



# Revisão diagnóstica para a icnoespécie de tetrápode Mesozóico *Brasilichnium elusivum* (Leonardi, 1981) (Mammalia) da Formação Botucatu, Bacia do Paraná, Brasil

Marcelo Adorna FERNANDES<sup>1</sup> e Ismar de Souza CARVALHO<sup>2</sup>

**Abstract.** DIAGNOSTIC REVISION FOR THE MESOZOIC TETRAPOD ICHNOSPECIES *BRASILICHNIUM ELUSIVUM* (LEONARDI, 1981) (MAMMALIA) FROM THE BOTUCATU FORMATION, PARANÁ BASIN, BRASIL. The *Brasilichnium elusivum* ichnospecies was described for the first time in Brazil by Leonardi, in eocretaceous (Neocomian) continental aeolian deposits from Botucatu Formation, Paraná Basin, and it corresponds to trackways of a small sized mammal. The tetrapod ichnofossils studied at the present work were identified and collected at the São Bento quarry, located in the city of Araraquara, São Paulo State. The purpose of this study is to report some new data diagnosis to *B. elusivum*, due the occurrence of well preserved samples that could serve as base of comparison with the holotype and first paratype, and allowed to determine the ectaxonic character and the tetradactyly (digits II-III-IV-V) in semi-plantigrade condition of the hind footprints. The tetradactyly was also observed in the fore autopodia. The heteropody or the homopody, in the occurrence of mammal ichnofossils, was interpreted as the result of preservational conditions associated to distinctive locomotor responses of the same animal during its dislocation across the sand dunes of the Botucatu paleodesert.

**Resumo.** A icnoespécie *Brasilichnium elusivum* foi descrita pela primeira vez no Brasil por Leonardi, em depósitos continentais eólicos eocretácicos (Neocomiano) da Formação Botucatu, Bacia do Paraná, e corresponde às pistas de um mamífero de proporções diminutas. Os icnofósseis de tetrápodes estudados no presente trabalho foram identificados e coletados na pedreira São Bento, localizada no município de Araraquara no Estado de São Paulo. Este estudo tem por objetivo esclarecer e atualizar algumas informações diagnósticas para *B. elusivum*, em virtude da ocorrência de exemplares mais bem preservados que puderam servir como base de comparação com o holótipo e 1o parátipo e possibilitaram a determinação do caráter ectaxônico e a tetradactilia (dígitos II-III-IV-V) em condição semiplantígrada para as pegadas posteriores. A tetradactilia também foi observada para os autopódios anteriores. A heteropodia ou a homopodia, nas ocorrências de icnofósseis de mamíferos, foram interpretadas como resultado das condições preservacionais e associadas às respostas locomotoras distintas de um mesmo animal durante seu deslocamento através das dunas do paleodeserto Botucatu.

**Key-words.** *Brasilichnium*. Tetrapod footprint. Botucatu Formation. Paraná Basin. Cretaceous. Mammals.

**Palavras-chave.** *Brasilichnium*. Pegada de tetrápode. Formação Botucatu. Bacia do Paraná. Cretáceo. Mamíferos.

## Introdução

Dentre os icnofósseis de tetrápodes associados ao paleoambiente eólico da Formação Botucatu na região de Araraquara, Estado de São Paulo, Brasil, destacam-se as pistas e pegadas correspondentes à icnoespécie *Brasilichnium elusivum* (um pequeno mamífero), descritas por Leonardi (1981). Segundo Leonardi e Sarjeant (1986), os primeiros registros fósseis da Formação Botucatu foram observados e identificados por um engenheiro de minas brasileiro, Joviano

A.A. Pacheco em 1913. Huene (1931) estudou alguns destes achados levando à compreensão do tipo de organismo produtor, associado ao ambiente desértico. Estudos realizados por Leonardi e Godoy (1980) demonstraram que a morfologia das pegadas deste mamífero, encontradas na Formação Botucatu, Bacia do Paraná, é muito semelhante ao terapsídeo *Laoporus* (Lull, 1918), um icnogênero típico dos paleoambientes eólicos norte-americanos (Lockley, 1999).

Os icnofósseis estudados no presente trabalho (UFSCar: MPA-100, MPA-102, MPA-104, MPA-105, MPA-109A, MPA-109B, MPA-130, MPA-143, MPA-153, MPA-164, MPA-165, MPA-168, MPA-169A, MPA-169B, MPA-171, MPA-172, MPA-173, MPA-174, MPA-175, MPA-400; UFRJ-DG7IcV, UFRJ-DG201IcV) foram coletados na pedreira São Bento, localizada na região do Ouro, município de Arara-

<sup>1</sup>Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva, CCBS - UFSCar, Via Washington Luis, km 235 - Caixa Postal 676, 13565-905, São Carlos, SP, Brasil. [mafarnandes@power.ufscar.br](mailto:mafarnandes@power.ufscar.br)

<sup>2</sup>Departamento de Geologia, Instituto de Geociências, UFRJ, Av. Brigadeiro Trompowski, s/n, Ilha do Fundão, 21949-900, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. [ismar@geologia.ufrj.br](mailto:ismar@geologia.ufrj.br)

quara no Estado de São Paulo, nas coordenadas de 21°49'03.4"S e 48°04'22.9"W (figura 1). Muitos icnofósseis presentes no arenito Botucatu foram examinadas por Leonardi (1980, 1981, 1984), Leonardi e Sarjeant (1986), Fernandes *et al.* (1988), Fernandes *et al.* (1990), Leonardi e Oliveira (1990), Leonardi e Carvalho (2002) e Fernandes (2005). Na região de estudo ocorrem várias pedreiras, atualmente somente a pedreira São Bento encontra-se em atividade.

Lajes de arenito contendo icnofósseis da Formação Botucatu e outras paleoestruturas foram coletadas na pedreira São Bento, com acompanhamento de fotografias e descrições *in loco*. O holótipo MNRJ 3902-V e o 1º parátipo MNRJ 3903-V, depositados no Museu Nacional do Rio de Janeiro (UFRJ), serviram de referência para as comparações efetuadas com as amostras contendo ocorrências de mamíferóides do tipo *Brasilichnium* Leonardi, 1981. Foram selecionadas 22 amostras pertencentes à coleção do Museu de História Natural da UFSCar (MPA) e à coleção de paleontologia do Instituto de Geociências da UFRJ, contendo as mais significativas pistas do icnogênero *Brasilichnium*, para efetuar a comparação com o holótipo laje MNRJ 3902-V (Código ARSB 78), com pista de 15 pares de pegadas e 1º parátipo laje MNRJ 3903-V (Código ARSB 127), com pista de 8 pegadas de pés traseiros.

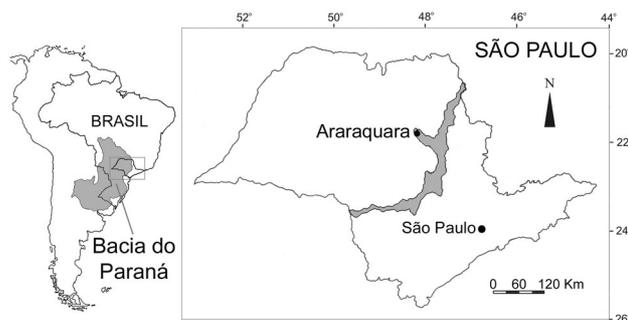
**Abreviações institucionais.** UFSCar: Universidade Federal de São Carlos; MPA: Material Paleontológico de Araraquara; UFRJ: Universidade Federal do Rio de Janeiro; MNRJ: Museu Nacional do Rio de Janeiro.

## Descrição geológica da área

O território paulista guarda grandes contrastes quanto aos aspectos geológicos. Destacam-se dois importantes domínios: na porção oriental ocorrem rochas cristalinas de idades antigas que constituem o substrato das rochas sedimentares e vulcânicas do setor ocidental (Soares *et al.*, 1978). As primeiras formam o chamado complexo ou embasamento cristalino, ao passo que as outras fazem parte da bacia sedimentar do Paraná (Bigarella e Salamuni, 1961).

Na divisão do Mesozóico da Bacia do Paraná distingue-se o Grupo São Bento com as formações Pirambóia, Botucatu e Serra Geral. A Formação Botucatu acha-se em grande parte entremeada com os basaltos da Serra Geral, e sua idade se estende do Jurássico Superior ao Cretáceo Inferior (Martins, 1990). De acordo com Scherer (2000), a idade da Formação Botucatu para o extremo sul da Bacia do Paraná é praticamente a idade dos derrames vulcânicos, cerca de 132 Ma, tendo as dunas eólicas preservadas, sido desenvolvidas no máximo algumas centenas de milhares de anos anteriormente ao vulcanismo do Serra Geral, correspon-

AMEGHINIANA 45 (1), 2008



**Figura 1.** Mapa de localização de Araraquara e da área de afloramento do arenito Botucatu no Estado de São Paulo, inserido na Bacia do Paraná / location map of Araraquara and the Botucatu sandstone outcrop at São Paulo State, inserted in Parana Basin.

dendo, portanto ao Eocretáceo (Neocomiano). Para Claiton M.S. Scherer (comunicação pessoal, 2004), a idade da Formação Botucatu no Estado de São Paulo seria mais antiga que para os depósitos do Rio Grande do Sul. Os arenitos do topo da Formação Botucatu ocorrem na região de Araraquara, interior de São Paulo, onde são explorados como atividade comercial pela pedreira São Bento.

Esta pedreira apresenta a secção de uma grande duna com 20 m de altura e 100 m de comprimento, exibindo a feição de *foreset* com mergulho de 29° aproximadamente em direção S-SW, onde sucessivas camadas sedimentares estratificadas indicam que variações na direção dos paleoventos, predominantes de NE para SW, não eram tão significantes durante a formação da duna nesta região.

## ICnologia sistemática

Reino ANIMALIA

Classe MAMMALIA Linnaeus, 1758

ICnogênero *Brasilichnium* Leonardi, 1981

ICnoespécie *Brasilichnium elusivum* (Leonardi, 1981)

Figuras 2.1-7

**Materiais referidos.** 22 lajes de Arenito Botucatu: UFSCar-MPA-100, 102, 104, 105, 109A, 109B, 130, 143, 153, 164, 165, 168, 169A, 169B, 171-175, 400, UFRJ-DG7IcV, UFRJ-DG201IcV.

**Holótipo.** Laje MNRJ 3902-V (Código: ARSB 78), contendo uma pista com 15 pares de pegadas de mãos e pés.

**Parátipo.** Laje MNRJ 3903-V (Código: ARSB 127), contendo 8 pegadas de pés traseiros.

**Horizonte e localidade tipo.** Grupo São Bento, Formação Botucatu (topo da deposição eólica da Formação Botucatu); Pedreira São Bento (Corpedras); Localidade: Ouro; Município: Araraquara; Estado: São Paulo (figura 1).

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

## Descrição e discussão

Os parâmetros comparativos medidos entre as

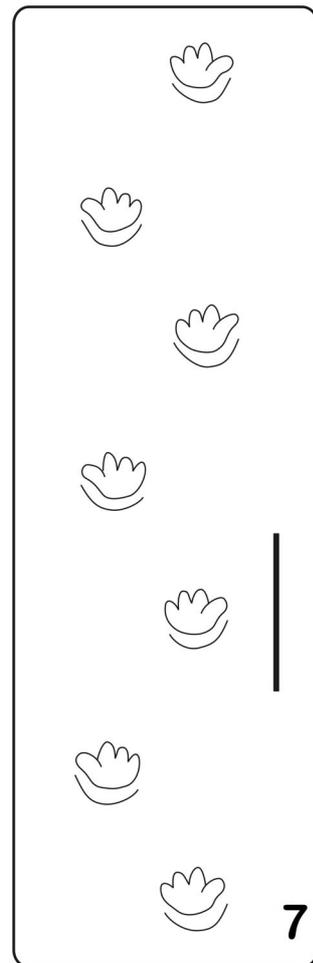
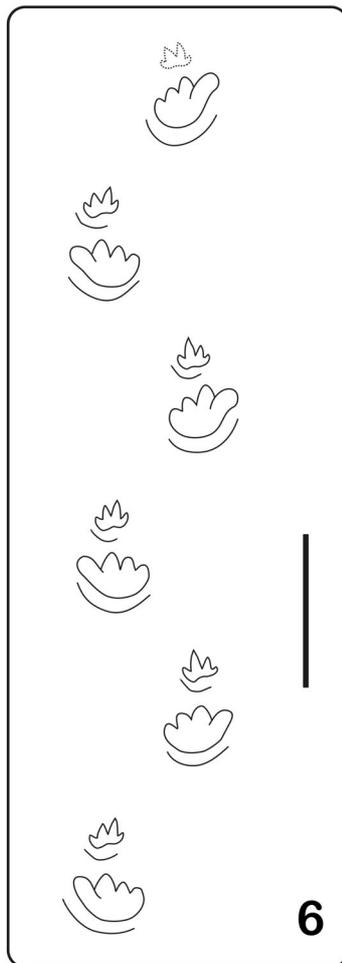
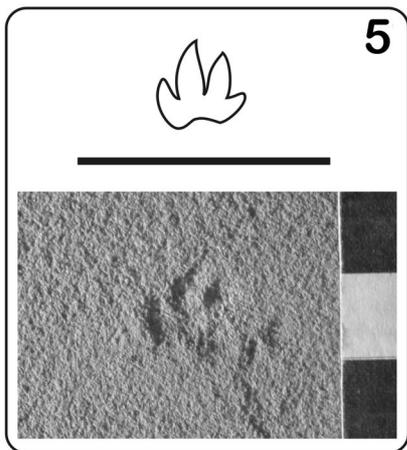
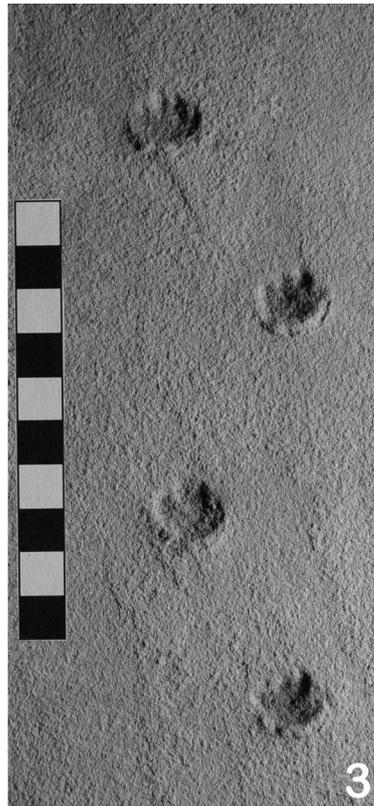
pistas de *Brasilichnium elusivum* Leonardi, 1981 estão representados na tabela 1. As pegadas estão bem preservadas em epirrelevo côncavo, tendo todas as extremidades dos dedos arredondadas. Somente as amostras MPA-109 e MPA-168 apresentam-se como hiporrelevo convexo, nas quais existem impressões de unhas nos dígitos dos autopódios dianteiros. As margens posteriores de todas as pegadas possuem contorno arredondado em forma de meia-lua, na região de maior esforço locomotor no nível inclinado da paleoduna.

A heteropodia existente para *B. elusivum* descrita por Leonardi (1981), não é observada na maioria das ocorrências, mesmo em formas diminutas (como na amostra MPA-175). Somente com ângulos de passo entre 105° e 120° a heteropodia se torna evidente, possibilitando inferir a distância gleno-acetabular média de 7,5 cm.

Os autopódios anteriores aparecem nas formas em que ocorre maior rotação do eixo longitudinal dos pés para o interior da pista (rotação negativa) (*sensu* Leonardi, 1987), com valores em torno de 75°. Amostras cujos eixos longitudinais dos pés estão paralelos ao eixo da pista e conseqüentemente os eixos

**Tabela 1.** Parâmetros comparativos entre pistas de *Brasilichnium elusivum* Leonardi, 1981 / comparative features of *Brasilichnium elusivum* Leonardi, 1981 tracks.

Instituição	Número de registro	Comprimento - pé (cm)	Largura - pé (cm)	Passo oblíquo (cm)	Passo duplo (cm)	Ângulo do passo - pé	Largura da pista ext. (cm)	Comprimento - mão (cm)	Largura - mão (cm)	Ângulo do passo - mão	Número de pegadas
UFSCar - MPA	100	1,2	1,5	5,2	9,4	126°	4,2	—	—	—	10
	102	1,4	1,8	5,4	9,8	129°	4,3	—	—	—	10
	104	1,1	1,4	4,1	7,2	142°	3,0	—	—	—	12
	105	1,7	2,0	6,5	12,6	150°	3,8	—	—	—	8
	109A	1,6	2,4	6,5	11,9	129°	5,1	0,9	1,2	126°	11 pares
	109B	1,4	2,3	6,6	11,3	142°	4,7	0,8	1,0	126°	14 pares
	130	1,3	1,5	6,6	12,2	145°	3,5	—	—	—	6
	143	1,1	1,4	5,3	10,3	141°	3,2	—	—	—	9
	153	1,0	1,3	4,6	8,1	120°	3,6	—	—	—	13
	164	1,1	1,5	5,6	10,2	149°	3,0	—	—	—	11
	165	1,3	1,7	6,0	11,6	149°	3,1	—	—	—	16
	168	1,0	1,3	4,8	9,5	159°	2,3	—	—	—	18
	169A	1,2	1,6	4,6	8,0	122°	3,7	—	—	126°	12
	169B	1,2	1,6	4,8	8,9	136°	3,5	—	—	126°	15
	171	1,1	2,1	6,1	10,2	112°	5,5	0,6	1,0	112°	7 pares
	172	1,4	2,3	5,4	10,4	117°	5,3	1,0	1,2	117°	21 pares
	173	1,3	2,2	5,7	9,4	105°	6,0	0,8	1,1	110°	13 pares
	174	1,5	2,9	11,3	22,0	152°	5,5	—	—	—	4
	175	0,9	1,1	4,6	8,3	149°	2,5	—	—	—	26
UFRJ- DG	400	1,2	1,5	5,0	8,7	132°	3,5	—	—	—	24
	71cV	1,8	2,2	6,5	11,5	128°	5,0	—	—	—	10
	2011cV	1,5	2,2	7,5	14,0	151°	4,0	—	—	—	9
	médias	1,3	1,8	5,9	10,7	136°	4,0	0,8	1,1	120°	—



transversais perpendiculares, não apresentam as impressões dos autopódios anteriores. Os detalhes anatómicos das mãos preservadas nas amostras MPA-109 e MPA-166 indicam a presença de pelo menos quatro dígitos com unhas (figuras 2.1, 2, 5 e 6).

Os dígitos IV e V dos autopódios posteriores evidenciam ter maior importância, portanto as pegadas são ectaxônicas em condição semiplantigrada. Existe um maior hypex do dígito V em relação aos demais dígitos, apresentando-se sempre com uma leve abdução, como foi observado na maioria das amostras descritas. Todas as pegadas traseiras descrevem uma ligeira rotação do eixo menor para dentro da linha média da pista (rotação negativa), como visível na amostra MPA-109 (figuras 2.1, 6). Nenhuma das amostras observadas no presente trabalho apresentaram a impressão de cinco dígitos nos autopódios posteriores, e em 100% delas, que se mostraram em ótimas condições de preservação, como MPA-100, MPA-102, MPA-173, MPA-174, MPA-175, MPA-162, MPA-109, UFRJ-DG 201IcV e UFRJ-DG 7IcV, evidencia-se nitidamente a impressão de quatro dígitos (pegadas tetradáctilas). O dígito I não aparece em nenhuma pegada das amostras analisadas e consideradas como *Brasilichnium elusivum* (figuras 2.1, 2, 3 e 4). Pela análise e observação mais detalhada do holótipo MNRJ-3902V e do 1º parátipo MNRJ-3903V, também não foi possível constatar a presença de cinco dígitos. Novamente, neste caso, somente quatro dígitos estavam presentes e em apenas três das pegadas da pista MNRJ-3902V (pegadas 5, 6 e 7), na qual a morfologia dos autopódios posteriores estava pouco preservada. Portanto, se existente, o dígito I deveria estar em uma posição mais elevada em relação ao plano dos demais dígitos.

Nas amostras MPA-169 e MPA-109 (figura 2.1), que apresentam os autopódios anteriores preservados, os ângulos de passo são elevados em comparação a MPA-171, MPA-172 e MPA-173 (tabela 1). Existe uma diferença também na convergência no sentido do eixo longitudinal dos autopódios posteriores, para dentro da pista, o que não é tão expressivo em MPA-171, MPA-172 e MPA-173. Para as formas mamíferóides, quando desenvolvem velocidade

de cruzeiro, como na maioria das ocorrências (com ângulo de passo > 125°), não há heteropodia. Isso parece não ocorrer quando os ângulos de passo situam-se entre 105° e 120°, cujas impressões das mãos estão evidentes.

Parece não haver uma regra determinativa para ocorrências de pistas que apresentem, ou não, as impressões dos autopódios anteriores o que resulta apenas numa maior largura das pistas quando existe a impressão da mão do animal. A rotação negativa dos autopódios posteriores com menores valores para o ângulo de passo poderiam indicar um maior esforço locomotor nas areias do paleodeserto.

Talvez uma questão apenas preservacional fosse possível em virtude do maior esforço de locomoção do animal em relação ao tipo de substrato. Por exemplo, em substratos inconsolidados, ou seja, areia seca, haveria menor impressão dos autopódios dianteiros em superfície e maior em subsuperfície, em razão da facilidade de penetração de membros diminutos através da areia mais seca. Como existe diferença no tamanho das mãos em relação aos pés do *Brasilichnium*, o animal poderia mergulhar as mãos na areia seca de pouca espessura, indo de encontro à subsuperfície onde certamente haveria maior teor de umidade, auxiliando na preservação. Para a preservação dos dígitos o mesmo aconteceria, com a diferenciação das condições de umidade, esforço cursorial e posicionamento no *foreset*.

Na amostra MPA-174 o dígito I parece estar presente, pelo fato do animal estar em declive descendente, porém isso pode ser interpretado como a sobreposição parcial dos pés sobre as mãos em virtude do alto ângulo de passo, em ligeira lateralidade, na qual aparece parcialmente um autopódio com cinco dígitos, mas certamente o autopódio possui quatro dígitos também.

Poucos exemplares são encontrados com as impressões dos dígitos preservadas nos autopódios posteriores. Também são pouco frequentes as pistas que contêm as impressões das mãos. Isso poderia reforçar as discussões de Leonardi (1981) que sugeriu a sobreposição total dos autopódios para explicar a aparente homopodia (figuras 2.3, 4 e 7), consideran-

**Figura 2.** Pistas e pegadas produzidas por mamíferos da icnoespécie *Brasilichnium elusivum* Leonardi, 1981. **1**, MPA-109, pista em hiporelievo positivo com heteropodia; **2**, mesma amostra, detalhe das pegadas com heteropodia; **3**, MPA-100, detalhe dos autopódios posteriores sem heteropodia evidente; **4**, MPA-102, pista sem heteropodia evidente e autopódios posteriores com quatro dígitos; **5**, detalhe da impressão do autopódio anterior baseado na amostra MPA-166; **6**, esquema representativo para a pista de *B. elusivum* baseado em MPA-109; **7**, esquema representativo para a pista de *B. elusivum* baseado em MPA-102. Escalas: 1-4, em centímetros; 5 = 3 cm; 6-7 = 5 cm / *trackways and footprints produced by mammals of Brasilichnium elusivum* Leonardi, 1981 ichnospecies. **1**, MPA-109, a positive hiporelief trackway with heteropody; **2**, same sample, a close-up view of the footprints with heteropody; **3**, MPA-100, hind autopodia without evident heteropody; **4**, MPA-102, trackway without evident heteropody and hind autopodia with four digits; **5**, imprint detail of the fore autopodium based in sample MPA-166; **6**, representative illustration of a *B. elusivum* trackway based on MPA-109; **7**, representative illustration of a *B. elusivum* trackway based on MPA-102. Scales: 1-4, in centimeters; E = 3 cm; F-G = 5 cm.

do-os predominantemente animais quadrúpedes. No entanto, as condições preservacionais também poderiam afetar diferencialmente a preservação dos autopódios (Fernandes, 2005).

A amostra MPA-109 evidencia a ocorrência de pistas associadas de artrópodes, de um pequeno dinossauro terópode Coelurosauria e de *B. elusivum*, sem a preservação de detalhes morfológicos com apenas formas arredondadas ou ovaladas. Porém na mesma amostra existe uma pista com nítida impressão dos dígitos de *B. elusivum*, com preservação tanto nos pés quanto nas mãos. Isso aconteceu em pelo menos dois momentos climáticos diferentes durante a passagem dos animais, onde as condições ambientais de umidade que propiciaram a preservação em superfície e subsuperfície também foram distintas.

## Conclusões

A afirmativa para autopódios traseiros com cinco dígitos não se confirmou com as observações das amostras aqui estudadas. A heteropodia quase sempre é obscurecida por questões preservacionais, ou pela sobreposição total dos autopódios, em se tratando de uma mesma icnoespécie de *B. elusivum*.

De acordo com Leonardi (1981) existe uma heteropodia para a icnoespécie *Brasilichnium elusivum*, muitas vezes obscurecida pela total sobreposição dos autopódios. Isso ocorre quando existe a rotação negativa do eixo longitudinal dos pés. Quanto maior for a rotação do eixo longitudinal dos pés, mais evidente a heteropodia. Amostras cujos eixos longitudinais dos pés estão paralelos ao eixo da pista, não apresentam as impressões dos autopódios anteriores, podendo até tratar-se de animais diferentes e/ou simplesmente condições preservacionais distintas às respostas locomotoras de um mesmo animal.

A heteropodia e a homopodia em algumas ocorrências de icnofósseis de *B. elusivum*, poderiam ser explicadas simplesmente como resultado preservacional em virtude das variações do nível de umidade em subsuperfície, com níveis de areia seca também variáveis, associadas ao esforço locomotor do animal.

Outro aspecto a ser revisto é a condição pentadáctila para os autopódios posteriores de *Brasilichnium elusivum* Leonardi, 1981. Todas as amostras consideradas *B. elusivum*, baseadas nas características diagnósticas, foram observadas quanto ao número de dígitos dos autopódios posteriores e nenhuma das observações se confirmaram para pés com cinco dígitos, nem mesmo com a revisão do holótipo e do 1º parátipo, que também apresentam quatro dígitos preservados em suas pegadas. Portanto *B. elusivum* apresenta somente quatro dígitos (dígitos II, III, IV e

V) em suas pegadas posteriores e não cinco. Se houvesse um dígito I nos pés deste animal, provavelmente estivesse numa posição mais elevada, e não marcaria o substrato quando houvesse uma resposta locomotora ao esforço provocado pelo deslocamento, através das dunas do paleodeserto Botucatu.

Diante dos novos dados obtidos valendo-se dos melhores exemplares de *Brasilichnium elusivum*, as características diagnósticas poderão ser alteradas e acrescidas das observações referentes aos números de dígitos, às formas dos autopódios e às condições de heteropodia e homopodia.

## Agradecimentos

Os autores expressam seus mais sinceros agradecimentos ao G. Leonardi por ceder todas as suas anotações de campo e material diverso sobre a Formação Botucatu; à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado Rio de Janeiro (FAPERJ) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, Proc. 300571/2003-08), pelo suporte e apoio financeiro ao desenvolvimento deste trabalho; ao Museu Nacional do Rio de Janeiro (UFRJ), Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ) e Museu de História Natural "Prof. Dr. Mário Tolentino" (UFSCar) por conceder acesso ao material de pesquisa; à L. Bueno dos Reis Fernandes pelo auxílio nas coletas de campo; e à Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais (CPRM) de Araraquara pelo suporte técnico às pesquisas. Também agradecemos à N. S. Domnanovich e à T. Manera pelas excelentes críticas e sugestões que contribuíram para o melhoramento do manuscrito.

## Referências

- Bigarella, J.J. e Salamuni, R. 1961. Early Mesozoic Wind patterns as suggested by dune bedding in the Botucatu Sandstone of Brazil and Uruguay. *Geological Society American Bulletin*, 72: 1089-1106
- Fernandes, M.A. 2005. [Paleoicnologia em ambientes desérticos: análise da icnocenose de vertebrados da pedreira São Bento (Formação Botucatu, Jurássico Superior - Cretáceo Inferior, Bacia do Paraná), Araraquara, SP. Programa de pós-graduação em Geologia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Tese de Doutorado, 198 pp. Inédito.]
- Fernandes, A.C.S., Netto, R.G. e Carvalho, I.S. 1988. O icnogênero Taenidium na Formação Botucatu. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 60: 493.
- Fernandes, A.C.S., Carvalho, I.S. e Netto, R.G. 1990. Icnofósseis de invertebrados da Formação Botucatu, São Paulo (Brasil). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 62: 45-49.
- Huene, F. 1931. Verschiedene mesozoische Wierbeltierreste aus Südamerika. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie, Paläontologie Monatshefte* 66: 181-198.
- Leonardi, G. 1980. On the discovery of an abundant ichno-fauna (vertebrates and invertebrates) in the Botucatu Formation s.s. in Araraquara, São Paulo, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 52: 559-567.
- Leonardi, G. 1981. Novo Ichnogênero de Tetrápode Mesozóico da Formação Botucatu, Araraquara, SP. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 53: 793-805.
- Leonardi, G. 1984. Rastros de um mundo perdido. *Ciência Hoje*, SBPC, 2: 48-60.
- Leonardi, G. 1987. *Glossary and manual of Tetrapod footprint paleoicnology*. Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, Brasil, 75 pp.

- Leonardi, G. e Godoy, L.D. 1980. *Novas pistas de tetrápodes da Formação Botucatu no Estado de São Paulo*. En: Congresso Brasileiro de Geologia, 31, 1980. *Anais*, Camboriú, SBG: 5, pp. 3080-3089.
- Leonardi, G. e Sarjeant, W.A.S. 1986. Footprints representing a new mesozoic vertebrate fauna from Brazil. *Modern Geology* 10: 73-84.
- Leonardi, G. e Oliveira, F.H. 1990. A revision of the Triassic and Jurassic tetrapod footprints of Argentina and a new approach on the age and meaning of Botucatu Formation footprints (Brazil). *Revista Brasileira de Geociências* 20: 216-229.
- Leonardi, G. e Carvalho, I.S. 2002. *Jazigo icnofossilífero do Ouro, Araraquara, SP: ricas pistas de tetrápodes do Jurássico*. En: C. Schobbenhaus; D.A. Campos; E.T. Queiroz; M. Winge e M.L.C. Berbert-Born (eds.), *Sítios geológicos e paleontológicos do Brasil*. Brasília: DNPM, pp. 39-48.
- Lockley, M. 1999. *The eternal trail: a tracker looks at evolution*. New York, Perseus publishing, 334p.
- Lull, R. S. 1918. Fossil footprints from the Grand Canyon of the Colorado. *American Journal of Science* 45: 337-346.
- Martins, G.R. 1990. Relatório de registro do sítio paleontológico "MS-NI-01". *Revista Científica e Cultural*, UFMS, Campo Grande-MS 5: 7-12.
- Pacheco, J.A.A. 1913. *Notas sobre a Geologia do Valle do Rio Grande a partir da foz do Rio Pardo até a sua confluência com o Rio Parahyba*. En: Exploração do Rio Grande e seus afluentes. São José dos Dourados, Comissão Geográfica e Geológica do Estado de São Paulo, pp. 33-38.
- Scherer, C.M.S. 2000. Eolian dunes of the Botucatu Formation (Cretaceous) in Southernmost Brazil: morphology and origin. *Sedimentary Geology* 137: 63-84.
- Soares, P.C., Landim, P.M.B. e Fúlfaro, V.J. 1978. Tectonic cycles and sedimentary sequences in the Brazilian intracratonic basins. *Geological Society American Bulletin* 89: 181-191.

**Recibido:** 8 de junio de 2006.

**Aceptado:** 4 de diciembre de 2007.