnogênero *Procolophonichnium* Nopcsa, 1923 apresenta algumas semelhanças com *Dicynodontipus protherioides* isp. nov., tais como presença de escalonamento digital e padrão de andadura, porém o escalonamento é mais acentuado, as pegadas são digitígradas, a planta é estreita sem projeção posterior e ocorrem garras curvadas lateralmente (*e.g.* HOLST *et al.*, 1970; DIEDRICH, 2000, 2002); as pegadas do icnogênero *Procolophonichnium* tendem a ser digitígradas mesmo em diferentes teores de umidade (DIEDRICH, 2002). As pegadas da icnoespécie *Dicynodontipus protherioides* isp. nov. apresentam algumas semelhanças com *Varanopus microdactylus* (Pabst, 1896), tais como pista com padrão alternado, mão anterior ao pé no conjunto mão-pé e planta alongada em relação aos dígitos. Entretanto, este apresenta escalonamento digital mais pronunciado e dígitos mais longos, com garras curvadas medialmente. A icnoespécie *V. microdactylus* é atribuída a Procolophonidae ou Captorhinidae (HAUBOLD, 1971), e essas semelhanças poderiam representar uma convergência de hábitos. O material estudado apresenta ainda algumas poucas semelhanças com pegadas mamalóides tais como *Gallegosichnus garridoi* Casamiquela, 1964 e *Calibarichnus ayestarani* Casamiquela, 1964, do Mesozóico da Argentina, tais como dígitos com pequena divergência interdigital e planta larga com uma projeção posterior (CASAMIQUELA, 1964). Pegadas atribuídas ao icnogênero *Dicynodontipus* são comuns em rochas do Permiano e Triássico do hemisfério norte, principalmente Europa e América do Norte, mas ocorrem também no Permiano Superior

brasileiro, na Formação Rio do Rasto (LEONARDI *et al.*, 2002), e Triássico Médio argentino, na Formação Cerro de las Cabras (MARSICANO *et al.*, 2004).

*Incertae sedis*

**Material** – MCN.PIC.017/20-35 (figura 6).

**Descrição** – As pegadas MCN.PIC.017/20-30 formam outra pista que cruza e sobrepõe a pista MCN.PIC.017/1-18. A pista MCN.PIC.017/20-30 é bastante irregular e sem padrão definido, ocorrendo associada a uma marca de arraste de cauda aproximadamente retilínea e descontínua. Não é possível definir seguramente quais pegadas correspondem a pés ou a mãos. As pegadas MCN.PIC.017/20, MCN.PIC.017/24 e MCN.PIC.017/25 consistem em formas irregulares contendo três impressões digitiformes, sendo que a central é mais longa e a lateral mais curta e separada das demais por um maior ângulo; os *hypexes* e extremidades dos dígitos são arredondados e a divergência interdigital pequena; a impressão central na pegada MCN.PIC.017/24 é bastante larga e ocorrem estrias longitudinais. Na pegada MCN.PIC.017/25 é possível observar um pequeno entalhe posterior; essa pegada ocorre associada a uma impressão arredondada e estriada que não pode ser associada com certeza à pista. A pegada MCN.PIC.017/21 consiste em uma impressão alongada e levemente sinuosa, sem maiores detalhes morfológicos. A pegada MCN.PIC.017/22 sobrepõe a marca de arraste de cauda da pista MCN.PIC.017/1-18 e consiste em uma impressão aproximadamente retangular com uma larga projeção posterior; ao longo da pegada ocorrem estrias longitudinais. A pegada MCN.PIC.017/23 constitui uma impressão irregular com quatro dígitos e uma palma/planta aproximadamente quadrada; o dígito mais lateral insere-se no bordo lateral da palma/planta, enquanto os demais dígitos inserem-se em seu bordo anterior; os dígitos apresentam extremidades e *hypexes* arredondados. As pegadas MCN.PIC.017/26-30 apresentam detalhes morfológicos mais claros. A pegada MCN.PIC.017/26 apresenta três dígitos de comprimento semelhante associados a uma planta/palma mais larga que longa, que apresenta uma projeção posterior; os dois dígitos mais mediais apresentam extremidades agudas, mas todos os *hypexes* são arredondados. A pegada MCN.PIC.017/27 é mesaxônica a ectaxônica, semiplantígrada e apresenta os dígitos II a V preservados; os dígitos II a IV apresentam comprimento semelhante e encontram-se voltados anteriormente; o dígito V é menor e separados dos demais por um maior ângulo interdigital, inserindo-se lateralmente à pegada; ocorrem três almofadas falangeais no dígito II, três no dígito III, quatro no dígito IV e

duas no dígito II; todos terminam em garras e apresentam *hypexes* arredondados. A pegada MCN.PIC.017/28 é semelhante à anterior, mas apresenta maior divergência interdígital e total. A pegada MCN.PIC.017/29 apresenta uma palma/planta mais larga que longa e cinco dígitos preservados com leve escalonamento do dígito I ao III; o dígito I é curto e apresenta extremidade arredondada, os demais dígitos são terminados em garras; os *hypexes* são levemente arredondados; o dígito V insere-se lateral e posteriormente à palma/planta; ocorrem duas a três almofadas falangeais em cada dígito e duas almofadas palmares/plantares posteriores à cada dígito, exceto o dígito V. A pegada MCN.PIC.017/30 apresenta forma semelhante à última, mas com quatro dígitos preservados. As pegadas da pista MCN.PIC.017/31-35, embora estejam preservadas de forma mais superficial, mostram características morfológicas semelhantes à pegada MCN.PIC.017/27, sendo tridáctilas, mesaxônicas, com dígitos aproximadamente do mesmo comprimento e terminados em garras; os *hypexes* são arredondados e ocorrem duas a três almofadas falangeais em cada dígito. O padrão de andadura não é reconhecível.

**Discussão** – A maioria das pegadas da pista MCN.PIC.017/20-35 apresenta poucas características que permitam uma identificação icnotaxonômica ou do animal produtor. As pegadas MCN.PIC.017/26-27 apresentam características em comum com o icnogênero *Rotodactylus* Peabody, 1948 e *Neorotodactylus* Casamiquela, 1980, tais como a presença de três dígitos de comprimento semelhante associados a um dígito lateral ou revertido. As pegadas MCN.PIC.017/29-30 têm algumas semelhanças com os icnogêneros *Dicynodontipus* e *Cynodontipus*, como a presença de palma/planta grande em relação aos dígitos, mais larga que longa e dígitos com leve escalonamento do I ao IV, sendo o dígito V inserido lateralmente. Assim, não é possível conhecer a afinidade taxonômica ou morfológica dessas pegadas, o que justifica sua classificação como *Incertae sedis*.

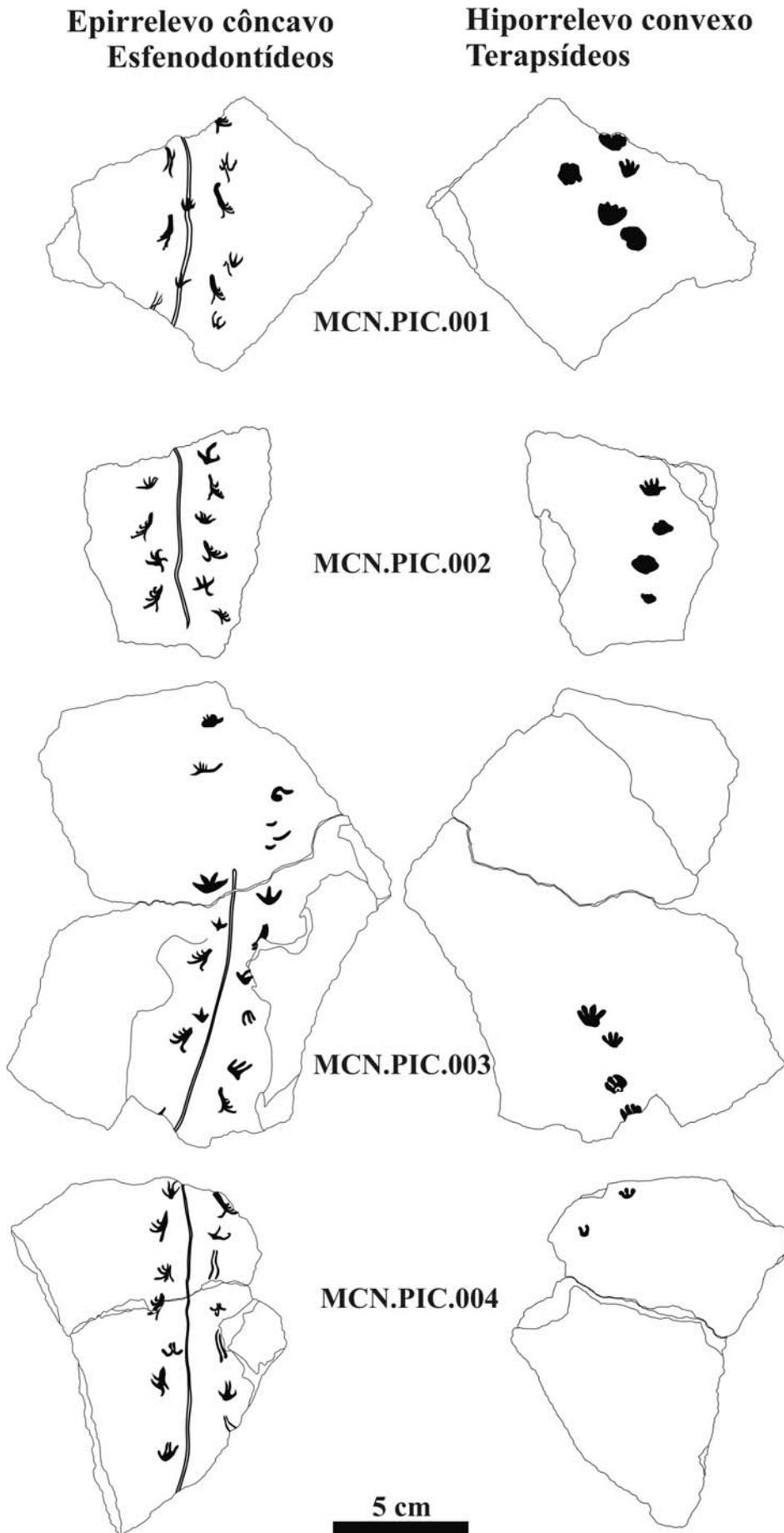
## DISCUSSÃO

As pegadas estudadas apresentam algumas características preservacionais que, apesar de serem típicas de subpegadas (*e.g.* LOCKLEY, 2000), tais como digitigradia e redução do número de dígitos, podem ser interpretadas como variações na plasticidade do sedimento, tal como observado por Silva *et al.* (2007b). Algumas características, como a presença de marcas de arraste de cauda e almofadas falangeais, são um indicativo de que as superfícies com pegadas correspondem às originais (SWANSON e CARLSON, 2002; MILÀN e BROMLEY,

2006). Além disso, muitas das pegadas estudadas apresentam bordos elevados de sedimento preservados como hiporrelevo côncavo produzidos durante o movimento de retração do apêndice locomotor. Estas estruturas não podem ser preservadas como subpegadas visto que não são produzidas por carga ou ruptura no substrato e conseqüentemente não afetam camadas abaixo da superfície.

As amostras MCN.PIC.016, MCN.PIC.017 e MCN.PIC.018, contendo pegadas e pistas de *Dicynodontipus protherioides* isp. nov., são semelhantes em relação às características preservacionais. Embora o padrão das pistas seja facilmente reconhecido, a maioria das pegadas encontra-se deformada pela plasticidade do sedimento. A planta é geralmente reconhecível, mas em poucas pegadas os dígitos podem ser individualizados e sua presença é caracterizada pela ocorrência de estrias longitudinais nas pegadas. Frequentemente as pegadas apresentam um bordo de sedimento anterior, convexo no relevo original, formado pelo deslocamento do autopódio no sedimento plástico. As pegadas dos pés apresentaram preservação menos detalhada que das mãos, sendo que em nenhuma delas foi possível observar a série digital completa. As pegadas das amostras MCN.PIC.016 e MCN.PIC.017 encontram-se associadas a gretas de ressecamento pequenas e pouco profundas, que estendem-se apenas parcialmente sobre a superfície, evidenciando que houve alguma exposição subaérea antes do soterramento. A amostra MCN.PIC.018 apresenta sua superfície sulcada por pequenas marcas de escoamento de água, maiores nas regiões onde pegadas não estão preservadas, mostrando que a pista original foi parcialmente destruída pelo fluxo de água em sua porção média, restando apenas vestígios da marca de arraste de cauda.

As pegadas atribuídas a *Dicynodontipus* isp. apresentam-se precariamente preservadas, ocorrendo com freqüência sob a forma de impressões arredondadas. Nenhum padrão regular ou completo de pista foi observado, sendo assim impossível distinguir pegadas de pés ou mãos. Em alguns casos apenas os dígitos foram preservados, como nos exemplares MCN.PIC.004/15-16. Esses fatores impediram que as mensurações fossem efetuadas. É possível que as pistas teromorfóides presentes nas amostras MCN.PIC.001, MCN.PIC.002 e MCN.PIC.003 correspondam à porção da pista produzida por um lado do corpo, sendo que a outra metade não teria sido preservada. As amostras MCN.PIC.001, MCN.PIC.002, MCN.PIC.003 e MCN.PIC.004 apresentam também em sua superfície superior, preservadas como epirrelevo côncavo, pegadas lacertóides citadas por Silva *et al.* (2007a). Curiosamente, estas pegadas coincidem em direção e sentido com as pegadas do icnogênero *Dicynodontipus*



**Figura 7** - Amostras MCN.PIC.001, 002, 003 e 004 mostrando pistas lacertídeos em epirrelevo e teromorfoídes em hiporrelevo, com a mesma orientação.

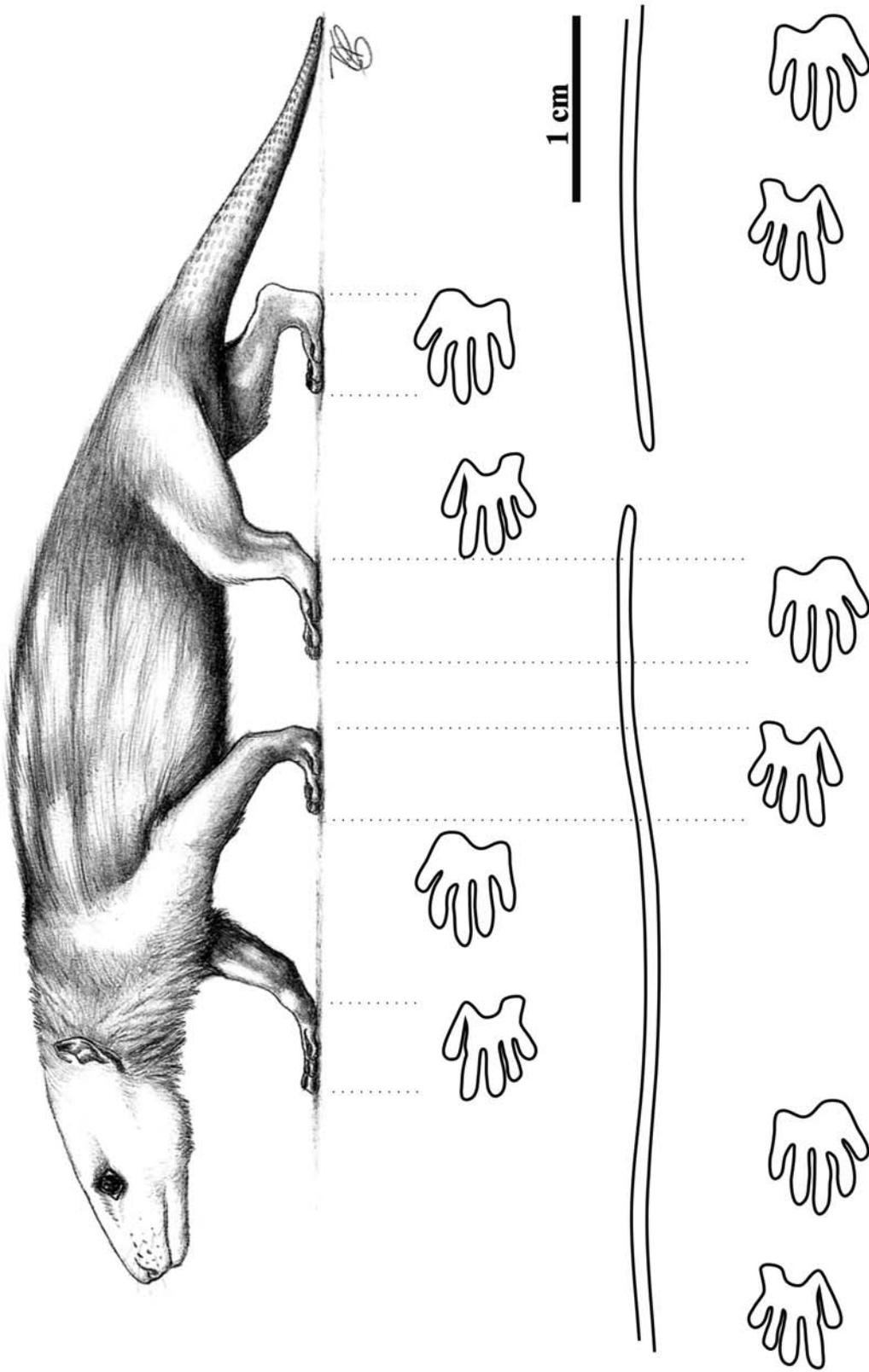
que ocorrem na superfície inferior (figura 7), indicando que, embora as amostras não se encaixem, as pistas em epirrelevo correspondem a uma seqüência produzida por um único animal lacertóide ao passo que as pistas em hiporrelevo possivelmente foram produzidas pelo mesmo animal teromorfóide, havendo uma pequena diferença temporal entre a passagem deles. Possíveis explicações para essa coincidência seriam a presença de obstáculos que obrigariam os animais a seguirem o mesmo caminho ou a ocorrência de um ponto de travessia mais fácil através do terreno encharcado.

As condições de preservação das pegadas fósseis do afloramento Predebon foram estudadas anteriormente por Silva *et al.* (2007b), que as classificaram em cinco estágios diferentes em relação ao conteúdo ou nível d'água no momento em que foram produzidas e à posterior exposição subaérea: pegadas subaquáticas (lâmina d'água de poucos centímetros, sem exposição subaérea); pegadas semi-aquáticas (pequena lâmina d'água, exposição subaérea mínima); pegadas semi-terrestres (lâmina d'água mínima, exposição subaérea moderada); pegadas em substrato encharcado (sedimento encharcado e muito plástico, exposição subaérea moderada); pegadas em substrato úmido (sedimento úmido e pouco plástico, exposição subaérea prolongada). Formas semelhantes de preservação foram descritas por Diedrich (2000, 2002). Os icnofósseis analisados no presente trabalho podem ser classificados dentre as pegadas em substrato encharcado devido à presença de marcas de arraste de cauda intermitentes e gretas de ressecamento cobrindo parcialmente a superfície, além de marcas produzidas por fluxo d'água. Pegadas com características análogas foram produzidas experimentalmente por Brand (1979, 1996) em substratos com propriedades semelhantes. Segundo Silva *et al.* (2007b), a preservação das pegadas do afloramento Predebon ocorreu como resultado de três etapas: (1) as pegadas foram produzidas tanto em sedimento encharcado; (2) com a diminuição do nível d'água, a superfície secou de forma diferencial, ficando levemente endurecida; (3) as pegadas foram soterradas por uma fina camada de areia, com baixa energia. Pegadas com feições preservacionais semelhantes ocorrem em rochas do Grupo Beaufort (Permiano Superior, África do Sul) em um contexto de planície de inundação (SMITH 1993), apresentando pegadas terrestres e semi-aquáticas associadas a gretas de ressecamento.

A análise estatística de *Dicynodontipus protherioides* isp. nov. (tabela 11) revelou que a média e a mediana apresentam valores muito próximos, constituindo bons representantes da população estudada mesmo com uma amostragem relativamente baixa (LEONARDI, 1987). As medidas das mãos apresentaram coeficientes de variação mais baixos que as dos pés,

exceto pelos parâmetros DI-II, DII-III, AP e MP. Em relação às mãos, de um modo geral, as medidas angulares mostraram maior variação que as medidas lineares, em especial nos ângulos entre os dígitos mais externos. A mensuração dos dígitos foi possível em um número menor de pegadas dos pés e praticamente não há variação entre as medidas angulares e lineares. Os parâmetros das pistas também apresentaram coeficientes de variação relativamente baixos, mostrando que, apesar de terem sido mensuradas duas pistas diferentes, o tipo de andadura é consistente e possivelmente representa a andadura mais comum do animal produtor.

A distância gleno-acetabular (DGA) do produtor de *Dicynodontipus protherioides* isp. nov. foi calculada com a fórmula  $DGA = 3/4PD + DMP$  (PD = passo duplo, DMP = distância mão-pé), levando-se em consideração a presença de um padrão alternado das pistas sem sincronia dos autopódios do mesmo par diagonal (LEONARDI, 1987), sendo que o valor obtido foi de 2,68 cm. As pegadas descritas por Retallack (1996) como *Dicynodontipus bellambiensis* apresentam tanto andar alternado, típico de tetrápodes basais, como andar esquipado, mais característico de mamíferos e alguns dinossauros saurópodes (LEONARDI, 1987; CASANOVAS *et al.*, 1997), mostrando que ambos os padrões estavam presentes dentre os terapsídeos. O padrão alternado também ocorre em *Therapsipus cumminsi* (HUNT *et al.*, 1993b), icnoespécie atribuída a grandes dicinodontes. O comprimento total do corpo não pode ser estimado com segurança; alguns autores consideram que este corresponde ao dobro do valor do comprimento gleno-acetabular no caso de animais lacertóides (*e.g.* LEONARDI, 1987). É possível que este valor, em torno de 5,36 cm, seja próximo do comprimento real do corpo dos animais produtores de *Dicynodontipus protherioides* isp. nov. A presença de uma marca de arraste de cauda retilínea ou levemente sinuosa indica que o animal se deslocava com um mínimo de flexão lateral da coluna vertebral. Reconstruções esqueléticas de cinodontes como *Thrinaxodon* mostram que o animal apresentava postura semi-ereta, tronco relativamente longo em comparação com o comprimento total do corpo, cauda curta e autopódios plantígrados (JENKINS, 1971). Este padrão morfológico do corpo coincide com o esperado para os animais produtores de *Dicynodontipus protherioides* isp. nov. As pistas estudadas foram produzidas por andar caminhado, visto que os passos são regulares e curtos; além disso, há preservação preferencial das plantas e palmas dos autopódios, o que não ocorreria caso o animal estivesse se deslocando com andar corrido. É possível inferir ainda, pela bitola relativamente larga da pista e pela presença de autopódios palmígrados a semipalmígrados e plantígrados a semiplantígrados, que o animal teria postura semi-ereta e seria possivelmente cursorial e de hábitos terrestre (figura 8).



**Figura 8** - Reconstituição da pista de *Dicynodontipus protherioides* isp. nov. com base nas médias dos parâmetros morfométricos mensurados e reconstituição do animal produtor (desenho de Renata Cunha).

De acordo com as características encontradas, é possível relacionar *Dicynodontipus protherioides* isp. nov. com as ocorrências de cinodontes avançados de pequeno porte, baseadas em esqueletos fossilizados, preservados em rochas de idade semelhante, embora seja impossível definir diretamente qual espécie produziu as pegadas. As rochas da seqüência Alemoa-Caturrita apresentam diversas ocorrências de cinodontes, vários deles de pequeno porte tais como *Therioherpeton cargini* (BONAPARTE e BARBERENA, 1975, 2001; OLIVEIRA, 2006), *Riograndia guaibensis* (BONAPARTE *et al.*, 2001), *Irajatherium hernandesi* (MARTINELLI *et al.*, 2005), *Protheriodon estudianti* (BONAPARTE *et al.*, 2006), *Charruodon tetracuspидatus* (ABDALA e RIBEIRO, 2000), *Brasilodon quadrangularis* e *Brasilitherium riograndensis* (BONAPARTE *et al.*, 2003). Apesar da razoável quantidade de táxons conhecidos, ainda há poucas informações acerca do pós-crânio desses animais; entretanto, é interessante observar que há vários animais que poderiam ter produzido as pegadas de *Dicynodontipus protherioides* isp. nov.

A porção superior do Membro Alemoa da Formação Santa Maria, na qual se insere o afloramento Predebon, é rica em fósseis de rincossauros, constituindo assim a Fauna Local de Alemoa (BARBERENA, 1977), inclusa na Cenozona de Rhynchosauria (SCHULTZ *et al.*, 2000). Este membro é correlacionável à Formação Ischigualasto, do Triássico da Argentina (*e.g.* BARBERENA, 1977; BONAPARTE, 1982; SCHULTZ *et al.*, 2000). Embora o registro osteológico do afloramento Predebon seja condizente com a fauna conhecida para o Membro Alemoa, a icnofauna deste afloramento é mais semelhante à fauna da Formação Caturrita, que apresenta registros ósseos de esfenodontídeos (FERIGOLO, 1999, 2000), além dos cinodontes (possivelmente tritelodontídeos) de pequeno porte. Considerando a seqüência Alemoa-Caturrita como concordante e contínua (SCHULTZ *et al.*, 2000), a diferença temporal entre a icnofauna do afloramento Predebon e a fauna da Formação Caturrita seria de pouca importância. É relativamente comum que ocorrências icnológicas antecipem os primeiros registros osteológicos de grupos animais ao longo do tempo geológico (LOCKLEY, 1991; SARJEANT, 1988). Isso deve-se ao fato de que quanto maior for a população de determinada espécie, maiores as chances de fossilização de indivíduos desta espécie, visto tratar-se de um evento raro. Já a preservação de pegadas, embora seja fortemente limitada pelas condições ambientais e de sedimentação, não necessita de populações bem estabelecidas para que ocorra, visto que apenas um indivíduo pode produzir milhares de pegadas passíveis de preservação durante a sua vida, mas deixar apenas um esqueleto.

## CONCLUSÕES

- 1) As pegadas teromorfóides da Formação Santa Maria podem ser inseridas em dois icnotáxons distintos, *Dicynodontipus protherioides* isp. nov. e *Dicynodontipus* isp.; outras pegadas encontradas associadas a estas não apresentam características suficientes para uma identificação confiável, sendo assim classificadas como *Incertae sedis*;
- 2) As pegadas foram produzidas em sedimento fino, plástico e encharcado, tendo ocorrido um breve período de exposição aérea posterior, conferindo o endurecimento da superfície e permitindo assim o seu soterramento;
- 3) O produtor de *Dicynodontipus protherioides* isp. nov. corresponde a um animal quadrúpede, cursorial, com andar alternado mas pouca flexão lateral da coluna vertebral; a postura era semi-ereta e os autopódios palmígrados/plantígrados a semipalmígrados/semiplantígrados, sem garras longas e agudas e com almofadas falangeais e plantares/palmares. As pistas foram produzidas com andar caminhado e com a cauda tocando o chão.
- 4) As pegadas estudadas, incluindo *Dicynodontipus protherioides* isp. nov. e *Dicynodontipus* isp., podem ser atribuídas a cinodontes avançados de pequeno porte, possivelmente tritelodontídeos, cujos esqueletos são encontrados nas formações Santa Maria e Caturrita, embora a associação com pegadas de esfenodontídeos torne essa icnocenose mais semelhante à paleofauna da Formação Caturrita.

## AGRADECIMENTOS

À Dr<sup>a</sup> Ana Maria Ribeiro (Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul) pelo auxílio com o material; ao Dr. Ricardo Negri pela participação nos trabalhos de campo; ao Dr. Henrique Zerfass e Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais (CPRM) pelas críticas, elaboração da seção stratigráfica do afloramento Predebon e apoio nos trabalhos de campo concomitantes com o mapeamento geológico da área realizado pela instituição mencionada; à Dr<sup>a</sup> Cibele Schwanke (Universidade do Estado do Rio de Janeiro) e ao MSc. Fernando A. Sedor (Universidade Federal do Paraná) pelas críticas; à Renata Cunha pela reconstrução artística na figura 8; ao Sr. Albino João Predebon, proprietário da área onde

se situa o afloramento; o apoio financeiro ao desenvolvimento deste estudo foi realizado através do CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, bolsa n° E-26/152.541/2006), FAPERJ (Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa no Estado do Rio de Janeiro) e CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior).

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABDALA, F.; RIBEIRO, A.M. 2000. A new therioherpetid cynodont from the Santa Maria Formation (middle Late Triassic), southern Brazil. **Geodiversitas**, Paris, vol. 22, n. 4, p. 589-596.

ABRAMOFF, M.D.; MAGELHAES, P.J.; RAM, S.J. 2004. Image Processing with ImageJ. **Biophotonics International**, Pittsfield, vol. 11, n. 7, p. 36-42.

ANDREIS, R.R.; BOSSI, G.E.; MONTARDO, D.K. 1980. O Grupo Rosário do Sul (Triássico) no Rio Grande do Sul – Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 31, 1980, Camboriú. **Anais...** Camboriú, SBG, vol. 2, p. 659-673.

BARBERENA, M.C. 1977. Bioestratigrafia preliminar da Formação Santa Maria. **Pesquisas**, Porto Alegre, vol. 7, p. 111-129.

BONAPARTE, J.F. 1982. Faunal replacement in the Triassic of South America. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, vol. 2, n. 3, p. 362-371.

BONAPARTE, J.F.; BARBERENA, M.C. 1975. A possible mammalian ancestor from the middle Triassic of Brazil, Therapsida-Cynodontia. **Journal of Paleontology**, Tulsa, vol. 49, n. 5, p. 931-936.

BONAPARTE, J.F.; FERIGOLO, J.; RIBEIRO, A.M. 2001. A primitive Late Triassic 'ictidosaur' from Rio Grande do Sul, Brazil. **Palaeontology**, Cambridge, vol. 44, n. 4, p. 623-635.

BONAPARTE, J.F.; SOARES, M.B.; SCHULTZ, C.L. 2006. A new non-mammalian cynodont from the Middle Triassic of Southern Brazil and its implications for the ancestry of mammals. In: Harris, J.D.; Lucas, S.G.; Spielmann, J.A.; Lockley, M.G.; Milner, A.R.C.; Kirkland, J.I. The Triassic-Jurassic Terrestrial Transition. **New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin**, Albuquerque, vol. 37, p. 599-607.

BONAPARTE, J.F.; MARTINELLI, A.G.; SCHULTZ, C.L.; RUBERT, R. 2003. The sister group of mammals: small cynodonts from the Late Triassic of Southern Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, Porto Alegre, vol. 5, jan/jul, p. 5-27.

BRAND, L.R. 1979. Field and laboratory studies on the coconino sandstone (Permian) vertebrate footprints and their paleoecological implications. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, vol. 28, p. 25-38.

BRAND, L.R. 1996. Variations in salamander trackways resulting from substrate differences. **Journal of Paleontology**, Tulsa, vol. 70, n. 6, p. 1004-1010.

CASAMIQUELA, R.M. 1964. **Estudios Icnológicos**. Buenos Aires: Colegio Industrial Pio IX, 229 p.

CASAMIQUELA, R.M. 1980. Nuevos argumentos en favor de la transferencia de *Rotodactylus*, icno-genero reptiliano, de los “crocodiloides” (Archosauria) a los “lacertoides” (*incertae sedis*). **Ameghiniana**, Buenos Aires, vol. 17, n. 2, p. 121-129.

CASANOVAS, M.; FERNÁNDEZ, A.; PÉREZ-LORENTE, F.; SANTAFÉ, J.V. 1997. Sauropod trackways from site El Sobaquillo (Munilla, La Rioja, Spain) indicate amble walking. **Ichnos**, Chur, vol. 5, p. 101-107.

CONTI, M.A.; LEONARDI, G.; MARIOTTI, N.; NICOSIA, U. 1977. Tetrapod footprints of the “Val Gardena Sandstone” (North Italy). Their paleontological, stratigraphic and paleoenvironmental meaning. **Palaeontographia Italica**, Pisa, vol. 70, n. 40, p. 1-91.

DA-ROSA, A.A.S. 2005. **Paleoalterações em depósitos sedimentares de planícies aluviais do Triássico Médio a Superior do sul do Brasil: caracterização, análise estratigráfica e preservação fossilífera**. Tese de Doutorado, Universidade do Vale do Rio dos Sinos, São Leopoldo, 211 p.

DIEDRICH, C. 2000. Neue Wirbeltierfährten aus dem Unteren Muschelkalk (Mitteltrias) des Osnabrücker Berglandes and Teutoburger Waldes (NW-Deutschland) und ihre stratigraphische und paläogeographische Bedeutung im Germanischen Becken. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie**, Stuttgart, vol. 217, n. 3, p. 369-395.

DIEDRICH, C. 2002. Vertebrate track bed stratigraphy at new megatrack sites in the Upper Wellenkalk Member and *orbicularis* Member (Muschelkalk, Middle Triassic) in carbonate tidal flat environments of the western Germanic Basin. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, vol. 183, n. 3-4, p. 185-208.

ELLENBERGER, P. 1976. Une piste avec traces de soies é paisses dans le trias inférieur a moyen de Lodève (Hérault, France): *Cynodontipus polythrix* nov. gen., nov. sp. Les Cynodontes em France. **Geobios**, Lyon, vol. 9, n. 6, p. 769-787.

FACCINI, U.F. 1989. **O Permo-Triássico do Rio Grande do Sul. Uma análise sob o ponto de vista das seqüências deposicionais**. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Curso de Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre, 121 p.

FERIGOLO, J. 1999. South-american first record of a sphenodontian (Lepidosauria, Rhynchocephalia) from Late Triassic–Early Jurassic of Rio Grande do Sul State, Brazil. In:

INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON MESOZOIC TERRESTRIAL ECOSYSTEM, 7, 1999, Buenos Aires. **Abstracts...** Buenos Aires: APA, p. 24.

FERIGOLO, J. 2000. Esfenodontídeos do Neo-triássico/?Jurássico do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. In: HOLZ, M.; DE ROS, L.F. (ed.). **Paleontologia do Rio Grande do Sul**. UFRGS/Instituto de Geociências - CIGO, p. 236-245.

FERNANDES, A.C.S.; BORGHI, L.; CARVALHO, I.S.; ABREU, C.J. 2002. **Guia dos Icnofósseis de Invertebrados do Brasil**. Rio de Janeiro: Interciência. 260 p.

HAUBOLD, H. 1971. Die tetrapodenfährten aus dem Permosiles (Stefan und Rotliegendes) des Thüringer Waldes. **Abhandlungen und Berichte des Museums der Natur Gotha**, Gotha, S., p. 15-41.

HOLST, H.K.H.; SMIT, J.; VEENSTRA, E. 1970. Lacertoid footprints from the early Middle Triassic at Haarmühle, near Alstätte, W. Germany. **Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen**, Amsterdam, Sect. B, vol. 73, n. 2, p. 157-165.

HORNSTEIN, F. 1876. Letter to H. B. Geinitz on a new species of Chirotherium. **Neües Jahrbuch fur Mineralogie, Geologie und Palaontologie**, Stuttgart, p. 933.

JENKINS, F.A. 1971. The postcranial skeleton of African cynodonts. New Haven, Connecticut, **Bulletin Peabody Museum** (Nat. Hist.), vol. 36, 216 p.

KLERK, W.J. 2002. A dicynodont trackway from the *Cistecephalus* assemblage zone in the Karoo, east of Graaff-Reinet, South Africa. **Palaeontologia Africana**, Johannesburg, vol. 38, p. 73-91.

LANGER, M.C. 2005. Studies on continental Late Triassic tetrapod biochronology. I. The type locality of *Saturnalia tupiniquim* and the faunal succession in south Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, Oxford, vol. 19, p. 205-218.

LEONARDI, G. (Ed.). 1987. **Glossary and manual of Tetrapod footprint Palaeoichnology**. Brasília: DNPM. 117 p.

LEONARDI, G.; SEDOR, F.A.; COSTA, R. 2002. Pegadas de répteis terrestres na Formação Rio do Rasto (Permiano Superior da Bacia do Paraná), Estado do Paraná, Brasil. **Arquivos do Museu Nacional**, Rio de Janeiro, vol. 60, n. 3, p. 213-216.

LOCKLEY, M.G. 1991. **Tracking Dinosaurs**. Cambridge: University Press, 238 p.

LOCKLEY, M.G. 2000. Permian perambulations become “understandable”. **Ichnos**, Chur, vol. 7, n. 2, p. 161-168.

- LUCAS, S.G. 1998. Global Triassic tetrapod biostratigraphy and biochronology. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, vol. 143, n. 4, p. 347-384.
- LUCAS, S.G. 2001. Age and correlation of Triassic tetrapod assemblages from Brazil. **Albertiana**, Budapestlaan, vol. 26, p. 13-20.
- LUCAS, S.G.; HECKERT, A.B. 2002. The *Hyperodapedon* Biochron, Late Triassic of Pangea. **Albertiana**, Budapestlaan, vol. 27, p. 30-38.
- MARSICANO, C.A.; ARCUCCI, A.B.; MANCUSO, A.; CASELLI, A.T. 2004. Middle Triassic tetrapod footprints of southern South America. **Ameghiniana**, Buenos Aires, vol. 41, n. 2, p. 171-184.
- MARTINELLI, A.G.; BONAPARTE, J.F.; SCHULTZ, C.L.; RUBERT, R. 2005. A new tritheledontid (Therapsida, Eucynodontia) from the Late Triassic of Rio Grande do Sul (Brazil) and its phylogenetic relationships among carnivorous non-mammalian eucynodonts. **Ameghiniana**, Buenos Aires, vol. 42, n. 1, p. 191-208.
- MILÀN, J.; BROMLEY, R.G. 2006. True tracks, undertracks and eroded tracks, experimental work with tetrapod tracks in laboratory and field. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, vol. 231, n. 3-4, p. 253-264.
- MILANI, E.J. 2002. Geodinâmica Fanerozóica do Gondwana sul-ocidental e a evolução geológica da Bacia do Paraná. In: Holz, M.; De Ros, L.F. (eds.). **Geologia do Rio Grande do Sul**. UFRGS/Instituto de Geociências - CIGO, p. 275-302.
- MILANI, E.J.; FRANÇA, A.B.; SCHNEIDER, R.L. 1994. Bacia do Paraná. **Boletim de Geociências da PETROBRÁS**, Rio de Janeiro, vol. 8, n. 1, p. 69-82.
- OLIVEIRA, E.V. 2006. Reevaluation of *Therioherpeton cargnini* Bonaparte; Barberena, 1975 (Probainognathia, Therioherpetidae) from the Upper Triassic of Brazil. **Geodiversitas**, Paris, vol. 28, n. 3, p. 447-465.
- OLSEN, P.E.; GALTON, P.M. 1984. A review of the Reptile and Amphibian Assemblages from the Stormberg of Southern Africa, with special emphasis on the footprints and age of the Stormberg. **Palaeontologia Africana**, Johannesburg, vol. 25, p. 87-110.
- PABST, W. 1896. Tierfährten aus dem Oberrotliegenden von Tambach in Thüringen. **Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft**, Berlin, vol. 48, p. 638-643.
- PEABODY, F.E. 1948. Reptile and Amphibian trackways from the Lower Triassic Moenkopi Formation of Arizona and Utah. **University of California Bulletin of Geological Science**, Berkeley, vol. 27, n. 8, p. 295-468.
- RESTALLACK, G.J. 1996. Early Triassic therapsid footprint from the Sydney Basin, Austrália. **Alcheringa**, Sydney, vol. 20, p. 301-314.

RIGBY, J.K.; CLARK, D.L. 1965. Casting and molding. In: KUMMEL, B.; RAUP, D. (eds.). **Handbook of Paleontological Techniques**. San Francisco: W.H. Freeman and Company, p. 389-413.

RUBERT, R.R.; SCHULTZ, C.L. 2004. Um novo horizonte de correlação para o Triássico Superior do Rio Grande do Sul. **Pesquisas em Geociências**, Porto Alegre, vol. 31, p. 71-88.

RÜHLE VON LILIENSTERN, H. 1939. Fahrten und Spuren im *Chirotherium* Sandstein von Suedthuringen. **Fortschritte zur Geologie und Palaeontologie**, Stuttgart, vol. 12, n. 40, p. 293-389.

RÜHLE VON LILIENSTERN, H. 1944. Eine Dicynodontierfährte aus dem Chirotheriumsandstein von Hessberg. **Paläontologische Zeitschrift**, Stuttgart, vol. 23, p. 368-385.

SARJEANT, W.A.S. 1988. Fossil vertebrate footprints. **Geology Today**, London, vol. 4, n. 4, p. 125-130.

SCHERER, C.M.S.; FACCINI, U.F.; LAVINA, E.L. 2000. Arcabouço estratigráfico do Mesozóico da Bacia do Paraná. In: Holz, M.; De Ros, L.F. (eds.). **Geologia do Rio Grande do Sul**. UFRGS/Instituto de Geociências - CIGO, p. 335-354.

SCHNEIDER, R.L.; MÜLMANN, H.; TOMMASI, E.; MEDEIROS, R.A.; DAEMON, R.F.; NOGUEIRA, A.A. 1974. Revisão estratigráfica da Bacia do Paraná. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 28, 1974, Porto Alegre. **Anais...** Porto Alegre: SBG, vol. 1, p. 41-65.

SCHULTZ, C.L.; SCHERER, C.M.S.; BARBERENA, M.C. 2000. Biostratigraphy of Southern Brazilian Middle-Upper Triassic. **Revista Brasileira de Geociências**, São Paulo, vol. 30, n. 3, p. 495-498.

SCHWANKE, C.; KELLNER, A.W.A. 1999. Presença de perfurações de insetos (Coleoptera?) em ossos isolados de sinapsídeos da Formação Santa Maria, Bacia do Paraná, Triássico do Rio Grande do Sul. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 16, 1999, Crato. **Boletim de Resumos...** Crato: SBP, p. 100.

SILVA, R.C.; FERIGOLO, J.; CARVALHO, I.S.; FERNANDES, A.C.S. 2005a. A new vertebrate ichnocoenosis from the Triassic of Brazil. In: GONDWANA 12, 2005, Mendoza. **Abstracts...** Mendoza: Academia Nacional de Ciencias, p. 115.

SILVA, R.C.; FERIGOLO, J.; RIBEIRO, A.M.; CARVALHO, I.S.; FERNANDES, A.C.S. 2005b. Ocorrência de pegadas fósseis no Grupo Rosário do Sul, Triássico do Estado do Rio Grande do Sul. **Paleontologia em Destaque**, Porto Alegre, vol. 20, n. 49, p. 38.

SILVA, R.C.; FERIGOLO, J.; CARVALHO, I.S.; FERNANDES, A.C.S. 2006. Pegadas fósseis de Cynodontia (Therapsida) e Theropoda (Dinosauria) do Triássico da Bacia do Paraná. **Revista Ciência e Natura**, Santa Maria, volume especial, agosto/2006, p. 38.

SILVA, R.C.; FERIGOLO, J.; CARVALHO, I.S.; FERNANDES, A.C.S. 2007a. Morfologia funcional das pegadas de esfenodontídeos do Triássico Superior (Formação Santa Maria) do Sul do Brasil. **Paleontologia em Destaque**, Porto Alegre, vol. 22, n. 57, p. 33.

SILVA, R.C.; CARVALHO, I.S.; FERNANDES, A.C.S.; FERIGOLO, J. 2007b. Preservação e contexto paleoambiental das pegadas de tetrápodes da Formação Santa Maria (Triássico Superior) do Sul do Brasil. 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: Cenários da Vida**. Interciência: Rio de Janeiro, vol. 1, p. 525-532.

SMITH, R.M.H. 1993. Sedimentology and Ichnology of Floodplain Paleosurfaces in the Beaufort Group (Late Permian), Karoo Sequence, South Africa. **Palaïos**, Tulsa, vol. 8, n. 4, p. 339-357.

SOUTO, P.R.F. 2001. Tetrapods Coprolites from the Middle Triassic of Southern Brazil. **Gaia**, Lisboa, vol. 16, p. 51-57.

SWANSON, B.A.; CARLSON, K.J. 2002. Walk, wade or swim? Vertebrate traces on an Early Permian Lakeshore. **Palaïos**, Tulsa, vol. 17, n. 2, p. 123-133.

ZERFASS, H.; LAVINA, E.L.; SCHULTZ, C.L.; GARCIA, A.G.V.; FACCINI, U.F.; CHEMALE Jr., F. 2003. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. **Sedimentary Geology**, Amsterdam, vol. 161, p. 85-105.

## APÊNDICE F – ARTIGO 6 (SUBMETIDO)

PEGADAS DE DINOSSAUROS DO TRIÁSSICO (FORMAÇÃO SANTA MARIA) DO  
BRASIL<sup>1</sup>

RAFAEL COSTA DA SILVA

ISMAR DE SOUZA CARVALHO

CCMN, IGEO, Departamento de Geologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Cidade Universitária, Ilha do Fundão, Av. Athos da Silveira Ramos, 274, Bloco G, 21.910-200, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. paleoicno@yahoo.com.br / ismar@geologia.ufrj.br

ANTONIO CARLOS SEQUEIRA FERNANDES

Museu Nacional/UFRJ, Quinta da Boa Vista, São Cristóvão, 20940-040, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. fernande@acd.ufrj.br

JORGE FERIGOLO

Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Av. Dr. S. França, 1427, 90690-000, Porto Alegre, RS, Brasil. jorge.ferigolo@fzb.rs.gov.br

**Abstract**

Dinosaur footprints in Jurassic and Cretaceous rocks are common in Brazil, but there are only a few records from Triassic. In Rio Grande do Sul State, tridactyl medium size footprints were found in Carnian rocks. The material proceeds from Predebon outcrop, São João do Polêsine County, Rio Grande do Sul State, that corresponds to the higher portion of the Alemoa Member, Santa Maria Formation. The footprints occur in sandstone lenses. The ichnofossils were identified as dinosaur footprints indet. and as *Grallator?* isp. The footprints should correspond to undertracks, since many superficial characteristics are absent, so that the differences between the footprints could correspond to preservational factors. On the basis of morphologic and stratigraphic criteria, the footprints can be attributed to basal dinosaurs. Some dinosaurs known for the Brazilian Triassic, such as *Staurikosaurus*, *Saturnalia* and *Sacisaurus*, could be the producers of these footprints. The occurrences of dinosaur footprints

---

<sup>1</sup> **Referência:** SILVA, R.C.; CARVALHO, I.S.; FERNANDES, A.C.S.; FERIGOLO, J. (submetido). Pegadas de dinossauros do Triássico (Formação Santa Maria) do Brasil. *Ameghiniana*.

of the Predebon outcrop correspond to the oldest ones of Brazil, and moreover, they are compatible with the known paleofauna of Alemoa-Caturrita sequence.

**Keywords:** Ichnofossils, Dinosaurs, Carnian, Santa Maria Formation, Paraná Basin

### Resumo

Pegadas de dinossauros do Jurássico e Cretáceo são comuns no Brasil, mas há poucos registros para o Triássico. No Rio Grande do Sul foram encontradas pegadas tridáctilas de médio porte em rochas de idade carniana. O material procede do afloramento Predebon, Município de São João do Polêsine, RS, que corresponde à porção superior do Membro Alemoa da Formação Santa Maria. As pegadas ocorrem em camadas lenticulares de arenito. Os icnofósseis foram identificados como pegadas de dinossauros indeterminadas e *Grallator?* isp. Os icnitos podem corresponder a subpegadas (*undertracks*), visto que muitas características superficiais estão ausentes, de modo que as diferenças entre as pegadas poderiam corresponder a variações preservacionais. Com base em critérios morfológicos e estratigráficos, as pegadas podem ser atribuídas a dinossauros basais. Alguns dinossauros conhecidos no Triássico brasileiro tais como *Staurikosaurus*, *Saturnalia* e *Sacisaurus* poderiam produzir pegadas similares ao material estudado. As ocorrências de pegadas de dinossauros do afloramento Predebon correspondem às mais antigas do Brasil, sendo compatíveis com a paleofauna conhecida para a seqüência Alemoa-Caturrita.

**Palavras-chave:** Icnofósseis, Dinossauros, Carniano, Formação Santa Maria, Bacia do Paraná

### INTRODUÇÃO

Registros de pegadas de dinossauros são freqüentes no Brasil, especialmente em rochas cretáceas, com ocorrências nos estados da Paraíba, Pernambuco, Maranhão, Ceará, Tocantins, Minas Gerais, São Paulo, Paraná e Mato Grosso do Sul (e.g. LEONARDI, 1994; CARVALHO, 1995, 2000; CARVALHO e KATTAH, 1998; CARVALHO *et al.*, 1995a, 1995b; SCHEFFLER e SILVA, 2007). No Rio Grande do Sul, além de ocorrências em rochas da Formação Guará, de possível idade jurássica superior a cretácea inferior (SCHERER *et al.*, 2001; SCHULTZ *et al.*, 2003; DENTZIEN-DIAS *et al.*, 2005; DIAS e SCHULTZ, 2005; DENTZIEN-DIAS e BERTONI-MACHADO, 2005), há registros de pegadas de dinossauros

triássicos, possivelmente prossaurópodes, em rochas atribuídas então à Formação Caturrita (SILVA *et al.*, 2007a).

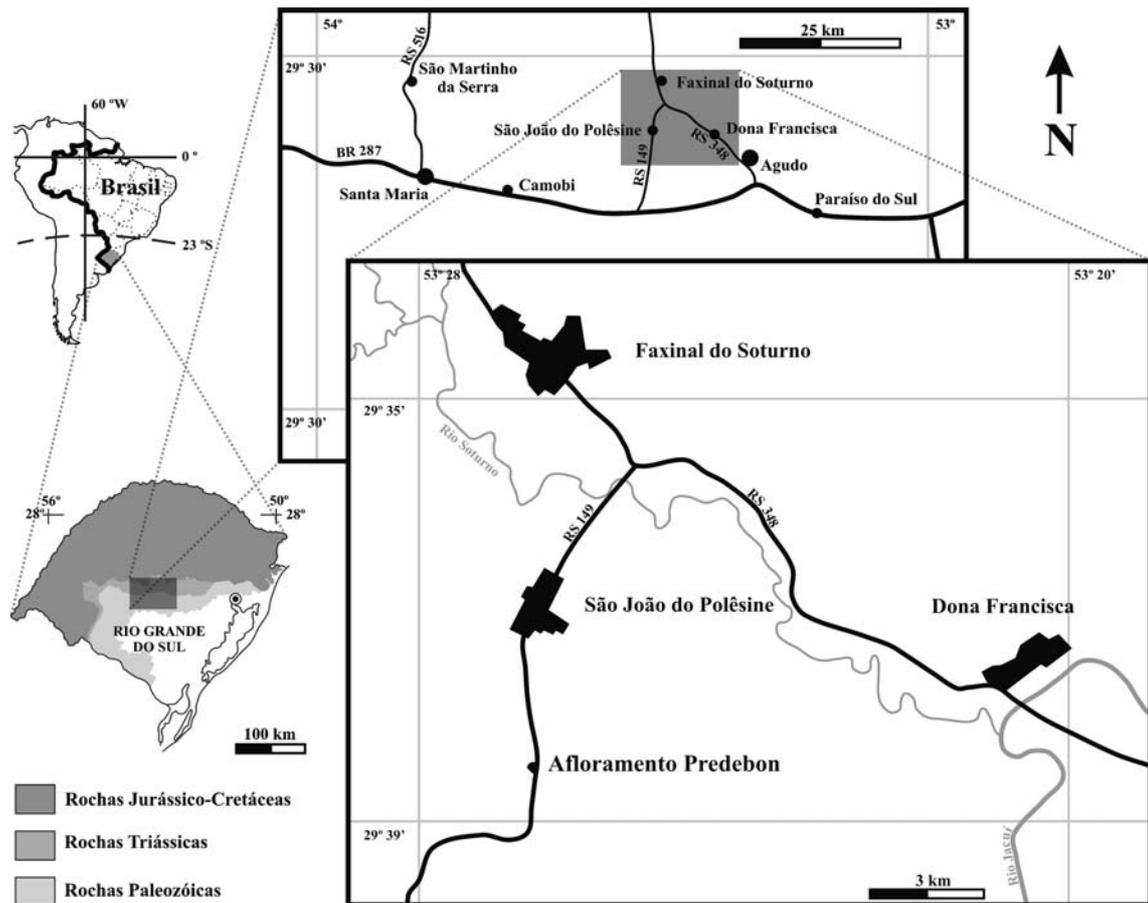
Na Formação Santa Maria (Triássico Superior da Bacia do Paraná, Rio Grande do Sul) há registros de pegadas fósseis encontradas apenas recentemente (SILVA *et al.*, 2005a, 2005b, 2006, 2007b), tendo sido reconhecidas preliminarmente pegadas de esfenodontídeos e terapsídeos de pequeno porte, além de pegadas tridáctilas de médio porte. A forma de preservação e contexto paleoambiental desta icnocenose foram estudados por Silva *et al.* (2007c). Há também nessa formação o registro de pegadas sobre um coprólito (SOUTO, 2001). No presente estudo são estudadas as pegadas dinossauróides da Formação Santa Maria, o que permitirá inferir características dos organismos que as produziram.

## MATERIAL E MÉTODOS

O material estudado procede do afloramento Predebon (Formação Santa Maria, coordenadas 29° 38' 29,14" S; 53° 26' 52,14" W), situado no Município de São João do Polêsine, Estado do Rio Grande do Sul (figura 1) e consiste em três amostras com icnofósseis de vertebrados coletadas entre 2002 e 2005 e depositadas na coleção paleontológica do Museu de Ciências Naturais (MCN) da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (FZBRS), sob os números MCN-PIC.021, MCN-PIC.022 e MCN-PIC.023. Os espécimes encontram-se referenciados através da sigla do Museu de Ciências Naturais (MCN), coleção de Paleontologia-Icnologia (PIC) e número da amostra.

A preparação das amostras foi feita, sempre que necessária, através de processos mecânicos, sob microscópio estereoscópico. Algumas das amostras foram impregnadas com uma solução de *paraloid* em acetona, que após a secagem confere endurecimento e impermeabilização à rocha, aumentando sua resistência.

Os parâmetros morfométricos da pegada MCN-PIC.022 foram mensurados com o auxílio do programa Image J (ABRAMOFF *et al.*, 2004). Foram utilizados os seguintes parâmetros (baseados em LEONARDI, 1987): comprimento da pegada (C), divergência interdigital (DII-III, DIII-IV) e divergência total (DT). Esses dados permitiram caracterizar o material estudado.



**Figura 1** - Localização do afloramento Predebon, Formação Santa Maria, Triássico Superior, Bacia do Paraná, Município de São João do Polêsine, Estado do Rio Grande do Sul, Brasil.

## CONTEXTO GEOLÓGICO

O Grupo Rosário do Sul, depositado durante o Triássico por sistemas continentais fluviais, lacustres e eólicos, é dividido nas formações Pirambóia, Sanga do Cabral, Santa Maria e Caturrita (*sensu* ANDREIS *et al.*, 1980), sendo as três últimas restritas ao Estado do Rio Grande do Sul.

A Formação Santa Maria foi depositada por um sistema continental flúvio-lacustre (FACCINI, 1989; ZERFASS *et al.*, 2003; DA-ROSA, 2005) e é dividida nos membros Passo das Tropas e Alemoa (ANDREIS *et al.*, 1980). O primeiro, mais basal, é formado por conglomerados e arenitos grossos, correspondendo a um sistema fluvial entrelaçado, efêmero e de alta energia (FACCINI, 1989; ZERFASS *et al.*, 2003). Os arenitos são lenticulares, com estratificações cruzadas acanaladas de pequeno a médio porte e laminações plano-paralelas.

O Membro Alemoa apresenta pelitos avermelhados, maciços ou finamente laminados, intercalados com siltitos e arenitos finos, níveis de calcretes e paleosolos (FACCINI, 1989; ZERFASS *et al.*, 2003; DA-ROSA, 2005). No topo deste membro, os pelitos são intercalados com arenitos tabulares e lenticulares finos a médios, ricos em intraclastos esbranquiçados, com laminação horizontal e *climbing ripples* (SCHULTZ *et al.*, 2000). Estes depósitos podem ser inclusos na Superseqüência Gondwana II, distribuída temporalmente entre o Triássico Médio e Superior (MILANI, 2002). Diversos autores estudaram anteriormente a seqüência Alemoa-Caturrita e não há consenso em relação à sua idade, porém a idade carniana é admitida para o topo da Formação Santa Maria (*e.g.* SCHERER *et al.*, 2000; RUBERT e SCHULTZ, 2004; LUCAS, 1998, 2001; LUCAS e HECKERT, 2002; LANGER, 2005).

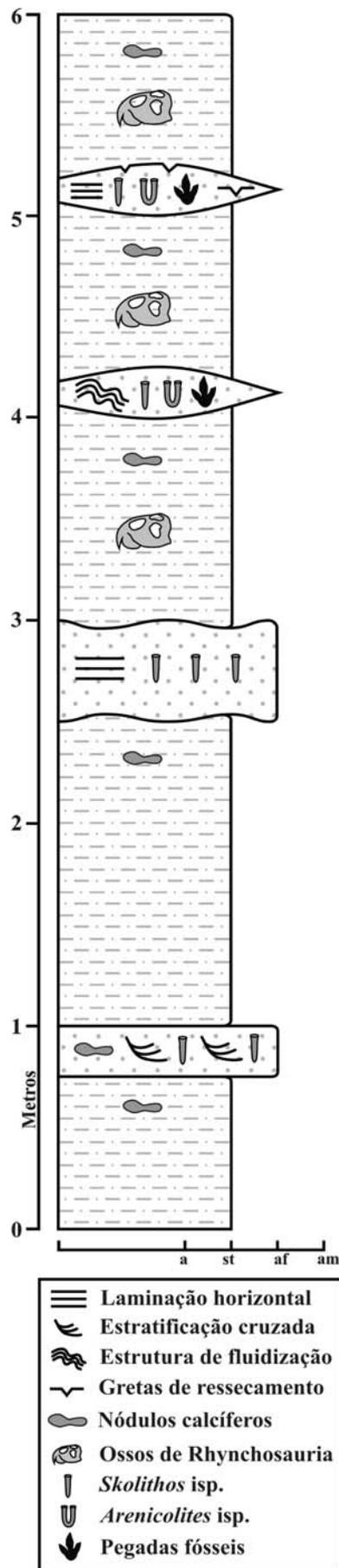
O afloramento Predebon (figura 2), situado no Município de São João do Polêsine (RS), apresenta cerca de 100 metros de extensão e seis metros de altura e é constituído por duas sucessões sedimentares distintas. A sucessão inferior possui cerca de três metros de espessura e é caracterizada por arenitos finos siltosos, quartzosos, avermelhados e tabulares intercalados por camadas centimétricas de siltitos também avermelhados, maciços ou com estratificação plano-paralela pouco distinta. Os arenitos tabulares apresentam estratificação plano-paralela e são ricos em icnitos de escavação verticais. A sucessão superior é constituída por pelito maciço avermelhado cortado por camadas lenticulares de arenito siltoso e quartzoso com pouco mais de um metro de extensão lateral e espessura decimétrica. Estas lentes apresentam estratificação plano-paralela e níveis sílticos com gretas de ressecamento bastante finas, além de estruturas de fluidização. As pegadas fósseis, raras no afloramento, ocorrem nestas camadas lenticulares.

## ICNOLOGIA

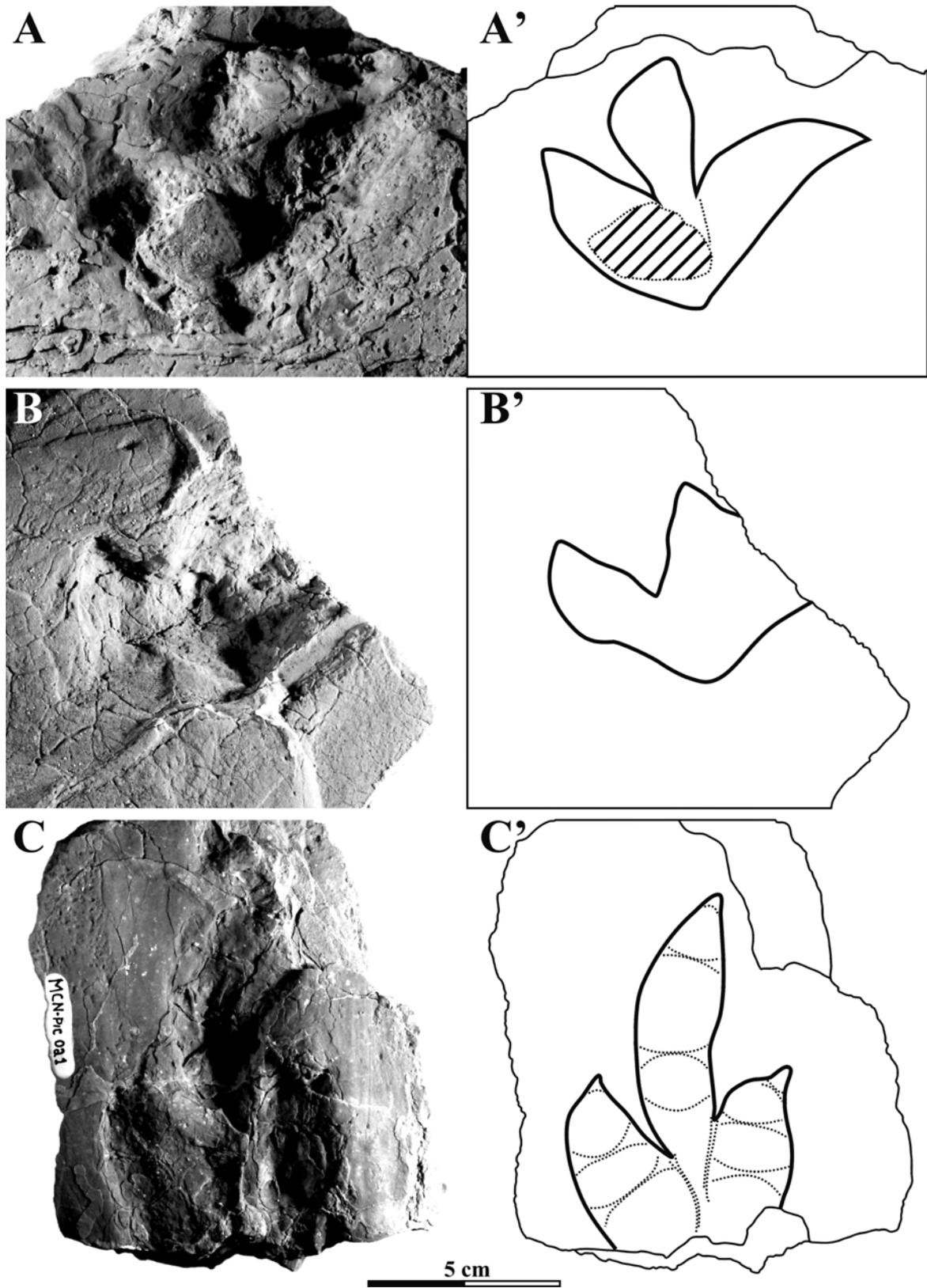
Pegadas de Dinossauros indet.

**Material** – Amostras MCN-PIC.022 (figura 3A e 3A') e MCN-PIC.023 (figura 3B e 3B').

**Descrição** – Pegadas isoladas preservadas como epirrelevo côncavo em amostras de arenito finamente laminadas, em superfícies com gretas de ressecamento. As camadas mais superficiais encontram-se rompidas enquanto as mais profundas estão deformadas pelo peso



**Figura 2** - Seção detalhada do afloramento Predebon, Triássico Superior, Carniano, Formação Santa Maria, Bacia do Paraná (modificado de Silva et al., 2007c).



**Figura 3** - *A e A')* Amostra MCN.PIC.022; *B e B')* Amostra MCN.PIC.023; *C e C')* Amostra MCN.PIC.021.

do animal produtor. Não é possível reconhecer se foram produzidas por um autopódio direito ou esquerdo; a margem posterior das pegadas é angulosa. Não ocorrem almofadas falangeais ou plantares. A pegada MCN-PIC.022 é tridáctila e digitígrada com garras e *hypexes* agudos e apresenta-se parcialmente coberta por rocha em sua porção central, a qual não foi retirada durante a preparação a fim de se preservar essa informação. O dígito central apresenta uma constrição em sua porção proximal. O comprimento da pegada, medido ao longo do eixo do dígito central, é de 8,5 cm. Os dígitos direito e central são levemente curvados para o lado direito e apresentam um ângulo de divergência de 57°. O ângulo entre os dígitos central e esquerdo corresponde a 32°. O ângulo de divergência total corresponde a 89°. A porção distal dos dígitos é mais profundamente impressa que o restante das pegadas. A pegada MCN-PIC.023 apresenta dois dígitos preservados e encontra-se quebrada, faltando sua porção direita. Os dígitos apresentam garras e *hypexes* agudos. O dígito esquerdo apresenta uma pequena constrição em sua porção proximal.

**Discussão** – A princípio, estas pegadas poderiam ser confundidas com impressões de estruturas inorgânicas tais como nódulos calcíferos, abundantes no afloramento. Porém, apresentam ruptura das camadas mais superficiais, enquanto as mais profundas estão deformadas, indicando que foram produzidas por carga com o sedimento ainda plástico (ver ALLEN, 1989). Além disso, a pegada MCN-PIC.022 encontra-se parcialmente coberta por camadas sedimentares do mesmo tipo de rocha, mostrando que não há associação com nódulos calcíferos. A preservação das pegadas MCN-PIC.022 e MCN-PIC.023 não é detalhada o suficiente para uma identificação correta, por isso preferiu-se a denominação informal de pegadas dinossauróides. O animal produtor seria possivelmente tridáctilo, com garras e bípede. Segundo Thulborn (1989), a altura da cintura pélvica ( $h$ ) pode ser estimada de acordo com o grupo taxonômico e faixa de tamanho da pegada. Nesse caso,  $h$  corresponderia a 4,6 vezes o comprimento da pegada para pequenos dinossauros bípedes (com pegadas de comprimento inferior a 25 cm), o que resulta em uma altura da cintura pélvica de cerca de 40 cm para a pegada MCN-PIC.022. No entanto, essa pegada poderia ter o mesmo produtor de *Grallator?* isp., encontrada no mesmo afloramento e descrita abaixo, ou mesmo corresponder a uma subpegada. Nesse caso, a altura da cintura pélvica poderia ser maior.

Icnogênero *Grallator* Hitchcock 1858*Grallator?* isp.

**Material** – Amostra MCN-PIC.021 (figura 3C e 3C'), pegada em epirrelevo côncavo.

**Descrição** – Pegada isolada preservada como epirrelevo côncavo, associada a gretas de ressecamento. As camadas mais superficiais encontram-se rompidas enquanto as mais profundas estão deformadas pelo peso do animal produtor. É tridáctila, mesaxônica, digitígrada, com garras e *hypexes* agudos. Sua porção posterior encontra-se quebrada e ausente. Os dígitos são levemente curvados para o lado direito. O dígito central é mais longo que os demais e apresenta três almofadas falangeais preservadas. Os dígitos laterais apresentam duas almofadas falangeais preservadas. O dígito do lado direito é levemente mais curto, podendo corresponder ao dígito II. Nesse caso, a pegada corresponderia à impressão de um pé esquerdo; o ângulo de divergência entre os dígitos II e III seria de 21° e entre os dígitos III e IV seria de 22°. O ângulo de divergência total corresponde a 43°. A pegada é mais profunda na porção média do dígito central.

**Discussão** – Apesar de estar incompleta, esta pegada apresenta características que permitem atribuí-la, ainda que com certo grau de incerteza, ao icnogênero *Grallator*, tais como a presença de três dígitos separados por baixos ângulos interdigitais, dígito III bastante longo em relação aos outros e dígitos II e IV de comprimento semelhante. As pegadas diferem do icnogênero *Anchisauripus* Lull, 1904 pelo tamanho menor, já que outras características distintivas, tais como o traço do dígito IV, não foram preservadas. O icnogênero *Grallator*, apesar de ser mais comum no Jurássico Inferior (HAUBOLD, 1986), é também encontrado em rochas do Triássico Superior (a partir do Carniano) da África do Sul (OLSEN e GALTON, 1984; RAATH *et al.*, 1990), Europa e América no Norte (*e.g.* HAUBOLD, 1986), sendo tradicionalmente atribuído a pequenos dinossauros terópodes (OLSEN e GALTON, 1984).

## DISCUSSÃO

Os registros de pegadas de dinossauros em rochas triássicas são relativamente comuns, mas questões relativas à identificação do animal produtor e à idade dos icnitos mais antigos

continuam sendo motivos de controvérsias. Frequentemente, pegadas tridáctilas são atribuídas a dinossauros. Na Europa, são encontradas em rochas com idade a partir do Triássico Inferior (*e.g.* DEMATHIEU, 1989; AVANZINI, 2002), mas geralmente consistem em ocorrências incertas, com problemas de datação, com interpretações discutíveis ou ainda tratam-se de pegadas produzidas por outros Archosauomorpha (THULBORN, 1990; KING e BENTON, 1996). Na América do Sul também há ocorrências similares. Marsicano *et al.* (2004) descreveram pegadas tridáctilas atribuídas a Dinosauria ou Dinosauriformes em rochas do Triássico Médio argentino, em que a preservação é pobre e apenas uma das pegadas é claramente preservada, o que torna difícil uma interpretação mais consistente. Entretanto, pegadas atribuídas a dinossauros terópodes e sauropodomorfos foram registradas em rochas de idade carniana na Formação Portezuelo, Argentina (MARSICANO e BARREDO, 2004)

As ocorrências de pegadas mais antigas atribuíveis indubitavelmente a Dinosauria procedem de rochas do Carniano, tornando-se comuns a partir no Noriano (*e.g.* LOCKLEY e MEYER, 2000). Como a porção superior da Formação Santa Maria foi depositada durante o Carniano (*e.g.* SCHERER *et al.*, 2000; RUBERT e SCHULTZ, 2004; LUCAS, 1998, 2001; LUCAS e HECKERT, 2002; LANGER, 2005), as pegadas MCN-PIC.021, MCN-PIC.022 e MCN-PIC.023 poderiam corresponder a dinossauros basais e não a outros grupos arcossaurianos triássicos. Aspectos morfológicos tais como a presença de dígito III mais longo que os demais e digitigradia parecem suportar esta possibilidade (THULBORN, 1990). Carrano e Wilson (2001) sugeriram que pegadas de Theropoda poderiam ser distintas de Ornithopoda pelo arranjo assimétrico dos dígitos e diferentes ângulos de divergência do dígito III em relação ao II e IV, características encontradas nas pegadas MCN-PIC.021 e MCN-PIC.022. Outros critérios que permitem a diferenciação entre esses dois grupos foram listados por Thulborn (1990). No entanto, estes critérios não são confiáveis na diferenciação entre Theropoda e Ornithopoda basais visto que não há características observáveis em pegadas que possam discriminar esses dois grupos (*e.g.* OLSEN *et al.*, 1998). Assim, as pegadas dinossauróides estudadas podem ser simplesmente atribuídas a dinossauros basais, correspondendo às mais antigas do Brasil.

Em relação à preservação das pegadas, Silva *et al.* (2007c) classificaram as ocorrências da Formação Santa Maria (afloramento Predebon) em cinco categorias de acordo com a presença de lâmina d'água durante a sua produção e pela exposição subaérea posterior: pegadas subaquáticas, pegadas semi-aquáticas, pegadas semi-terrestres, pegadas em substrato encharcado e pegadas em substrato úmido. Segundo estes autores, as amostras MCN-PIC.021,

MCN-PIC.022 e MCN-PIC.023 corresponderiam a pegadas produzidas em substrato úmido e pouco plástico, com exposição subaérea prolongada. Os icnitos podem corresponder a subpegadas (*undertracks*), visto que muitas características superficiais, tais como impressões bem definidas de garras e almofadas falangeais, estão ausentes.

A seqüência composta pelas formações Santa Maria e Caturrita apresenta fósseis de alguns dos dinossauros mais antigos do mundo, como o Theropoda *Staurikosaurus pricei* Colbert 1970, proveniente de rochas da Formação Santa Maria, e outros dinossauros encontrados nos últimos anos, tais como os Saurischia *Saturnalia tupiniquim* Langer, Abdala, Richter e Benton 1999 e *Guaibasaurus candelariensis* Bonaparte, Ferigolo e Ribeiro 1999, o Sauropodomorpha *Unaysaurus toletinoi* Leal, Azevedo, Kellner e Da Rosa 2004 e o Dinosauriformes *Sacisaurus agudoensis* Ferigolo e Langer 2006. Embora uma associação direta de pegadas fósseis com táxons conhecidos através de esqueletos não seja viável, uma breve comparação com alguns dos dinossauros triássicos brasileiros pode trazer informações sobre o animal produtor das pegadas. Os dinossauros *Staurikosaurus*, *Saturnalia* e *Sacisaurus* apresentam dimensões compatíveis com as pegadas encontradas, mas *Guaibasaurus* e *Unaysaurus* apresentam porte grande demais para serem os produtores (BONAPARTE *et al.*, 1999; LEAL *et al.*, 2004), a menos que se tratassem de formas jovens, o que não pode ser verificado. A anatomia dos pés de *Staurikosaurus* não é conhecida, visto que os autopódios não foram preservados nos fósseis conhecidos, mas como trata-se de um terópode semelhante ao *Herrerasaurus* Reig 1963, este é sempre reconstituído com pés funcionalmente tridáctilos, com o dígito III mais longo que os demais (*e.g.* KELLNER e CAMPOS, 2000; NOVAS, 1994). Segundo Langer (2003), *Saturnalia* apresentava pés funcionalmente tridáctilos, com os três metatarsais centrais formando uma unidade mais delgada que nos demais prossaurópodes e em *Herrerasaurus*, sendo o metatarsal III mais longo que os demais, o que o torna morfológicamente compatível com as pegadas estudadas. No caso de *Sacisaurus*, apenas as falanges ungueais são conhecidas e pouca informação pode ser obtida sobre a anatomia dos pés além do fato de apresentarem garras pontiagudas (FERIGOLO e LANGER, 2006), característica encontrada também nas pegadas estudadas. Dessa forma, *Staurikosaurus*, *Saturnalia* e *Sacisaurus* poderiam produzir pegadas similares ao material estudado, embora não seja possível definir qual deles seria o mais próximo morfológicamente do animal produtor. As ocorrências de pegadas de dinossauros do afloramento Predebon constituem as únicas seguramente identificadas do Triássico do Rio Grande do Sul, sendo compatíveis com a paleofauna conhecida para a seqüência Alemoa-Caturrita.

## CONCLUSÕES

As pegadas tridáctilas do afloramento Predebon (Formação Santa Maria) foram identificadas como pegadas de dinossauros indet. e *Grallator?* isp., sendo atribuídas a dinossauros basais. Os gêneros *Staurikosaurus*, *Saturnalia* e *Sacisaurus*, conhecidos em rochas da seqüência Alemoa-Caturrita, seriam próximos morfologicamente do animal produtor das pegadas. As ocorrências de pegadas de dinossauros da Formação Santa Maria constituem às únicas seguramente identificadas para o Triássico do Rio Grande do Sul e correspondem às mais antigas do Brasil.

## AGRADECIMENTOS

À Dr<sup>a</sup> Ana Maria Ribeiro (Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul) pelo auxílio curatorial com o material; ao Dr. Henrique Zerfass e Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais (CPRM) pelas críticas, elaboração da seção estratigráfica do afloramento Predebon e apoio nos trabalhos de campo concomitantes com o mapeamento geológico da área realizado pela instituição mencionada; ao Sr. Albino João Predebon, proprietário da área onde se situa o afloramento. O apoio financeiro ao desenvolvimento deste estudo foi realizado através do CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, bolsa n<sup>o</sup> E-26/152.541/2006), FAPERJ (Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa no Estado do Rio de Janeiro) e CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior).

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABRAMOFF, M.D.; MAGELHAES, P.J.; RAM, S.J. 2004. Image Processing with ImageJ. **Biophotonics International**, Pittsfield, vol. 11, n. 7, p. 36-42.
- ALLEN, J.R.L. 1989. Fossil vertebrate tracks and indenter mechanics. **Journal of the Geological Society**, London, vol. 146, n. 4, p. 600-602.
- ANDREIS, R.R.; BOSSI, G.E.; MONTARDO, D.K. 1980. O Grupo Rosário do Sul (Triássico) no Rio Grande do Sul – Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 31, 1980, Camboriú. **Anais...** Camboriú, SBG, vol. 2, p. 659-673.

AVANZINI, M. 2002. Dinosauriomorph tracks from the Middle Triassic (Anisian) of the Southern Alps (Valle di Non – Italy). **Bollettino della Società Paleontologica Italiana**, Modena, vol. 41, n. 1, p. 37-40.

BONAPARTE, J.F; FERIGOLO, J.; RIBEIRO, A.M. 1999. A New Early Late Triassic Saurischian Dinosaur from Rio Grande do Sul State, Brazil. Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium, Tokyo, **National Science Museum Monographs**, Tokyo, vol. 15, p. 89-109.

CARRANO, M.T.; WILSON, J.A. 2001. Taxon distributions and the tetrapod track record. **Paleobiology**, Chicago, vol. 27, n. 3, p. 564-582.

CARVALHO, I.S. 1995. As pistas de dinossauros da Ponta da Guia (Bacia de São Luís, Cretáceo Superior – Maranhão, Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, vol. 67, n. 4, p. 413-431.

CARVALHO, I.S. 2000. Huellas de saurópodos de la Formación Antenor Navarro (Cretácico Temprano de la cuenca de Sousa), Serrote do Letreiro, Paraíba, Brasil. **Ameghiniana**, Buenos Aires, vol. 37, n. 3, p. 353-362.

CARVALHO, I.S.; KATTAH, S.S. 1998. As pegadas fósseis do Paleodeserto da Bacia Sanfranciscana (Jurássico Superior-Cretáceo Inferior, Minas Gerais). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, vol. 70, n. 1, p. 53-67.

CARVALHO, I.S.; VIANA, M.S.S.; FILHO, M.F. 1995a. Bacia de Cedro: a Icnofauna Cretácea de Vertebrados. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, vol. 67, n. 1, p. 25-31.

CARVALHO, I.S.; VIANA, M.S.S.; FILHO, M.F. 1995b. Os icnofósseis de dinossauros da Bacia do Araripe (Cretáceo Inferior, Ceará-Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, vol. 67, n. 4, p. 433-442.

COLBERT, E.H. 1970. A saurischian dinosaur from the Triassic of Brazil. **American Museum Novitates**, New York, n. 2405, p. 1-39.

DA-ROSA, A.A.S. 2005. **Paleoalterações em depósitos sedimentares de planícies aluviais do Triássico Médio a Superior do sul do Brasil: caracterização, análise estratigráfica e preservação fossilífera**. Tese de Doutorado, Universidade do Vale do Rio dos Sinos, São Leopoldo, 211 p.

DEMATHIEU, G. 1989. Appearance of the first dinosaur tracks in the french Middle Triassic and their probable significance. In.: Gillette, D.D.; Lockley, M.G. **Dinosaur Tracks and Traces**. New York: Cambridge University Press, p. 201-207.

DENTZIEN-DIAS, P.C.; BERTONI-MACHADO, C. 2005. New discovers of dinosaurs footprints from Late Jurassic(?) Guará Formation, Southern Brazil. In: JORNADAS

ARGENTINAS DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 21, 2005, Plaza Huinul. **Resúmenes...** Plaza Huinul: APA, vol. 1, p. 15.

DENTZIEN-DIAS, P.C.; SCHULTZ, C.L.S.; SCHERER C.M.S.; LAVINA, E.L.C. 2005. The fossil record from Guará formation (Upper Jurassic), Southern Brazil. In: CONGRESSO LATINO-AMERICANO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 2, 2005, Rio de Janeiro. **Anais...** Rio de Janeiro: Museu Nacional, p. 93.

DIAS, P.C.D.; SCHULTZ, C.L.S. 2005. Estimated speeds of dinosaur trackways from Guará formation, Rio Grande do Sul, Brazil. **Paleontologia em Destaque**, Porto Alegre, vol. 20, n. 49, p. 38-39.

FACCINI, U.F. 1989. **O Permo-Triássico do Rio Grande do Sul. Uma análise sob o ponto de vista das seqüências deposicionais.** Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Curso de Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre, 121 p.

FERIGOLO, J.; LANGER, M.C. 2006. A Late Triassic dinosauriform from south Brazil and the origin of the ornithischian predeontary bone. **Historical Biology**, London, vol. 19, n. 1, p. 1-11.

HAUBOLD, H. 1986. Archosaur footprints at the terrestrial Triassic-Jurassic transition. In: Padian, K. (ed.). **The Beginning of the Age of Dinosaurs.** New York: Cambridge University Press, p. 189-201.

HITCHCOCK, E. 1858. **Ichnology of New England: a report on the Sandstone of the Connecticut Valley and its Fossil Footmarks.** Boston: W.White, 220 pp.

KELLNER, A.W.A.; CAMPOS, D.A. 2000. Brief review of dinosaur studies and perspectives in Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, vol. 72, n. 4, p. 509-538.

KING, M.J.; BENTON, M.J. 1996. Dinosaurs in the Early and Mid Triassic? – The footprint evidence from Britain. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, v. 122, n. 1-4, p. 213-225.

LANGER, M.C. 2003. The pelvic and hind limb anatomy of the stem-sauropodomorph *Saturnalia tupiniquim* (Late Triassic, Brazil). **PaleoBios**, Berkeley, vol. 23, n. 2, p. 1-30.

LANGER, M.C. 2005. Studies on continental Late Triassic tetrapod biochronology. I. The type locality of *Saturnalia tupiniquim* and the faunal succession in south Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, Oxford, vol. 19, p. 205-218.

LANGER, M.C.; ABDALA, F; RICHTER, M.; BENTON, M. 1999. A sauropodomorph dinosaur from the Upper Triassic (Carnian) of southern Brazil. **Comptes Rendus de l'Académie des Sciences**, Paris, vol. 329, p. 511-517.

LEAL, L.A.; AZEVEDO, S.A.; KELLNER, A.W.A.; DA ROSA, A.A.S. 2004. A new early dinosaur (Sauropodomorpha) from the Caturrita Formation (Late Triassic), Paraná Basin, Brazil. **Zootaxa**, Auckland, n. 690, p. 1-24.

LEONARDI, G. (Ed.). 1987. **Glossary and manual of Tetrapod footprint Palaeoichnology**. Brasília: DNPM. 117 p.

LEONARDI, G. 1994. **Annotated Atlas of South America Tetrapods Footprints (devonian to Holocene) with an appendix on Mexico and Central America**. Brasília: CPRM. 248 p.

LOCKLEY, M.G.; MEYER, C. 2000. **Dinosaurs Tracks and other fossil footprints of Europe**. New York: Columbia University Press, 323 p.

LUCAS, S.G. 1998. Global Triassic tetrapod biostratigraphy and biochronology. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, vol. 143, n. 4, p. 347-384.

LUCAS, S.G. 2001. Age and correlation of Triassic tetrapod assemblages from Brazil. **Albertiana**, Budapestlaan, vol. 26, p. 13-20.

LUCAS, S.G.; HECKERT, A.B. 2002. The *Hyperodapedon* Biochron, Late Triassic of Pangea. **Albertiana**, Budapestlaan, vol. 27, p. 30-38.

LULL, R.S. 1904. Fossil footprints of the Jura-Trias of North America. **Memoirs of the Boston Museum of Natural History**, 5:461-557.

MARSICANO, C.A.; BARREDO, S.P. 2004. A Triassic tetrapod footprint assemblage from southern South America: palaeobiogeographical and evolutionary implications. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, vol. 203, n. 3-4, p. 313-335.

MARSICANO, C.A.; ARCUCCI, A.B.; MANCUSO, A.; CASELLI, A.T. 2004. Middle Triassic tetrapod footprints of southern South America. **Ameghiniana**, Buenos Aires, vol. 41, n. 2, p. 171-184.

MILANI, E.J. 2002. Geodinâmica Fanerozóica do Gondwana sul-ocidental e a evolução geológica da Bacia do Paraná. In: Holz, M.; De Ros, L.F. (eds.). **Geologia do Rio Grande do Sul**. UFRGS/Instituto de Geociências - CIGO, p. 275-302.

NOVAS, F.E. 1994. New information on the systematics and postcranial skeleton of *Herrerasaurus ischigualastensis* (Theropoda: Herrerasauridae) from the Ischigualasto Formation (Upper Triassic) of Argentina. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, vol. 13, n. 4, p. 400-423.

OLSEN, P.E.; GALTON, P.M. 1984. A review of the Reptile and Amphibian Assemblages from the Stormberg of Southern Africa, with special emphasis on the footprints and age of the Stormberg. **Palaeontologia Africana**, Johannesburg, vol. 25, p. 87-110.

OLSEN, P.E.; SMITH, J.B.; MCDONALD, N.G. 1998. Type material of the type species of the classic theropod footprint genera Eubrontes, Anchisauripus, and Grallator (Early Jurassic, Hartford and Deerfield Basins, Connecticut and Massachusetts, USA). **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, vol. 18, n. 3, p. 586-601.

RAATH, M.A.; KITCHING, J.W.; SHONE, R.W.; ROSSOUW, G.J. 1990. Dinosaur tracks in Triassic Molteno sediments: the earliest evidence of dinosaurs in South Africa. **Palaeontologia africana**, Johannesburg, vol. 27, p. 89-95.

REIG, O.A. 1963. La presencia de dinosaurios saurisquios en los "Estratos de Ischigualasto" (Mesotriásico Superior) de las provincias de San Juan y La Rioja (República Argentina). **Ameghiniana**, Buenos Aires, vol. 3, n. 1, p. 3-20.

RUBERT, R.R.; SCHULTZ, C.L. 2004. Um novo horizonte de correlação para o Triássico Superior do Rio Grande do Sul. **Pesquisas em Geociências**, Porto Alegre, vol. 31, p. 71-88.

SCHEFFLER, S.M.; SILVA, R.C. 2007. Pegadas Fósseis do Município de Nioaque, Estado do Mato Grosso do Sul. **Paleontologia em Destaque**, Porto Alegre, vol. 22, n. 57, p. 31.

SCHERER, C.M.S.; FACCINI, U.F.; LAVINA, E.L. 2000. Arcabouço estratigráfico do Mesozóico da Bacia do Paraná. In: Holz, M.; De Ros, L.F. (eds.). **Geologia do Rio Grande do Sul**. UFRGS/Instituto de Geociências - CIGO, p. 335-354.

SCHERER, C.M.S.; SCHULTZ, C.L.; HOLZ, N.; KISCHLAT, E.E. 2001. Pegadas de paleotetrápodes em seções verticais: o exemplo da Formação Guará, Jurássico Superior, Rio Grande do Sul. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 17, 2001, Rio Branco. **Anais...** Rio Branco: UFAC, p. 21.

SCHULTZ, C.L.; SCHERER, C.M.S.; BARBERENA, M.C. 2000. Biostratigraphy of Southern Brazilian Middle-Upper Triassic. **Revista Brasileira de Geociências**, São Paulo, vol. 30, n. 3, p. 495-498.

SCHULTZ, C.L.; DIAS, P.C.D.; SCHERER, C.M.S.; LAVINA, E.L.C. 2003. Icnofósseis da Formação Guará (Jurássico Superior?), Bacia do Paraná, RS. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 18, 2003, Brasília. **Anais...** Brasília: SBP, p. 256-257.

SILVA, R.C.; FERIGOLO, J.; CARVALHO, I.S.; FERNANDES, A.C.S. 2005a. A new vertebrate ichnocoenosis from the Triassic of Brazil. In: GONDWANA 12, 2005, Mendoza. **Abstracts...** Mendoza: Academia Nacional de Ciencias, p. 115.

SILVA, R.C.; FERIGOLO, J.; RIBEIRO, A.M.; CARVALHO, I.S.; FERNANDES, A.C.S. 2005b. Ocorrência de pegadas fósseis no Grupo Rosário do Sul, Triássico do Estado do Rio Grande do Sul. **Paleontologia em Destaque**, Porto Alegre, vol. 20, n. 49, p. 38.

SILVA, R.C.; FERIGOLO, J.; CARVALHO, I.S.; FERNANDES, A.C.S. 2006. Pegadas fósseis de Cynodontia (Therapsida) e Theropoda (Dinosauria) do Triássico da Bacia do Paraná. **Revista Ciência e Natura**, Santa Maria, volume especial, agosto/2006, p. 38.

SILVA, R.C.; CARVALHO, I.S.; SCHWANKE, C. 2007a. Vertebrate dinoturbation from the Caturrita Formation (Late Triassic, Paraná Basin), Rio Grande do Sul State, Brazil. **Gondwana Research**, Osaka, vol. 11, p. 303-310.

SILVA, R.C.; FERIGOLO, J.; CARVALHO, I.S.; FERNANDES, A.C.S. 2007b. Morfologia funcional das pegadas de esfenodontídeos do Triássico Superior (Formação Santa Maria) do Sul do Brasil. **Paleontologia em Destaque**, Porto Alegre, vol. 22, n. 57, p. 33.

SILVA, R.C.; CARVALHO, I.S.; FERNANDES, A.C.S.; FERIGOLO, J. 2007c. Preservação e contexto paleoambiental das pegadas de tetrápodes da Formação Santa Maria (Triássico Superior) do Sul do Brasil. 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: Cenários da Vida**. Interciência: Rio de Janeiro, vol. 1, p. 525-532.

SOUTO, P.R.F. 2001. Tetrapods Coprolites from the Middle Triassic of Southern Brazil. **Gaia**, Lisboa, vol. 16, p. 51-57.

THULBORN, T. 1989. The gaits of Dinosaurs. In: Gillette, D.D.; Lockley, M.G. (eds.). **Dinosaur Tracks and Traces**. New York: Cambridge University Press, p. 39-50.

THULBORN, T. 1990. **Dinosaur Tracks**. Londres: Chapman; Hall, 410 p.

ZERFASS, H.; LAVINA, E.L.; SCHULTZ, C.L.; GARCIA, A.G.V.; FACCINI, U.F.; CHEMALE Jr., F. 2003. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. **Sedimentary Geology**, Amsterdam, vol. 161, p. 85-105.