



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO NORTE
CENTRO DE CIÊNCIAS EXATAS E DA TERRA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEODINÂMICA E GEOFÍSICA

REBECCA FERNANDES ERICKSON

**PALEOICNOLOGIA DE CROCODYLOMORPHA E SUA OCORRÊNCIA NA
BACIA RIO DO PEIXE (CRETÁCEO INFERIOR), NORDESTE DO BRASIL**

Natal/RN, Brasil

Novembro de 2025

REBECCA FERNANDES ERICKSON

**PALEOICNOLOGIA DE CROCODYLOMORPHA E SUA OCORRÊNCIA NA BACIA RIO
DO PEIXE (CRETÁCIO INFERIOR), NORDESTE DO BRASIL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Geodinâmica e Geofísica em outubro de 2025, da Universidade Federal do Rio Grande do Norte, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Geodinâmica e Geofísica.

Orientadora: Prof^ª. Dr^ª. Aline Marcele Ghilardi

Coorientador: Prof. Dr. Pedro Victor Buck

Coorientador: Dr. Tito Aureliano

Natal/RN, Brasil

Novembro de 2025

REBECCA FERNANDES ERICKSON

**PALEOICNOLOGIA DE CROCODYLOMORPHA E SUA OCORRÊNCIA NA BACIA RIO
DO PEIXE (CRETÁCIO INFERIOR), NORDESTE DO BRASIL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Geodinâmica e Geofísica em outubro de 2025, da Universidade Federal do Rio Grande do Norte, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Geodinâmica e Geofísica.

Aprovada em: ____/____/____

BANCA EXAMINADORA:

Prof^a. Dr^a. Aline Marcele Ghilardi

Orientadora

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO NORTE

Prof. Dr. Hermínio Ismael de Araújo Júnior

Membro externo

UNIVERSIDADE DO ESTADO DO RIO DE JANEIRO

Prof. Dr. Thiago da Silva Marinho

Membro externo

UNIVERSIDADE FEDERAL DO TRIÂNGULO MINEIRO

Universidade Federal do Rio Grande do Norte - UFRN
Sistema de Bibliotecas - SISBI
Catalogação de Publicação na Fonte. UFRN - Biblioteca Setorial Prof. Ronaldo Xavier de Arruda - CCET

Erickson, Rebecca Fernandes.

Paleoicnologia de Crocodylomorpha e sua ocorrência na Bacia Rio do Peixe (Cretáceo Inferior), Nordeste do Brasil / Rebecca Fernandes Erickson. - 2025.

71 f.: il.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Centro de Ciências Exatas e da Terra, Programa de Pós-Graduação em Geodinâmica e Geofísica. Natal, RN, 2025.

Orientação: Profa. Dra. Aline Marcele Ghilardi.

Coorientação: Prof. Dr. Pedro Victor Buck.

Coorientação: Dr. Tito Aureliano.

1. Mesoeucrocodylia - Dissertação. 2. Icnofósseis - Dissertação. 3. Icnologia - Dissertação. 4. Bacia do Rio do Peixe - Dissertação. 5. Gondwana - Dissertação. 6. Paleontologia - Dissertação. I. Ghilardi, Aline Marcele. II. Buck, Pedro Victor. III. Aureliano, Tito. IV. Título.

RN/UF/CCET

CDU 57.07(043.3)

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao PPGG/UFRN pela oportunidade de desvendar os segredos da Terra e por me ensinar a olhar por onde ando; à CAPES, patrocinadora oficial do meu aluguel em dia; e aos meus orientadores por confiarem em mim pra recontar a história do Tapera. Aline Ghilardi, por mostrar que paleontologia é coisa de mulher, ainda que a jornada seja íngreme. Tito Aureliano, pela paciência em me mostrar o caminho das pedras (e pelas dicas sobre como lidar com tartarugas, carrapatos e outros personagens de honestidade questionável). Pedro Buck, pelo espaço para autonomia intelectual.

À família Nóbrega, especialmente César Nóbrega, por nos abrir as portas de sua preciosa plantação de carnaúba. Oim, que nos acompanhou até o sítio. Fredston e Hunter, que nos conduziram com segurança por terrenos inóspitos para que esta pesquisa acontecesse. Tibério, andarilho do Vale dos Dinossauros, pelas caronas com emoção. Vera Neuma, que cuidou das minhas filhas felinas para que eu pudesse viajar (perdão pelo caos).

Aos meus colegas de laboratório, pela camaradagem. Zarah Gomes, por ser a melhor vizinha, coautora, almanaque de automóveis e ombro amigo ao longo dessa jornada de pós-graduação. Virgínia Maciel, por me mostrar que nada pode deter uma mulher determinada a encontrar o perfume de pêssego perfeito. Felipe de Melo, pelas palavras encantadas e pelas poções — eu nunca sobreviveria sozinha na natureza sem você. Elaine Rodrigues, guardiã das chaves, por renovar minha crença em fadas (sensatas); mal posso esperar pra você renovar minha crença em micorrizas. Livia Pacífico, por me ensinar tudo o que sei sobre bonecas amaldiçoadas. Cauan, pelas trocas sobre massinha de modelar e pela esculturinha de mini-croc que sempre me faz sorrir. Marciana Lima, pela companhia nas disciplinas, nas salas de estudo e pela generosidade sempre. Macário, por alimentar minha curiosidade sobre insetos, acidentes aéreos e outras miscelâneas. A Juan e Pedro Tolipan, por re-despertarem meu interesse em paleontologia na graduação — obrigada pelos podcasts.

À minha família de Sousa, cidade-sorriso da Paraíba, que há gerações caminha pelos rastros dos meus colossos do Cretáceo. Em especial, Cecília, Raimundinho, Marise, Maiara e Willer, que nos acolheram quando precisávamos de cama, ovo frito e manteiga de garrafa para seguir nas expedições. E também Dueta e Socorro, que me acolhem em suas casas desde quando não me lembro.

Aos amigos — palavras não são adequadas para classificar e catalogar minha gratidão a vocês, que me mantêm sã *AFK*. Rhayanne Negreiros, por ser a melhor ouvinte e conselheira, companheira de concursos, de clubes de leitura e de festas de aniversário infantil.

Stephanie Borba, minha cúmplice de todas as aventuras e *fashion icon* pessoal — pelas tardes de artesanato, conversas na calçada, *cat sitting*, e recomendações de séries boas e ruins (com igual entusiasmo). Stanley Medeiros, pelos copos meio cheios, pelos passeios aquáticos, e por transformar conversas aleatórias em pequenas teses sobre a vida — sempre com gentileza e humor. Hélio Farias, mestre de RPG mais empolgado do multiverso, pelos jogos de tabuleiro, pelas fotos de gatos e pelas orientações sobre imagem 3D — feitiços discretos que, despretensiosamente, ajudaram minhas malhas poligonais a se manifestarem em mais uma dimensão. Laila Lorena, minha amiga mais antiga e melhor cantora de animekê de todos os tempos — pelas interações 100% orgânicas (e absolutamente livres de qualquer interferência suspeita). Willian Wollace, minha dupla de desafios acadêmicos: fazer o mestrado sem você foi o pior trabalho em grupo da minha vida. Thiago Nascimento, obrigada apesar do meu sumiço ter insistido em cafês e fofocas. Gabrila Primitivo, mestra mecenas, musa das artes e proclamadora de heróis — pela ajuda em espalhar meus adesivos pelo CB enquanto eu me escondia no DGEO. Aline Marcelino, amiga mais carinhosa, pelos áudios longos, fotos de frutas e abraços digitais que sempre chegam na hora certa. Alice Millward & James, que me apresentaram a *fossicking* na terra de Mary Anning e enfrentam, com elegância e humor, as inconformidades do mundo; obrigada por sempre me acolherem com cobertores quentes, recomendações de jogos e as melhores playlists do planeta.

A Gabriela Gibson, o melhor investimento de 27% da minha bolsa de mestrado — por me ajudar a desenterrar, camada por camada, as partes visíveis e invisíveis dessa jornada, e por compreender o processo melhor do que eu mesma.

Allan, meu aliado — que além de tudo isso, atravessou a Paraíba pra me dar shield e carregou mais essa partida. Obrigada por segurar todas as pontas quando eu não dei conta: cuidou da casa, das pessoas e de mim, dando buff com proatividade de suporte e paciência de tanque. Você é um diamante no modo cooperativo da vida e não existe nem runa pra isso.

À minha família, o clã com mais PhDs por metro quadrado da minha rua. Me nasceram, me criaram, revisaram meus textos e minhas decisões de vida em cada capítulo. Obrigada pelos socorros verbais e não verbais, literais e ficcionais. Às minhas irmãs, entes mais preciosas da minha vida, carne da minha carne, centelha da minha chama. Sou a mais velha mas não consigo lembrar de esperar por vocês. Evelyn, por ter me ensinado a duvidar da ciência na medida certa (a medida certa é 100%), incluindo a lei da gravidade (ainda questiono), e a me conformar com o que tem pra hoje. Obrigada por ser a maior apoiadora da minha carreira *freelance*, entre capas de livros, identidades visuais, adesivos e camisetas. Marília, que dançou pelo caminho das ciências da vida e do comportamento animal antes de

mim, obrigada pelos empurrões pra me botar pra trabalhar nessa dissertação dia após dia; pela ajuda com as tabelas; e pelos bons bifês. Diogo Jackson, oficialmente bem-vindo ao time — obrigada por acreditar no meu potencial e pela ajuda em elaborar as pranchas. Que todos os seus artigos sejam aceitos com *minor revisions*. Sandra Sarmento, mãe, que veio de pés descalços da Lagoa dos Patos, em Sousa, e já amava os mistérios dos dinossauros antes mesmo de Michael Crichton rascunhar o primeiro Jurassic Park, obrigada pela luz. Glenn Erickson, pai, que sempre me incentivou a colecionar — entre outros objetos curiosos e irrelevantes para o contexto — rochas, conchas e moldes de gesso de pegadas. Se foi coincidência ou um experimento premeditado de longo prazo nunca saberei, mas deu certo.

*somente a Arte, esculpindo a humana mágoa,
abrandando as rochas rígidas, torna água
todo o fogo telúrico profundo
e reduz, sem que, entanto, a desintegre,
à condição de uma planície alegre,
a aspereza orográfica do mundo!*

Monólogo de uma sombra,
Augusto dos Anjos (1912)

RESUMO

O icnossítio Tapera, localizado na Bacia do Rio do Peixe (Paraíba, Brasil), preserva um conjunto único de icnofósseis de vertebrados em depósitos flúvio-lagunar da Formação Sousa (Barremiano–Hauteriviano). Esta unidade sedimentar, formado sob clima semiárido com episódios de encharcamento e substratos coesivos, proporcionou condições ideais para a preservação excepcional de estruturas em sedimento inconsolidado. A partir de modelagem 3D de alta resolução e análise sedimentológica, reavaliamos as trilhas de crocodilomorfos previamente descritas no sítio, ampliando o conjunto de dados icnológicos e refinando as interpretações comportamentais. As trilhas incluem impressões ventrais profundas e zonas laterais de perturbação rítmica do sedimento, ocasionalmente acompanhadas por impressões de pés (pes) e mãos (manus), sendo interpretadas como registros de crocodiliformes de grande porte utilizando locomoção rastejante e por deslizamento abdominal em substrato saturado e inclinado. As características icnológicas se alinham fortemente ao icnogênero *Crocodylopodus*, embora as trilhas de Tapera excedam notavelmente sua faixa de tamanho conhecida e apresentem uma morfologia ventral atipicamente proeminente. Esses achados contribuem para a compreensão da interação vertebrado-substrato em contextos de bacias rifte continentais e fornecem novos dados para a reconstrução paleoambiental e paleobiogeográfica do Cretáceo Inferior em Gondwana central.

Palavras-chave: Mesoeucrocodylia; Icnofósseis; Icnologia; Bacia do Rio do Peixe; Gondwana

ABSTRACT

The Tapera ichnosite, located in the Rio do Peixe Basin (Paraíba, Brazil), preserves a unique suite of vertebrate trace fossils within fluvio-palustrine deposits of the Barremian–Hauterivian Sousa Formation. This sedimentary unit, developed under semi-arid climatic conditions with episodic waterlogging and cohesive substrates, provides ideal conditions for exceptional soft-sediment preservation. Through high-resolution 3D modeling and sedimentological analysis, we re-evaluate crocodylomorph traces previously documented at the site, expanding the ichnological dataset and refining behavioral interpretations. The trackways include deep ventral impressions and rhythmic lateral sediment disruption, occasionally accompanied by pes and manus prints, and are interpreted as records of large-bodied crocodyliforms using low-walking and belly-sliding locomotion across a gently inclined, water-saturated substrate. The ichnological features closely align with the ichnogenus *Crocodylopodus*, though the Tapera traces notably exceed its known size range and present unusually prominent ventral morphology. These findings contribute to the understanding of vertebrate-substrate interaction in continental rift basin environments and provide new data for the paleoenvironmental and paleobiogeographic reconstruction of the Early Cretaceous in central Gondwana.

Keywords: Mesoeucrocodylia; Trace fossils; Ichnology; Rio do Peixe Basin; Gondwana

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** (A) Mapa da BRP, destacando suas três sub-bacias e os municípios de Sousa e Aparecida, estado da Paraíba, Brasil. Adaptado de Figueiredo et al. (2019). (B) Mapa regional com rodovias federais e estaduais, rios e municípios, indicando a localização do icnossítio Tapera. (C) Imagem de satélite obtida do Google Earth mostrando o afloramento Tapera. Em (A) e (B), o norte está orientado para o topo; em (C), o norte está à esquerda, conforme indicado pelas setas..... **23**
- Figura 2.** Diagrama ilustrando os parâmetros morfométricos utilizados para medir as impressões de *pes* e *manus* de Crocodyliformes do icnossítio Tapera. W = largura total; L = comprimento total; PD = comprimento da projeção do dígito III a partir do hypex; BW = largura basal do dígito; MW = largura medial do dígito; FL = comprimento livre do dígito; D = divaricação digital total (ângulo total entre os dois dígitos mais externos, em graus). Todos os vetores e dimensões foram obtidos a partir de modelos fotogramétricos 3D e estão definidos em detalhes na seção Materiais e Métodos. Os dados numéricos são apresentados na Tabela 3.. **28**
- Figura 3.** A) Imagem de satélite do icnossítio Tapera (Google Earth, 2023), mostrando a área exposta com presença de rastros (pavimento escuro) circundada por sedimentos claros de origem aluvial nas margens do Rio do Peixe. O pavimento exposto mede aproximadamente $80 \times 13,80$ m, conforme estimado a partir de imagem de satélite. (B) Ortofotos de modelos 3D em vista superior, mostrando todos os rastros de Crocodyliformes e os rastros associados de terópodes conforme aparecem distribuídos no icnossítio. Os rastros individuais são apresentados em escala e orientação corretas, mas as distâncias entre os agrupamentos são aproximadas, pois não foram medidas diretamente em campo. (C) Esboço interpretativo do icnossítio com os rastros identificados rotulados. Embora baseado em modelos 3D com escala, este esboço é uma representação generalizada, com o objetivo de fornecer contexto espacial, e não morfologia precisa. O norte está à esquerda em todas as imagens..... **30**

- Figura 4.** Perfil sedimentar do icnossítio Tapera, Formação Sousa (Sub-bacia de Sousa), zona rural do município de Aparecida, estado da Paraíba, Nordeste do Brasil. O horizonte onde ocorrem os rastros analisados neste estudo está indicado no ponto onde foram registradas impressões corporais e pegadas de Crocodyliformes. Litologia e estruturas sedimentares foram determinadas com base em observações de campo e registros fotográficos..... 33
- Figura 5.** Vista geral e detalhes do icnossítio Tapera, ilustrando o contexto do sítio, as litofácies, feições sedimentares e icnológicas selecionadas. (A) Fotografia panorâmica do icnossítio. (B) Fácies Fm: argilito avermelhado, com o siltito esverdeado da Fácies Fl visível acima. (C) Fácies Fl: detalhe da porção mais consolidada, mostrando laminação paralela bem desenvolvida. (D) Fácies Sr: vista lateral do arenito escuro e bem cimentado onde ocorrem os icnofósseis de Crocodyliformes. (E) Fácies St: mostrando laminação paralela na base, laminação cruzada no topo e um contato erosivo entre ambas. (F) Gretas de contração poligonais (*mudcracks*) na Fácies Sr. (G) Marcas de ondulações (*ripple marks*) na Fácies Sr; um rastro de arrasto abdominal de Crocodyliformes também é visível próximo ao centro (APTA-C2A). (H) Pegada tridáctila atribuída a um terópode (APTA-T5A). (I) Pegada de saurópode (não incluída nesta análise). (J) Conjunto denso de bioturbações de invertebrados, predominantemente atribuídas a *Planolites* isp., observadas na superfície inferior das lajes da Fácies Sr..... 34
- Figura 6.** Documentação multivisual das pegadas APTA-C3 do icnossítio Tapera. Da esquerda para a direita: fotografia de campo ou captura de modelo 3D; renderização altimétrica com mapeamento de cores (mapa de profundidade do CloudCompare), destacando o relevo da superfície; e desenho interpretativo em contorno, evidenciando características anatômicas ou comportamentais. A, B e C mostram a pegada APTA-C1A, enquanto D, E e F mostram APTA-C1B. A pegada APTA-C1B também é visível à direita de APTA-C1A em A, B e C, fornecendo um contexto espacial adicional..... 37

Figura 7. Documentação multivisual das pegadas APTA-C3 do icnossítio Tapera. Da esquerda para a direita: fotografia de campo ou captura de modelo 3D; renderização altimétrica com mapeamento de cores (mapa de profundidade do CloudCompare), destacando o relevo da superfície; e desenho interpretativo em contorno, evidenciando características anatômicas ou comportamentais. A, B e C mostram a pegada APTA-C2A, enquanto D, E e F mostram APTA-C2B. A pegada APTA-C2B também é visível à direita de APTA-C2A em A, B e C, fornecendo um contexto espacial adicional..... **38**

Figura 8. Parte leste de APTA-C2A, um rastro corporal alongado de Crocodyliformes. (A) Visão ampla mostrando a morfologia geral e o contexto do rastro. (B) *Close* do extremo anterior afilado, destacando a impressão de focinho mesorostrino e traços de dentes presumidas no sedimento. (C) Ampliação intermediária com foco no contorno do focinho e na borda com monte de expulsão de sedimento. O norte está à esquerda..... **39**

Figura 9. Documentação multivisual das pegadas APTA-C3 do icnossítio Tapera. Da esquerda para a direita: fotografia de campo ou captura de modelo 3D; renderização altimétrica com mapeamento de cores (mapa de profundidade do CloudCompare), destacando o relevo da superfície; e desenho interpretativo em contorno, evidenciando características anatômicas ou comportamentais. A, B e C mostram a pegada APTA-C3A, enquanto D, E e F mostram APTA-C3B, e G, H e I mostram APTA-C3C. Em A, B e C, as pegadas APTA-C2B e APTA-C3C também são visíveis à esquerda de APTA-C3A, enquanto APTA-C3E e APTA-C3F são visíveis à direita, fornecendo um contexto espacial adicional..... **41**

Figura 10. Documentação multivisual das pegadas APTA-C3 do icnossítio Tapera. Da esquerda para a direita: fotografia de campo ou captura de modelo 3D; renderização altimétrica com mapeamento de cores (mapa de

	profundidade do CloudCompare), destacando o relevo da superfície; e desenho interpretativo em contorno, evidenciando características anatômicas ou comportamentais. A, B e C mostram a pegada APTA-C3D, enquanto D, E e F mostram APTA-C3E.....	42
Figura 11.	Documentação multivisual das pegadas APTA-C3 do icnossítio Tapera. Da esquerda para a direita: fotografia de campo ou captura de modelo 3D; renderização altimétrica com mapeamento de cores (mapa de profundidade do CloudCompare), destacando o relevo da superfície; e desenho interpretativo em contorno, evidenciando características anatômicas ou comportamentais. A, B e C mostram a pegada APTA-C4A.....	43
Figura 12.	Documentação multivisual das pegadas APTA-C3 do icnossítio Tapera. Da esquerda para a direita: fotografia de campo ou captura de modelo 3D; renderização altimétrica com mapeamento de cores (mapa de profundidade do CloudCompare), destacando o relevo da superfície; e desenho interpretativo em contorno, evidenciando características anatômicas ou comportamentais. A, B e C mostram a pegada APTA-T5A, enquanto D, E e F mostram APTA-T5B, e G, H e I mostram APTA-T6A.....	45
Figura 13.	Análise comparativa das interpretações de rastros de Crocodyliformes entre Campos et al. (2010) e o presente estudo. (A) Fotografia original de Campos et al. (2010) mostrando os icnofósseis TASO 5, 6 e 9; (B) Desenho ilustrativo do mesmo artigo destacando os rastros interpretados; (C) Fotografia de campo deste estudo mostrando a mesma área do afloramento; e (D) Mapa de elevação gerado por fotogrametria SfM, representando a mesma localidade. A sequência documenta a progressão da erosão superficial e fornece uma visualização topográfica das feições anteriormente interpretadas como icnofósseis.....	50
Figura 14.	Representação artística do crocodiliformes do Tapera acompanhado por um dinossauro terópode e um saurópode. Ilustração de Heitoresco.....	60

LISTA DE TABELAS

Tabela 1.	Classificação das fácies sedimentares do icnossítio Tapera	35
Tabela 2.	Dimensões medidas dos traços de arrasto ventral de Crocodyliformes no Icnossítio Tapera (Formação Sousa).....	44
Tabela 3.	Medidas morfométricas das impressões de Crocodyliformes.....	46

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	16
1.1 A Bacia Rio do Peixe	16
1.2 Paleoicnologia	16
1.3 Crocodylomorpha	18
1.4 O sítio Tapera	20
2. OBJETIVOS	21
2.1 Objetivos gerais	21
2.2 Objetivos específicos	21
3. CONTEXTO GEOLÓGICO	22
4. MATERIAIS E MÉTODOS	26
5. RESULTADOS	32
5.1 Descrição geológica do sítio	32
5.2. Visão geral dos rastros de crocodiliformes na Tapera	35
5.3. Grupo de rastros APTA-C1	36
5.4. Grupo de rastros APTA-C2	37
5.5. Grupo de rastros APTA-C3	39
5.6. Grupo de rastros APTA-C4	43
5.7. Rastros não-crocodilomorfos associados	44
6. DISCUSSÃO	47
6.1. Interpretação Paleoambiental do icnosítio Tapera	47
6.2. Reavaliação de rastros de crocodiliformes previamente descritos	49
6.3. Considerações tafonômicas	50
6.4. Análise comportamental dos rastros de crocodiliformes de Tapera	51
6.5. Considerações icnotaxonômicas	53
6.6. Identidade dos icnoprodutores	54
7. GEOCONSERVAÇÃO E RELEVÂNCIA DO ESTUDO PARA SOCIEDADE	58
8. CONCLUSÕES	61
9. REFERÊNCIAS	62

1. INTRODUÇÃO

1.1 A Bacia Rio do Peixe

A Bacia do Rio do Peixe (BRP), localizada no noroeste do Estado da Paraíba, com porções que se estendem até o sul do Ceará, constitui uma bacia rifte intracontinental (Lourenço, 2020; Rapozo et al., 2021; Silva, 2014; Galvão et al., 2005) formada durante o Cretáceo Inferior (Neocomiano) (Santos et al., 2016; Silva, 2009; Lima; Coelho, 1987), em associação a movimentos de falhas transcorrentes reativadas sobre lineamentos estruturais pré-existentes do embasamento cristalino da Província Borborema (Ferreira; Silva; Siqueira, 2017). A BRP abrange uma área de aproximadamente 1.250 a 1.315 km² e é composta por três sub-bacias ou semi-grábens: Brejo das Freiras, Sousa e Pombal (Oliveira, 2023; Figueiredo, 2019). As unidades litoestratigráficas que compõem o preenchimento da bacia estão reunidas no Grupo Rio do Peixe, sendo elas as formações Antenor Navarro, Sousa e Rio Piranhas.

Há muito tempo, a BRP é reconhecida como uma região de importância paleontológica devido à abundância e diversidade de seu registro fóssilífero (Leonardi; Carvalho, 2024; Santos et al., 2016). Desde o início do século XX, pegadas de dinossauros têm sido documentadas em mais de 42 localidades na região, com mais de 630 trilhas individuais registradas em pelo menos 96 níveis estratigráficos (Leonardi; Carvalho, 2002, 2021, 2024). Além das pegadas de dinossauros, a bacia preserva vestígios de crocodilomorfos, tartarugas e invertebrados, frequentemente associados a tapetes microbianos e estruturas sedimentares excepcionalmente preservadas (Carvalho, Borghi & Leonardi, 2013). Essa riqueza icnológica levou à classificação da área como parte do *megatracksite* da Borborema — um complexo regionalmente extenso de superfícies portadoras de pegadas no Nordeste do Brasil (Lockley, 1991; Viana; Lima; Carvalho, 1993). O interesse contínuo pela bacia motivou propostas de iniciativas de geoconservação e reconhecimento internacional, incluindo o estabelecimento do Monumento Natural Vale dos Dinossauros (Paraíba, 2002) por meio do Decreto nº 23.832, de 27 de dezembro de 2002, e uma proposta recente de um geoparque (Ferreira; Silva; Siqueira, 2017).

1.2 Paleoicnologia

A Icnologia é a ciência dedicada ao estudo dos vestígios no sedimento de interações entre organismos vivos e o meio, estudando os processos e produtos dessas interações, que

são denominados traços ou estruturas biogênicas (Buatois & Mángano, 2011a; Sedorko & Francischini, 2020; Frey & Wheatcroft, 1989). Os traços são estruturas recorrentes preservadas no substrato resultantes da atividade de organismos que não correspondem a partes de seu corpo (somatofósseis). A Neoicnologia estuda as marcas produzidas por organismos atuais, enquanto a Paleoicnologia analisa aquelas registradas em rochas, deixadas por formas de vida já extintas. O conceito de icnofóssil aplica-se quando essas estruturas biogênicas são antigas e se encontram preservadas em sedimentos consolidados ou litificados (Frey; Wheatcroft, 1989). Consolidada como disciplina, a Icnologia possui métodos e paradigmas próprios e é amplamente aplicada em estudos paleoambientais, paleoecológicos, paleobiológicos, estratigráficos e sedimentológicos (Buatois & Mángano; 2011a; Miller, 2007; Minter; Buatois & Mángano, 2016; Seilacher, 2007).

A preservação de icnofósseis resulta de fatores mecânicos, químicos e biológicos (Benton; Harper, 2009; Buatois & Mángano, 2011a). O comportamento dos organismos, sensível a parâmetros como salinidade, pH e oxigênio torna as estruturas biogênicas indicadoras de informações que não podem ser obtidas apenas pela análise de fácies tradicionais (Bromley, 1996; Buatois & Mángano, 2011b; Miller, 2007; Savrda, 2007). Assim, os icnofósseis constituem indicadores sensíveis às flutuações ambientais e interpretação paleoambiental de alta resolução (Miller, 2007; Buatois & Mángano, 2011b). Outra vantagem de icnofósseis sobre somatofósseis é que os primeiros são sempre autóctones, o que significa que não estão sujeitos a retrabalhamento e transporte pós-morte (Prothero, 2004; Sedorko; Francischini, 2020).

A paleoicnologia de vertebrados, também conhecida como icnologia de tetrápodes, diferencia-se da icnologia de invertebrados por seus objetivos e abordagens específicas (Falkingham; Marty; Richter, 2016; Lallensack Et Al., 2025; Lucas; Hunt; Klein, 2018). O grupo dos tetrápodes inclui anfíbios e amniotas, e seu estudo icnológico busca reconhecer evidências primárias de comportamentos realizados em vida. Entre os icnofósseis mais comuns estão os traços de locomoção, como pegadas, pistas e trilhas produzidas por vertebrados. Ao se deslocar sobre o substrato, um tetrápode deixa bioturbações resultantes da ação dos autopódios (*manus* e *pes*), ventre ou cauda dispostas sequencialmente no sedimento, formando pistas ou trilhas que representam ciclos de locomoção (Thulborn, 1990; Lallensack et al., 2025). Além desses rastros, a icnologia de vertebrados também contempla outros vestígios comportamentais, como coprólitos (fezes fossilizadas), nidificações (ninhos) e traços de predação ou mordidas (Miller, 2007; Sedorko; Francischini, 2020).

O registro icnológico oferece vantagens únicas em relação aos fósseis corporais (somatofósseis). Enquanto ossos e esqueletos raramente revelam informações diretas sobre postura, velocidade, locomoção ou comportamento social, as icnitas fornecem evidências comportamentais e paleoecológicas imediatas e contextuais (Prothero, 2004; Lucas; Hunt; Klein, 2018; Miller, 2007). Uma associação de trilhas preservadas em uma mesma superfície rochosa — denominada icnocenose ou biocenose — atesta a presença e a interação de organismos vivos em um mesmo local e intervalo de tempo geologicamente curto, ao contrário de restos corporais frequentemente retrabalhados após a morte (Sedorko; Francischini, 2020). As pegadas de tetrápodes são consideradas bioassinaturas universais por registrarem de forma direta a relação entre os vertebrados e os ambientes que habitaram. Em depósitos onde os fósseis corporais são raros ou ausentes, como nos sedimentos eólicos do “deserto vivo” da Formação Botucatu, onde os icnofósseis de tetrápodes podem constituir o único testemunho da presença desses animais nesse local, praticamente sem nenhum fóssil corporal vegetal ou animal (Manes; Silva; Scheffler, 2021; Sedorko; Francischini, 2020). Além disso, a icnologia de vertebrados possui caráter preditivo, contribuindo para a identificação de grupos ainda não reconhecidos no registro osteológico e auxiliando na correlação e datação de unidades litoestratigráficas (Benton; Harper, 2009; Sedorko; Francischini, 2020; Seilacher, 2007).

1.3 Crocodylomorpha

Os crocodylomorfos compõem um dos grupos mais diversos de répteis fósseis do Brasil, com um registro quase três vezes mais abundante que o dos dinossauros — e isso num país nada modesto em achados de dinossauros (Riff et al., 2012; Fortier; Schultz, 2009). A maior parte do registro brasileiro concentra-se nos depósitos continentais do Cretáceo, especialmente nas bacias do Nordeste e Sudeste do Brasil (Riff et al., 2012), com destaque para a Bacia Bauru, onde a fauna de crocodiliformes é muito diversa (Milàn et al., 2010).

Ao longo do tempo geológico, esses animais exibiram impressionante diversidade morfológica e ecológica, especialmente nos depósitos continentais do Cretáceo, incluindo os do Nordeste brasileiro. Para compreender essa variedade, é necessário um breve olhar sobre a complexa filogenia do grupo cuja complexidade reflete sua história evolutiva complexa que se estende por mais de 200 milhões de anos, desde o Triássico Superior (Bronzati; Montefeltro; Langer, 2012; Benson; Godoy, 2019). Começando a partir dos Pseudosuchia — nome esse que, ironicamente, significa “falsos crocodilos” — se trata do grande clado de arcossauros que inclui todos os arcossauros mais próximos dos crocodilianos do que das aves

(Mannion et al., 2015). A principal sinapomorfia desse grupo é o calcânhar crurotarsi, também chamado de “crocodilo-normal”, contendo uma articulação especializada entre os ossos proximais do tarso, calcâneo e astrágalo (Riff et al., 2012). Dentro de Pseudosuchia, o termo *Crocodylomorpha* designa um clado monofilético amplo de formas com a “morfologia típica de crocodilo” desde o início do Triássico Superior que inclui os *Sphenosuchia*, enquanto *Crocodyliformes* delimita um clado menos inclusivo (Lockley et al., 2010), que engloba os grupos *Protosuchia* e *Mesoeucrocodylia*. *Mesoeucrocodylia* (de *meso*, “intermediário”, e *eu*, “verdadeiro”) reúne os grupos que deram origem aos crocodilianos propriamente ditos (*Crocodylia*), o clado que inclui as linhagens viventes e seus parentes fósseis diretos (Brochu, 2001; Ristevski, 2019; Grigg E Kirshner, 2015).

Durante o Cretáceo Inferior, um dos períodos mais “caóticos” da história evolutiva dos arcossauros, os crocodiliformes exploraram intensamente novos nichos ecológicos — diversificando-se entre formas terrestres, aquáticas, semiaquáticas e até marinhas, num cenário de verdadeira experimentação morfológica e adaptativa (O’Connor et al., 2010; Stubbs et al., 2021). A notável versatilidade morfológica e ecológica desse grupo faz dele um tema importante, embora frequentemente subestimado nas pesquisas icnológicas especialmente nos depósitos continentais do Cretáceo (Carvalho et al., 2010; Wilberg, 2017). Apesar disso, pegadas de crocodilomorfos são conhecidas desde o Jurássico até o Cretáceo na América do Norte e Europa, com os icnogêneros clássicos *Batrachopus* e *Crocodylopodus*, parte da icnofamília *Crocodylopodidae* (Lockley; Foster, 2004; Milàn et al., 2010). Traços de natação são conhecidos desde o Cretáceo Superior com o gênero *Hatcherichnus* (Vila et al., 2015; Lockley et al. 2010).

O registro icnológico de crocodilomorfos permanece relativamente pouco documentado quando comparado ao de dinossauros não avianos, avianos e pterossauros, apesar de os crocodilianos estarem entre os únicos arcossauros ainda existentes (Marwick, 1998; Lockley et al., 2010; Farlow et al., 2018). Essa lacuna foi parcialmente abordada por Milàn et al. (2010), cujo estudo abrangente sobre icnofósseis de crocodilianos estimulou um crescente interesse pela icnologia de organismos não dinossaurianos. Embora as pegadas de dinossauros tenham dominado por décadas a pesquisa icnológica, busca-se aqui redirecionar o foco para a diversidade, complexidade e implicações comportamentais e evolutivas dos traços atribuídos a crocodiliformes.

Traços de crocodiliformes já descritos no Brasil incluem traços de mordidas (Avilla et al., 2009), ovos e ninhos (Ribeiro et al., 2009; Oliveira et al., 2011), coprólitos (Oliveira, 2020) e gastrólitos (Vasconcellos et al., 2008) – todos do Cretáceo Superior na Bacia Bauru,

além das impressões de locomoção que serão abordadas neste trabalho (Campos et al., 2010; Milàn et al., 2010)

Reconstruções recentes das transições de habitat entre os crocodilomorfos revelam uma história evolutiva complexa, com múltiplas mudanças independentes entre ambientes terrestres, de água doce e marinhos (Wilberg et al., 2019; Riff et al., 2012; Stubbs et al., 2021). Essa plasticidade ecológica é particularmente evidente durante o Cretáceo Inferior, quando as linhagens de notossuquios e neossuquios se diversificaram amplamente por Gondwana, moldadas por gradientes climáticos e novas oportunidades ecológicas emergentes (Leardi et al., 2020; Carvalho et al., 2010; Tennant et al., 2016). Dada sua idade cretácea inferior, o sítio icnológico Tapera oferece uma rara oportunidade de examinar o comportamento dos crocodilomorfos durante um período de intensa experimentação evolutiva e ecológica.

1.4 O sítio Tapera

Vários rastros do icnossítio Tapera foram previamente descritos por Campos et al. (2010) sob uma interpretação geral de origem crocodiliana. Contudo, uma reavaliação do sítio durante novos trabalhos de campo revelou rastros adicionais não registrados na publicação original, provavelmente devido à exposição limitada do afloramento na época ou à erosão natural subsequente, que teria exposto novas superfícies.

No presente estudo, todos os rastros observados, tanto os previamente descritos quanto os recém-identificados, foram analisados sistematicamente, permitindo interpretações mais claras sob os aspectos espacial, morfológico e comportamental. Além disso, determinadas estruturas se beneficiaram de uma reavaliação sob condições de observação distintas e de um esforço mais abrangente de documentação.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivos gerais

O objetivo deste trabalho foi reavaliar o conteúdo icnológico do icnossítio Tapera, com foco especial nos rastros atribuídos a Crocodylomorpha, a fim de relacioná-los ao contexto deposicional e paleoambiental do Cretáceo Inferior e contribuir para uma compreensão mais ampla da paleoecologia do sítio.

2.2 Objetivos específicos

- Reavaliar e descrever os icnofósseis de Crocodyliformes do Tapera;
- Analisar sua morfologia, preservação e contexto sedimentar;
- Comparar as pegadas do Tapera com a anatomia de crocodilomorfos extintos e extantes;
- Interpretar o sistema deposicional e o paleoambiente a partir das estruturas sedimentares associadas;
- Comparar os resultados com registros fósseis plausíveis do Brasil e Gondwana, sugerindo possíveis icnoprodutores e discutindo suas implicações paleoecológicas e evolutivas.

3. CONTEXTO GEOLÓGICO

A Bacia Rio do Peixe (BRP) é parte de um sistema de bacias sedimentares interiores do Nordeste do Brasil, formadas e/ou reativadas em resposta ao rifteamento de Gondwana durante o Cretáceo Inferior (Rapozo et al., 2021). Esta bacia é subdividida em três sub-bacias assimétricas em meio-gráben, delimitadas por falhas normais regionais, incluindo as falhas de Portalegre, Malta e Rio Piranhas (Françolin; Szatmari, 1987). As sub-bacias de Brejo das Freiras, Sousa e Pombal constituem as principais divisões estruturais da área, sendo Sousa a mais extensa em termos de afloramentos (Oliveira, 2023; Figueiredo, 2019).

Estratigraficamente, o preenchimento da BRP é composto por dois grupos principais: o Grupo Santa Helena (Paleozóico) e o Grupo Rio do Peixe (Mesozoico). O Grupo Santa Helena inclui as formações Pilões e Triunfo, depositadas em um gráben orientado NO–SE durante um ciclo transgressivo–regressivo do Devoniano (Silva, 2014; Santos et al., 2016). A Formação Pilões, de posição inferior, é composta por pelitos e arenitos finos, com conglomerados subordinados (Rapozo et al., 2021), interpretada como fácies deltaicas distais sob influência marinha e continental (Lourenço, 2020; Silva, 2014). Já a Formação Triunfo, sobreposta à anterior, é formada por arenitos grossos a conglomeráticos, associados a depósitos flúvio-deltaicos entrelaçados (braided deltas), refletindo a fase de assoreamento do gráben e continentalização da bacia (Silva, 2014).

Esses depósitos são recobertos de forma inconforme por unidades eocretáceas, com idade entre o Berriasiano e o Barremiano inferior (Sousa et al., 2019) que corresponde aos andares locais Rio da Serra e Aratu (Leonardi; Carvalho, 2024). Essa inconformidade regional é uma discordância subaérea angular (Silva, 2014; Lourenço, 2020) que marca um hiato de aproximadamente 265 milhões de anos, onde não houve deposição devido à estabilidade tectônica ou uma fase de soerguimento.

O Grupo Rio do Peixe (Fig. 1) é a sequência sedimentar mais espessa e extensa dentro da BRP, e é subdividido nas formações Rio Piranhas, Sousa e Antenor Navarro (Silva, 2009). Cada formação representa uma fase deposicional distinta e um ambiente específico ao longo do estágio pré-rifte do Cretáceo Inferior da Gondwana central (Lourenço, 2020), preservando um registro fóssilífero abundante.

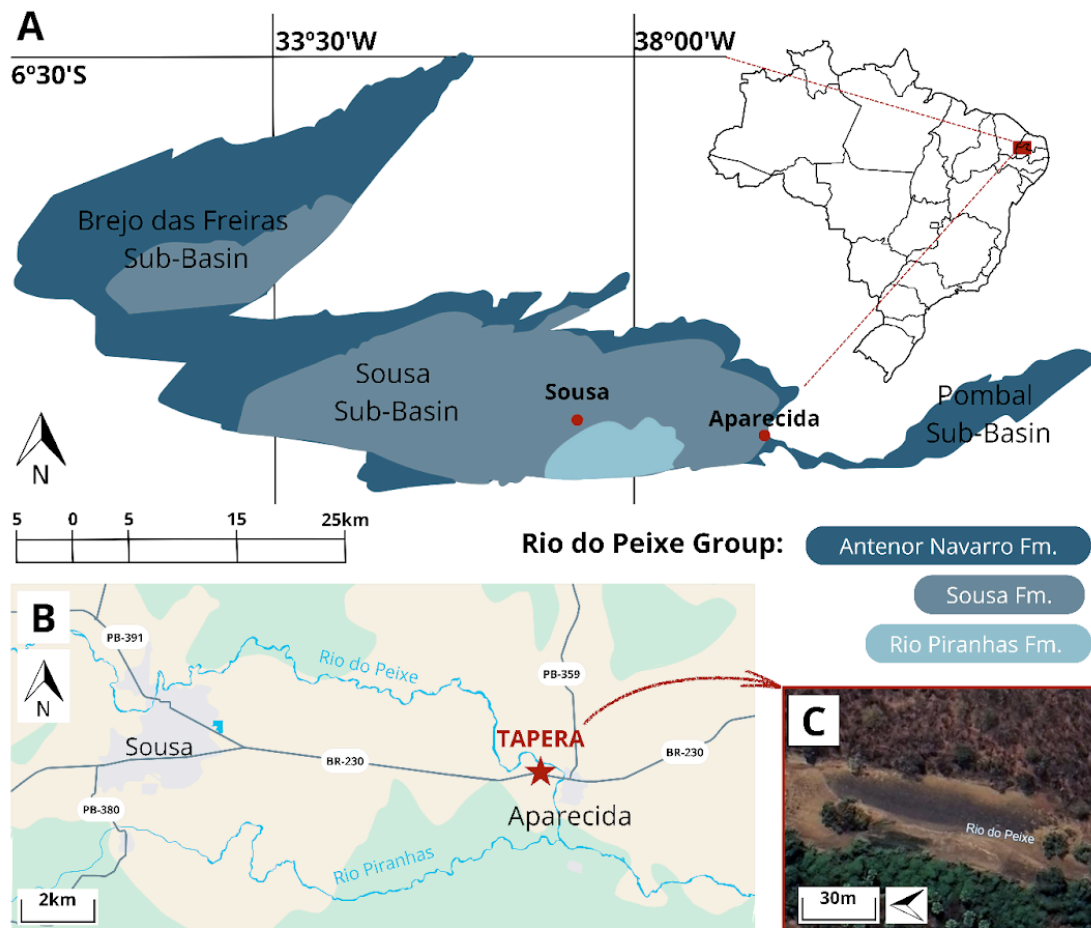


Figura 1. (A) Mapa da BRP, destacando suas três sub-bacias e os municípios de Sousa e Aparecida, estado da Paraíba, Brasil. Adaptado de Figueiredo et al. (2019). (B) Mapa regional com rodovias federais e estaduais, rios e municípios, indicando a localização do icnossítio Tapera. (C) Imagem de satélite obtida do Google Earth mostrando o afloramento Tapera. Em (A) e (B), o norte está orientado para o topo; em (C), o norte está à esquerda, conforme indicado pelas setas.

Entre as unidades estratigráficas do Grupo Rio do Peixe, a Formação Sousa se destaca por ser a mais fossilífera e por apresentar a melhor preservação de icnofósseis de vertebrados, com destaque para pegadas de dinossauros (Santos; Ferreira; Silva, 2002). Além desses registros, há ocorrência de vestígios corporais fragmentados atribuídos a crocodilomorfos, quelônios e invertebrados, bem como restos de peixes e crocodiliformes, além de Conchostraca, Ostracoda e palinórfos (Campos et al., 2010; Leonardi; Carvalho, 2010; Carvalho; Fernandes, 2010; Leonardi; Carvalho, 2021; Leonardi; Carvalho, 2024).

A Formação Sousa, que aflora no sítio Tapera, foi previamente interpretada como representando um sistema lacustre de baixa energia com aporte fluvial episódico de sucessão essencialmente microclástica (Srivastava; Carvalho, 2002; Silva, 2009; Leonardi; Carvalho, 2002), correspondente a um período de relativa calma tectônica ou distância maior das bordas da bacia, onde níveis maiores de energia predominam nas formações Rio Piranhas e Antenor

Navarro (Galvão et al., 2005; Santos; Ferreira; Silva, 2002). Paleocorrentes na Formação Sousa indicam aporte para Sul/SE (Silva, 2009). A litologia é composta por intercalações de arenitos finos, siltitos e argilitos que preservam estruturas sedimentares delicadas, como marcas de ondulação (*ripple marks*), impressões de gotas de chuva e evidências de bioturbação (Carvalho, 2000). Essa interpretação geral é coerente com a preservação de icnofósseis ao longo de toda a unidade.

O icnossítio Tapera (Fig. 1B,C) está localizado na Sub-bacia de Sousa, próximo ao município de Aparecida, estado da Paraíba, no Nordeste do Brasil, e corresponde a um extenso afloramento da Formação Sousa ao longo do leito e das margens do Rio do Peixe, nas coordenadas 6°46'11"S, 38°06'41"W. A principal superfície exposta é um pavimento escurecido pelo intemperismo, onde são preservadas estruturas como gretas de contração (*mudcracks*), marcas de ondulação e icnofósseis atribuídos a terópodes, saurópodes e crocodilomorfos (Leonardi; Carvalho, 2021). O sítio foi visitado e brevemente reportado pela primeira vez por Campos (2005), e posteriormente descrito por Campos et al. (2010), que identificaram vestígios de crocodilomorfos interpretados como rastros de natação parcial e traços de repouso atribuídas a grandes mesoeucrocilianos.

Alguns autores assumem que o sítio Tapera seria sinônimo do sítio denominado “Várzea dos Ramos” descrito anteriormente por Santos e Santos (1989) (Santos et al., 2016; Siqueira et al., 2011), local descoberto por W. V. Barbosa em 1985 (Leonardi; Carvalho, 2002). Com base nas coordenadas geográficas especificadas em cada uma dessas publicações, bem como nas fotografias disponibilizadas, confirmamos que o afloramento aqui estudado corresponde ao mesmo ponto identificado por Santos et al. (2016), onde são também mencionados os alagamentos sazonais e as dificuldade extrema de acesso, características que coincidem com a experiência de campo relatada nesta pesquisa. No entanto, vale destacar que as coordenadas atribuídas por Santos et al. (2016) ao sítio Tapera são idênticas, até as casas decimais, àquelas utilizadas por Leonardi e Carvalho (2021) para o sítio APVR I (Várzea dos Ramos), o que sugere que os autores podem ter reproduzido dados de localização previamente publicados, sem aferição independente em campo.

Por outro lado, em Siqueira et al. (2011) o sítio não é fotografado nem citado diretamente pelo nome "Tapera" — apenas aparece em um mapa, no qual os pontos "Várzea dos Ramos" e "Tapera" estão unidos sob uma mesma legenda. Na descrição de Várzea dos Ramos, é indicado que o local abriga uma lavra ilegal de areia ativa durante a estiagem, o que não condiz com o nosso sítio, cujo acesso é extremamente restrito e não havendo sinais de

atividade extrativista. Ainda segundo Siqueira et al. (2011), foram feitos moldes para registrar as pegadas da área, mas nenhuma menção a vestígios de crocodiliformes é feita.

Diante disso, não acreditamos que o sítio Tapera seja o mesmo afloramento descrito como “Várzea dos Ramos” por Santos e Santos (1989), embora a possibilidade não possa ser completamente descartada. Primeiro, é importante considerar sobre a distância geográfica entre os pontos georreferenciados (aproximadamente 420 metros em linha reta) que, em 1989, os recursos de georreferenciamento disponíveis eram mais limitados, tanto em termos de precisão quanto de acessibilidade, o que pode ter contribuído para eventuais imprecisões na localização registrada. Além disso, a publicação menciona 63 pegadas de dinossauros, reconhecidas como seis morfotipos diferentes, bem como apresenta fotografias detalhadas de apenas três pegadas as quais não foram reconhecidas nesta pesquisa. Na imagem de contexto do afloramento publicada por Santos e Santos (1989), o Rio do Peixe aparece alagado, tornando a identificação do local pouco conclusiva, uma vez que múltiplas margens ao longo do rio apresentam litologia e vegetação semelhantes, além de outras ocorrências locais com o nome “Várzea dos Ramos”, como apontado por Leonardi e Carvalho (2024). Ainda segundo Leonardi e Carvalho (2021), o sítio Tapera (APTA) encontra-se a 250 metros ao norte, a jusante de APVR II (Várzea dos Ramos II), sítio este onde conhecemos a ictiofauna através de Santos e Santos, 1989, porém as localizações de GPS providas são muito mais próximas (70m, e não 250m, entre esses dois locais).

4. MATERIAIS E MÉTODOS

O icnossítio Tapera foi visitado durante trabalhos de campo realizados em setembro de 2024, bem como durante uma campanha anterior, conduzida entre novembro de 2018 e janeiro de 2019. O acesso ao afloramento é restrito devido à sazonalidade, uma vez que a área é suscetível a alagamentos durante a estação chuvosa, podendo ficar intermitentemente submersa (Santos, 2017).

Durante as atividades de campo, os fósseis de rastros de crocodilomorfos foram documentados por meio de sequências fotográficas, medições manuais obtidas diretamente no afloramento com trena métrica flexível, e anotações georreferenciadas. Dois smartphones foram utilizados para aquisição de imagens destinadas à fotogrametria: um Xiaomi modelo 22101316G (f/1.9, tempo de exposição de 1/937s, ISO 640, distância focal de 6 mm, equivalente a 24 mm em 35 mm), e um Samsung SM-A336M (f/1.8, tempo de exposição de 1/60s, ISO 32, distância focal de 5 mm, equivalente a 25 mm em 35 mm). As fotografias foram capturadas em modo de disparo contínuo, sob luz natural, com sobreposição de ângulos de visão para garantir cobertura total. Para reduzir sombras e aumentar a uniformidade da iluminação na extensa superfície do afloramento, utilizou-se uma barraca portátil para difundir a luz solar direta. Aproximadamente 100 imagens por estrutura foram obtidas.

Fotografias adicionais para documentação das fácies estratigráficas e vistas gerais do afloramento foram feitas com outros dois dispositivos: um Samsung SM-J500M (f/1.9, 1/1214s, ISO 64, 4 mm, equivalente a 28 mm) e um Apple iPhone 13 Pro (f/1.5, 1/733s, ISO 50, 6 mm, equivalente a 26 mm). Essas imagens foram utilizadas para complementar as descrições de campo e fornecer contexto visual ao icnossítio estudado.

Modelos tridimensionais de estruturas superficiais selecionadas foram produzidos utilizando fotogrametria digital do tipo Structure-from-Motion (SfM). Os conjuntos de imagens foram processados no Autodesk ReCap Photo v.25.0 (licença educacional), gerando nuvens de pontos densas e malhas 3D de alta resolução para cada rastro ou agrupamento de rastros. Os modelos resultantes foram importados para o software CloudCompare v2.13.alpha, onde foram produzidos os mapas de profundidade (*height maps*), seguindo o procedimento descrito por Falkingham (2018). Esses mapas topográficos, renderizados com gradientes de elevação em cores falsas, foram utilizados para analisar detalhes morfológicos sutis, especialmente em impressões rasas ou erodidas.

O contorno de cada rastro foi desenhado manualmente, com base na análise combinada das malhas 3D e dos mapas de profundidade, utilizando o melhor julgamento interpretativo possível. Essas reconstruções baseiam-se na interpretação visual dos autores, o que implica um grau inevitável de subjetividade. Para preservar o rigor metodológico, adotou-se uma abordagem anatômica conservadora, evitando extrapolações em áreas pouco definidas.

Como a maioria das medições das pegadas não foi realizada diretamente em campo, os dados morfométricos foram obtidos digitalmente a partir desses contornos interpretativos, utilizando o Autodesk ReCap Photo v.25.0 (ex.: comprimento, largura, proporções dos dígitos) e o ImageJ 1.54g (para ângulos de divaricação digital). As medidas estão na Tabela 3.

As principais dimensões registradas incluem as larguras máximas e mínimas, bem como os comprimentos totais de cada impressão ventral (quando preservada). Para as impressões de *pes* e *manus*, os parâmetros morfométricos foram extraídos a partir de modelos fotogramétricos 3D e ortofotos, utilizando o software CloudCompare. Esses parâmetros incluíram: largura total do rastro (W), comprimento total (L), comprimento da projeção do dígito III a partir do *hypex* (PD), além da largura basal (BW), largura medial (MW) e comprimento livre (FL) para cada dígito identificável.

A divaricação digital total (D) foi calculada como o ângulo entre os eixos centrais dos dígitos mais externos, utilizando vetores lineares alinhados ao eixo dos dígitos e estendidos desde a extremidade distal da impressão. Essa abordagem quantifica a abertura angular entre os dígitos com base em sua orientação, em vez de um ponto fixo de referência, como o calcanhar ou o *hypex*. O procedimento segue a metodologia descrita por Leonardi et al. (1987) e atualizada por Lallensack et al. (2025); no entanto, a terminologia e as abreviações específicas foram adaptadas para maior clareza e estão ilustradas na Figura 2. Devido à natureza isolada e descontínua das impressões preservadas, não foi possível obter medidas em nível de trilha. Parâmetros como ângulo da passada (*gauge*, ou bitola), comprimento do passo ou heteropodia não puderam ser avaliados.

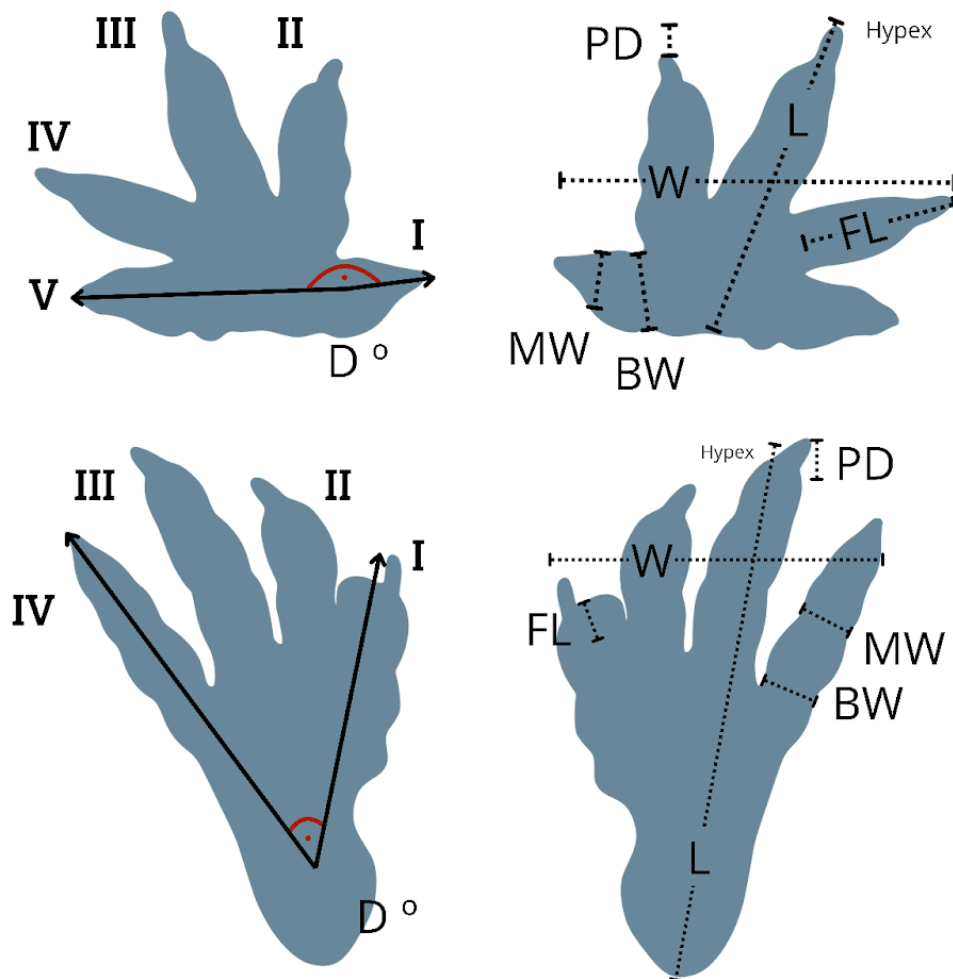


Figura 2. Diagrama ilustrando os parâmetros morfométricos utilizados para medir as impressões de *pes* e *manus* de Crocodyliiformes do icnossítio Tapera. W = largura total; L = comprimento total; PD = comprimento da projeção do dígito III a partir do hypex; BW = largura basal do dígito; MW = largura medial do dígito; FL = comprimento livre do dígito; D = divaricação digital total (ângulo total entre os dois dígitos mais externos, em graus). Todos os vetores e dimensões foram obtidos a partir de modelos fotogramétricos 3D e estão definidos em detalhes na seção Materiais e Métodos. Os dados numéricos são apresentados na Tabela 3.

O perfil estratigráfico do icnossítio Tapera foi construído em campo com base na observação direta e na medição vertical da sucessão sedimentar exposta. Os dados foram coletados utilizando o aplicativo FieldMove Clino, para orientação estrutural, e o Avenza Maps, para posicionamento por GPS e georreferenciamento espacial. As espessuras dos estratos foram medidas manualmente em campo com o uso de trena métrica, seguindo a exposição vertical e os limites de estratificação.

As fácies foram descritas com base no tamanho dos grãos, nas estruturas sedimentares e no conteúdo fossilífero, quando presente. A litologia e as estruturas sedimentares foram interpretadas com base em observações de campo e em fotografias de alta resolução, as quais permitiram identificar camadas e feições adicionais menos visíveis em condições de campo (por exemplo, laminações sutis e variações de cor). Para uma caracterização padronizada, as

fácies foram classificadas de acordo com o sistema de códigos sedimentológicos de Miall (2006), o qual integra litologia, estilo de acamamento, posição estratigráfica e interpretação deposicional. As cores dos sedimentos foram estimadas com base na Munsell Soil Color Charts (2009).

A descrição original deste icnossítio denomina esses rastros como TASO (Tapera/Sousa) (Campos et al., 2010). Cada fóssil de rastro descrito neste estudo é rotulado com o prefixo APTA, derivado do nome do município (Aparecida) e do sítio (Tapera), seguindo a convenção estabelecida por Leonardi e Carvalho (2021) para os icnossítios da Bacia do Rio do Peixe. Para evitar duplicação com designações de icnossítios previamente publicadas (por exemplo, APTA-1 e APTA-2 em Leonardi & Carvalho, 2021, p. 207, Fig. 4.84), incorporamos uma letra indicadora taxonômica adicional após o prefixo. A letra C refere-se a rastros de crocodiliformes (ex.: APTA-C1), e a letra T refere-se a pegadas de terópodes (ex.: APTA-T5). Essa nomenclatura atualizada reflete um escopo espacial mais amplo, permitindo o agrupamento de rastros geograficamente distintos em conjuntos coerentes. Os sufixos numéricos (ex.: APTA-C1, APTA-C2) indicam diferentes grupos de rastros espacialmente associados, enquanto as letras maiúsculas no final (APTA-C1A, APTA-C1B, APTA-C1C, etc.) diferenciam feições individuais dentro de cada grupo, como impressões corporais, pegadas associadas ou perturbações no sedimento. A numeração dos rastros APTA segue uma sequência espacial geral de norte para sul ao longo do afloramento, auxiliando na orientação geográfica e na correlação entre os grupos de rastros (Fig. 3).

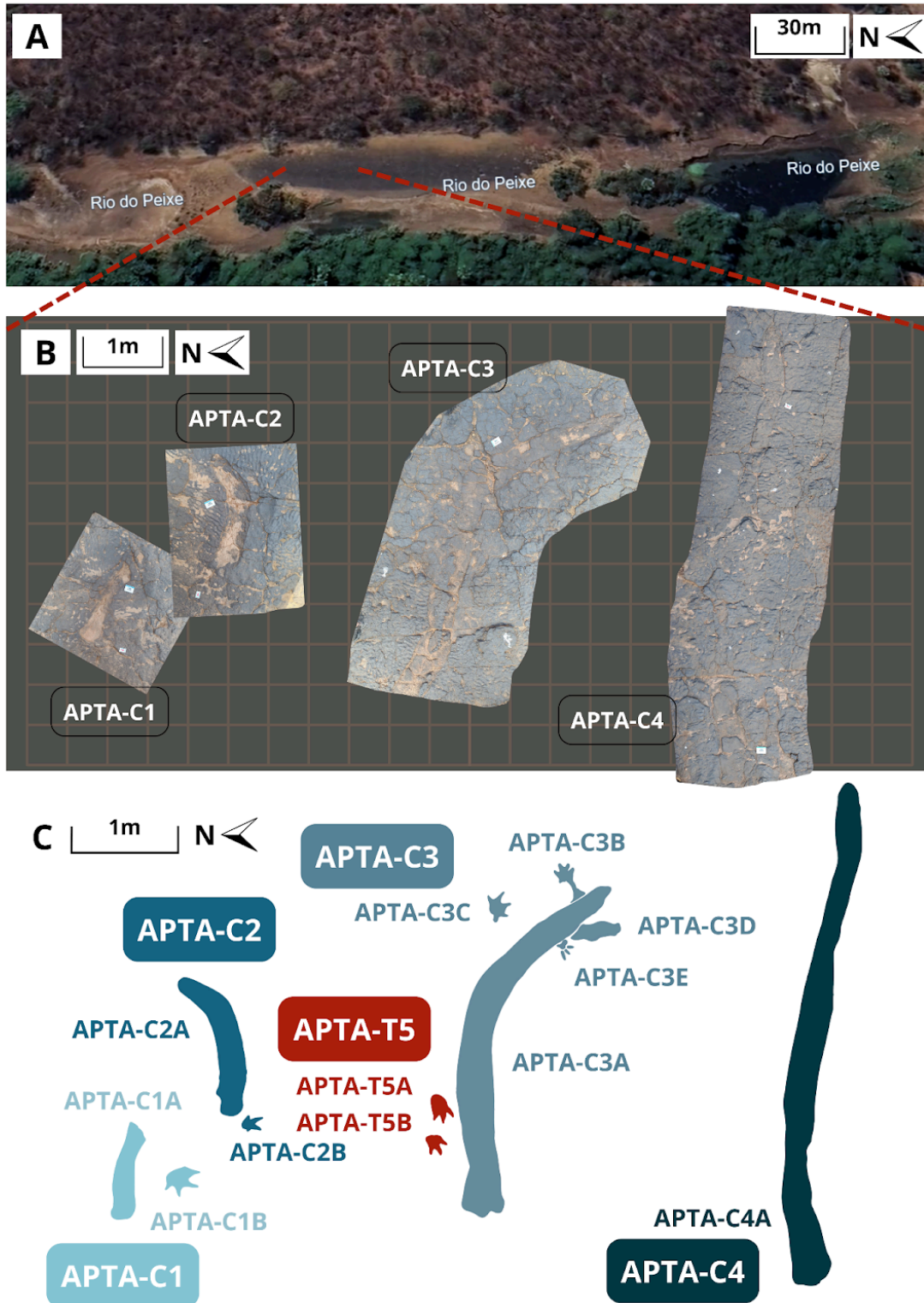


Figura 3. (A) Imagem de satélite do icnossítio Tapera (Google Earth, 2023), mostrando a área exposta com presença de rastros (pavimento escuro) circundada por sedimentos claros de origem aluvial nas margens do Rio do Peixe. O pavimento exposto mede aproximadamente $80 \times 13,80$ m, conforme estimado a partir de imagem de satélite. (B) Ortofotos de modelos 3D em vista superior, mostrando todos os rastros de crocodiliformes e os rastros associados de terópodes conforme aparecem distribuídos no icnossítio. Os rastros individuais são apresentados em escala e orientação corretas, mas as distâncias entre os agrupamentos são aproximadas, pois não foram medidas diretamente em campo. (C) Esboço interpretativo do icnossítio com os rastros identificados rotulados. Embora baseado em modelos 3D com escala, este esboço é uma representação generalizada, com o objetivo de fornecer contexto espacial, e não morfologia precisa. O norte está à esquerda em todas as imagens.

Além disso, vários rastros localizados na mesma área, como APTA-C1A (impressão ventral) e as estruturas de bioturbação APTA-C1B e APTA-C1C, foram ignorados ou registrados de forma ambígua em Campos et al. (2010). Esses elementos são descritos aqui e reinterpretados dentro de um arcabouço icnológico mais amplo, com ênfase na variabilidade e nas implicações comportamentais da interação dos crocodiliformes com o substrato.

O registro icnológico de crocodiliformes da Tapera foi ilustrado por meio de um formato visual triplo padronizado: ortofotos geradas a partir de modelos fotogramétricos 3D, mapas de profundidade derivados de modelos de superfície e desenhos interpretativos em contorno. Essas visualizações enfatizam a morfologia superficial, a variação em profundidade e as possíveis características anatômicas ou comportamentais inferidas. Esse formato permite a comparação direta entre rastros com diferentes estados de preservação e facilita a interpretação da atividade dos produtores de rastros em um ambiente fluvial.

A qualidade de preservação dos rastros foi avaliada qualitativamente utilizando a Escala de Qualidade de Preservação Morfológica (MPQ) proposta por Marchetti et al. (2019).

5. RESULTADOS

5.1 Descrição geológica do sítio

A sucessão estratigráfica exposta no icnossítio Tapera é composta por quatro principais litofácies (Fig. 4), que em conjunto refletem um ambiente deposicional de baixa energia, pontuado por eventos episódicos de fluxo. A Tabela 1 resume os principais atributos de cada unidade de fácies identificada em campo e por meio da análise fotográfica.

A fácies Fm (Fig. 5B), observada na base da seção estratigráfica estudada, consiste em um argilito maciço de coloração avermelhada, com lentes carbonáticas dispersas. Embora não tenham sido registradas estruturas sedimentares primárias nem fósseis, a fácies é caracterizada pela recorrência dessas lentes de carbonato.

Sobrepondo-se à Fm, a fácies Fl é composta por siltito friável interestratificado com camadas ricas em argila e nódulos carbonáticos (Fig. 5C). Apresenta intenso intemperismo, tornando-se frequentemente macia e desagregada, com colorações superficiais que variam entre marrom-claro e esverdeado, e, em áreas fortemente alteradas, um cinza pálido e acinzentado. Em contraste, as porções mais coesas e menos intemperizadas da unidade exibem tonalidades que variam de marrom-médio a cinza-escuro, preservando a laminação paralela visível. Essas laminações, particularmente bem definidas na parte superior da unidade, indicam decantação em suspensão sob condições aquosas relativamente calmas e de baixa energia. Uma pegada isolada de arcossauro indeterminado foi registrada em uma pequena exposição horizontal da porção superior desta fácies.

A Fácies Sr, que compreende a principal superfície icnológica do sítio, é constituída por um arenito de granulação fina cimentado por sílica, que apresenta intemperismo em coloração escura conspícua, formando um pavimento resistente (Fig. 5.D) com aproximadamente 80 a 13,8 m de extensão, conforme estimativas obtidas por imagens de satélite. Essa fácies contém marcas de ondulação assimétricas bem preservadas em múltiplos planos de acamamento com orientações variáveis (Fig. 5.G), além de gretas de contração (*mudcracks*) (Fig. 5.F) e uma icnofáunula abundante. Os rastros de vertebrados incluem trilhas de crocodiliformes, pegadas de terópodes e saurópodes (Fig. 5.G–I), bem como pegadas indeterminadas. Imediatamente abaixo da superfície portadora de rastros, ocorre uma assembleia densa de galerias de invertebrados predominantemente horizontais, atribuídas a *Planolites* isp. (Fig. 5.J).

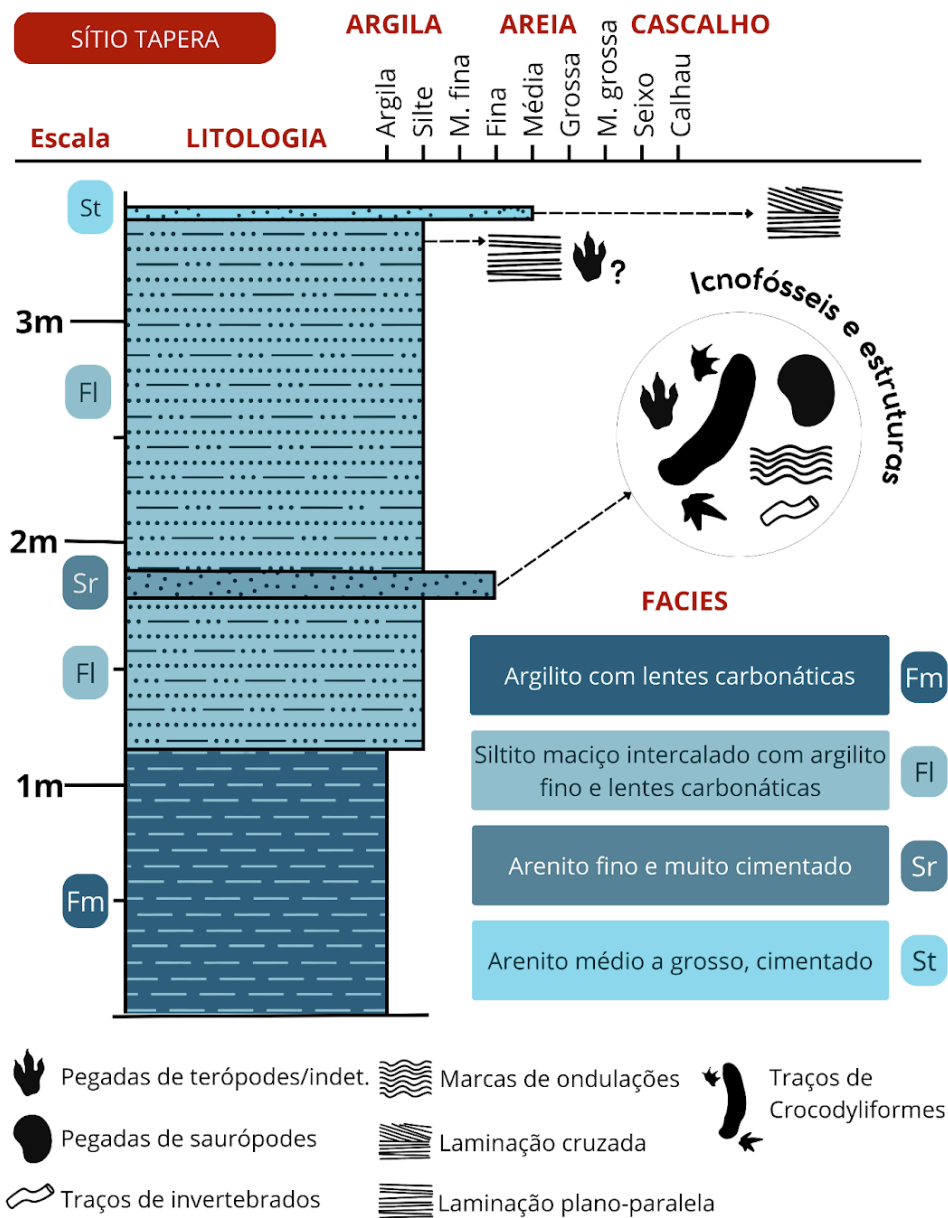


Figura 4. Perfil sedimentar do icnossítio Tapera, Formação Sousa (Sub-bacia de Sousa), zona rural do município de Aparecida, estado da Paraíba, Nordeste do Brasil. O horizonte onde ocorrem os rastros analisados neste estudo está indicado no ponto onde foram registradas impressões corporais e pegadas de Crocodyliformes. Litologia e estruturas sedimentares foram determinadas com base em observações de campo e registros fotográficos.

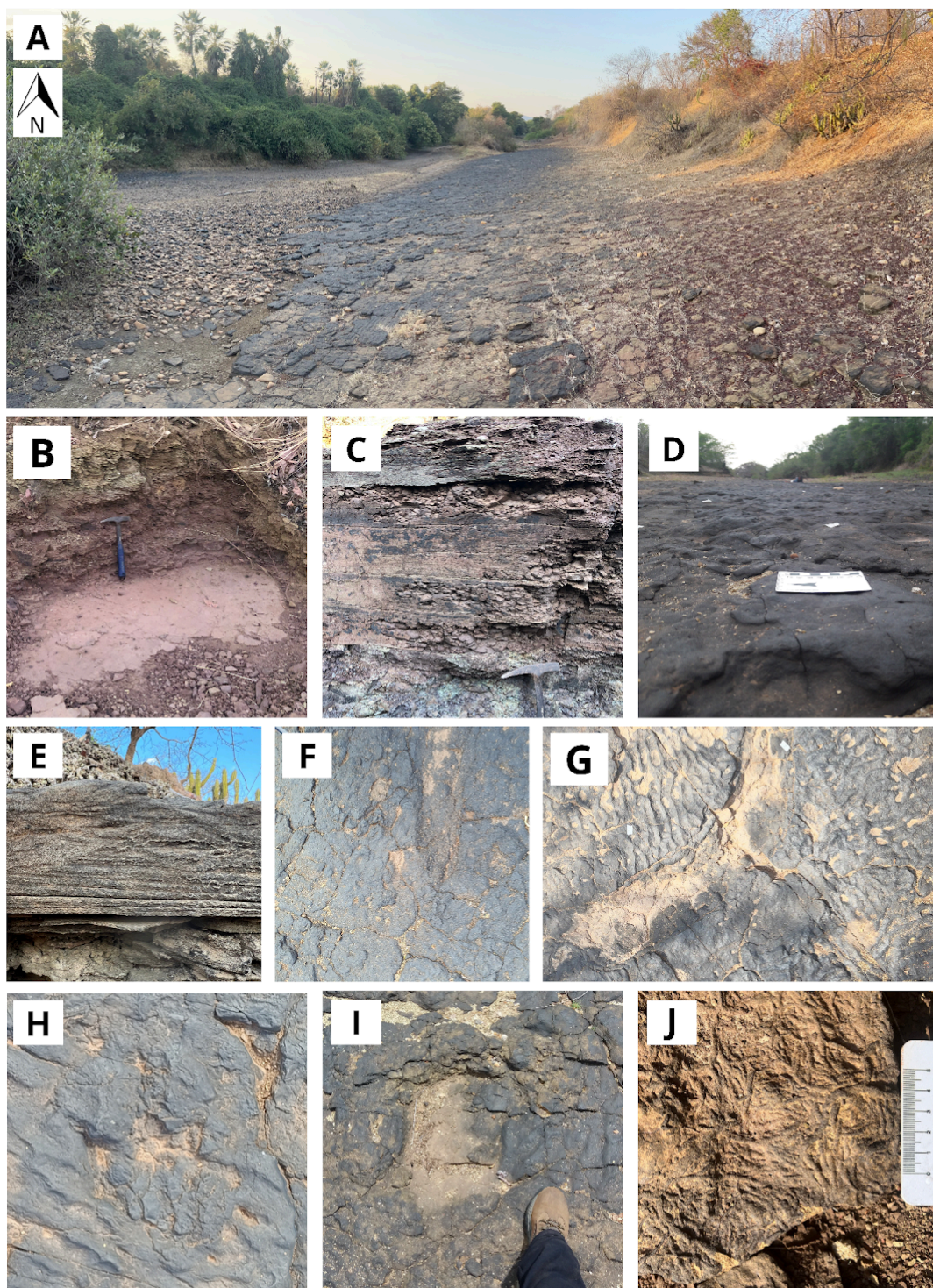


Figura 5. Vista geral e detalhes do icnossítio Tapera, ilustrando o contexto do sítio, as litofácies, feições sedimentares e icnológicas selecionadas. (A) Fotografia panorâmica do icnossítio. (B) Fácies Fm: argilito avermelhado, com o siltito esverdeado da Fácies Fl visível acima. (C) Fácies Fl: detalhe da porção mais consolidada, mostrando laminação paralela bem desenvolvida. (D) Fácies Sr: vista lateral do arenito escuro e bem cimentado onde ocorrem os icnofósseis de Crocodyliformes. (E) Fácies St: mostrando laminação paralela na base, laminação cruzada no topo e um contato erosivo entre ambas. (F) Gretas de contração poligonais (*mudcracks*) na Fácies Sr. (G) Marcas de ondulações (*ripple marks*) na Fácies Sr; um rastro de arrasto abdominal de Crocodyliformes também é visível próximo ao centro (APTA-C2A). (H) Pegada tridáctila atribuída a um terópode (APTA-T5A). (I) Pegada de saurópode (não incluída nesta análise). (J) Conjunto denso de bioturbações de invertebrados, predominantemente atribuídas a *Planolites* isp., observadas na superfície inferior das lajes da Fácies Sr.

Tabela 1 – Classificação das fácies sedimentares do icnossítio Tapera

Sigla da	Nome da litofÁCIE	Textura	Cor (Munsell)	Estruturas sedimentares	Contato	Interpretação / Ambientes possíveis
Fm	Argilito maciço com lentes carbonáticas	Argila	2.5YR 4/4	Maciço	Gradational	Deposição em ambiente de baixa energia, possível planície alagável ou decantação
Fl	Siltito laminado com argila e nódulos carbonáticos	Silte e argila	10YR 4/1	Laminação vaga, localmente deformações	Difuso a nítido	Decantação em suspensão sob condições subaquosas; base de depósitos de inundação próximos a diques marginais ou bordas de leque de arrombamento; os nódulos refletem modificação pedogênica durante fases secas.
Sr	Arenito com laminação cruzada ondulada	Areia fina	10YR 2/1	Laminação plana e ondulada (ripples assimétricos)	Nítido	Migração de ripples sob corrente unidirecional rasa, com possíveis variações no nível d'água; superfícies de barras, canais rasos ou lóbulos distais de leque de arrombamento.
St	Arenito com estratificação cruzada	Areia média a grossa	2.5Y 5/1	Laminação paralela na base; cruzada no topo	Erosivo	Migração de dunas 3D sob regime de fluxo moderado a alto; ambiente de leque de arrombamento proximal ou margem de canal raso.

Nota: classificações segundo Miall (2006).

5.2. Visão geral dos rastros de crocodiliformes na Tapera

O registro icnológico de crocodiliformes no icnossítio Tapera compreende quatro grupos principais de rastros (APTA-C1 a APTA-C4; Fig. 3-C), representados predominantemente por traços alongados de arrasto ventral associadas a pegadas isoladas e perturbações difusas no sedimento, interpretadas como resultado do movimento dos membros durante a locomoção.

As pegadas incluem impressões tetradáctilas e pentadáctilas, posicionadas de forma consistente lateralmente aos traços ventrais os quais, provavelmente, correspondem às impressões de *pes* e *manus*. A qualidade de preservação varia de moderada a baixa, com a maioria das pegadas apresentando margens difusas ou erosão parcial, o que limita a precisão das medições e exige interpretação cautelosa.

Alguns rastros exibem características anatômicas mais nítidas ou indicadores comportamentais e são descritos em maior detalhe nas seções seguintes. Outros rastros

mostram consistência morfológica geral com esses exemplos melhor preservados, embora a ausência de detalhes suficientes impeça uma atribuição segura.

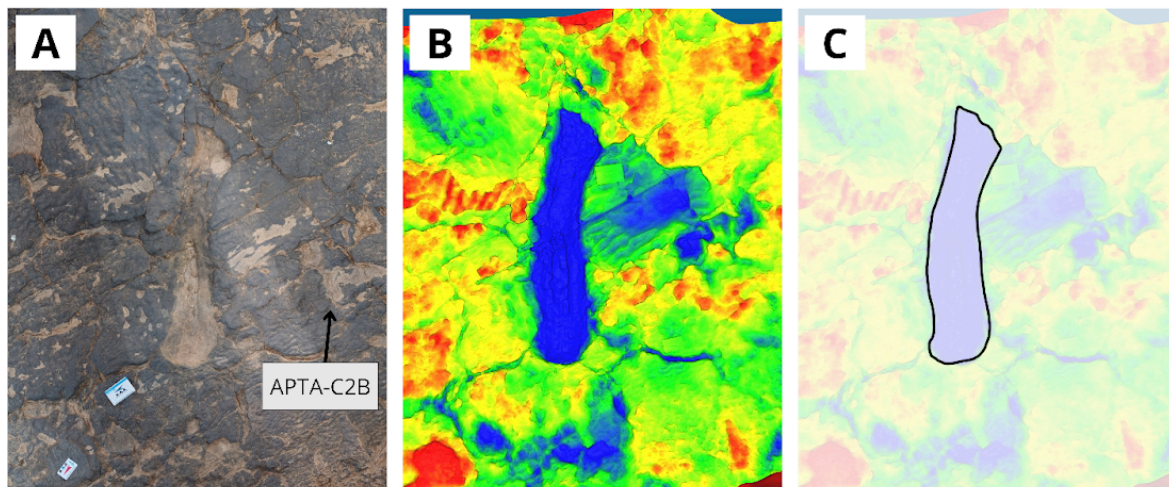
Em conjunto, esse conjunto de vestígios reflete um padrão complexo de interação com o substrato, envolvendo pegadas de preservação moderada a ruim, perturbações sedimentares relacionadas ao movimento dos membros, impressões corporais e traços alongados de arrasto ventral.

5.3. Grupo de rastros APTA-C1

APTA-C1A é uma impressão corporal curvilínea, com 1,25 m de comprimento e até 0,26 m de largura, interpretada como um traço ventral deixado por um crocodiliforme em postura de repouso (ver Fig. 6, painéis A–C). A estrutura exibe uma morfologia distintamente semelhante a uma vírgula, com extremidades mais largas e um estreitamento relativo na porção mediana, resultando em uma forma sutilmente semelhante a um bastão ou “clava”.

APTA-C1B, situada adjacente a APTA-C1A, consiste em uma única depressão que apresenta quatro projeções digitiformes (Fig. 6, D–F), similares em forma e proporções relativas à impressão pedálica APTA-C2B (Fig. 7, D–F). No entanto, ao contrário de APTA-C2B, essa depressão não possui uma borda de deslocamento claramente definida, o que dificulta uma identificação conclusiva. Embora o tamanho seja maior que o das demais pegadas do sítio — o que levanta a possibilidade de sobreposição de rastros ou envolvimento de um rastreador de maior porte —, a morfologia geral permanece compatível com a anatomia do pé de crocodiliformes. Por esses motivos, APTA-C1B é aqui considerada com cautela como uma impressão pedálica de grandes dimensões, provavelmente formada em um substrato saturado de água.

APTA-C1A



APTA-C1B

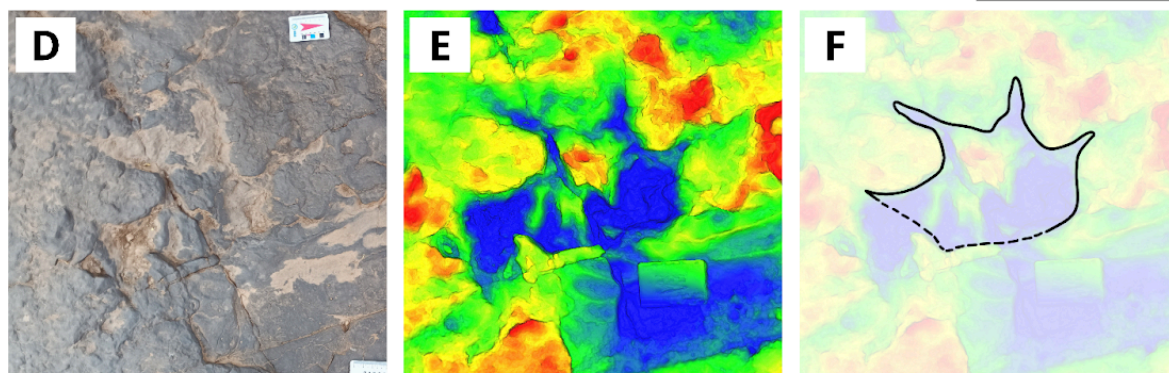


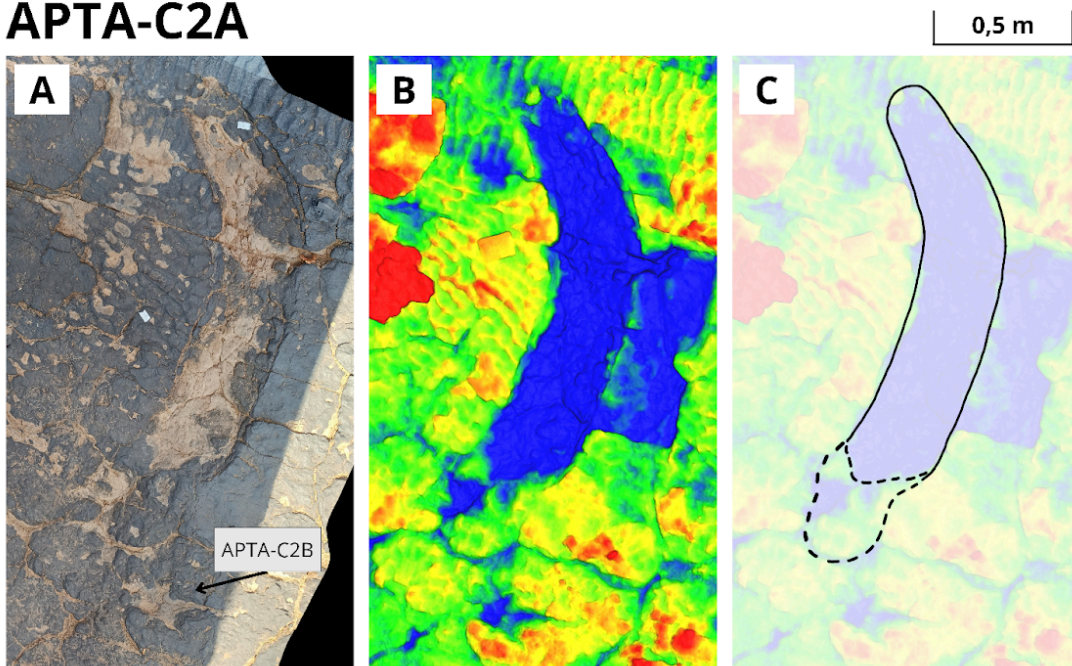
Figura 6. Documentação multivisual das pegadas APTA-C3 do icnossítio Tapera. Da esquerda para a direita: fotografia de campo ou captura de modelo 3D; renderização altimétrica com mapeamento de cores (mapa de profundidade do CloudCompare), destacando o relevo da superfície; e desenho interpretativo em contorno, evidenciando características anatômicas ou comportamentais. A, B e C mostram a pegada APTA-C1A, enquanto D, E e F mostram APTA-C1B. A pegada APTA-C1B também é visível à direita de APTA-C1A em A, B e C, fornecendo um contexto espacial adicional.

5.4. Grupo de rastros APTA-C2

APTA-C2A é uma impressão corporal alongada e bem preservada, com 1,53 m de comprimento e até 0,31 m de largura. Uma de suas extremidades é afilada e exibe uma borda de deslocamento em forma de "C", hoje parcialmente erodida, mas que pode indicar a posição e morfologia do focinho (ver Fig. 6A–C). Durante uma expedição de campo em 2018 (Fig. 7A), foi possível observar com clareza uma morfologia mesorostrina do focinho (Fig. 7C), além de um montinho elevado de expulsão de sedimento e possíveis traços de dentes na extremidade anterior da impressão (Fig. 7B). A estrutura é interpretada como uma traço de repouso deixada pela superfície ventral de crocodiliformes.

Adjacente a essa impressão, APTA-C2B corresponde a uma pegada isolada, bem definida, com quatro dígitos visíveis. Trata-se, provavelmente, de um *pes* tetradáctilo (Fig. 7D–F). Os dígitos são delgados, afilados, com hypex agudo e uma leve curvatura medial. Esse rastro foi anteriormente rotulado como TASO 3 e é aqui interpretado como uma impressão pedálica produzida durante uma fase de repouso ou sob baixa atividade locomotora. Uma borda de deslocamento bem desenvolvida, claramente visível nas renderizações altimétricas, contorna as porções anterior e lateral da pegada, sugerindo um movimento direcional para o leste geográfico. A proximidade com APTA-C2A reforça a interpretação de que ambas as impressões foram produzidas pelo mesmo indivíduo.

APTA-C2A



APTA-C2B

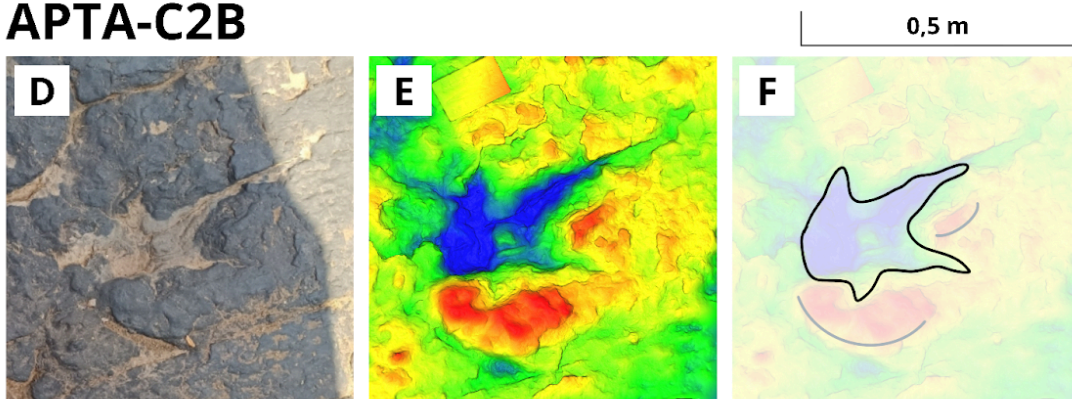


Figura 7. Documentação multivisual das pegadas APTA-C3 do icnossítio Tapera. Da esquerda para a direita: fotografia de campo ou captura de modelo 3D; renderização altimétrica com mapeamento de cores (mapa de profundidade do CloudCompare), destacando o relevo da superfície; e desenho interpretativo em contorno, evidenciando características anatômicas ou comportamentais. A, B e C mostram a pegada APTA-C2A, enquanto D, E e F mostram APTA-C2B. A pegada APTA-C2B também é visível à direita de APTA-C2A em A, B e C, fornecendo um contexto espacial adicional.

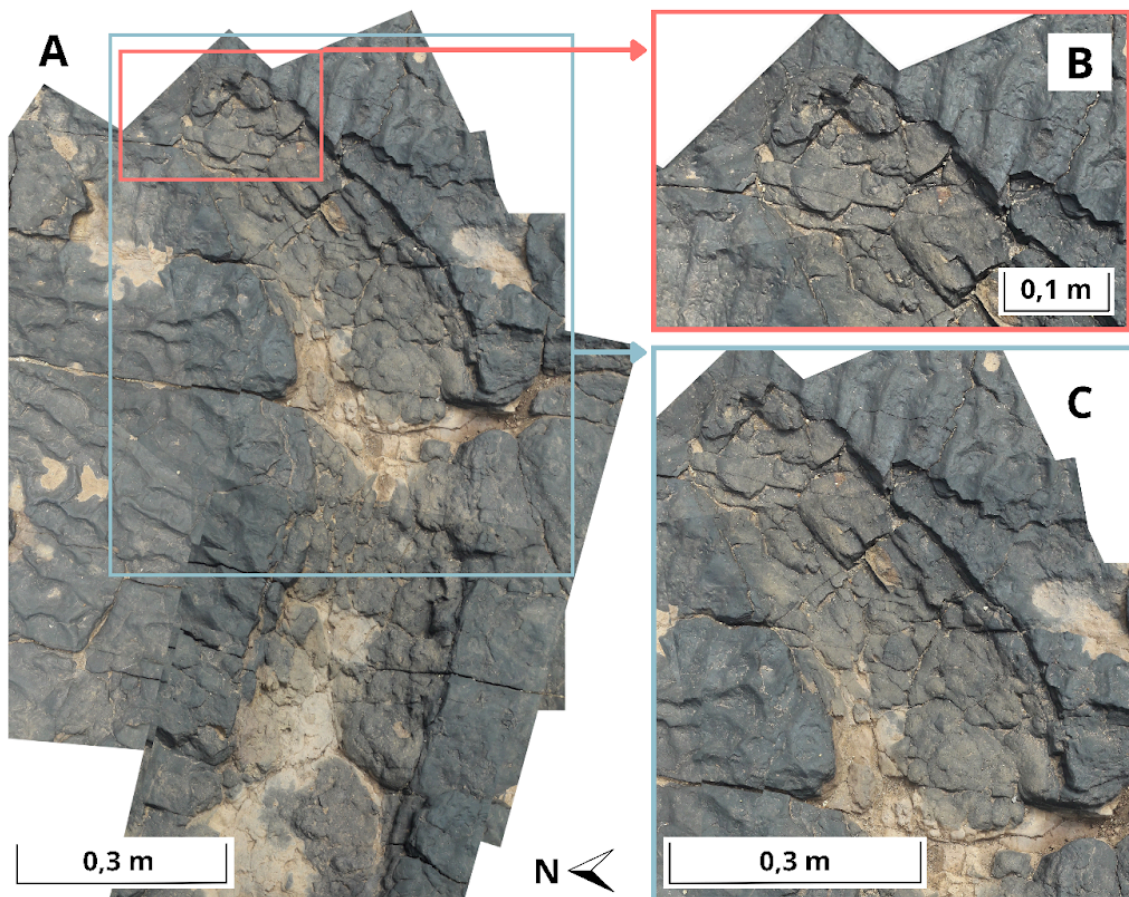


Figura 8. Parte leste de APTA-C2A, um rastro corporal alongado de Crocodyliformes. (A) Visão ampla mostrando a morfologia geral e o contexto do rastro. (B) *Close* do extremo anterior afilado, destacando a impressão de focinho mesorostrino e traços de dentes presumidas no sedimento. (C) Ampliação intermediária com foco no contorno do focinho e na borda com monte de expulsão de sedimento. O norte está à esquerda.

5.5. Grupo de rastros APTA-C3

APTA-C3A é um traço de arrasto ventral alongada, com 5,3 m de comprimento e até 0,42 m de largura máxima (Fig. 9A–C). A impressão está mais visível nas extremidades anterior e posterior, enquanto a porção central permanece parcialmente obscurecida por camadas sedimentares depositadas posteriormente. Ao longo das margens laterais da estrutura, preservam-se diversos agrupamentos de perturbações sedimentares, provavelmente correspondentes à bioturbação associada ao mesmo indivíduo. Essa interpretação é sustentada pela proximidade em relação à impressão corporal principal e pela regularidade padronizada das traço mais profundas, que lembram o posicionamento rítmico esperado da cinemática dos membros de crocodilianos durante progressão subaquática (KUBO, 2010). Além disso, algumas feições laterais apresentam relevo superficial pouco

acentuado, sugerindo impressões pedálicas ou manuais mal preservadas, embora a morfologia digital não esteja claramente definida.

APTA-C3B é uma bioturbação difusa, diretamente associada a APTA-C3A. O modelo de elevação destaca uma depressão central, compatível com o vale ou zona de suporte de peso de um membro esquerdo (ver Fig. 9D–E). A morfologia da estrutura é pouco definida, mas, ao se combinar os vales superficiais visíveis no mapa de profundidade — interpretados como os eixos dos dígitos —, foi possível estimar suas posições para a realização de medidas angulares. Os limites de cada dígito também foram medidos com base nessa estimativa. As delimitações digitais interpretadas estão indicadas em azul na Fig. 9 (painéis D–E). Dada a imprecisão da impressão, o sedimento ao redor parece ter sofrido deformação durante a formação do traço.

APTA-C3C também parece representar uma impressão de membro esquerdo (ver Fig. 9G–I). A estrutura apresenta profundidade moderada, com quatro dígitos discerníveis, de comprimentos relativamente similares. O deslocamento de sedimento atrás da impressão forma uma borda posterior bem definida, compatível com compressão e expulsão de sedimento durante o esforço locomotor. A impressão não está totalmente exposta, permanecendo parcialmente coberta por uma camada de rocha sobrejacente, o que limita o acesso completo à sua morfologia. A porção coberta provavelmente corresponde ao dígito II, cuja base é discernível no mapa de profundidade. Com base nessa visibilidade parcial, foi possível estimar a orientação do dígito II, permitindo a inclusão das medidas angulares na Tabela 3. Considerando o comprimento semelhante dos dígitos e sua disposição radiada (“em estrela”), a estrutura é tentativamente interpretada como uma impressão de *manus*.

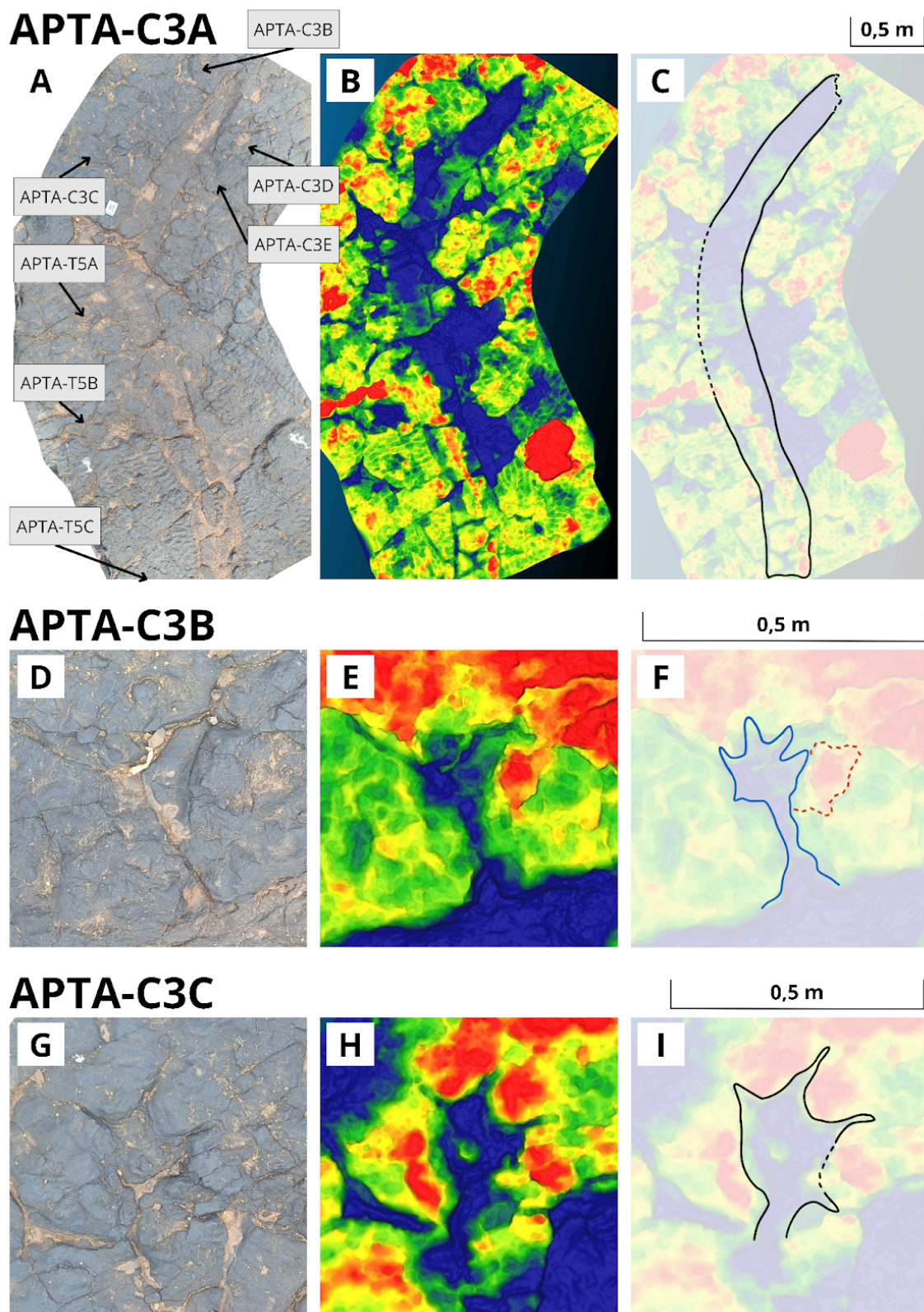
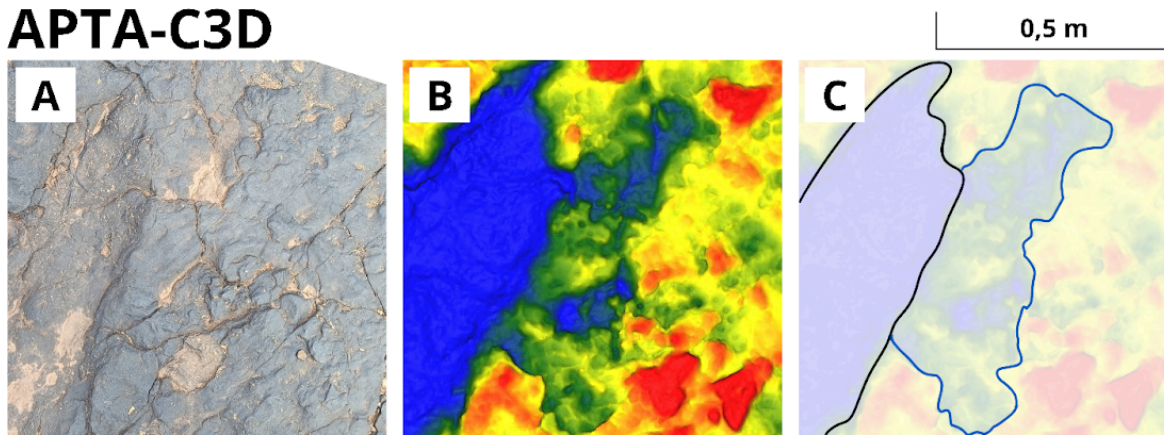


Figura 9. Documentação multivisual das pegadas APTA-C3 do icnossítio Tapera. Da esquerda para a direita: fotografia de campo ou captura de modelo 3D; renderização altimétrica com mapeamento de cores (mapa de profundidade do CloudCompare), destacando o relevo da superfície; e desenho interpretativo em contorno, evidenciando características anatômicas ou comportamentais. A, B e C mostram a pegada APTA-C3A, enquanto D, E e F mostram APTA-C3B, e G, H e I mostram APTA-C3C. Em A, B e C, as pegadas APTA-C2B e APTA-C3C também são visíveis à esquerda de APTA-C3A, enquanto APTA-C3E e APTA-C3F são visíveis à direita, fornecendo um contexto espacial adicional.

APTA-C3D é uma área intensamente bioturbada, localizada lateralmente a APTA-C3A, no lado oposto à impressão APTA-C3C. Na renderização altimétrica, a estrutura aparece como um aglomerado de impressões sobrepostas e indistintas — possivelmente resultantes do contato repetido do membro anterior direito do animal com o substrato (ver Fig. 10, painéis D–F). Duas ou três depressões mais profundas dentro desse conjunto podem corresponder a posicionamentos sucessivos do membro durante o deslocamento, embora nenhum contorno autopodial bem definido ou dígitos identificáveis tenha sido preservado.

APTA-C3D



APTA-C3E

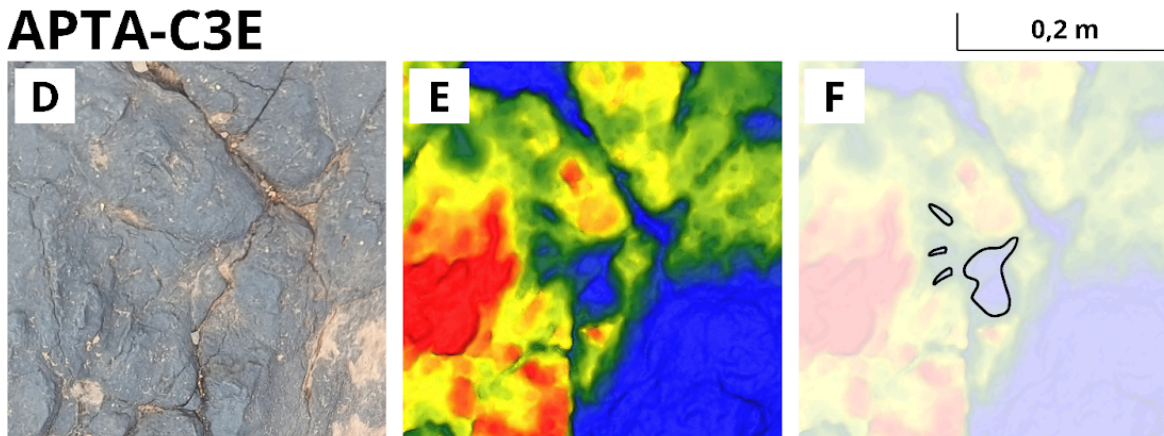


Figura 10. Documentação multivisual das pegadas APTA-C3 do icnossítio Tapera. Da esquerda para a direita: fotografia de campo ou captura de modelo 3D; renderização altimétrica com mapeamento de cores (mapa de profundidade do CloudCompare), destacando o relevo da superfície; e desenho interpretativo em contorno, evidenciando características anatômicas ou comportamentais. A, B e C mostram a pegada APTA-C3D, enquanto D, E e F mostram APTA-C3E.

APTA-C3E é uma bioturbação aqui interpretada como uma impressão de *manus* direito, com possível registro do segmento proximal do membro. A estrutura exhibe uma depressão central que forma um vale bem definido, com depressões alongadas e tênues

associadas, interpretadas aqui como rastros digitais (ver Fig. 10, painéis G–I). Possíveis vestígios de garra são visíveis, embora o dígito I esteja ausente, provavelmente obscurecido por uma camada sedimentar mais jovem que ainda não sofreu erosão. O sedimento ao redor encontra-se assimetricamente deslocado, indicando aplicação de força durante o movimento do organismo.

5.6. Grupo de rastros APTA-C4

APTA-C4A (ver Fig. 11A–C) é um traço de arrasto ventral particularmente alongado, com 7,67 m de comprimento e até 0,31 m de largura, parcialmente interrompida por erosão em sua porção mediana, mas ainda reconhecível como uma feição contínua. O tamanho da estrutura reduz o contraste no mapa de profundidade (Fig. 11C). Nenhuma impressão clara de membro ou autopódio foi identificada em associação direta com esse traço.

APTA-C4A

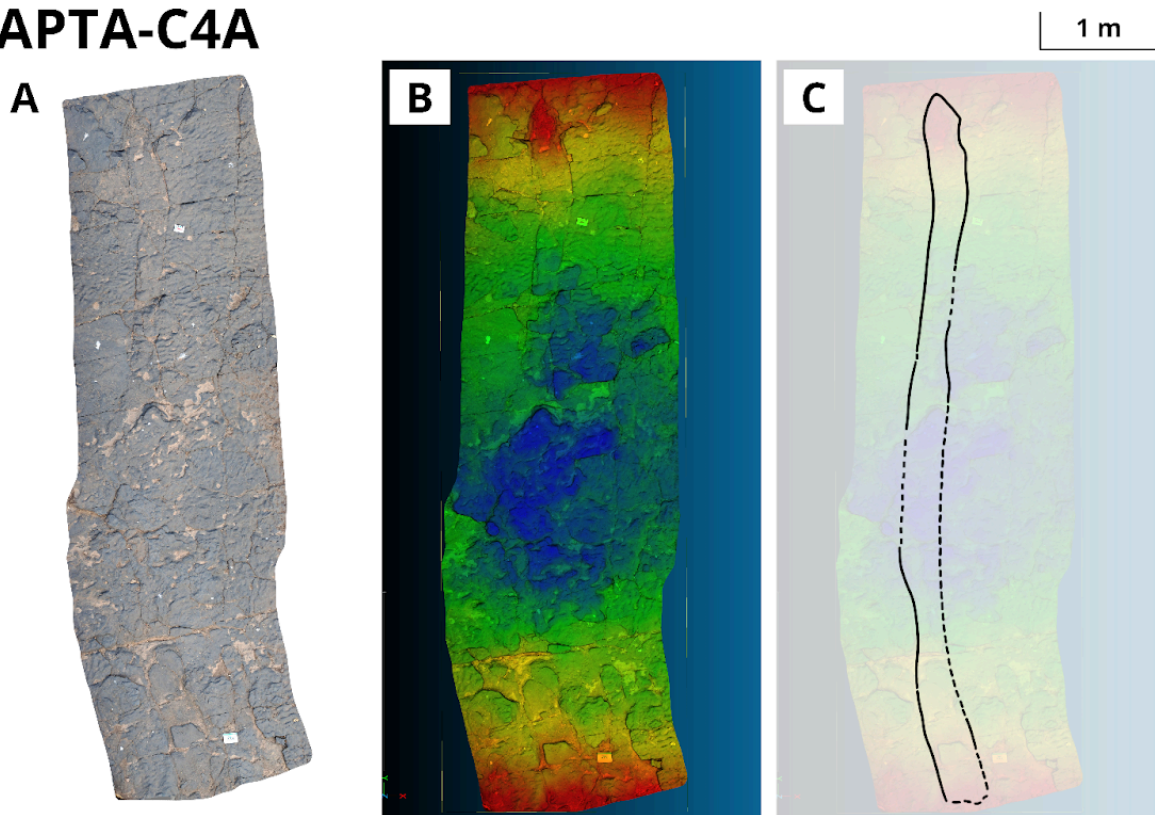


Figura 11. Documentação multivisual das pegadas APTA-C3 do icnossítio Tapera. Da esquerda para a direita: fotografia de campo ou captura de modelo 3D; renderização altimétrica com mapeamento de cores (mapa de profundidade do CloudCompare), destacando o relevo da superfície; e desenho interpretativo em contorno, evidenciando características anatômicas ou comportamentais. A, B e C mostram a pegada APTA-C4A.

5.7. Rastros não-crocodylomorfos associados

APTA-T5A, APTA-T5B e APTA-T6A (Fig. 12 A–I) provavelmente representam impressões autopodiais tridáctilas de tetrápodes não-crocodylomorfos, possivelmente dinossauros terópodes. Todas as pegadas intersectam a estrutura associada a crocodyliformes APTA-C3 e exibem depressões axiais profundas, bordas de deslocamento pronunciadas e vestígios de garra bem definidas. As impressões digitais são delgadas e fortemente afiladas, com hypex claramente visíveis e divaricação sutil. A orientação dos dígitos e a borda de deslocamento indicam locomoção de leste para oeste em APTA-T5 e de oeste para leste em APTA-T6.

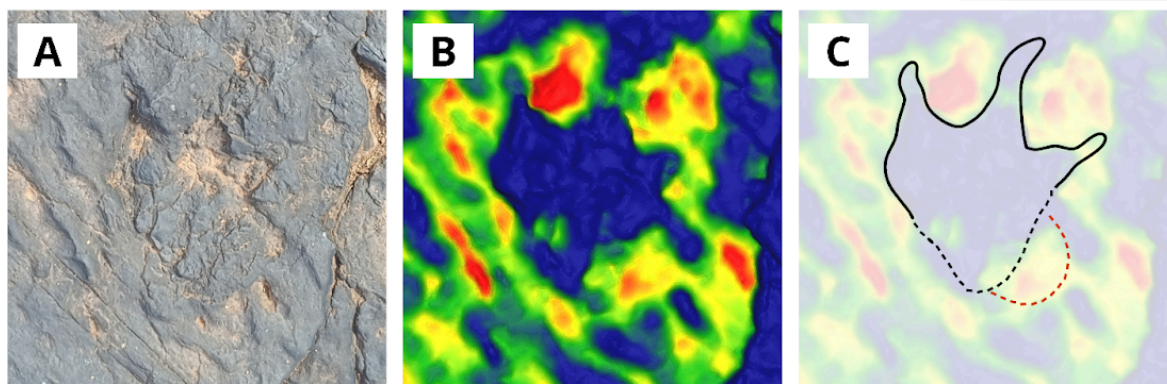
As medições morfométricas dos traços ventrais e pegadas estão resumidas nas Tabelas 2 e 3, respectivamente. Apesar da qualidade de preservação geralmente baixa, é possível observar padrões dimensionais consistentes entre diferentes grupos de vestígios, especialmente nas proporções dos dígitos e nas larguras das traços ventrais.

Tabela 2. Dimensões medidas dos traços de arrasto ventral de Crocodyliformes no icnossítio Tapera (Formação Sousa).

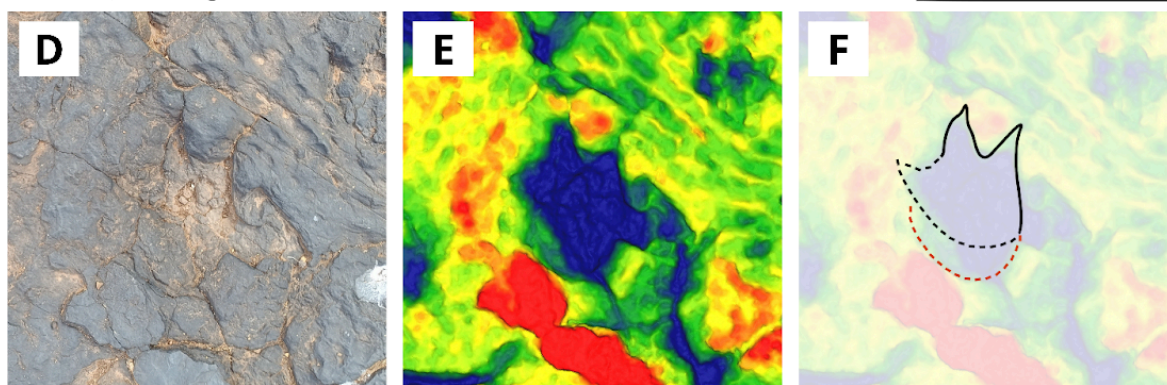
ID dos Traços	APTA-C1A	APTA-C2A	APTA-C3A	APTA-C4A (upper)	APTA-C4A (gap)	APTA-C4A (lower)
L	125 cm	153 cm	530 cm	260 cm	200 cm	307 cm
Min. W	18.0 cm	13.0 cm	21.0 cm	19.0 cm	-	20.0 cm
Max. W	26.0 cm	31.0 cm	42.0 cm	31.0 cm	-	35.0 cm

Nota: os valores representam medições manuais realizadas em campo.

APTA-T5A



APTA-T5B



APTA-T6A

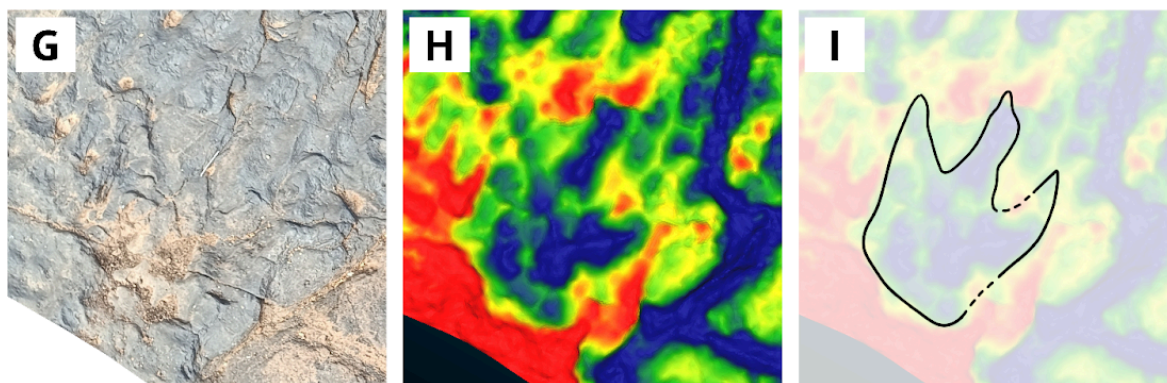


Figura 12. Documentação multivisual das pegadas APTA-C3 do icnossítio Tapera. Da esquerda para a direita: fotografia de campo ou captura de modelo 3D; renderização altimétrica com mapeamento de cores (mapa de profundidade do CloudCompare), destacando o relevo da superfície; e desenho interpretativo em contorno, evidenciando características anatômicas ou comportamentais. A, B e C mostram a pegada APTA-T5A, enquanto D, E e F mostram APTA-T5B, e G, H e I mostram APTA-T6A.

Tabela 3. Medidas morfométricas das impressões de Crocodyliformes

Identificação	Parâmetros	APTA-C1B	APTA-C2B	APTA-C3B	APTA-C3C
	Side	Left	Right	Left	Left
	Limb	<i>Manus</i>	<i>Pes</i>	<i>Manus</i>	<i>Manus</i>
	W	54,4 cm	23 cm	26,4 cm	33,3 cm
	L	37,7 cm	37,7 cm	28,4 cm	29,1 cm
	PD	13,8 cm	13,9 cm	5,1 cm	7,1 cm
	FL	17,9 cm	6,9 cm	5,7 cm	~ 8,7 cm
Dígito I	BW	8,9 cm	6,7 cm	7,8 cm	~ 4,1 cm
	MW	4,7 cm	4,1 cm	3 cm	~ 2,4 cm
	FL	18,3 cm	11,,5 cm	7,9 cm	-
Dígito II	BW	8,9 cm	8,6 cm	6,6 cm	-
	MW	6,9 cm	3,6 cm	3 cm	-
	FL	21,2 cm	14,6 cm	12,1 cm	10,4 cm
Dígito III	BW	11,5 cm	6,8 cm	5,2 cm	5,4 cm
	MW	9,3 cm	3,4 cm	4,1 cm cm	3,2 cm
	FL	17,8 cm	9,4 cm	~ 8,8 cm	11,9 cm
Dígito IV	BW	10,1 cm	5,8 cm	~ 4,5 cm	6,1 cm
	MW	~ 8,3 cm	4,3 cm	~ 2,8 cm	3,3 cm
	FL	6,3 cm	4,6 cm	8,2 cm	8,3 cm
Digit V	BW	11,6 cm	5 cm	6,5 cm	6,5 cm
	MW	5,9 cm	5 cm	4,8 cm	3,6 cm
Divaricação	Total	178,4°	164,6°	~ 153.40°	165,9°

Nota: Medidas das impressões de *pes* e *manus* do icnossítio Tapera (Formação Sousa). Valores obtidos a partir de modelos 3D. As medições incluem largura total (W), comprimento total (L) e comprimento projetado do dígito III (PD). Dos dígitos individuais são apresentados os valores de largura basal (BW), largura medial (MW) e comprimento livre do dígito (FL), além da divaricação digital total.

6. DISCUSSÃO

6.1. Interpretação Paleoambiental do icnosítio Tapera

As marcas de ondulação observadas no sítio Tapera sugerem múltiplos eventos de inundação separados por períodos de quiescência e deposição. A forma assimétrica e as cristas sinuosas das ondulações, combinadas com sua orientação variável, são indicativas de laminação cruzada formada por fluxos unidirecionais com mudanças episódicas na direção da corrente, um padrão típico de ambientes fluviais de baixa energia, como leque de arrombamento (Pelech, 2021) ou margens distais de planícies de inundação (Bridge, 2003; Reading, 1996).

Embora a litologia dominante do afloramento consista em argilitos e siltitos de granulação fina, o que indica um ambiente deposicional de baixa energia (Nichols, 2009), a presença de arenitos finos com marcas de ondulação implica em aportes episódicos de carga de leito, transportada durante pulsos de cheia. Essas alternâncias litofaciológicas refletem um regime flúvio-lagunar no qual processos de suspensão e tração atuaram ciclicamente (Miall, 2014). Esse padrão deposicional é característico de ambientes de depósitos de transbordamento ou planícies de inundação situadas nos alcances distais de sistemas aluviais (Nichols, 2009).

A laminação cruzada em ondulações e a laminação paralela observadas nas camadas portadoras de icnofósseis, assim como nas camadas imediatamente superiores e inferiores, sustentam a interpretação de inundações repetidas em águas rasas (Bridge, 2003). Por tratar-se de um ambiente sazonalmente inundado, com marcas de ondulação apresentando orientações variadas, não é possível distinguir com clareza uma margem permanente do corpo d'água principal. No entanto, todos os rastros mostram orientação semelhante, e interpreta-se a presença de uma linha de costa no afloramento com base na atenuação das marcas de ondulação e na inclinação topográfica geral da exposição, que parece "escoar" naquela direção. Notavelmente, dois dos rastros de crocodilianos (APTA-1 e APTA-2) terminam em direção a essa área, reforçando a interpretação da presença de uma margem d'água naquela localidade.

Rastros e trilhas são estruturas sedimentares biogênicas e, como tal, os processos tafonômicos que influenciam sua preservação diferem daqueles que atuam sobre fósseis corporais (Falkingham, Marty & Richter, 2016). A formação de um rastro é o resultado da interação dinâmica entre o organismo produtor e o substrato (Milàn, 2006) e, embora o substrato de granulação fina tenha fornecido condições ideais para a preservação dos traços

(Nichols, 2009), a qualidade geral de preservação é relativamente pobre, provavelmente devido ao alto teor de água e à plasticidade do sedimento no momento da formação das pegadas (Buatois & Mángano, 2011a).

Em sedimentos moles e semi-líquidos, como aqueles com alto teor de umidade e plasticidade, as paredes dos rastros tendem a colapsar, frequentemente resultando em rastros verdadeiros com poucos detalhes anatômicos preservados (Milàn & Bromley, 2008). Campos-Soto et al. (2024) confirmam ainda que, em substratos altamente saturados por água, a fidelidade morfológica é severamente comprometida devido à liquefação durante a penetração do pé, processo que promove o colapso das paredes dos rastros e a obliteração de sua morfologia diagnóstica.

A ocorrência de rastros de crocodiliformes em tal contexto reforça ainda mais a interpretação paleoambiental de uma planície de inundação saturada por água, com exposições subaquáticas intermitentes. Os crocodiliformes são bem estabelecidos como indicadores de climas úmidos e termófilos ao longo do Cretáceo e do Cenozóico (Markwick, 1998), e sua presença icnológica em Tapera está em consonância com essa preferência ecológica.

Além dos rastros de crocodiliformes, o sítio também preserva um número substancial de pegadas atribuídas a outros grupos de vertebrados, incluindo terópodes, saurópodes e arcossauros indeterminados. Essa diversidade icnofaunística define o icnosítio Tapera como um ambiente paleoecologicamente dinâmico e ecologicamente rico, provavelmente sustentando uma comunidade de vertebrados diversificada em um ecossistema de planície de inundação ou lacustre marginal.

Uma icnoassembléia distinta ocorre logo abaixo da principal superfície portadora de rastros, consistindo em uma concentração densa de icnofósseis de invertebrados predominantemente horizontais, atribuídos a *Planolites* isp. (Fig. 5.J). *Planolites* é um icnogênero de ampla distribuição fática (Buatois & Mángano, 2011a; Sedorko & Francischini, 2020), frequentemente associado à colonização oportunista. Conjuntos de alta densidade e baixa diversidade como este são tipicamente indicativos de estresse ambiental ou recolonização rápida após eventos de sedimentação episódica (Miller, 2007; Bromley, 1996), reforçando ainda mais a interpretação de uma planície de inundação dinâmica sujeita a condições deposicionais flutuantes.

A ocorrência dessa suíte de *Planolites* imediatamente abaixo da superfície portadora de rastros indica um momento em que o substrato permanecia saturado, mas já submetido à drenagem progressiva e início de dissecação (Seilacher, 2007; Miller, 2007). O

preenchimento ativo dessas estruturas, em que o material é introduzido pelo organismo durante a escavação, caracteriza comportamentos de alimentação e exploração de detritos no sedimento (Frey; Wheatcroft, 1989), compatíveis com traços produzidos durante locomoção ou forrageamento. Esse padrão sugere a utilização de um substrato ainda úmido e oxigenado, acessível apenas quando o lençol freático começava a baixar (Sedorko & Francischini, 2020). Em ambientes de planície de inundação, tal configuração é típica de fases em que o corpo d'água deixa de ser estagnado e passa a drenar, expondo gradualmente o fundo para a atividade bentônica antes de sua consolidação (Minter; Buatois & Mángano, 2016). Assim, a icnoassembléia abaixo da superfície de rastros registra diretamente a flutuação do nível hídrico e caracteriza um estágio de retração do paleoambiente, fornecendo evidências claras da dinâmica de drenagem no intervalo analisado (McIlroy, 2004; Buatois & Mángano, 2011a).

6.2. Reavaliação de rastros de crocodiliformes previamente descritos

Além daquelas mostradas na Figura 12, TASO 1 é renomeada como APTA-C2A e interpretada como uma impressão ventral (*belly impression*) bem preservada. A estrutura adjacente TASO 3, anteriormente interpretada como uma impressão isolada, corresponde agora a APTA-C2B, sendo reinterpretada como uma impressão de *pes*, com base em sua morfologia tetradáctila. Essa identificação contrasta com a sugestão anterior de que se tratava de uma impressão de *manus*, fundamentada em suposições de semelhança morfológica entre os membros anteriores e posteriores em crocodiliformes (Campos et al., 2010, citando Foster & Lockley, 1997; ver também Steel, 1973).

Análises mais recentes, tanto de crocodiliformes atuais quanto fósseis, demonstraram diferenças anatômicas consistentes entre *manus* e *pes*, especialmente na proporção e disposição dos dígitos (Milàn & Hedegaard, 2010; Lallensack et al., 2025), o que sustenta essa nova identificação.

TASO 9 é reclassificada como APTA-C1A e foi interpretada por Campos et al. (2010) como um possível rastro de repouso (*resting trace*) — interpretação com a qual concordamos. Os autores observam que a evolução dos Mesoeucrocodylia tipicamente conservou a morfologia dos autopódios, mas que há relatos robustos de heteropodia acentuada entre *pes* e *manus* em Crocodylia atuais.

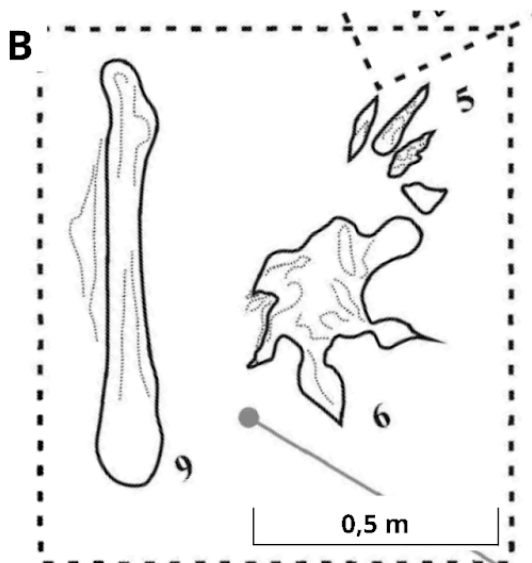
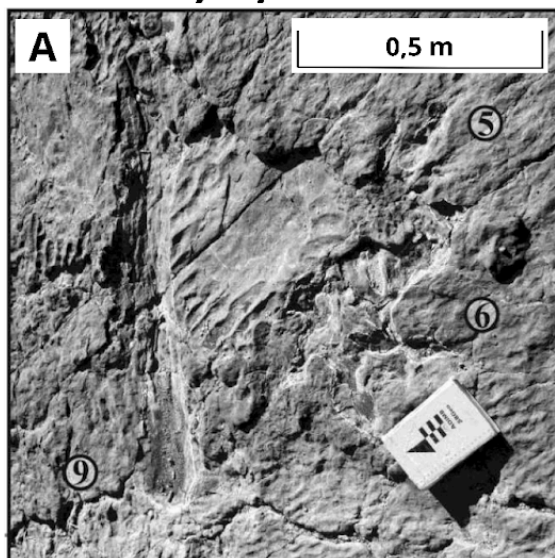
O conjunto de impressões ambíguas identificadas como TASO 2, 4, 5 e 6 é aqui reunido sob a designação APTA-C1B, sendo interpretado como uma zona bioturbada,

desprovida de estrutura digital diagnóstica, mas consistente em profundidade e distribuição com outros rastros atribuídos a crocodiliformes.

APTA-C1C, não descrita anteriormente, é uma estrutura recém-documentada que se assemelha a APTA-C1B em morfologia e profundidade, mas apresenta definição anatômica menos evidente.

Por fim, TASO 7 e 8 não puderam ser localizadas durante o trabalho de campo e presumivelmente foram perdidas devido à erosão a qual o sítio está exposto.

TASO 5, 6, 8



APTA-C1

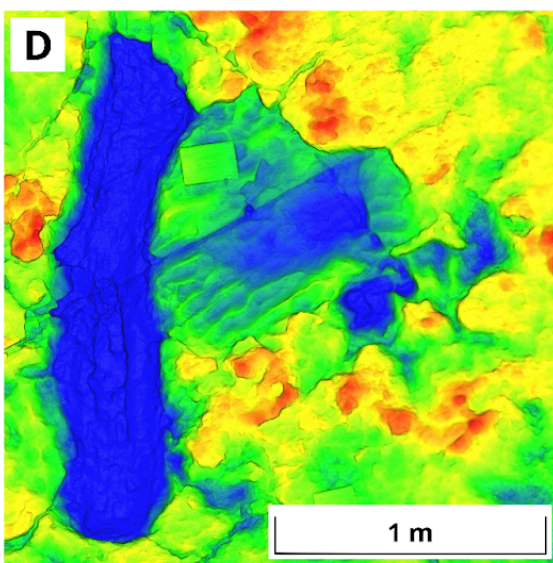
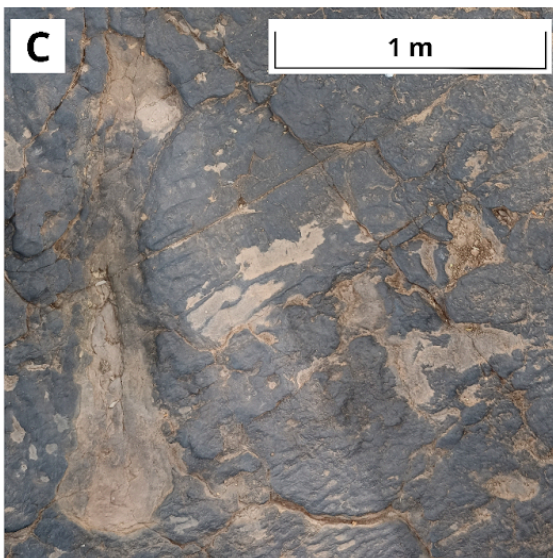


Figura 13. Análise comparativa das interpretações de rastros de Crocodyliformes entre Campos et al. (2010) e o presente estudo. (A) Fotografia original de Campos et al. (2010) mostrando os icnofósseis TASO 5, 6 e 9; (B) Desenho ilustrativo do mesmo artigo destacando os rastros interpretados; (C) Fotografia de campo deste estudo mostrando a mesma área do afloramento; e (D) Mapa de elevação gerado por fotogrametria SfM, representando a mesma localidade. A sequência documenta a progressão da erosão superficial e fornece uma visualização topográfica das feições anteriormente interpretadas como icnofósseis.

6.3. Considerações tafonômicas

A maioria dos rastros de crocodiliformes no icnossítio Tapera enquadra-se na pontuação 1 da escala de qualidade de preservação morfológica (MPQ) proposta por Marchetti et al. (2019), o que indica uma preservação entre pobre e subótima. As características mais comuns incluem traços de arrasto (*drag marks*, d), contornos sobrepostos ou truncados (*superimposed or truncated contours*, c) e morfologia anômala (*anomalous morphology*, a).

Essa escala de preservação pode apresentar um viés negativo em relação aos rastros deixados por crocodilianos em marcha baixa (*low walk*): estudos neoicnológicos demonstraram que a maioria — senão todos — dos crocodilianos atuais de grande porte frequentemente sobrepõem suas próprias impressões de *manus*, obscurecendo-as (Milàn & Hedegaard, 2010). Como tais experimentos foram conduzidos em condições laboratoriais ideais, sem interferência tafonômica, é possível que, apesar da aparente “bagunça” morfológica, a nossa trilha represente, na realidade, um exemplo relativamente bem preservado.

Embora feições secundárias, como impressões corporais e perturbações laterais no sedimento, apresentem-se de forma caótica ou imprecisa, elas refletem o contato repetido dos membros com o substrato e mantêm significado comportamental, mesmo na ausência de detalhes anatômicos nítidos.

O grande porte corporal dos produtores das trilhas pode ter influenciado tanto a morfologia quanto a clareza dos rastros observados em Tapera. A coesão do sedimento pode resultar em impressões digitais fundidas ou indistintas (Campos et al., 2010; Milàn & Hedegaard, 2010; Falkingham; Hage & Bäker, 2014), um padrão tafonômico compatível com o observado em outros tetrápodes de grande porte (Lallensack et al., 2025).

Apesar dos desafios tafonômicos, tanto os rastros de arrasto ventral quanto as impressões de membros associadas mostram um padrão consistente de tamanho em todo o icnossítio, sugerindo um morfotipo estável e reforçando a interpretação de uma população de icnoprodutores relativamente uniforme.

6.4. Análise comportamental dos rastros de crocodiliformes de Tapera

Estudos neoicnológicos são essenciais para testar interpretações paleoicnológicas, especialmente em Crocodyliformes, cujos representantes atuais fornecem raros indícios de comportamento. Muitas generalizações fisiológicas, ecológicas e comportamentais observadas em crocodilianos vivos são provavelmente aplicáveis a membros extintos do

clado (Grigg & Kirshner, 2015). Os exemplares APTA-C1 e APTA-C2, interpretados como rastros de repouso, são plausivelmente associados ao comportamento de *basking* (termorregulação por exposição ao sol), uma postura bem documentada em crocodilianos modernos (e.g., *Caiman latirostris*, *Crocodylus porosus*), capazes de produzir impressões cranianas ou corporais localizadas em substratos moles (Prystupczuk, 2019; Campbell et al., 2024), como a impressão rostral APTA-C2A.

A morfologia das trilhas em Tapera se assemelha aos rastros modernos de *Crocodylus acutus* na Costa Rica (Farlow et al., 2017) e de *Alligator mississippiensis* na Louisiana (Farlow & Elsey, 2010), nos quais impressões de *pes* e *manus* ocorrem a intervalos regulares, apesar da baixa definição digital. Uma diferença importante é a presença consistente de traços de arrasto ventral em Tapera, sugerindo postura mais baixa e contato ventral contínuo — possivelmente refletindo diferenças de massa corporal, flutuabilidade ou comportamento locomotor. Crocodilianos alternam seus movimentos frequentemente entre caminhar, deslizar e nadar parcialmente, dependendo da saturação do substrato e da profundidade da água (Kubo et al., 2019; Grigg & Kirshner, 2015;).

Nesses contextos, rastros ventrais alongados com contatos autopodiais intermitentes indicam movimentação em águas rasas nas margens de corpos d’água (Farlow & Elsey, 2010; Lockley et al., 2010). O espaçamento consistente entre os autopódios, particularmente em APTA-C3, sugere um padrão de marcha coordenado e rítmico, compatível com locomoção parcialmente submersa. Outros conjuntos apresentam padrões menos definidos, mas não incompatíveis com esse modelo. Em conjunto, esses rastros sustentam a hipótese de um modo locomotor híbrido, combinando caminhada com o ventre apoiado no solo (*low-walking*) e natação parcial, com contato ventral constante e leve flutuabilidade reduzindo a pressão dos membros, permitindo propulsão rítmica sem elevação completa do corpo.

A traços de arrasto ventral mais longa (APTA-C4A) não apresenta impressões de membros e pode refletir um deslizamento passivo facilitado por uma inclinação suave. Crocodilianos em terra também podem se locomover sobre o ventre utilizando os *pes* — tanto em marcha rastejante (*sprawling*) quanto em deslocamentos mais rápidos, como o “*belly run*” (Grigg & Kirshner, 2015) — os quais, em substratos moles ou inclinados, podem gerar traços ventrais contínuos com detalhes autopodiais mínimos ou ausentes. Estudos neoicnológicos demonstram que o deslizamento ventral e a marcha baixa frequentemente produzem rastros comparáveis, mesmo que não estejam bem definidas em impressões digitais (Milàn & Hedegaard, 2010; Farlow et al., 2010). Os crocodilianos que produziram essas trilhas

provavelmente estavam engajados em locomoção deslizando sobre o ventre em declive, em direção a um corpo d'água próximo.

Crocilianos são especialistas em explorar habitats de interface terra-água, onde repousam, copulam, se alimentam e buscam refúgio (IUCN, 1989). Os deslocamentos para terra firme estão geralmente associados à nidificação — fêmeas se deslocam para locais de postura e os defendem — ou à termorregulação por *basking*. O afloramento de Tapera também parece preservar uma antiga linha de costa, e a orientação dos rastros sugere movimentações em direção ou afastando-se dessa margem. Muitas espécies atuais exibem comportamentos de nidificação, defesa e predação fortemente vinculados a margens de corpos d'água e ecótonos (Somaweera, Brien & Shine, 2013). Interações predatórias e defensivas também ocorrem à beira da água, às vezes envolvendo perseguições breves em terra antes do retorno ao meio aquático (Grigg & Kirshner, 2015). Essas analogias fornecem um arcabouço ecológico plausível para interpretar os rastros de Tapera como movimentos associados à termorregulação, nidificação ou alimentação.

Considerando a idade berriasiana–barremiana inferior do icnossítio, esses rastros podem representar algumas das evidências mais antigas de uma ecologia semiaquática de água doce com características modernas entre crocodiliformes (Markwick, 1998; Mannion et al., 2015; Felice et al., 2021), pois apesar do modo de vida tropical semiaquático ser comum a todos os representantes dos táxons extantes desse grupo atualmente, essas preferências ecológicas são raras na história evolutiva dele, e provavelmente estavam aparecendo pela primeira vez aqui.

6.5. Considerações icnotaxonômicas

O icnogênero *Crocodylopodus* foi formalmente diagnosticado por Lockley & Meyer (2004, p. 21) da seguinte forma:

Small to medium-sized quadrupedal tracks with *manus* and *pes* impressions. *Pes* tetradactyl, slender, with digit II usually longest; digits long, tapering, and pointed. *Manus* with 4 or 5 digits, usually with subequal digit lengths and a more rounded, star-shaped configuration. *Manus* impression smaller than *pes*, often lateral to it. Trackway narrow to moderately wide gauge, with relatively short stride. Occasionally associated with tail or belly traces. (LOCKLEY; MEYER, 2004, p. 21)

As trilhas de Tapera exibem características morfológicas que tanto se alinham quanto divergem da diagnose de *Crocodylopodus*. As impressões de *pes* são tetradáctilas, com dedos finos, sendo os dígitos II e III notavelmente alongados e afilados; as impressões de *manus*

(quando preservadas) mostram dígitos de comprimento semelhante, dispostos em um arco espreado com aspecto estrelado, compatível com a configuração descrita por Lockley & Meyer (2004) e Castanera et al. (2020). Os ângulos de divaricação digital se enquadram na faixa esperada para *Crocodylopodus*.

Entretanto, os rastros de Tapera excedem significativamente o intervalo de tamanho conhecido para o icnogênero (LOCKLEY & MEYER, 2004), e as impressões ventrais não apenas são frequentes, como também bastante proeminentes. O *gauge* (largura, ou bitola) das trilhas também parece consideravelmente mais amplo do que o descrito tipicamente para *Crocodylopodus*, especialmente em APTA-3C, possivelmente como resultado da impressão abdominal completa sendo registrada de forma consistente entre os rastros dos membros, indicando uma postura espreada com contato ventral contínuo.

Em conjunto, esses dados sugerem compatibilidade morfológica com *Crocodylopodus*, mas provavelmente representando um produtor de rastros de maior porte, exibindo comportamento locomotor semelhante sob condições etológicas ou ambientais distintas.

Batrachopus foi descartado como análogo possível devido à sua atribuição geral a crocodiliformes e ao padrão de trilha. Esse icnogênero é geralmente associado a formas menores, mais adaptadas ao ambiente terrestre, provenientes de depósitos jurássicos da Laurásia, especialmente na América do Norte e Europa (Lockley & Hunt, 1995). Suas impressões de *pes* claramente tetradáctilas, alternância regular entre *pes* e *manus*, e ausência de traços ventrais contrastam com a morfologia registrada em Tapera.

Embora os traços de arrasto ventral sejam centrais no conjunto de rastros de Tapera, elas não são formalmente reconhecidas na icnotaxonomia como feições diagnósticas de qualquer icnogênero ou icnoespécie. Traços ventrais e caudais são considerados características extramorfológicas, que são variáveis tafonomicamente e contingentes ao comportamento (Milàn & Hedegaard, 2010; Avanzini et al., 2010). Isso pode gerar a impressão de uma “trilha” mal preservada, caso se espere uma sucessão de impressões autopodiais bem definidas.

Em Tapera, no entanto, a ausência de impressões nítidas de *manus* e *pes* é compensada por metros de interação contínua entre o corpo e o substrato deixados por grandes tetrápodes em deslocamento. Em alguns casos — especialmente em APTA-C4 — um animal avançou quase 8 metros sem colocar *manus* ou *pes* em contato com o sedimento, produzindo uma estrutura que é inequivocamente comportamental, apesar de carecer de morfologia autopodial definida. Essa evidência sugere que esse modo de locomoção, embora

ainda não formalmente documentado na icnotaxonomia, representa um sinal comportamental significativo preservado no registro icnológico.

6.6. Identidade dos icnoprodutores

Os rastros de Crocodyliformes observados no sítio Tapera apresentam dimensões amplamente semelhantes, sugerindo um único produtor de trilhas ou indivíduos morfologicamente similares. Do ponto de vista taxonômico, os candidatos mais plausíveis para os rastros de Tapera são mesoeucrocódilos de grande porte e ecologia semiaquática. A idade berriasiana–eobarremiana do icnosítio Tapera situa-o em uma janela crítica da diversificação dos crocodiliformes na Gondwana central, período no qual formas plenamente aquáticas, semiaquáticas e terrestres coexistiam (Stubbs et al., 2021; Turner, 2004; Grigg e Kirshner, 2015).

Os representantes sul-americanos desse intervalo incluem pequenos mesoeucrocodylianos terrestres relacionados aos Notosuchia, formas semiaquáticas de pequeno a médio porte como os Itasuchidae (possivelmente *Caririsuchus camposi*) ou Goniopholididae, e grandes folidosaurídeos semiaquáticos (Neosuchia), como *Sarcosuchus*, notável por atingir até 10 metros de comprimento (Riff e De Sousa, 2012; Souza et al., 2020; Sereno et al., 2001). Goniopholididae provavelmente se diversificou entre o Jurássico Superior e o Cretáceo Inferior, e o intervalo temporal do icnosítio Tapera coincide com o período em que esse grupo estaria se especializando em nichos semiaquáticos (Bronzati; Montefeltro; Langer, 2015). Neossúquios de pequeno porte como os Susisuchidae também são conhecidos para esse intervalo (Fortier e Schultz, 2009; Pinheiro et al., 2012; Riff e De Sousa, 2012; Leardi et al., 2020; Andrade et al., 2011).

Evidências adicionais que sustentam essas interpretações vêm das bem documentadas conexões faunísticas entre a América do Sul e o noroeste da África durante o Cretáceo Inferior ao Médio, particularmente entre os crocodiliformes (Carvalho et al., 2010). Paralelos notáveis incluem a presença de grandes pholidosaurídeos, como *Sarcosuchus*, tanto no Brasil (*S. hartii*) quanto no Níger (*S. imperator*) (Souza et al., 2019; Sereno et al., 2001), assim como o notossúquio amplamente distribuído *Araripesuchus*, conhecido da Bacia do Araripe, Argentina, e de diversos locais na África (Sereno e Larsson, 2009). Outros exemplos incluem possíveis afinidades entre *Candidodon* e pequenos notossúquios marroquinos com dentes multicuspidados, além de formas terrestres do nordeste do Brasil semelhantes a táxons basais como *Libycosuchus*, do Egito (Ijouiher, 2022; Albuquerque et al., 2025; Pol et al., 2014). Esses elementos compartilhados sugerem a existência de um corredor biogeográfico

persistente — ou, alternativamente, uma estreita barreira marinha — que teria permitido o intercâmbio faunístico ao longo do Gondwana ocidental antes da abertura definitiva do Atlântico Sul (Ijouiher, 2022; Sereno et al., 2001; Riff et al., 2012; Carvalho et al., 2021, Groh et al., 2023).

A estrutura APTA-C2A é interpretada como preservando o contorno da cabeça do animal em posição de repouso. Embora detalhes finos tenham sido infelizmente erodidos entre a visita preliminar de campo em 2018 e a principal campanha de coleta de dados em 2024 — obscurecendo os detalhes do rosto, o contorno do focinho e possíveis impressões dentárias (Fig. 8A–C) — a forma craniana geral permanece discernível. Isso é de especial interesse, pois os crânios de crocodyliiformes são abundantes, bem preservados e extensivamente estudados no registro fóssil (Wilberg, 2017; Bronzati et al., 2012; Leardi et al., 2020; Benson e Godoy, 2019; Carvalho et al., 2004), permitindo comparações morfológicas diretas entre evidências esqueléticas e icnológicas.

Tais características também podem fornecer informações ecológicas: o contorno preservado em Tapera aparenta ser relativamente robusto, entretanto, mais esguio do que as morfologias cranianas tradicionalmente associadas a formas terrestres do Cretáceo entre os pseudosúquios (Pol et al., 2014). Essa condição intermediária, mesorostrina, presente em Eusuchia atuais, é compatível com predadores generalistas de mordida forte (Brochu, 2001; Felice et al., 2021; McHenry et al., 2006; Wilberg, 2017), por oferecer vantagens biomecânicas como a capacidade de aplicar mordidas potentes e capturar presas de grande porte.

Descobertas recentes da Bacia Potiguar (Formação Açu, Albiano–Cenomaniano) reforçam esse panorama: dentes isolados de crocodiliformes atribuídos a Itasuchidae, Candidodontidae e Sphagesauria foram descritos, representando uma fauna morfológicamente diversa (Albuquerque et al., 2025). Destacam-se os Itasuchidae, grupo com ecologia semiaquática inferida, o que os torna particularmente relevantes como potenciais produtores dos rastros. Embora os espécimes recuperados pertençam a indivíduos de pequeno a médio porte, não se pode descartar a presença de representantes maiores na população. Sua ausência no registro fóssil atual pode refletir viés de amostragem ou estágio ontogenético (Tennant et al., 2016; Fortier e Schultz, 2009), razão pela qual ainda devem ser considerados candidatos plausíveis à produção do material icnológico observado. O icnossítio de Tapera (Formação Sousa) é consideravelmente mais antigo que os depósitos da Formação Açu, o que sugere que o registro da Paraíba pode representar uma fase inicial da presença de

crocodyliformes na região, enquanto o material da Bacia Potiguar refletiria uma persistência posterior dessas linhagens.

Um registro potencialmente relevante também provém do Jurássico Superior do nordeste do Brasil, onde restos de crocodiliformes da Formação Aliança (Bacia do Jatobá) exibem características morfológicas compatíveis com Goniopholididae (Carvalho et al., 2021). Embora fragmentários, esses fósseis fornecem evidências adicionais da presença de neosuquianos com adaptações semiaquáticas no nordeste da América do Sul antes do Cretáceo, apoiando assim a plausibilidade de Goniopholididae como potenciais produtores dos rastros de Tapera. Um registro comparável do Berriasiano da Inglaterra descreve uma nova espécie semiaquática de *Goniopholis* (Andrade et al., 2011), reforçando a diversificação precoce desse grupo no Cretáceo Inferior e sua ampla distribuição paleogeográfica.

Considerando o comportamento semiaquático inferido a partir dos rastros, suas dimensões e a forma mesorostrina da impressão craniana, é mais provável que o produtor das trilhas de Tapera corresponda a um grande Itasuchidae ou Goniopholididae — expandindo, assim, a distribuição geográfica conhecida de um desses grupos durante o Cretáceo Inferior da América do Sul.

7. GEOCONSERVAÇÃO E RELEVÂNCIA DO ESTUDO PARA SOCIEDADE

O sítio Tapera foi originalmente descrito por Campos et al. (2010), e neste estudo foram realizadas comparações entre as imagens publicadas por esses autores e registros fotográficos atuais. Já é possível observar a ação intensificada de processos erosivos sobre os traços, alguns dos quais não são mais identificáveis, enquanto outros encontram-se mais expostos do que na descrição original (Fig. 13). Durante o período chuvoso, o afloramento permanece submerso pelo rio, sendo exposto apenas na estiagem (Santos et al., 2016).

Em seu estudo preliminar para avaliar o potencial da área para se tornar um Geoparque, Santos et al. (2016) relataram que apesar do pavimento aflorante ser resistente, o sítio Tapera está sujeito à ação de inundações fluviais, fraturamento das rochas e pisoteio de gado, fatores que podem comprometer a integridade dos fósseis. Essa avaliação identificou potencial educacional e turístico para o local, mas também apontou a necessidade urgente de medidas de conservação, classificando o Geossítio Tapera como de relevância nacional.

As imagens coletadas neste trabalho incluem registros de um campo realizado pelos autores em 2018, permitindo comparações diretas com o levantamento atual. Em apenas seis anos, observou-se uma degradação significativa dos icnofósseis, com perda de detalhes cruciais — como o monte de expulsão de sedimento à frente do focinho da trilha APTA-C2, que possuía possíveis marcas de dentes (Fig. 8). Como dentes estão entre os somatofósseis mais abundantes de Crocodyliformes (Fortier & Schultz, 2009; Riff et al., 2012; De Andrade et al., 2011), o desaparecimento dessas evidências representa uma perda científica irreversível.

É imprescindível ampliar os esforços de monitoramento sistemático dos sítios fossilíferos da região de Sousa, especialmente dos locais já documentados. O mesmo processo de intemperismo que exuma os traços também é responsável por sua destruição; portanto, quanto mais regularmente forem observados, maior será o volume de informações obtidas antes de sua perda definitiva.

Em algumas situações, pode ser necessária a coleta de somatofósseis para estudos científicos, desde que haja autorização da Agência Nacional de Mineração (ANM) por meio do sistema COPAL. No entanto, na BRP a remoção de rochas com pegadas é atualmente proibida por lei, com base no Decreto-Lei nº 4.146/42 (Brasil, 1942) e em recomendação do Ministério Público Federal (Paraíba, 2009), que determinam a preservação *in situ* do patrimônio paleontológico. A remoção de grandes pegadas, que podem atingir várias

toneladas, é logisticamente complexa e de custo elevado (Brett-Surman; Holtz; Farlow, 2012). Além disso, o intemperismo contínuo pode expor novas características ao mesmo tempo em que apaga outras, fenômeno que faz parte da dinâmica natural dos processos geológicos. Assim, o foco da conservação deve ser a preservação dos dados por meio do monitoramento contínuo e da documentação detalhada.

Além de sua relevância científica, os icnofósseis da BRP têm um papel profundo na identidade cultural da população local. O Monumento Natural Vale dos Dinossauros e o Museu do Dinossauro, localizados no sítio Passagem das Pedras (Paraíba, 2002), são símbolos regionais amplamente reconhecidos. Essa conexão entre o patrimônio geológico e a cultura local remonta a tempos pré-coloniais, como demonstrado pela coexistência de pegadas de dinossauros com petróglifos indígenas descrita por Troiano et al. (2024). Hoje, essa herança se manifesta em expressões culturais visíveis por toda a cidade de Sousa: o mascote do time de futebol local, o Sousa Esporte Clube, é o “Dinossauro do Sertão” (ESPN Brasil, 2025); na entrada da cidade, erguem-se duas esculturas de braquiossauros com 11 metros de altura (Prefeitura Municipal de Sousa, 2025); e figuras de dinossauros aparecem em propagandas, fachadas de comércios e materiais publicitários locais. Há esculturas de dinossauros espalhadas em vários bairros da cidade. Segundo relato de nativos de Sousa, antigamente havia uma laje contendo uma pegada de dinossauro exposta em frente à Prefeitura, onde as pessoas costumavam sentar enquanto aguardavam audiências. Essa lembrança — ainda que não documentada em registros oficiais — reflete a integração dos fósseis ao imaginário cotidiano e ao patrimônio simbólico da cidade.

O material icnológico da BRP é de grande importância para a paleontologia, fornecendo dados valiosos para estudos evolutivos, paleoecológicos e paleoambientais, e contribuindo para a compreensão da evolução geodinâmica da bacia. Além disso, sua relevância extrapola o âmbito científico: trata-se também de um patrimônio social e cultural, cuja valorização fortalece o vínculo entre as pessoas e sua história natural — um convite à geoconservação participativa e à aproximação entre ciência e comunidade.



Figura 14. Representação artística do crocodiliformes do Tapera acompanhado por um dinossauro terópode e um saurópode. Ilustração de Heitoresco.

8. CONCLUSÕES

A análise de litofácies do icnossítio Tapera sustenta a interpretação de que os estratos da Formação Sousa representam uma planície de inundação de baixa energia com episódios de alagamento periódico. Os rastros de crocodilomorfos descritos são melhor interpretados como o resultado da locomoção de grandes crocodiliformes semiaquáticos que se deslocavam sobre substratos saturados de água, ao longo das margens de um sistema aluvial flúvio-lagunar distal e raso (Fig. 14). As impressões profundas do ventre, os rastros de arrasto abdominal e as perturbações rítmicas do sedimento causadas pelos membros/autopódios indicam uma estratégia locomotora híbrida do produtor dos rastros, associada a ambientes aquáticos rasos. A morfologia e as dimensões dos traços sugerem um crocodiliforme de grande porte, provavelmente pertencente a Mesoeucrocodylia, como Itasuchidae ou Goniopholididae, o que amplia o intervalo paleobiogeográfico conhecido desses clados no Cretáceo Inferior da América do Sul.

As comparações morfológicas com icnogêneros atribuídos a crocodiliformes sustentam afinidade com *Crocodylopodus* isp., embora associada a um produtor de rastros de porte maior que os previamente documentados.

O icnossítio oferece uma rara janela sobre comportamentos semiaquáticos em ambientes de água doce durante uma fase crucial da diversificação dos crocodiliformes. Os rastros aqui descritos representam, segundo as evidências atuais, o registro mais antigo conhecido de comportamento de arrasto abdominal em crocodiliformes em tais ambientes durante o Cretáceo Inferior. Esse achado expande o intervalo temporal e geográfico desse repertório comportamental e destaca a novidade paleobiológica dessa ocorrência dentro do registro icnológico do grupo, possivelmente representando um dos primeiros exemplos de ecologia semiaquática em água doce entre crocodiliformes, análoga à das formas modernas.

9. REFERÊNCIAS

- ALBUQUERQUE, A. S.; PINHEIRO, A. E. P.; RIBEIRO, T. B.; BERGQVIST, L. P.; PEREIRA, P. V. L. G. C. Crocodyliform diversity of the Açú Formation (Albian–Cenomanian), Potiguar Basin, Brazil: geographical distribution and palaeobiological implications. **Papers in Palaeontology**, v. 11, n. 4, p. e70027, 2025. DOI: 10.1002/spp2.70027.
- AVANZINI, M.; PIÑUELA, L.; GARCIA-RAMOS, J. C. **Preservational morphotypes of *Crocodylopodus* from the Late Jurassic of Asturias (Spain)**. In: MILAN, J.; LUCAS, S. G.; LOCKLEY, M. G.; SPIELMANN, J. A. (Eds.). *Crocodyle tracks and traces*. Albuquerque: New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin 51, p. 239-244, 2010.
- AVILLA, L. S.; FERNANDES, R.; RAMOS, D. F. B. Bite marks on a crocodylomorph from the Upper Cretaceous of Brazil: Evidence of social behavior? **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 24, n. dezembro 2004, p. 971–973, 2009. DOI: [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2004\)024\[0971:BMOACF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2004)024[0971:BMOACF]2.0.CO;2)
- BENTON, M. J.; HARPER, D. A. T. **Introduction to paleobiology and the fossil record**. Oxford: Wiley-Blackwell, 2009.
- BRASIL, Decreto-lei no 4.146, de 4 de março de 1942, Dispõe sobre a proteção dos depósitos fossilíferos. **Diário Oficial da União**: seção 1, Rio de Janeiro, RJ, ano 1942, p. 3533. 1942.
- BRETT-SURMAN, M. K.; HOLTZ, T. R.; FARLOW, J. O. (org.). **The complete dinosaur**. 2nd ed. Bloomington: Indiana University Press, 2012.
- BRIDGE, J. S. **Rivers and floodplains: forms, processes, and sedimentary record**. Oxford: Blackwell Publishing, 2003. Cap. 4, 6 e 7.
- BROMLEY, R. G. **Trace fossils: biology, taphonomy and applications**. 2. ed. Dordrecht: Springer, 1996. DOI: 10.1007/978-1-4899-2875-7
- BRONZATI, M.; MONTEFELTRO, F. C.; LANGER, M. C. A species-level supertree of Crocodyliformes. **Historical Biology**, v. 25, n. 6, p. 1–9, 2012. DOI: 10.1080/08912963.2012.662680
- BRONZATI, M.; MONTEFELTRO, F. C.; LANGER, M. C. Diversification events and the effects of mass extinctions on Crocodyliformes evolutionary history. **Royal Society Open Science**, v. 2, p. 140385, 2015. DOI: 10.1098/rsos.140385.
- BUATOIS, L. A.; MÁNGANO, M. G. (orgs.). **Ichnology: organism–substrate interactions in space and time**. Cambridge: Cambridge University Press, 2011a.
- BUATOIS, L. A.; MÁNGANO, M. G. (eds.). **The application of ichnology to palaeoenvironmental and stratigraphic analysis**. London: Geological Society of London, Special Publication, 228, 2011b.

- CAMPBELL, D. L. M.; HEWITT, L.; LEE, C.; TIMMERHUES, C. A.; SMALL, A. H. Behaviours of farmed saltwater crocodiles (*Crocodylus porosus*) housed individually or in groups. *Frontiers in Veterinary Science*, 2024. DOI: 10.3389/fvets.2024.1394198.
- CAMPOS, H. B. N. New archosaur tracksite from the Early Cretaceous of Sousa Basin, Northeastern Brazil. **Boletim Paleontologia em Destaque**: Paleodest, São Paulo, v. 20, n. 49, p. 39, jan./fev./mar. 2005.
- CAMPOS, H. B. N.; SILVA, R. C. da; MILÀN, J. Traces of a large crocodylian from the Lower Cretaceous Sousa Formation, Brazil. In: MILÀN, J.; LUCAS, S. G.; LOCKLEY, M. G.; SPIELMANN, J. A. (Eds.). **Crocodyle Tracks and Traces**. Albuquerque: New Mexico Museum of Natural History and Science, 2010. (Bulletin 51), p. 109–114.
- CAMPOS-SOTO, S.; TESSIER, B.; MOUAZÉ, D.; BENITO, M. I.; QUIJADA, I. E.; SUAREZ-GONZALEZ, P. Formation and preservation of vertebrate tracks in semi-liquid sediments: insights from tidal flats and laboratory experiments. **Sedimentology**, 2024. DOI: 10.1111/sed.13224.
- CARVALHO, I. S. Geological environments of dinosaur footprints in the intracratonic basins of northeast Brazil during the Early Cretaceous opening of the South Atlantic. **Cretaceous Research**, v. 21, n. 2–3, p. 255–267, abr. 2000.
- CARVALHO, I. S.; BORGHI, L.; LEONARDI, G. Preservation of dinosaur tracks induced by microbial mats in the Sousa Basin (Lower Cretaceous), Brazil. **Cretaceous Research**, v. 44, p. 112–121, ago. 2013. DOI: 10.1016/j.cretres.2013.04.004
- CARVALHO, I. S.; FERNANDES, A. C. S. **Ícnofósseis**. In: CARVALHO, I. S. (org.). *Paleontologia: conceitos e métodos*. 3. ed. Rio de Janeiro: Interciência, 2010. v. 1, p. 191–212.
- CARVALHO, I. S.; KELLNER, A. W. A.; RIBEIRO, L. B. S. Novos Crocodylomorpha do Jurássico Superior da Formação Aliança (Estágio Dom João), Bacia de Jatobá, NE do Brasil. **Anuário do Instituto de Geociências – UFRJ**, v. 44, n. 2, p. 1–16, 2021. DOI: 10.1016/j.jsames.2021.103256
- CARVALHO, I. de S.; GASPARINI, Z. B. de; SALGADO, L.; VASCONCELLOS, F. M. de; MARINHO, T. da S. Climate's role in the distribution of the Cretaceous terrestrial Crocodyliformes throughout Gondwana. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 297, n. 3–4, p. 252–262, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.08.003>
- CASTANERA, D.; MALAFAIA, E.; SILVA, B. C.; SANTOS, V. F.; BELVEDERE, M. New dinosaur, crocodylomorph and swim tracks from the Late Jurassic of the Lusitanian Basin: implications for ichnodiversity. **Lethaia**, v. 54, n. 2, p. 260–270, 2020. DOI: 10.1111/let.12402
- DE ANDRADE, M. B.; EDMONDS, R.; BENTON, M. J.; SCHOUTEN, R. A new Berriasian species of *Goniopholis* (Mesoeucrocodylia, Neosuchia) from England,

and a review of the genus. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 163, n. 1, p. 66–108, 2011. DOI: 10.1111/j.1096-3642.2011.00709.x.

ESPN BRASIL. **Por que o Sousa, almoz do Cruzeiro na Copa do Brasil, tem um dinossauro no escudo?** Disponível em: https://www.espn.com.br/futebol/copa-do-brasil/artigo/_/id/13267411/por-que-so-usa-almoz-cruzeiro-copa-do-brasil-tem-dinossauro-no-escudo. Acesso em: 5 out. 2025.

FALKINGHAM, P. L. **How to generate a height map with CloudCompare**. Prof. Peter L. Falkingham, 2018. Disponível em: <https://peterfalkingham.com/2017/05/08/how-to-generate-a-height-map-with-cloudcompare>.

FALKINGHAM, P. L.; MARTY, D.; RICHTER, A. (eds.). **Dinosaur tracks: the next steps**. Bloomington: Indiana University Press, 2016. (Life of the Past)

FALKINGHAM, P. L.; HAGE, J.; BÄKER, M. Mitigating the Goldilocks effect: the effects of different substrate models on track formation potential. **Royal Society Open Science**, v. 1, p. 140225, 2014. DOI: 10.1098/rsos.140225

FARLOW, J. O.; ROBINSON, N. J.; KUMAGAI, C. J.; PALADINO, F. V.; FALKINGHAM, P. L.; ELSEY, R. M.; MARTIN, A. J. Trackways of the American Crocodile (*Crocodylus acutus*) in Northwestern Costa Rica: Implications for Crocodylian Ichnology. **Ichnos**, v. 25, n. 1, p. 1–36 (2017). DOI: 10.1080/10420940.2017.1350856

FARLOW, J. O.; ELSEY, R. M. Footprints and trackways of the American alligator, Rockefeller Wildlife Refuge, Louisiana. In: MILÀN, J.; LUCAS, S. G.; SPIELMANN, J. A. (eds.), **Crocodyle Tracks and Traces**. Albuquerque: New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin 51, 2010, p. 31–39.

FERREIRA, R. V.; SILVA, R. C. DA; SIQUEIRA, L. M. P. **Geoparque Rio do Peixe – PB: proposta**. Brasília: Serviço Geológico do Brasil – CPRM, 2017.

FIGUEIREDO, K. da S. P.; XAVIER, G. M. S.; PEREIRA, D. S.; ROSA, J. S.; RIBEIRO, T. de M.; SANTOS, H. S.; DE FREITAS, F. B. V.; SOARES, R. M.; PAIVA, R. B. Magnetometric Characterization of the Rio do Peixe Basin, Brazil. **Open Access Library Journal**, v. 6, n. 4, p. 1-15, abr. 2019. DOI: 10.4236/oalib.1105362

FOSTER, J. R.; LOCKLEY, M. G. Probable crocodilian tracks and traces from the Morrison Formation (Upper Jurassic) of eastern Utah. **Ichnos**, v. 5, n. 2, p. 121–129, 1997. DOI: 10.1080/10420949709386411.

FORTIER, D. C.; SCHULTZ, C. L. A new neosuchian crocodylomorph (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Early Cretaceous of north-east Brazil. **Palaeontology**, v. 52, n. 5, p. 991–1007, 2009. DOI: 10.1111/j.1475-4983.2009.00894.x.

FRANÇOLIN, J. B. de L.; SZATMARI, P. Mecanismo de rifteamento da porção oriental da

margem norte brasileira. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 17, n. 2, p. 196–207, jun. 1987.

FREY, R. W.; WHEATCROFT, R. A. Organism-substrate relations and their impact on sedimentary petrology. **Journal of Geological Education**, v. 37, n. 4, p. 261–279, 1989. DOI: 10.5408/0022-1368-37.4.261

GALVÃO, M. J. T. G.; SRINIVASAN, V. S.; SCHUSTER, H. D. M.; REGO, J. C.; ALBUQUERQUE, J. P. T. de. **Comportamento das bacias sedimentares da região semi-árida do Nordeste brasileiro: hidrogeologia da Bacia Sedimentar do Rio do Peixe – Meta A**, relatório do estado-da-arte. Recife: CPRM; UFCG; FINEP, 2005.

GROH, S. S.; UPCHURCH, P.; DAY, J. J.; BARRETT, P. M. The biogeographic history of neosuchian crocodiles and the impact of saltwater tolerance variability. **Royal Society Open Science**, v. 10, p. 230725, 2023. DOI: 10.1098/rsos.230725.

GRIGG, G. C.; KIRSHNER, D. S. **Biology and evolution of crocodylians**. CSIRO Publishing / Cornell University Press, 2015. DOI: 10.1071/9781486300679.

IJOUIHER, Jamale (org.). **Desert Bones: the paleontology and paleoecology of Mid-Cretaceous North Africa**. Bloomington: Indiana University Press, 2022. (Life of the Past)

IUCN. Crocodiles: their ecology, management, and conservation. Gland, Suíça: IUCN, 1989. 314 p. (Special Publication of the Crocodile Specialist Group, IUCN SSC). ISBN 2-88032-987-6.

KUBO, T. Variation in Modern Crocodylian Limb Kinematics and its Effect on Trackways. In: MILÀN, J.; LUCAS, S. G.; LOCKLEY, M. G.; SPIELMANN, J. A. (Ed.). **Crocodyle Tracks and Traces**. Albuquerque: New Mexico Museum of Natural History and Science, 2010. (Bulletin 51), p. 51-53.

LALLENSACK, J. N.; LEONARDI, G.; FALKINGHAM, P. L. Glossary of tetrapod tracks: Standardized terms, taphonomic filters, and best practices for ichnological description. **Palaeontologia Electronica**, 2025. DOI: <https://doi.org/10.26879/1389>

LEARDI, J. M.; YÁÑEZ, I.; POL, D. South American crocodylomorphs (Archosauria; Crocodylomorpha): a review of the early fossil record in the continent and its relevance on understanding the origins of the clade. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 104, p. 1–20, 2020. DOI: 10.1016/j.jsames.2020.102780.

LEONARDI, G.; CASAMIQUELA, R. M.; DEMATHIEU, G. R.; HAUBOLD, H.; SARJEANT, W. A. S. **Glossary and manual of tetrapod footprint palaeoichnology**. Brasília: Ministério das Minas e Energia, Departamento Nacional da Produção Mineral, 1987.

LEONARDI, G., CARVALHO, I.S. **Iconofósseis da Bacia do Rio do Peixe, PB – o mais marcante registro de pegadas de dinossauros do Brasil**. In: Schobbenhaus, C., Campos, D.A., Queiroz, E.T., Winge, M., Berbert-Born, M.L.C. (Eds.), Sítios

geológicos e paleontológicos do Brasil. DNPM/CPRM – Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e Paleobiológicos (SIGEP), Brasília, 2002. pp. 101–111. Disponível em: <http://www.sigep.eco.br/sitio026/sitio026.htm>

LEONARDI, G.; CARVALHO, I. S.. **Dinosaur tracks from Brazil: a lost world of Gondwana**. Bloomington: Indiana University Press, 2021.

LEONARDI, G.; CARVALHO, I. S.. Walking in the Gondwanic Floodplains of Rio do Peixe Basins. In: CARVALHO, I. S.; LEONARDI, G.; et al. (org.). **Dinosaur Tracks of Mesozoic Basins in Brazil: Impact of Paleoenvironmental and Paleoclimatic Changes**. Cham: Springer Nature Switzerland, 2024. p. 179–214. DOI: 10.1007/978-3-031-56355-3_7

LIMA, M. R. de; COELHO, M. de P. C. de A. Estudo palinológico da sondagem estratigráfica de Lagoa do Forno, Bacia do Rio do Peixe, Cretáceo do Nordeste do Brasil. **Boletim do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo. Série Científica**, São Paulo, v. 18, p. 67–83, 1987. IIMA

LOCKLEY, M. G. **Tracking dinosaurs: a new look at an ancient world**. Cambridge: Cambridge University Press, 1991. Cap. 2, 10 e 12.

LOCKLEY, M. G.; FOSTER, J. R. Crocodylomorph trackways from the Jurassic to Early Cretaceous of North America and Europe: implications for ichnotaxonomy. **Historical Biology**, v. 16, n. 1, p. 1–19, 2004. DOI: 10.1080/10420940490428832

LOCKLEY, M. G.; LUCAS, S. G.; MILÀN, J.; HARRIS, J. D.; AVANZINI, M.; FOSTER, J. R.; SPIELMANN, J. A. On the fossil record of crocodylian tracks and traces: an overview. In: MILÀN, J. et al. (Ed.). **Crocodyle Tracks and Traces**. Albuquerque: New Mexico Museum of Natural History and Science, 2010. (Bulletin 51), p. 1–13.

LOCKLEY, M. G.; HUNT, A. P. **Crocodylian and other semi-aquatic tracks**. In: LOCKLEY, M. G.; HUNT, A. P. (eds.). **Dinosaur tracks and other fossil footprints of the western United States**. New York: Columbia University Press, 1995. Cap. 6, p. 135–150.

LOCKLEY, M.; MEYER, C. A. Crocodylomorph trackways from the Jurassic to Early Cretaceous of North America and Europe: implications for ichnotaxonomy. **Ichnos**, v. 11, n. 1–2, p. 1–10, 2004. DOI: 10.1080/10420940490428832.

LOURENÇO, M. C. de M. **Evolução tectono-estratigráfica da Bacia do Rio do Peixe, NE do Brasil**: porção NW do semi-gráben de Sousa. 2020. 91f. Dissertação (Mestrado em Geodinâmica e Geofísica) - Centro de Ciências Exatas e da Terra, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, 2020.

LUCAS, S. G.; HUNT, A. P.; KLEIN, H. (eds.). **Ichnology: tetrapod tracks and trackways**. Albuquerque: New Mexico Museum of Natural History and Science, 2018. (Bulletin, 79).

MINTER, N. J.; BUATOIS, L. A.; MÁNGANO, M. G. The conceptual and methodological

- tools of ichnology. In: BUATOIS, L. A.; MÁNGANO, M. G. (eds.). **Trace fossils as indicators of sedimentary environments**. Dordrecht: Springer, 2016. p. 1–26. DOI: 10.1007/978-94-017-9600-2_1
- MANES, M. I. L. de; SILVA, R. C. da; SCHEFFLER, S. M. Dinosaurs and rivers on the edge of a desert: a first recognition of fluvial deposits associated to the Botucatu Formation (Jurassic/Cretaceous), Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 110, p. 103339, 2021. DOI: 10.1016/j.jsames.2021.103339
- MARCHETTI, L.; BELVEDERE, M.; VOIGT, S.; KLEIN, H.; CASTANERA, D.; DÍAZ-MARTÍNEZ, I.; MARTY, D.; XING, L.; FEOLA, S.; MELCHOR, R. N.; FARLOW, J. O. Defining the morphological quality of fossil footprints: problems and principles of preservation in tetrapod ichnology with examples from the Palaeozoic to the present. **Earth-Science Reviews**, v. 193, p. 109–145, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2019.04.008>
- MARKWICK, P. J. Fossil crocodylians as indicators of Late Cretaceous and Cenozoic climates: implications for using palaeontological data in reconstructing palaeoclimate. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 137, n. 3–4, p. 205–271, 1998. DOI: 10.1016/s0031-0182(97)00108-9
- MANNION, P. D. et al. Climate constrains the evolutionary history and biodiversity of crocodylians. **Nature Communications**, v. 6, p. 8438, 2015. DOI: 10.1038/ncomms9438.
- MCILROY, Duncan (ed.). **The Application of Ichnology to Palaeoenvironmental and Stratigraphic Analysis**. London: Geological Society of London, 2004. (Geological Society, London, Special Publications, v. 228). DOI: 10.1144/GSL.SP.2004.228.01.01.
- MIALL, A. D. **The facies and architecture of fluvial systems; Sequence stratigraphy**. In: MIAL, Andrew D. *Fluvial depositional systems*. Cham: Springer, 2014. Cap. 2 e 6.
- MIALL, A. D. **The geology of fluvial deposits: sedimentary facies, basin analysis, and petroleum geology**. Berlin: Springer-Verlag, 2006. p. 133–135.
- MILÀN, J.. Variations in the morphology of Emu (*Dromaius novaehollandiae*) tracks reflecting differences in walking pattern and substrate consistency: ichnotaxonomic implications. **Palaeontology**, v. 49, n. 2, p. 405–420, mar. 2006. DOI: 10.1111/j.1475-4983.2006.00543.x.
- MILÀN, J. et al. (Ed.). **Crocodyle Tracks and Traces**. Albuquerque: New Mexico Museum of Natural History and Science, 2010. (Bulletin 51), p. 15–27.
- MILÀN, J.; BROMLEY, R. G. The impact of sediment consistency on track and undertrack morphology: experiments with emu tracks in layered cement. **Ichnos**, v. 15, n. 1, p. 19–27, jan. 2007. DOI: 10.1080/10420940600864712
- MILÀN, J.; HEDEGAARD, R. Modern crocodylian tracks and traces. In: MILÀN, J. et al. (Ed.). **Crocodyle Tracks and Traces**. Albuquerque: New Mexico Museum of

- Natural History and Science, 2010. (Bulletin 51), p. 15–27.
- MILLER, W., III (ed.). **Trace fossils: concepts, problems, prospects**. 1. ed. Amsterdam: Elsevier, 2007.
- MUNSELL COLOR COMPANY. Munsell soil color charts. Grand Rapids: Munsell Color, 2009.
- NICHOLS, Gary. **Sedimentology and stratigraphy**. 2. ed. Oxford: Wiley-Blackwell, 2009. Cap. 4 e 9.
- OLIVEIRA, C. E. M.; SANTUCCI, R. M.; ANDRADE, M. B.; FULFARO, V. J.; BASÍLIO, J. A. F.; BENTON, M. J. Crocodylomorph eggs and eggshells from the Adamantina Formation (Bauru Group), Upper Cretaceous of Brazil. **Palaeontology**, Hoboken, v. 54, n. 2, p. 309–321, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2010.01028.x>
- OLIVEIRA, F. A. de. **Coprólitos da Formação Adamantina, Cretáceo Superior do Grupo Bauru, Estado de São Paulo, Brasil**. 2020. 209 f. Tese (Doutorado em Geologia) – Instituto de Geociências, Universidade de Brasília, Brasília, 2020.
- OLIVEIRA, L S. **Caracterização de falhas utilizando dados de afloramento e sísmica de reflexão 3D, Bacia Rio do Peixe - Brasil**. 2023. 121f. Tese (Doutorado em Geodinâmica e Geofísica) - Centro de Ciências Exatas e da Terra, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, 2023.
- O’CONNOR, P. M.; SERTICH, J. J. W.; STEVENS, N. J.; ROBERTS, E. M.; GOTTFRIED, M. D.; HIERONYMUS, T. L.; JINNAH, Z. A.; RIDGELY, R.; NGASALA, S. E.; TEMBA, J. The evolution of mammal-like crocodyliforms in the Cretaceous Period of Gondwana. **Nature**, v. 466, n. 7307, p. 748–751, 2010. DOI: 10.1038/nature09061
- PARAÍBA. Decreto n.º 23.832, de 27 de dezembro de 2002. Dispõe sobre a criação do Monumento Natural Vale dos Dinossauros. **Diário Oficial do Estado da Paraíba**: João Pessoa, 27 dez. 2002.
- PELECH, A. S. Classificações geomorfológicas de rios: uma breve discussão teórica. **William Morris Davis – Revista de Geomorfologia**, v. 2, n. 2, p. 1–27, 15 dez. 2021. DOI: <https://doi.org/10.48025/ISSN2675-6900.v2n2.2021.170>
- PINHEIRO, A. E. P.; FIGUEIREDO, R. G.; RIFF, D. **Diversidade, evolução e biogeografia dos *Crocodylomorpha* da América do Sul e África durante o Mesozóico**. In: GALLO, V.; BRITO, P. M.; SILVA, H. M. A.; FIGUEIREDO, F. J. (Orgs.). *Paleontologia: cenários de vida*. Rio de Janeiro: Interciência, 2012. p. 243–278.
- PREFEITURA MUNICIPAL DE SOUSA. Portal oficial do município de Sousa – **Estátuas de dinossauros na entrada da cidade**. Disponível em: <https://www.sousa.pb.gov.br/p.php?id=2000>. Acesso em: 5 out. 2025.
- PROTHERO, D. R. **Bringing fossils to life: an introduction to paleobiology**. 2. ed. Boston:

McGraw-Hill, 2004.

- RAPOZO, B. F.; CÓRDOBA, V. C.; ANTUNES, A. F. Tectono-stratigraphic evolution of a cretaceous intracontinental rift: example from Rio do Peixe Basin, north-eastern Brazil. **Marine and Petroleum Geology**, v. 126, abr. 2021.
- READING, H. G. **Sedimentary environments: processes, facies and stratigraphy**. 3. ed. Oxford: Blackwell Science, 1996. p. 10–18.
- RIBEIRO, C. M. M.; CARVALHO, I. de S.; NAVA, W. R. **Ovos de crocodilomorfos da Formação Araçatuba (Bacia Bauru, Cretáceo Superior), Brasil**. In: GALLO, V.; BRITO, P. M.; SILVA, H. M. A.; FIGUEIREDO, F. J. (orgs.). *Paleontologia de Vertebrados: Grandes Temas e Contribuições Científicas*. Rio de Janeiro: CPRM, 2009. p. 285–292. ISBN: 85-7193-133-X.
- RIFF, D.; SOUZA, R. G. de; CIDADE, G. M.; MARTINELLI, A. G.; SOUZA-FILHO, J. P. de. Crocodilomorfos: a maior diversidade de répteis fósseis do Brasil. *Terræ*, Campinas, v. 9, n. 1-2, p. 12–40, 2012. Disponível em: <<http://www.ige.unicamp.br/terrae/>>. Acesso em: [data de acesso].
- RISTEVSKI, J. Crocodilia morphology. In: VONK, J.; SHACKELFORD, T. K. (eds.). *Encyclopedia of animal cognition and behavior*. Cham: Springer Nature Switzerland, 2019. DOI: 10.1007/978-3-319-47829-6_955-2
- SANTOS, E. J. dos; FERREIRA, C. A.; SILVA, J. M. F. JR (org.). **Geologia e Recursos Minerais do Estado da Paraíba**: texto explicativo dos mapas geológicos e de recursos minerais do estado da Paraíba. Recife: Programa Levantamentos Geológicos Básicos Do Brasil, 2002.
- SANTOS, M. de F. C. F. dos; SANTOS, C. L. de A. Alguns parâmetros relativos às pegadas de dinossauros em Várzea dos Ramos, município de Sousa, Paraíba. In: *Anais do Congresso Brasileiro de Paleontologia*, 11., 1989, Curitiba. Curitiba: Sociedade Brasileira de Paleontologia, 1989. p. 373–376.
- SANTOS, W. F. S.; CARVALHO, I. de S.; BRILHA, J.; LEONARDI, G. Inventory and assessment of palaeontological sites in the Sousa Basin (Paraíba, Brazil): preliminary study to evaluate the potential of the area to become a geopark. **Geoheritage**, v. 8, n. 4, p. 315–332, nov. 2016. DOI: 10.1007/s12371-015-0165-9.
- SAVRDA, C. E. **Taphonomy of trace fossils**. In: MILLER, W., III (ed.). *Trace fossils: concepts, problems, prospects*. Amsterdam: Elsevier, 2007. p. 92–109.
- SEDORKO, D.; FRANCISCHINI, H. (orgs.). **Knologia: interações entre organismos e substratos**. Curitiba: Editora CRV, 2020.
- SEILACHER, A. **Trace fossil analysis**. Berlin: Springer, 2007.
- SERENO, P. C.; LARSSON, H. C. E. Cretaceous crocodyliforms from the Sahara. **ZooKeys**, n. 28, p. 1–143, 2009. DOI: <https://doi.org/10.3897/zookeys.28.325>

- SERENO, P. C.; LARSSON, H. C.; SIDOR, C. A.; GADO, B. The giant crocodyliform *Sarcosuchus* from the Cretaceous of Africa. **Science**, v. 294, n. 5546, p. 1516–1519, 2001. DOI: 10.1126/science.1066521
- SILVA, A. N. da. **Arquitetura, litofácies e evolução tectono-estratigráfica da Bacia do Rio do Peixe, Nordeste do Brasil**. 2009. 128 f. Dissertação (Mestrado em Geodinâmica e Geofísica) - Centro de Ciências Exatas e da Terra, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, 2009.
- SILVA, J. G. F. da. **Análise estratigráfica de subsuperfície do Devoniano da Bacia do Rio do Peixe, Nordeste do Brasil**. 2014. 175 f. Dissertação (Mestrado em Geodinâmica e Geofísica) – Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, 2014.
- SIQUEIRA, L. M. P.; REIS, M. A. F.; HAUCH, A. C. G.; SILVA, C. A.; CHAVES, F. B.; YAMAMOTO, I. T.; ARAUJO, J. P.; ANDRADE, J. A. F. G.; FILGUEIRA, J. B. M.; TRINDADE, M. H. P. A.; MACHADO, R. R.; SANTUCCI, R. M. Sítios paleontológicos das bacias do Rio do Peixe: georreferenciamento, diagnóstico de vulnerabilidade e medidas de proteção. **Anuário do Instituto de Geociências** – UFRJ, Rio de Janeiro, v. 34, n. 1, p. 9–21, jan. 2011. DOI: 10.11137/2011_1_9-21
- SOUZA, R. G.; FIGUEIREDO, R. G.; AZEVEDO, S. A.; RIFF, D.; KELLNER, A. W. A. **Systematic revision of *Sarcosuchus hartti* (Crocodyliformes) from the Recôncavo Basin (Early Cretaceous) of Bahia, north-eastern Brazil**. *Zoological Journal of the Linnean Society*, v. 188, n. 2, p. 552–578, 2020.
- SOUSA, A.; CARVALHO, I. S.; FERREIRA, E. Non-marine ostracod biostratigraphy of Cretaceous rift lake deposits (Sousa Basin, Brazil): paleogeographical implications and correlation with Gondwanic basins. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 96, art. 102345, 2019. DOI: 10.1016/j.jsames.2019.102345
- SRIVASTAVA, N. K.; CARVALHO, I. S.. Bacia Rio do Peixe (Paraíba). In: Congresso Brasileiro de Geologia, 41., 2002, João Pessoa. **Guia de Excursão**. João Pessoa: Sociedade Brasileira de Geologia, Núcleo Nordeste, 2002. v. 1, p. 1–25.
- STEEL, R. **Crocodylia**. In: KUHN, O. (Ed.). *Handbuch der Paläoherpetologie*, Teil 16. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1973.
- STUBBS, T. L.; PIERCE, S. E.; ELSLER, A.; ANDERSON, P. S. L.; RAYFIELD, E. J.; BENTON, M. J. Ecological opportunity and the rise and fall of crocodylomorph evolutionary innovation. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 288, n. 1945, p. 20210069, 2021. DOI: 10.1098/rspb.2021.0069
- TENNANT, J. P.; MANNION, P. D.; UPCHURCH, P. Environmental drivers of crocodyliform extinction across the Jurassic/Cretaceous transition. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 283, n. 1836, 2016. DOI: 10.1098/rspb.2016.0986.

- THULBORN, T. **Dinosaur tracks**. London: Chapman and Hall, 1990.
- TROIANO, L. P.; SANTOS, H. B. dos; AURELIANO, T.; GHILARDI, A. M. A remarkable assemblage of petroglyphs and dinosaur footprints in Northeast Brazil. **Scientific Reports**, v. 14, n. 6528, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-024-65015-0>
- TURNER, A. H. Crocodyliform biogeography during the Cretaceous: evidence of Gondwanan vicariance from biogeographical analysis. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 271, n. 1554, p. 2003–2009, 2004. DOI: 10.1098/rspb.2004.2840.
- VASCONCELLOS, F. M.; MORATO, L.; MARINHO, T. S.; CARVALHO, I. de S. Occurrence of gastroliths in *Baurusuchus* (Baurusuchidae, Mesoeucrocodylia) from Adamantina Formation, Bauru Basin. **Nature Precedings**, poster, 2008. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/npre.2008.1950.1>
- VIANA, M. S. S.; LIMA, M. FO.; CARVALHO, I. S.. Borborema megatracksite: uma base para correlação dos arenitos inferiores das bacias interiores do Nordeste do Brasil. In: Simpósio de Geologia do Nordeste, 15., 1993. Natal. Resumo. Natal: **Sociedade Brasileira de Geologia, Núcleo Nordeste, Boletim 13**, 1993.
- VILA, B.; CASTANERA, D.; MARMI, J.; CANUDO, J. I.; GALOBART, À. Crocodile swim tracks from the latest Cretaceous of Europe. **Lethaia**, v. 48, n. 2, p. 256–266, 2015. DOI: 10.1111/let.12103
- WILBERG, E. W.; TURNER, A. H.; BROCHU, C. A. Evolutionary structure and timing of major habitat shifts in Crocodylomorpha. **Scientific Reports**, v. 9, n. 1, p. 514, 2019. DOI: 10.1038/s41598-018-36795-1.