

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS



**SOBRE A PRESENÇA DO ICNOGÊNERO
PROCOLOPHONICHNIUM NO TRIÁSSICO SUPERIOR, RIO
GRANDE DO SUL, BRASIL**

MURILO ANDRADE SILVA

ORIENTADORA – Profa. Dra. Ana Maria Ribeiro

COORIENTADOR – Prof. Dr. Heitor Roberto Dias Francischini

Porto Alegre, 2023

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS

**SOBRE A PRESENÇA DO ICNOGÊNERO
PROCOLOPHONICHNIUM NO TRIÁSSICO SUPERIOR, RIO
GRANDE DO SUL, BRASIL**

MURILO ANDRADE SILVA

ORIENTADORA – Profa. Dra. Ana Maria Ribeiro

COORIENTADOR – Prof. Dr. Heitor Roberto Dias Francischini

BANCA EXAMINADORA:

Profa. Dra. Marina Bento Soares – Museu Nacional/Universidade Federal do Rio de Janeiro

Prof. Dr. Paolo Citton – Universidad Nacional de Río Negro

Dr. Rafael Costa da Silva – Serviço Geológico do Brasil

Dissertação de Mestrado apresentada como
requisito parcial para a obtenção de Título de
Mestre em Geociências.

Porto Alegre, 2023



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

Reitor: Carlos André Bulhões Mendes

Vice-Reitora: Patricia Pranke

INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS

Diretor: Nelson Luiz Sambaqui Gruber

Vice-Diretor: Tatiana Silva da Silva

CIP - Catalogação na Publicação

Silva, Murilo Andrade
Sobre a presença do icnogênero Procolophonichnium
no Triássico Superior, Rio Grande do Sul, Brasil /
Murilo Andrade Silva. -- 2023.
94 f.
Orientadora: Ana Maria Ribeiro.

Coorientador: Heitor Roberto Dias Francischini.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal do
Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências, Programa
de Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre, BR-RS,
2023.

1. Icnologia. 2. Pegadas de tetrápodes. 3. Contexto
ambiental. 4. Icnofósseis. I. Ribeiro, Ana Maria,
orient. II. Francischini, Heitor Roberto Dias,
coorient. III. Título.

Elaborada pelo Sistema de Geração Automática de Ficha Catalográfica da UFRGS com os
dados fornecidos pelo(a) autor(a).

Universidade Federal do Rio Grande do Sul - Campus do Vale Av. Bento Gonçalves, 9500 -
Porto Alegre - RS - Brasil CEP: 91501-970 / Caixa Postal: 15001.

Fone: +55 51 3308-6329 Fax: +55 51 3308-6337

E-mail: bibgeo@ufrgs.br



AGRADECIMENTOS

Primeiramente gostaria de agradecer à Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS) e ao Programa de Pós-Graduação em Geociências (PPGGeo) pela oportunidade de obter um ensino excelência, público, gratuito e de qualidade.

Ao Museu de Ciências Naturais da Secretaria Estadual do Meio Ambiente e Infraestrutura do Rio Grande do Sul (MCN/SEMA-RS), pelo acesso ao material aqui estudado e pelo espaço físico utilizado durante o mestrado.

À minha orientadora, Dra. Ana Maria Ribeiro, por me acolher como orientando, mesmo que o meu projeto era de uma temática diferente do que ela está acostumada a trabalhar, agradeço também pelos ensinamentos, pela paciência e compreensão.

Ao meu coorientador, Dr. Heitor Francischini, por me apresentar o mundo da icnologia, especialmente as pesquisas sobre pegadas. Muito obrigado por sugerir este projeto, pelas discussões construtivas, pelas bibliografias, pelo aprendizado, e por sua paciência e compreensão.

Ao Prof. Dr. Rodrigo Scalise Horodisky, da UNISINOS, por permitir o acesso e estudo dos materiais sob seus cuidados.

À minha família, meu pai Carlos Alberto Silva, minha mãe Rosilda Andrade Silva e meu irmão Vinícius Andrade Silva, por estarem sempre me apoiando durante toda a minha jornada.

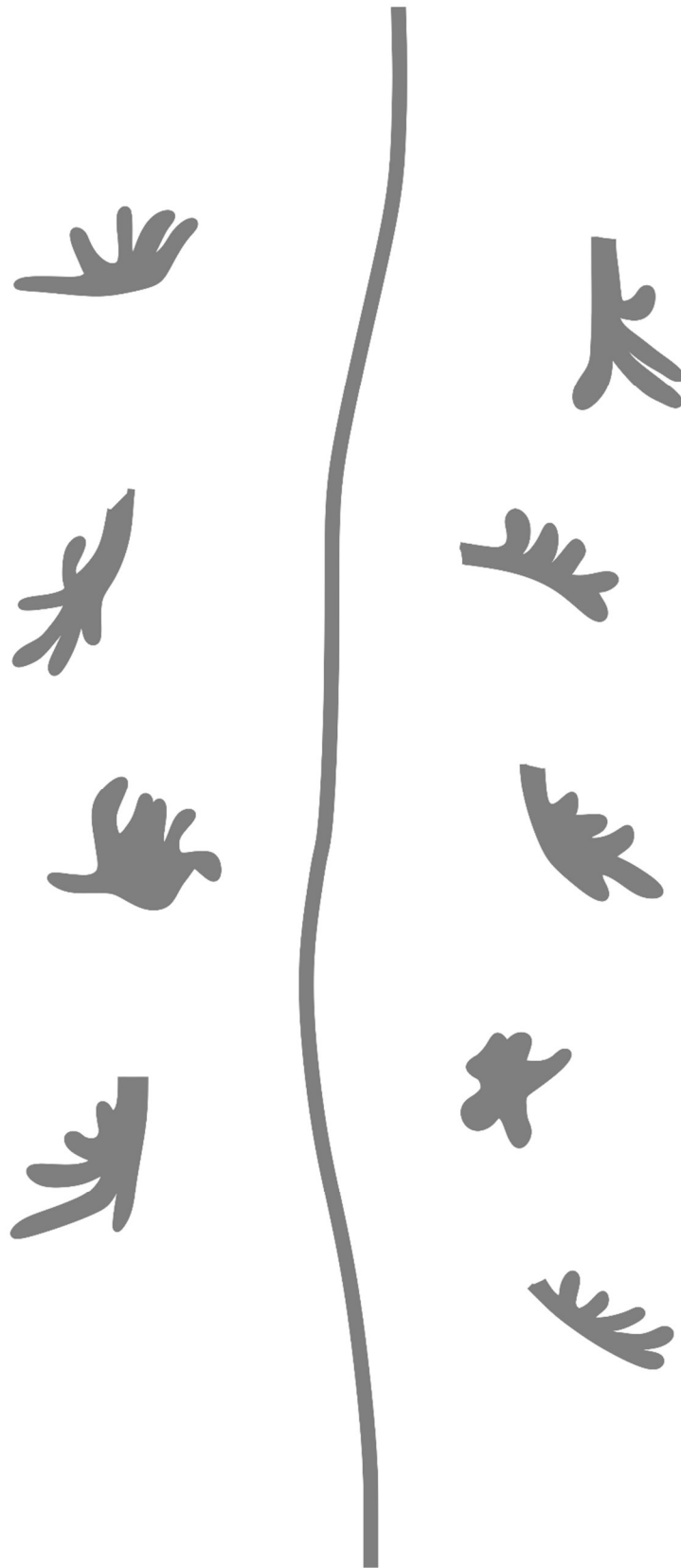
Aos meus amigos que o mestrado me apresentou, Denner Deiques Cardoso, Lucca Santos Cunha, Silvio Marques e Thândara Jacob, que mesmo distantes estávamos muito próximos ajudando uns aos outros com suas dificuldades.

Aos meus amigos da FURB, Franciele Alves, Gabriel Rosa, Guilherme Buzzi, Joana Alves, Lauryn Kalk, Luiz Althoff, Náthali Bononomi e Theodora Thomazelli, que tanto me apoiaram durante a jornada da graduação e mestrado.

Ao meu amigo Esteban Diego Koch, pela sua amizade e especialmente por ter produzido o mapa utilizado no artigo.

Ao meu amigo Gustavo Henrique Pereira Gonçalves, pela sua amizade e discussões sobre o meu artigo e minha dissertação, mesmo que a temática não era de sua área.





“Convém não deixar despercebida circunstância alguma, por mais insignificante que possa parecer.”

Fritz Müller



RESUMO

Esta dissertação de mestrado, organizada na forma de artigo científico, apresenta uma redescrição de pegadas de tetrápodes, provenientes da base da Sequência Candelária (correspondente à Zona de Associação de *Hyperodapedon*) da Supersequência Santa Maria, Triássico Superior do Rio Grande do Sul, Brasil. Os materiais descritos no presente trabalho consistem em dez lajes com pegadas e pistas que, em alguns casos, ocorrem em ambos os lados da amostra. Essas amostras foram inicialmente descritas como pertencentes a icnoespécie *Dicynodontipus protherioides*. Os resultados aqui obtidos, no entanto, sugerem que as características morfológicas destes materiais não correspondem ao icnogênero *Dicynodontipus*, mas sim a *Procolophonichnium*. Dentre estas características, estão: comprimento dos dígitos aumentando no sentido I-III; dígitos I e V deslocados lateralmente; e sola/palma apresentando margem proximal côncava. Os prováveis produtores das pegadas de ambos os icnogêneros são terápsidos (provavelmente cinodontes), organismos abundantes no registro fóssilífero da Zona de Associação de *Hyperodapedon*. O contexto ambiental de quando as pegadas foram produzidas representava um ambiente flúvio-lacustre, com rios e lagos efêmeros. A alta umidade mantinha o substrato dentro das categorias *softground* e *firmground*. Com esse tipo de substrato, os organismos afundavam e/ou escorregavam levemente, produzindo pegadas com um alto componente extramorfológico, apresentando, muitas vezes, morfologias semelhantes a *Rhynchosauroides*.

Palavras-chave: *Procolophonichnium*; Triássico Superior; cinodontes; contexto ambiental.



ABSTRACT

This Master's thesis is organized as a scientific paper and presents a redescription of tetrapod footprints from the base of Candelária Sequence (corresponds to *Hyperodapedon* Assemblage Zone) from Santa Maria Supersequence, Late Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. The materials described in this manuscript consist of ten slabs with footprints and trackways, which in some cases occur on both sides of the sample. These specimens were initially described as belonging to the ichnospecie *Dicynodontipus protherioides*. The results obtained here, however, suggest that the morphological characteristics of these materials do not correspond to the ichnogenus *Dicynodontipus*, but to *Procolophonichnium*. Among these characteristics are: digit length increasing in the I-III direction; digits I and V laterally displaced; and sole/palm presenting concave proximal margin. The likely trackmakers of the footprints of both ichnogenera are therapsids (probably cynodonts), organisms that have fossil records in the *Hyperodapedon* Assemblage Zone. The environmental context when the footprints were produced represented a river delta with ephemeral lakes. High humidity kept the substrate within the softground and firmground categories. With this type of substrate, the organisms sank and/or slipped slightly, producing footprints with a high extramorphological component, often presenting morphologies like *Rhynchosauroides*.

Keywords: *Procolophonichnium*; Late Triassic; cynodonts; environment context.



LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Cronoestratigrafia, litoestratigrafia, bioestratigrafia de tetrápodes e sequência estratigráfica das unidades do Triássico do sul do Brasil. Adaptado de Francischini et al. (2018a); Schultz et al. (2020).....11
- Figura 2. A)** Mapa do estado do Rio Grande do Sul com a localização do afloramento Predebon, no município de São João do Polêsine. **B)** Afloramento Predebon, Carniano, Sequência Candelária. O círculo azul indica o local onde os fósseis foram encontrados. **C)** Seção estratigráfica do afloramento Predebon (adaptado de Silva et al., 2008b).....13
- Figura 3.** Padrão osteológico dos membros de tetrápodes. Modificado de Kardong (2016); e adaptado de Francischini (2021).....16
- Figura 4.** Exemplo de nomeação dos dígitos em pegada proveniente do afloramento Predebon.....16
- Figura 5.** Características funcionais e estruturais das pegadas: axonia, dactilia e gradia. Números romanos indicam a topologia dos dígitos. **A)** Pegada entaxônica. **B)** Pegada mesaxônica. **C)** Pegada paraxônica. **D)** Pegada ectaxônica. **E)** Pegada monodáctila. **F)** Pegada didáctila. **G)** Pegada tridáctila. **H)** Pegada tetradáctila. **I)** Pegada pentadáctila. **J)** Pegada unguígrada. **K)** Pegada digitígrada. **L)** Pegada plantígrada. Adaptado de Leonardi, 1987.....17
- Figura 6.** Mapa paleogeográfico do Triássico Superior (237Ma) apresentando as localidades de ocorrência do icnogênero *Procolophonichnium*: **1.** Estados Unidos (Formação Passaic, Membro Wupatki), **2.** França (Vale Saône-Rhône), **3.** Itália (Conglomerado Richthofen, Calcário Recoaro, Conglomerado Voltago, Formação Giovo, Formação Quarziti del Monte Serra), **4.** Holanda (Calcário Winterswijk), **5.** Alemanha (Muschelkalk, Bacia Germânica, Buntsandstein), **6.** Polônia (Labyrinthodontidae Beds), **7.** África do Sul (Formação Balfour), **8.** Antártida (Helliwell Wills). (Mapa adaptado de Scotese, 2002).....21



LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Icnogêneros e suas respectivas icnoespécies que atualmente são atribuídos a cinodontes e mamíferos, com registro para o Triássico (Klein & Lucas 2021).....	8
Tabela 2. Táxons da Sequência Candelária (Schultz et al., 2020).....	12



SUMÁRIO

Sobre a Estrutura desta Dissertação.....	6
PARTE I:	
1. INTRODUÇÃO.....	7
2. OBJETIVOS.....	9
2.1 Geral.....	9
2.2 Específicos.....	9
3. CONTEXTUALIZAÇÃO DO CAMPO DE ESTUDO.....	10
3.1 Contexto geológico.....	10
3.2 Fauna da Sequência Candelária.....	11
3.3 As pegadas do sítio Predebon.....	13
4. ESTADO DA ARTE DO TEMA DA PESQUISA.....	15
4.1 Componentes de uma pegada.....	15
4.1.1 Anatomia.....	15
4.1.2 Substrato.....	18
4.1.3 Comportamento.....	19
4.1.4 Icnotafonomia.....	19
4.2 Sobre o icnogênero <i>Procolophonichnium</i>	20
5. ANÁLISE INTEGRADORA.....	23
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	24
PARTE II:	
7. ARTIGO.....	32
7.1. Supplementary material.....	70
PARTE III:	
8. PERSPECTIVAS FUTURAS.....	88
PARTE IV:	
9. ANEXOS.....	89



Sobre a estrutura desta Dissertação

Esta Dissertação de Mestrado está estruturada em torno de um artigo a ser publicado em periódico científico indexado, conforme a *Norma 103 – Submissão de teses e dissertações na forma de artigos do PPGGeo-UFRGS* e, conseqüentemente, sua organização compreende as seguintes partes principais:

- I. Introdução sobre o tema e descrição do objeto da pesquisa de Mestrado, onde estão sumarizados os objetivos e o estado-da-arte sobre o tema de pesquisa, seguidos de uma discussão integradora contendo os principais resultados e interpretações deles derivados.
- II. Artigo submetido em um periódico com corpo editorial permanente e revisores independentes, escrito pelo autor durante o desenvolvimento de seu Mestrado, conforme os itens 1.1 e 1.2 da norma 118, disponível na página do PPGGEO/UFRGS.
- III. Perspectivas, abordando sucintamente análises a serem feitas sobre as pegadas do icnogênero *Rhynchosauroides*, encontradas no afloramento Predebon, e que não foram estudadas nessa pesquisa.
- IV. Anexos, compreendendo: resumo publicado em evento, relacionados ao tema central da dissertação, bem como documentação pertinente de natureza gráfica (figuras) e fotográfica que, por sua dimensão e/ou natureza não puderam ser incluídas no artigo.



PARTE I

1. INTRODUÇÃO

O estudo das pegadas de tetrápodes pode fornecer informações sobre quem as produziu (Wilson & Carrano, 1999), a respectiva anatomia desse organismo (Carpenter, 1992), suas características durante a locomoção (Avanzini *et al.*, 2011), adaptações funcionais (Baird, 1980) e comportamentos (Lockley *et al.*, 2016) de animais extintos. Estudar esses traços auxilia em uma melhor compreensão das informações sobre o corpo de um tetrápode fóssil (Citton *et al.*, 2018).

O trabalho, cujo objeto de estudo são as pegadas fósseis, envolve a análise e descrição de diversos elementos quantitativos e qualitativos. Os elementos quantitativos são, por exemplo, comprimento, largura, profundidade (estes sendo tanto da pegada, quanto dos dígitos), divaricação dos dígitos, medidas de meio-passo, passo oblíquo e passo duplo (Leonardi, 1987). Já os elementos qualitativos seriam: axonia, dactilia, gradia, forma da sola/palma, fórmula falangeal, presença/ausência de garras, traços de arraste de cauda e direção da pista (Leonardi, 1987).

Pegadas de tetrápodes do Triássico são estudadas desde o século XIX na Alemanha (Kaup, 1835), com a primeira utilização da nomenclatura binominal para as icnoespécies *Chirotherium barthii* e *C. sickleri*. Existem diversos trabalhos sobre pegadas de tetrápodes do Triássico (veja Klein & Lucas, 2021), abrangendo os mais diversos grupos que habitaram a Terra nesse período. Dentro do grupo dos Synapsida, encontra-se o clado Cynodontia, que inclui os mamíferos e os animais mais próximos a eles que aos Theriocephalia e são os representantes tardios da linhagem (Ribeiro & Abdala, 2011). Por serem um dos grupos mais diversos do Triássico (Klein & Lucas, 2021), o registro de pegadas desse grupo também é amplo. Ao longo do Triássico há o registro de três icnogêneros e oito icnoespécies de pegadas, atribuídas a cinodontes e mamíferos (Tabela 1).



Tabela 1. Icnogêneros e suas respectivas icnoespécies que atualmente são atribuídos a cinodontes e mamíferos, com registro para o Triássico. Fonte: Klein & Lucas (2021).

Icnogênero	Icnoespécies
<i>Dicynodontipus</i>	<i>D. geinitzi</i>
<i>Procolophonichnium</i>	<i>P. nopscai</i>
	<i>P. haarmuehlensis</i>
	<i>P. nectouxi</i>
	<i>P. lockleyi</i>
<i>Brasilichnium</i>	<i>B. elusivum</i>

Entretanto, os estudos sobre pegadas de tetrápodes do Triássico brasileiro é algo recente (Cargnin *et al.*, 2001; Costa *et al.*, 2003a, b; Silva *et al.*, 2008a, b, c; Francischini *et al.*, 2018b) e escasso. Os icnogêneros conhecidos para o Triássico brasileiro são *Dicynodontipus* (Silva *et al.*, 2008a, Francischini *et al.*, 2018b), atribuídos à sinápsidos terapsídeos (Marchetti *et al.*, 2019c), *Rhynchosauroides* (Silva *et al.*, 2008b), atribuídos a lepidossauromorfos e/ou arcossauromorfos (Avanzini & Renesto, 2002), e *Grallator* (Silva *et al.*, 2008c), atribuídos a pequenos dinossauros terópodes (Klein & Lucas, 2021).

Algumas pegadas, inicialmente atribuídas a outros icnogêneros, foram reatribuídas a *Procolophonichnium* após estudos mais detalhados, como *Circapalmichnus*, *Dicynodontipus*, *Phenacopus*, *Procolophonipus*, *Procolophon* e *Rhynchosauroides*, devido a interpretações errôneas, pois apresentam uma forma geral mais semelhante à *Procolophonichnium*, do que com a identificação inicial (Klein *et al.*, 2015; Klein & Lucas, 2021). Porém, em revisões mais recentes (Klein *et al.*, 2015; Klein & Lucas, 2021), algumas pegadas foram atribuídas a outros icnogêneros de forma tentativa e interrogante, devido em algum casos, à má preservação e falta de acesso a todos os materiais revisados. Dentre essas pegadas estão as atribuídas por Silva *et al.* (2008a) ao icnogênero *Dicynodontipus*, fazendo-se necessária então, uma reavaliação para uma segura classificação taxonômica, identidade do produtor e o contexto paleoambiental.



2. OBJETIVOS

2.1. Geral

Essa dissertação tem como objetivo principal realizar uma revisão abrangente das pegadas atribuídas ao icnogênero *Dicynodontipus*, encontradas no afloramento Predebon (base da Sequência Candelária da Supersequência Santa Maria), no município de São João do Polêsine, estado do Rio Grande do Sul.

2.2. Específicos

- a) Realizar uma revisão icnotaxônomica do material com base em comparações com materiais descritos na bibliografia e em métodos clássicos para pegadas de tetrápodes do Triássico;
- b) Identificar o possível produtor em nível menos inclusivo quanto possível;
- c) Discutir sobre o modo preservacional das pegadas que ocorrem em epi- e hiporrelevo;
- d) Discutir sobre as condições do substrato, baseado no contexto paleoambiental, quando as pegadas foram produzidas.



3. CONTEXTUALIZAÇÃO DO CAMPO DE ESTUDO

3.1 Contexto geológico

As lajes aqui analisadas são provenientes da sequência sedimentar de segunda ordem e de idade triássica encontradas na região central do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Os estudos mais detalhados dessa sequência foram feitos por Zerfass *et al.* (2003), onde os autores a denominam Supersequência Santa Maria.

A Supersequência Santa Maria atualmente é dividida em quatro sequências de terceira ordem (da base para o topo): Sequência Pinheiros-Chiniquá, Sequência Santa Cruz, Sequência Candelária e Sequência Mata (Zerfass *et al.*, 2003; Horn *et al.*, 2014) (Figura 1). Os fósseis desse estudo são procedentes da Sequência Candelária, que apresenta uma deposição de sistema continental flúvio-lacustre (Zerfass *et al.*, 2003). A Sequência Candelária apresenta uma grande quantidade de fósseis de tetrápodes, representados por duas Zonas de Associação (ZA): ZA de *Hyperodapedon* e a ZA de *Riograndia*, respectivamente, ocorrendo na base e no topo da Sequência (Horn *et al.*, 2014; Schultz *et al.*, 2020). A base da Sequência Candelária, onde ocorre a ZA de *Hyperodapedon*, apresenta arenitos branco-avermelhados (Zerfass *et al.*, 2003) e, acima, ocorrendo uma camada de argilitos estratificados avermelhados e arenitos (Horn *et al.*, 2018).



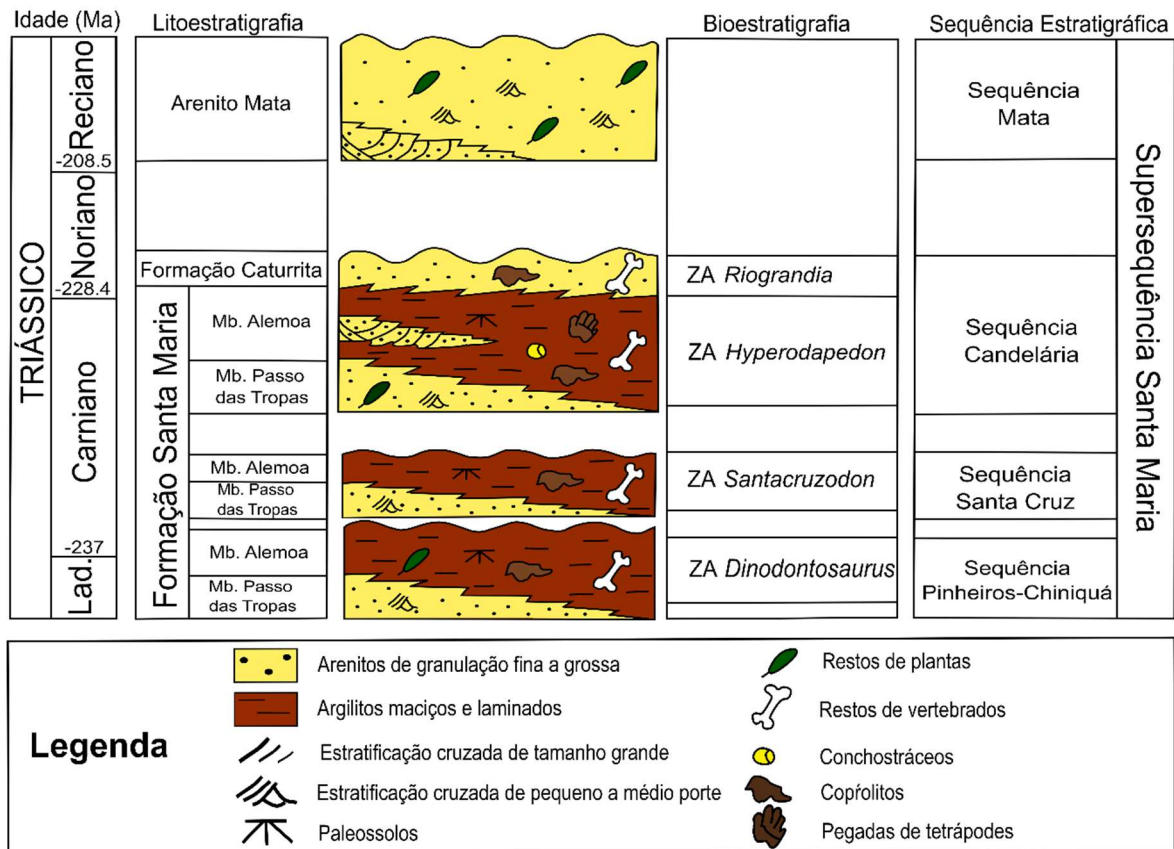


Figura 1: Cronoestratigrafia, litoestratigrafia, bioestratigrafia de tetrápodes e sequência estratigráfica das unidades do Triássico do sul do Brasil. Adaptado de Francischini *et al.* (2018a); Schultz *et al.* (2020).

3.2 Fauna da Sequência Candelária

Uma das respostas que a icnologia busca, é a correlação traço-produtor, ou seja, a identificação do organismo que teria produzido determinado tipo de traço. Para isso, analisar a fauna local de onde esse traço foi encontrado é um método para se chegar a uma resposta. Conforme Klein *et al.* (2015), os possíveis produtores de pegadas atribuídas ao icnogênero *Procolophonichnium* poderiam ser terápsidos (terocefálios e cinodontes) e/ou procolofonoides (e.g., *Procolophon*).

As Zonas de Associação que estão representadas na Sequência Candelária apresentam registro de organismos, sendo que alguns poderiam se enquadrar nos possíveis produtores do icnogênero *Procolophonichnium* (Tabela 2). Na Zona de Associação de *Hyperodapedon* ocorre a abundância de dois gêneros fósseis, o



primeiro é do rincossauro *Hyperodapedon*, que dá nome a essa zona de associação, e o outro é o cinodonte traversodontídeo *Exaeretodon*. Apesar desses dois gêneros serem bem representados nessa zona de associação, na maioria dos casos em que há a abundância de um deles, o outro não é representado na localidade (Schultz *et al.*, 2020). Mesmo com a profusão desses gêneros, outros grupos de organismos estão presentes nessa ZA, como táxons de rincossauros, além de proterocampsídeos, “rauissúquia”, ornitossúquia, aetossauros, dinossauriformes, esfenodontídeos, temnospôndilos e cinodontes cinognatos e probainognatos (Schultz *et al.*, 2020).

Tabela 2. Táxons da Sequência Candelária (Schultz *et al.*, 2020).

	<i>ZA Hyperodapedon</i>	<i>ZA Riograndia</i>
Cindontes Traversodontídeos	<i>Charruodon tetracuspидatus</i>	-
	<i>Exaeretodon riograndensis</i>	-
	<i>Gomphodontosuchus brasiliensis</i>	-
	<i>Siriusgnathus niemeyerorum</i>	-
Cinodontes Probainognatos	<i>Agudotherium gassenae</i>	<i>Brasilodon quadrangularis</i>
	<i>Alemoatherium huebneri</i>	<i>Botucaraitherium belarminoi</i>
	<i>Charruodon tetracuspидatus</i>	<i>Irajatherium hernandezi</i>
	<i>Prozostrodon brasiliensis</i>	<i>Riograndia quaibensis</i>
	<i>Therioherpeton cargini</i>	-
	<i>Trucidocynodon riograndensis</i>	-
Pararrépteis Procolofonoides	-	<i>Soturnia caliodon</i>
Dicinodontes	-	<i>Jachaleria candelariensis</i>

Já na ZA de *Riograndia* (que faz parte da Sequência Candelária, e ocorre logo acima da ZA de *Hyperodapedon*) ocorre também cinodontes probainognatos, como



Riograndia guaibensis, que dá nome a essa ZA (Tabela 2). Porém, diferente da ZA de *Hyperodapedon*, nela há o registro do procolofonoide *Soturnia caliodon* (Schultz *et al.*, 2020), um dos grupos que podem se enquadrar como um possível produtor para as pegadas atribuídas a *Procolophonichnium*.

3.3 As pegadas do Sítio Predebon

Os materiais aqui estudados foram coletados entre os anos de 2002 e 2005, e atualmente estão depositados na coleção paleontológica do Museu de Ciências Naturais (MCN) da Secretaria Estadual de Meio Ambiente (SEMA) do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, e na coleção da Universidade do Vale do Rio dos Sinos (UNISINOS/ULVG), em São Leopoldo, RS. Essas amostras são provenientes do Afloramento Predebon (coordenadas 29° 38' 29.14" S; 53° 26' 52.14" W), localizado no município de São João do Polêsine, região central do estado do Rio Grande do Sul (Figura 2).

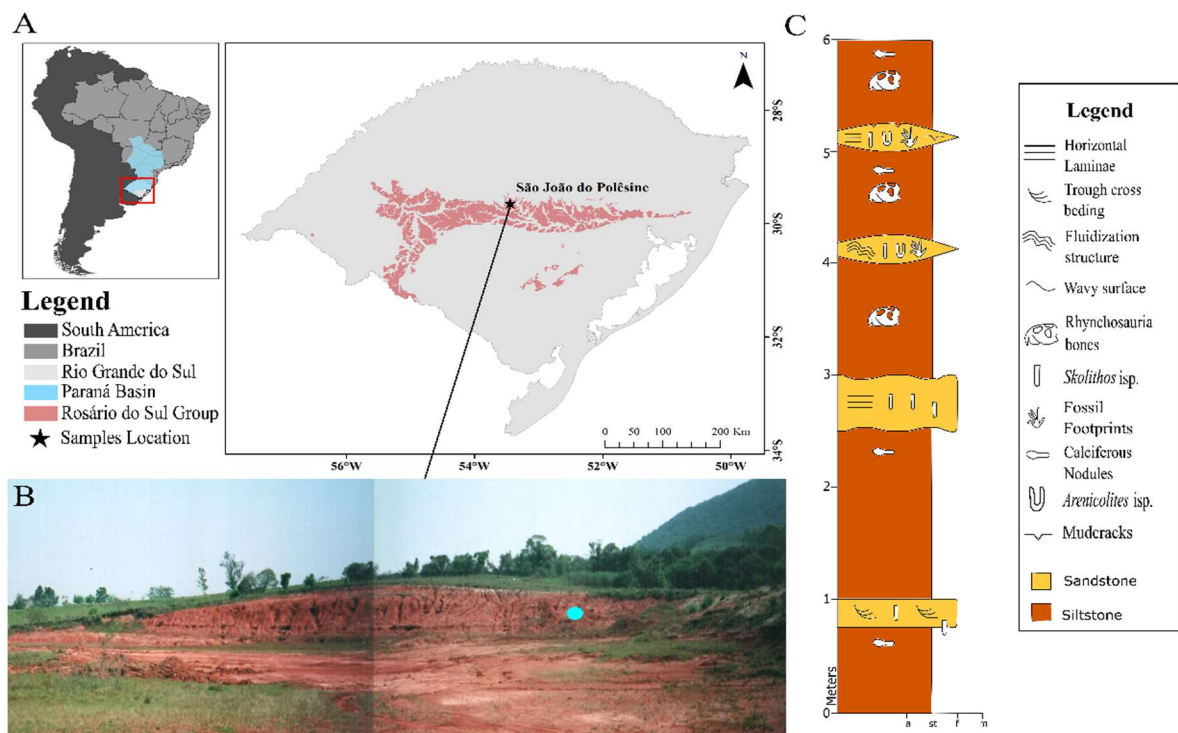


Figura 2: **A)** Mapa do estado do Rio Grande do Sul com a localização do afloramento Predebon, no município de São João do Polêsine. **B)** Afloramento Predebon, Carniano, Sequência Candelária. O círculo azul indica o local onde os fósseis foram encontrados. **C)** Seção estratigráfica do afloramento Predebon (adaptado de Silva *et al.*, 2008b).

As amostras aqui analisadas estão registradas na coleção do MCN/SEMA-RS pelos números MCN-PIC.001, MCN-PIC.002, MCN-PIC.003, MCN-PIC.004, MCN-PIC.007, MCN-PIC.016, MCN-PIC.017, MCN-PIC.018, MCN-PIC.019, e na coleção da UNISINOS sob o número ULVG14232. Nessas amostras ocorrem pegadas isoladas ou um conjunto de pegadas, e nesse último, com uma ou mais pistas. As lajes apresentam pegadas em relevos convexos e côncavos, incluindo superfícies pisoteadas e pegadas isoladas, bem como lajes com pistas em várias camadas. Essas amostras foram atribuídas ao icnogênero *Dicynodontipus* por Silva *et al.* (2008a). Mas como citado anteriormente, após revisões (Klein *et al.*, 2015; Klein & Lucas, 2021) foi constatado que as condições do substrato influenciaram na preservação dessas pegadas.



4. ESTADO-DA-ARTE DO TEMA DA PESQUISA

4.1. Componentes de uma pegada

Durante seu deslocamento, um tetrápode acaba deixando estruturas de bioturbação provenientes da interação de seus autopódios (mãos e pés) com o substrato, gerando uma grande diversidade de estruturas (Leonardi, 1987; Gatesy & Falkingham, 2017). Essas estruturas são denominadas de pegadas e o ato de pisar no substrato e deformá-lo, deixando uma impressão do autopódio é chamado de registro (Carvalho & Leonardi, 2021). As pegadas podem ser encontradas isoladas ou em conjunto, normalmente de forma organizada, produzindo o que é chamado de pista (Leonardi, 1987). Esses conjuntos de pegadas podem fornecer informações acerca do seu produtor, como postura, velocidade e o seu modo de andar. As características morfológicas de uma pegada ou pista variam devido a quatro fatores: anatomia do produtor, comportamento do produtor, propriedades do substrato e fatores icnotafonômicos (Leonardi, 1996; Marchetti *et al.*, 2019d).

4.1.1 Anatomia

Tetrápodes apresentam um padrão osteológico em seus membros (Figura 3), constituído de apenas um elemento proximal, denominado de estilopódio. Este se articula com a cintura e dois elementos mediais, que compõem o zigopódio. Por fim, o zigopódio se articula com elementos distais, chamados de autopódios (Kardong, 2016).



Termo morfológico	Elementos ósseos constituintes	
	Membro anterior	Membro posterior
Estilopódio (<i>Stylopodium</i>)	Úmero	Fêmur
Zigopódio (<i>Zygopodium</i>)	Ulna e rádio	Tibia e fibula
Autopódio (<i>Autopodium</i>)	Carpais, metacarpais e falanges	Tarsais, metatarsais e falanges

Figura 3: Padrão osteológico dos membros de tetrápodes. Modificado de Kardong (2016); e adaptado de Francischini (2021).

O autopódio apresenta subdivisões, sendo o basiopódio os carpais e tarsais, metapódio os metacarpais e metatarsais, e o acropódio as falanges (Kardong, 2016). As falanges compõem os dígitos, que recebem uma nomenclatura através dos números romanos (I-V) no sentido medial-lateral (Figura 4).



Figura 4: Exemplo de nomenclatura dos dígitos na pegada ULVG14232, espécime proveniente do afloramento Predebon (Escala: 10 mm).

O que de fato irá determinar a morfologia da pegada é a anatomia autopodial do produtor, que é composta por três características principais: axonia, dactilia e gradia



(Leonardi, 1987) (Figura 5). A axonia é o eixo de simetria do autopódio e usualmente é determinada a partir do dígito com maior comprimento (Leonardi, 1987). Dactilia, por sua vez, é o número de dígitos preservados em uma pegada (Leonardi, 1987). Entretanto, nem sempre todos os dígitos que o organismo de fato possui, são registrados na sua pegada, dependendo da quantidade utilizada para o suporte do corpo na sua locomoção. Já a gradia, representa a região do autopódio que entra em contato com o solo durante a locomoção ou descanso do organismo (Leonardi, 1987). Esse contato pode ser plantígrado (todo o autopódio toca o solo), digitígrado (o organismo se apoia apenas sobre os dígitos) e unglígrado (o organismo se apoia apenas sobre as falanges ungueais) (Leonardi, 1987).

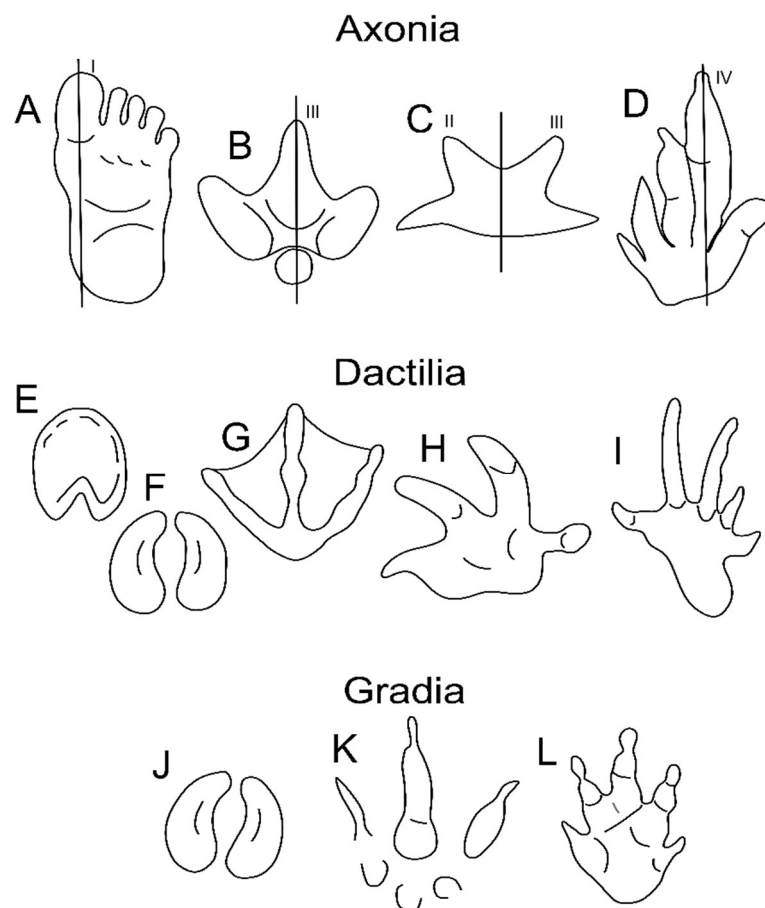


Figura 5: Características funcionais e estruturais das pegadas: axonia, dactilia e gradia. Números romanos indicam a topologia dos dígitos. **A)** Pegada entaxônica. **B)** Pegada mesaxônica. **C)** Pegada paraxônica. **D)** Pegada ectaxônica. **E)** Pegada monodáctila. **F)** Pegada didáctila. **G)** Pegada tridáctila. **H)** Pegada tetradáctila. **I)** Pegada pentadáctila. **J)** Pegada unglígrada. **K)** Pegada digitígrada. **L)** Pegada plantígrada. Adaptado de Leonardi (1987).



4.1.2 Substrato

A interação do organismo com o substrato é parte fundamental do processo de produção da pegada. Essa interação permite que uma estrutura tridimensional seja preservada, mostrando a anatomia do organismo produtor e o resultado dessa perturbação no sedimento (Leonardi, 1987). A gênese de uma pegada ocorre a partir das estruturas geradas pelo ato de pisar feito por um animal, em um substrato inconsolidado (Allen, 1997).

Alguns fatores proporcionados pelo substrato, podem modificar o resultado da preservação de uma pegada. Como abordado por Allen (1997), a consistência desse substrato (podendo ser mais ou menos plástico) acarretará na estrutura tridimensional a ser produzida. Outro fator é o contexto ambiental, como exemplificado por Diedrich (2008), que influencia em variações extramorfológicas para um mesmo icnogênero. Em seu trabalho, Diedrich (2008) apresenta algumas das possíveis variações que uma pegada pode apresentar, dependendo do substrato em que ela está sendo produzida. O autor demonstra que em substratos contendo esteiras microbianas, a morfologia da pegada fica mais fidedigna à anatomia do produtor, com a possibilidade de preservação dos traços de garra e morfologia da pele. Em substratos mais úmidos, a veracidade da pegada em relação a anatomia do produtor é menor, bem como a velocidade de deslocamento do organismo, se comparado com o substrato anterior.

Paralelamente a isso, o tipo de substrato onde uma pegada foi produzida pode fornecer informações acerca do ambiente em que o organismo vivia. Gatesy *et al.* (1999) realizaram um experimento para compreender pegadas de dinossauros de um mesmo icnogênero, porém com morfologias diferentes. Os autores observaram duas espécies de aves andando e correndo sob um substrato arenoso, rico em argila, e compararam as pegadas ali produzidas, com pegadas de dinossauros do Triássico. Gatesy *et al.* (1999) concluíram que as pegadas apresentavam diferentes morfologias devido a variação da consistência do substrato. Os autores pontuaram que algumas pistas apresentavam mais de uma variação na morfologia das pegadas, além de que em substratos com diferentes plasticidades, as pegadas das aves se assemelhavam às dos terópodes.



4.1.3 Comportamento

É possível realizar algumas inferências comportamentais a partir de uma pegada ou pista, como a velocidade do organismo, se ele estava submerso, além de comportamentos sociais. Estudos sobre a velocidade de deslocamento de animais, a partir de suas pegadas, se tornam possíveis através de duas características: comprimento do passo duplo e o ângulo do passo (Alexander, 1976). A partir desses valores é possível inferir, além da velocidade do animal, o comprimento do membro do animal, mudanças de velocidade, marcha e postura desse organismo.

Tetrápodes ao estarem submersos, conseguem caminhar nesse contexto sem apoiar completamente os seus autopódios no substrato. Com isso, as pegadas produzidas pelo organismo apresentam uma morfologia diferente, indo desde pegadas incompletas até a simples arranhões gerados a partir do movimento de propulsão (Mujal *et al.*, 2020). Dentro desse contexto, o organismo pode se locomover de diferentes formas, como por exemplo, utilizando apenas os membros anteriores, resultando em uma locomoção de natação flutuante (Lee & Huh, 2002; Mujal *et al.*, 2020). É possível também, como citado anteriormente, a locomoção através da natação, onde o organismo pode produzir traços de arranhões no substrato, como ocorre em icnofósseis atribuídos a mesossaurídeos (Sedor & Silva, 2004; Silva *et al.*, 2009), *Rhychosauroides* e *Procolophonichnium* (Diedrich, 2008).

Quando encontradas em associação, as pistas podem se tornar indicativos de comportamento social. Nestes casos, as pistas ocorrem paralelamente na mesma direção, podendo indicar a passagem de um bando (Lockley *et al.*, 1994; Castanera *et al.*, 2011). Ainda dentro desse contexto, essa associação pode compreender o mesmo icnotáxon ou icnotáxons diferentes, bem como variação no tamanho e proporção das pegadas, indicando a presença de organismos juvenis, devido a um possível cuidado parental (Castanera *et al.*, 2011).

4.1.4 Icnotafonomia

Além das condições ambientais e do substrato, a tafonomia é outro processo que pode influenciar na morfologia da pegada. Essa influência pode afetar na morfologia da pegada original através de elementos físicos, químicos e/ou biológicos



(Bromley, 1996; Buatois & Mángano, 2011). Esses acontecimentos ocorrem antes do soterramento final da pegada, e são denominados de icnoestratinômicos (Savrda, 2007). Como exemplos, é possível citar o intemperismo, formação de gretas de ressecamento, a secagem do substrato, formação de cristais, erosão por vento e água, desenvolvimento de esteiras microbianas e o pisoteio de outros animais ou pelo próprio produtor (Marchetti *et al.*, 2019e).

Mesmo após a fossilização, a pegada ainda pode sofrer influências devido a erosão (física, química ou por organismos vivos, como líquens e raízes de plantas), ocasionando sua destruição completa ou parcial (Marchetti *et al.*, 2019e). Essas alterações proporcionam diversas informações sobre contextos paleoambientais que o icnofóssil passou.

4.2. Sobre o icnogênero *Procolophonichnium*

De acordo com Klein & Lucas (2021), o icnogênero *Procolophonichnium* é caracterizado por apresentar pegadas pentadáctilas, podendo ser semiplantígradas a plantígradas de pequenos organismos quadrúpedes. Essas pegadas geralmente são assimétricas, e os dígitos apresentam crescimento em comprimento do I para IV. Tanto os dígitos III e IV, quanto os dígitos II e V apresentam valores comprimento muito próximos. As pegadas de mãos e pés apresentam a mesma morfologia, porém, a primeira possui tamanho inferior. Pegadas de mãos ficam posicionadas anteriormente, ou em alguns casos ligeiramente ultrapassadas pelos pés.

O icnogênero *Procolophonichnium* ocorre desde o Permiano superior/Triássico Inferior até o Triássico Superior (Klein *et al.*, 2015). É relativamente raro no Permiano, mas bem estabelecido no Triássico, principalmente no limite Triássico Inferior-Médio (Olenekiano-Anisiano). Nos últimos anos, novas icnoespécies de *Procolophonichnium* foram descritas para depósitos triássicos (Klein *et al.*, 2015), e atualmente são consideradas válidas as seguintes icnoespécies: *P. nopcsai*, *P. haarmuehlensis*, *P. nectouxii* e *P. lockleyi*, conforme Klein & Lucas (2021).

O registro de pegadas atribuídas ao icnogênero *Procolophonichnium* é bem amplo em termos de distribuição temporal ao longo do Triássico, ocorrendo desde o



Induano (Marchetti *et al.*, 2019b) até o Noriano (Baird, 1986). A distribuição geográfica também é ampla, com sua ocorrência nos Estados Unidos (Baird, 1986; Klein & Lucas, 2010), França (Demathieu, 1985), Itália (e.g., Klein & Lucas, 2021), Holanda (Demathieu & Oosterink, 1983; Marchetti *et al.*, 2019a; Marchetti *et al.*, 2020), Alemanha (e.g., Klein & Lucas, 2017), Polônia (Ptaszyński, 2000), África do Sul (Marchetti *et al.*, 2019b) e Antártica (Mörs *et al.*, 2019) (Figura 6).

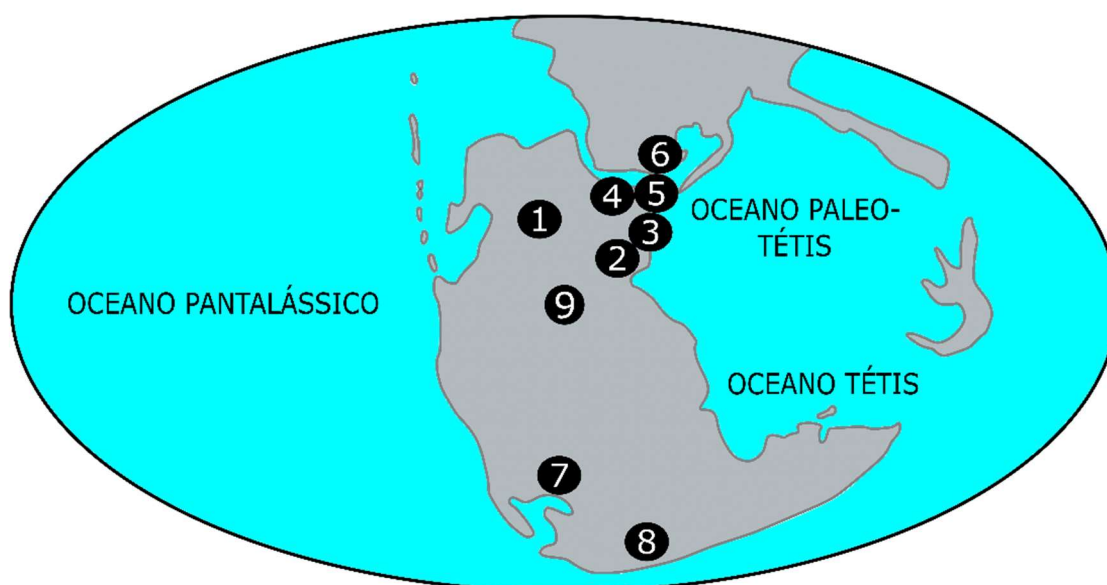


Figura 6: Mapa paleogeográfico do Triássico Superior (237Ma) apresentando as localidades de ocorrência do icnogênero *Procolophonichnium*: 1. Estados Unidos (Formação Passaic, Membro Wupatki), 2. França (Vale Saône-Rhône), 3. Itália (Conglomerado Richthofen, Calcário Recoaro, Conglomerado Voltago, Formação Giovo, Formação Quarziti del Monte Serra), 4. Holanda (Calcário Winterswijk), 5. Alemanha (Muschelkalk, Bacia Germânica, Buntsandstein), 6. Polônia (Labyrinthodontidae Beds), 7. África do Sul (Formação Balfour), 8. Antártida (Helliwell Wills). Mapa adaptado de Scotese (2002).

Demathieu (1985) descreveu pegadas provenientes do Vale Saône-Rhône (Anisiano-Ladiniano) na França, e as atribuiu a icnoespécie *P. nectouxii*. Essa icnoespécie apresenta morfologia distinta das encontradas no afloramento Predebon, pois as pegadas de mãos são bastante rotacionadas internamente em relação ao centro da pista.



Na Formação Hassberge (Carniano) da Alemanha, Klein *et al.* (2015) descreveram a icnoespécie *P. lockleyi*. A icnoespécie possui similaridades com a amostra MCN-PIC.019, analisada no presente estudo, como a posição da mão anterior aos pés, principalmente com leve ultrapassagem posterior deste último, e o ângulo do passo relativamente alto. Porém, *P. lockleyi* apresenta um prolongamento que se assemelha a um “calcanhar” abaixo do dígito V, tanto das mãos quanto dos pés.

Já a icnoespécie *P. haarmuehlensis* descrita por Marchetti *et al.* (2019a, 2021), do Winterswijk Muschelkalk, na Holanda, e da Formação Quarziti del Monte Serra, na Itália, apresenta superfícies de sola mais extensas e dígitos mais retos e curvados para fora.

Por fim, Haubold (1971) descreveu *P. nopscai* a partir de dois espécimens provenientes do Buntsandstein da Alemanha. Essa icnoespécie apresenta um padrão no aumento do comprimento dos dígitos, como as amostras analisadas aqui. Essa característica também é observada nas amostras descritas por Marchetti *et al.* (2019b), provenientes da Formação Balfour, na África do Sul. Outra característica em ambos é que o dígito IV nas pegadas de pés é o mais longo, algo encontrado em algumas pegadas nas amostras MCN-PIC.001 e MCN-PIC.002.

A primeira menção dos materiais analisados no presente estudo foi feita por Silva *et al.* (2008a), que referiram essas pegadas ao icnogênero *Dicynodontipus*, e propuseram uma nova icnoespécie para algumas amostras, *D. protherioides*. Contudo, Klein *et al.* (2015) consideraram essa atribuição como duvidosa. Os autores comentaram que o traço do arraste da cauda não é comum para *Dicynodontipus*, principalmente em amostras provenientes do Triássico Inferior-Médio da Bacia Germânica. Outro aspecto levantado por Klein *et al.* (2015) seria o aumento do comprimento dos dígitos I-III, que estaria contrastando com *Dicynodontipus*, este caracterizado por ter dígitos curtos e subiguais em comprimento.

Segundo Klein *et al.* (2015), as condições do substrato quando as pegadas foram produzidas influenciaram nas interpretações iniciais feitas por Silva *et al.* (2008a). Contudo, a má conservação das amostras não lhes permitiu uma determinação conclusiva. Posteriormente, essas pegadas e trilhas foram atribuídas a uma forma teromorfoide ou semelhante a *Procolophonichnium* (Klein & Lucas, 2021).



5. ANÁLISE INTEGRADORA

Na presente dissertação foram reavaliadas amostras de pegadas encontradas no Afloramento Predebon, e consideradas anteriormente como pertencentes ao icnogênero *Dicynodontipus*, em virtude de serem pentadáctilas, mesaxônicas, com escalonamento não devido ao crescimento dos dígitos, mas pela posição do eixo metapódio-falangeal (Silva *et al.*, 2008a).

A contribuição principal desse estudo encontra-se no manuscrito intitulado **“*Procolophonichnium* or *Dicynodontipus*? Misinterpretations on footprints from late Triassic of southern Brazil”**.

O artigo aborda os aspectos icnotaxonômicos e preservacionais destes materiais, bem como o contexto paleoambiental em que estas pegadas foram produzidas. Os principais resultados encontrados nesta pesquisa estão sumarizados a seguir:

- As análises morfológicas e morfométricas das pegadas e pistas, mostram uma afinidade à icnoespécie *Procolophonichnium nopcsai*, devido ao crescimento no comprimento dos dígitos I-III, o que é compatível com *Procolophonichnium*. Outro aspecto é a morfologia das palmas/solas das pegadas, que apresentam uma reentrância côncava, aspecto divergente com o esperado para *Dicynodontipus* (reentrância convexa);
- Características morfológicas das pegadas (aumento dos dígitos I-III, sendo III e IV subiguais, e a fórmula falangeal 2-3-3-3-3) indicam que o possível produtor seria um terápsido (cinodonte);
- Essas pegadas e pistas foram produzidas em um paleoambiente de rios e lagos efêmeros, que apresentava períodos de secas (evidenciado pela ocorrência de lama craquelada em algumas amostras) e cheias (evidenciado pelo substrato lamacento);
- Devido a esse substrato lamacento, o organismo produtor teve dificuldades para se locomover, onde ele teria afundado em alguns casos, produzindo pegadas de ambos os lados de algumas amostras.

O estudo das pegadas de tetrápodes provenientes do afloramento Predebon contribuiu para elucidar a correta atribuição taxonômica e interpretação paleoambiental.



6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alexander, R. Mc. N., 1976. Estimates of speeds of dinosaurs. *Nature*, 261: 129-130.
- Allen, J. R. L., 1997. Subfossil mammalian tracks (Flandrian) in the Severn Estuary, S. W. Britain: mechanics of formation, preservation and distribution. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B*, 352: 481-518.
- Avanzini, M., Piñuela, L. & García-Ramos, J. C., 2011. Late Jurassic footprints reveal walking kinematics of theropod dinosaurs. *Lethaia*, 45(2): 238-252.
- Avanzini, M. & Renesto, S., 2002. A review of *Rhynchosauroides tirolicus* Abel, 1926 ichnospecies (Middle Triassic: Anisian-Ladinian) and some inferences on *Rhynchosauroides* trackmaker. *Rivista Italiana di Paleontologia Stratigrafia*, 108: 51-66.
- Baird, D., 1980. A prosauropod dinosaur trackway from the Navajo Sandstone (Lower Jurassic) of Arizona. In: Jacobs, L. L, ed. Aspect of vertebrate history: essay in honor of Harris Colbert. *Flagstaff: Flagstaff Museum of Northern Arizona Press*, 219-230.
- Baird, D., 1986. Some Upper Triassic reptiles, footprints, and an amphibian from New Jersey. *The Mosasaur*, 3:125-153.
- Bromley, R. G. *Trace fossils: Biology, taphonomy and applications*. Chapman & Hall, Londres, 1996, 361 p.
- Buatois, L. A. & Mángano, M. G. *Ichnology: Organism–substrate interactions in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge, 2011, 366p.
- Cargnin, D., Ferigolo, J., Ribeiro, A. M., Negri, F. R. & Carvalho, I. S., 2001. Pegadas fósseis do Triássico da Bacia do Paraná (Grupo Rosário do Sul), Rio Grande do Sul, Brasil. In: *Revista Brasileira de Paleontologia*, (2): 71-72.



- Carpenter, K., 1992. Behavior of hadrosaurs as interpreted from footprints in the “Mesaverde” Group (Campanian) of Colorado, Utah, and Wyoming. *Contributions to Geology, University of Wyoming*, 29(2): 81-96.
- Carvalho, I. S. & Leonardi, G., 2021. Fossil footprints as biosedimentary structures for paleoenvironmental interpretation: Examples from Gondwana. *Journal of South American Earth Sciences*, 106: 102936.
- Castanera, D., Barco, J. L., Días-Martínez, I., Gascón, J. H., Pérez-Lorente, F. & Canudo, J. I., 2011. New evidence of a herd of titanosauriform sauropods from the lower Berriasian of the Iberian range (Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 310: 227-237.
- Citton, P., Díaz-Martínez, I., De Valais, S. & Cónsole-Gonella, 2018. Triassic pentadactyl tracks from the Los Menucos Group (Río Negro province, Patagonia Argentina): possible constraints on the autopodial posture of Gondwanan trackmakers. *PeerJ* 6:e5358.
- Costa, R., Schwanke, C. & Carvalho, I. S., 2003a. Análise das pegadas fósseis da Formação Sanga do Cabral (Eotriássico, Bacia do Paraná), estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *In: III Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados*: 26.
- Costa, R., Carvalho, I. S. & Schwanke, C., 2003b. Icnofósseis de vertebrados na Formação Caturrita (Neotriássico da Bacia do Paraná) no estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *In: XVIII Congresso Brasileiro de Paleontologia*: 111.
- Demathieu, G. & Oosterink, H. W., 1983. Die Wirbeltier-Ichnofauna aus dem Unteren Muschellakl von Winterswijk (Die Reptilfährten aus der Mitteltrias der Niederlande). *Staringia*, 7:1-51.



- Demathieu, G., 1985. Trace fossil assemblages in Middle Triassic marginal marine deposits, eastern border of the Massif Central, France; In: Curran, A. H., (Ed.). *Biogenic structures: Their use in interpreting depositional environments*. SEPM Special Publication, 35:53-66.
- Diedrich, C., 2008. Millions of reptiles tracks – Early to Middle Triassic carbonate tidal flat migration brigdes of Central Europe – reptile immigration into the Germanic Basin. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 259: 410-423.
- Francischini, H., Dentzien-Dias, P. & Schultz, C.L., 2018a. A fresh look at ancient dung: Brazilian Triassic coprolites revisited. *Lethaia*, 51:389–405.
- Francischini, H., Dentzien-Dias, P., Lucas, S. G. & Schultz, C. L., 2018b. Tetrapod tracks in Permo-Triassic eolian beds of southern Brazil (Paraná Basin). *PeerJ*, 6:e4764.
- Francischini, H., 2021. Pegadas, pistas e trilhas de vertebrados. In: *Serdoko, D. & Francischini, H. (Org.), Icnologia: Interações entre organismos e substratos*. Curitiba: CRV, 2020. p. 227-246.
- Gatesy, S. M., Middleton, K. M., Jenkins Jr, F. A. & Shubin, N. H., 1999. Three-dimensional preservation of foot movements in Triassic theropod dinosaurs. *Nature*, 399:141-144.
- Gatesy, S. M. & Falkingham, P. L., 2017. Neither bones nor feet: track morphological variation and ‘preservation quality’. *Journal of Vertebrate Paleontology*, DOI: 10.1080/02724634.2017.1314298.
- Haubold, H., 1971. Die Tetrapodenfährten des Buntsandsteins. *Paläontologische Abhandlungen A*, 4:395-548.



- Horn, B. L. D., Melo, T. M., Schultz, C. L., Philipp, R. P., Kloss, H. P. & Goldberg, K., 2014. A new third-order sequence stratigraphic framework applied to the Triassic of the Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil, based on structural, stratigraphic and paleontological data. *Journal of South American Earth Sciences*, 55: 123-132.
- Horn, B. L. D., Goldberg, K. & Schultz, C. L., 2018. A loess deposit in the Late Triassic of southern Gondwana, and its significance to global paleoclimate. *Journal of South American Earth Sciences*, 81: 189-203.
- Kardong, K. V., 2016. *Vertebrados. Anatomia Comparada, Função e Evolução*. 7ª ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 824p.
- Kaup, J. J., 1835a, Über Thierfährten bei Hildburghausen: Neues Jahrbuch für Mineralogie. *Geologie und Paläontologie*, v. 1835, p. 327-328.
- Klein, H. & Lucas, S. G., 2010. Review of the tetrapod ichnofauna of the Moenkopi Formation/Group (Early-Middle Triassic) of the American Southwest. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 50:1-67.
- Klein, H., Lucas, S. G. & Voigt, S., 2015. Revision of the ?Permian-Triassic tetrapod ichnogenus *Procolophonichnium* Nopcsa 1923 with description of the new ichnogenus *P. lockleyi*. *Ichnos*, 22:155-176.
- Klein, H. & Lucas, S. G., 2017. Diverse Middle Triassic footprint assemblage from the Muschelkalk of Germany. *Ichnos*: 1-15.
- Klein, H. & Lucas, S. G., 2021. The Triassic tetrapod footprint record. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 83:1-194.



- Lee, Y. N. & Huh, M., 2002. Manus-only sauropod tracks in the Uhangri Formation (Upper Cretaceous), Korea and their paleobiological implications. *Journal of Paleontology*, 76(3): 558-564.
- Leonardi, G., 1987. *Glossary and Manual of Tetrapod Footprint Palaeoichnology*. Ministério de Minas e Energia, Departamento Nacional de Produção Mineral, Brasília, 117p.
- Leonardi, G., 1996. Le piste di dinosauri dei Lavini di Marco (Rovereto, TN, Italia) e alcune questioni generali sull'icnologia dei tetrapodi. *Atti dell'Accademia Roveretana degli Agiati*, 246: 65-104.
- Lockley, M. G., Meyer, C. A. & Santos, V. F., 1994. Trackway evidence for a herd of juvenile sauropods from the Late Jurassic of Portugal. *Gaia*, 10: 27-35.
- Lockley, M. G., McCrea, R. T., Buckley, L. G., Lim, J. D., Matthews, N. A., Breithaupt, B. H., Houck, K. J., Gierlinski, G. D., Surmik, D., Kim, K. S., Xing, L., Kong, D. Y., Cart, K., Martin, J. & Hadden, G., 2016. Theropod courtship: large scale physical evidence of display arenas and avian-like scrape ceremony behaviour by Cretaceous dinosaurs. *Scientific Reports*, 6:18952.
- Marchetti, L., van der Donck, H., van Hylckama, V. & Doring, M. A. D., 2019a. Leaving only trace fossils – the unknown visitors of Winterswijk. *Staringia*, 16: 250-257.
- Marchetti, L., Klein, H., Buchwitz, M., Ronchi, A., Smith, R. M., De Klerk, W. J., Sciscio, L. & Groenewald, G. H., 2019b. Permian-Triassic vertebrate footprints from South Africa: Ichnotaxonomy, producers and biostratigraphy through two major faunal crises. *Gondwana Research*, 72:139-168.



- Marchetti, L., Voigt, S. and Klein, H., 2019c, Revision of late Permian tetrapod tracks from the Dolomites (Trentino-Alto Adige, Italy). *Historical Biology*, 31: 748-783.
- Marchetti, L., Voigt, S., Lucas, S. G., Francischini, H., Dentzien-Dias, P., Sacchi, R., Magiacotti, M., Scali, S., Gazzola, A., Ronchi, A. & Millhouse, A., 2019d. Tetrapod ichnotaxonomy in eolian paleoenvironments (Coconino and De Chelly formations, Arizona) and late Cisuralian (Permian) sauropsid radiation. *Earth-Science Reviews*, 190: 148-170.
- 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., 2019e. 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*, 193:109-145.
- Marchetti, L., Klein, H., Falk, D. & Wings, O., 2020. Synaptichnium tracks from the middle Muschelkalk (Middle Triassic, Anisian) Bernburg site (Saxony-Anhalt, Germany). *Annales Societatis Geologorum Poloniae*, 90:312-330.
- Marchetti, L., Collareta, A., Belvedere, M. & Leonardi, G., 2021. Ichnotaxonomy, biostratigraphy and palaeoecology of the Monti Pisani tetrapod ichnoassociation (Tuscany, Italy) and new insights on Middle Triassic Dinosauromorpha. *Palaeogeography, Paleoclimatology, Palaeoecology*, 567.
- Mörs, T., Niedźwiedzki, G., Crisoini, L., Läufer, A. & Bomfleur, B., 2019. First evidence of a tetrapod footprint from the Triassic of northern Victoria Land, Antarctica. *Polar Research*, 38, 3438.
- Mujal, E. & Schoch, R. R., 2020. Middle Triassic (Ladinian) amphibian tracks from Lower Keuper succession of southern Germany: Implications for temnospondyl



locomotion and track preservation. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*, 543, 109625.

Ptaszyński, T., 2000. Lower Triassic vertebrate footprints from Wióry, Holy Cross Mountains, Poland. *Acta Palaeontologica Polonica*, 45:151-194.

Ribeiro, A. M. & Abdala, F. Synapsida: Pelycosauria-Therapsida. In: *Carvalho, I. S. (Org.), Paleontologia: paleovertebrados, paleobotânica*. Rio de Janeiro: Interciência, 2011. p. 135-162.

Savrda, C. E., 2007. Taphonomy of trace fossils. In: *Miller, W. (Ed.). Trace Fossils: Concepts, Problems, Prospects*. Amsterdã: Elsevier, 92-109.

Schultz, C. L., Martinelli, A. G., Soares, M. B., Pinheiro, F. L., Kerber, L., Horn, B. L. D., Pretto, F. A., Müller, R. T. & Melo, T. P., 2020. Triassic faunal successions of the Paraná Basin, southern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 104: 102846.

Scotese, C. R., 2002. *PALEOMAP project*. Available at <http://www.scotese.com> (accessed 17 August 2022).

Sedor, F. A. & Silva, R. C., 2004. Primeiro registro de pegadas de Mesosauridae (Amniota, Sauropsida) na Formação Irati (Permiano Superior da Bacia do Paraná) do Estado de Goiás, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7 (2): 269-274.

Silva, R. C., Carvalho, I. S., Fernandes, A. C. S. & Ferigolo, J., 2008a. Pegadas teromorfóides do Triássico Superior (Formação Santa Maria) do Sul do Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, 38:98-113.



- Silva, R. C., Ferigolo, J., Carvalho, I. S. & Fernandes, A. C. S., 2008b. Lacertoid footprints from the Upper Triassic (Santa Maria Formation) of Southern Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 262:140-156.
- Silva, R. C., Carvalho, I. S. & Fernandes, A. C. S., 2008c. Pegadas de dinossauros do Triássico (Formação Santa Maria) do Brasil. *Ameghiniana* 45:783-790.
- Silva, R. C., Sedor, F. A. & Fernandes, A. C. S., 2009. Ichnotaxonomy, functional morphology and paleoenvironmental context of Mesosauridae tracks from Permian of Brazil. *Revista Brasileira de Geociências*, 39(4):705-716.
- Wilson, J. A. & Carrano, M. T., 1999. Titanosaurs and the origin of “wide-gauge” trackways: a biomechanical and systematic perspective on sauropod locomotion. *Paleobiology* 25(2):252-267.
- Zerfass, H., Lavina, E. L., Schultz, C. S., Garcia, A. J. V., Faccini, U. F. & Chemale Jr, F., 2003. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of Southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. *Sedimentary geology*, 161: 85-105.



PARTE II

7. ARTIGO

Comprovante de Submissão no periódico Geobios, ISSN 0016-6995, Qualis Capes 2017-2020: A3, do artigo “*Procolophonichnium* or *Dicynodontipus*? Misinterpretations on footprints from late Triassic of southern Brazil”.

em Geobios						Murilo Silva Logout
Home Main Menu Submit a Manuscript About Help						
← Submissions Being Processed for Author						
Page: 1 of 1 (1 total submissions)						Results per page 10
Action	Manuscript Number	Title	Initial Date Submitted	Status Date	Current Status	
View Submission Send E-mail	GEOBIO-D-22-00100	Procolophonichnium or Dicynodontipus? Misinterpretations on footprints from late Triassic of southern Brazil	Dec 14, 2022	Dec 14, 2022	Submitted to Journal	
Page: 1 of 1 (1 total submissions)						Results per page 10



This is an automated message.

Procolophonichnium or Dicynodontipus? Misinterpretations on footprints from late Triassic of southern Brazil

Dear Sr. Silva,

We have received the above referenced manuscript you submitted to Geobios. It has been assigned the following manuscript number: GEOBIO-D-22-00100.

To track the status of your manuscript, please log in as an author at <https://www.editorialmanager.com/geobio/>, and navigate to the "Submissions Being Processed" folder.

Thank you for submitting your work to this journal.

Kind regards,
Geobios



***Procolophonichnium* or *Dicynodontipus*? Misinterpretations on footprints from late Triassic of southern Brazil**

Murilo Andrade Silva^{1*}, Heitor Francischini^{1,2}, Ana Maria Ribeiro^{1,3}

¹ Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brazil

² Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brazil

³ Museu de Ciências Naturais, Secretaria Estadual do Meio Ambiente e Infraestrutura, Porto Alegre, RS, Brazil

* Corresponding author. *E-mail address*: muriloas07@gmail.com

Abstract

Exist additional interpretations need analyzed about tetrapods footprints because paleoenvironmental context. Therefore, we investigate ten slabs of *Hyperodapedon* AZ (Candelária Sequence) from southern Brazil, preserve a set of pentadactyl footprints and trackways, in both convex and concave reliefs, previously referred to the ichnogenus *Dicynodontipus*. Pace angulation values were lower than predicted for *Dicynodontipus* (less 110°), and within the standard for *Procolophonichnium*. The trackmaker is inferred to be a therapsid (cynodont). The paleoenvironmental context of the lake system produced a very plastic substrate, which caused the organism to sink, producing footprints on both sides of some slabs.

Keywords: Triassic tetrapod footprints; Candelária Sequence; Paleoenvironmental context.



1. Introduction

The recording of tetrapod footprints contributes to understanding the identity (Wilson & Carrano, 1999), anatomy (Carpenter, 1992), locomotion (Avanzini et al., 2011), functional adaptations (Baird, 1980) and behavior (Lockley et al., 2016) of the extinct animals. Analyzing these traces is significant to increase the data coming from the tetrapod body-fossil (Citton et al., 2018).

Footprints are the result of the interaction of the autopodium with the substrate and cause the deformation of the latter (Lallensack et al., 2022). Footprints, therefore, extend into the subsurface to varying degrees, either transmitting deformation (transmitted undertracks) or penetrating through the original surface (penetrative undertracks) (Gatesy & Falkingham, 2020). Penetrating footprints turn out to be difficult to distinguish from lower footprints, particularly if the entry grooves remain partially filled with overlying blades (Gatesy & Falkingham, 2020).

The record of footprints of the ichnogenus *Procolophonichnium* is very broad in terms of temporal distribution, ranging from the Induan (Marchetti et al., 2019b) to the Norian (Baird, 1986). This amplitude also occurs in the geographic distribution, occurring in localities such as the United States, France, Italy, Netherlands, Germany, Poland, South Africa, Morocco and Antarctica (Baird, 1986; Demathieu, 1985; Demathieu & Oosterink, 1983; Klein & Lucas, 2010, 2017, 2021; Klein et al., 2011; Marchetti et al., 2019a, 2019b, 2020; Mörs et al., 2019; Ptasiński, 2000; Voigt et al., 2011).

Here, we reanalyze some tetrapod footprints materials from the Candelária Sequence, Carnian of the Santa Maria Supersequence of Brazil, discuss taxonomic classification, trackmaker identity and paleoecological context. The materials studied here were collected between 2002 and 2005 and deposited in the paleontological collection of the Museu de



Ciências Naturais (MCN) of the Secretaria Estadual de Meio Ambiente e Infraestrutura (SEMA), Porto Alegre, Rio Grande do Sul and paleontological collection of Universidade do Vale do Rio dos Sinos (UNISINOS/ULVG), São Leopoldo, Rio Grande do Sul, Brazil.

2. Geological Settings

The materials studied here come from the Predebon outcrop (coordinates 29°38' 29.14" S; 53°26'52.14" W), at the municipality of São João do Polêsine, central region state of Rio Grande do Sul, Brazil (Figure 1). This outcrop is stratigraphically positioned in the lower portion of the Candelária Sequence of the Santa Maria Supersequence, due to the presence of the genus *Hyperodapedon*, (corresponding to the lower *Hyperodapedon* Assemblage Zone *sensu* Schultz et al., 2020), with a Carnian (Late Triassic) age.

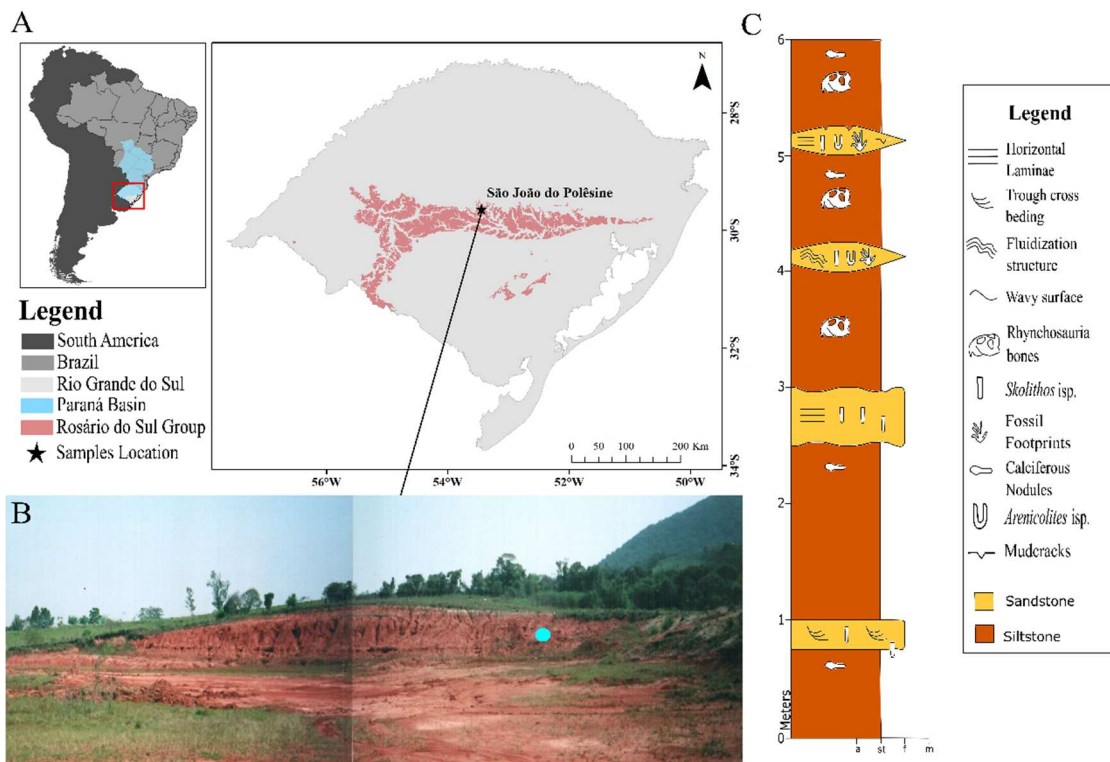


Figure 1: A) Map of Rio Grande do Sul state with location of the Predebon outcrop in São João do Polêsine municipally. B) Predebon outcrop, Carnian, Candelária Sequence. Blue circle indicate location where footprints were found. C) Stratigraphic section of Predebon outcrop (adapted from Silva et al., 2008b).



The Paraná Basin is an intracratonic basin, located on the South American shelf, covering parts of central-western, southeastern, and southern states of Brazil, as well as regions of Uruguay, Paraguay, and Argentina (Holz et al., 2010). The Paraná Basin evolved during the Paleozoic and Mesozoic, with depositions ranging from the Ordovician to the Late Cretaceous (Milani et al., 2007).

Within the Paraná Basin, the Triassic layers are known for their tetrapod fauna, and occur mainly in the southern portion of the basin, more specifically in the state of Rio Grande do Sul, Brazil. These layers are represented by two second-order supersequences: the Sanga do Cabral Supersequence (Early Triassic) and the Santa Maria Supersequence (Middle-Late Triassic) (Zerfass et al., 2003; Horn et al., 2014). The Santa Maria Supersequence is subdivided into four third-order sequences (from the base to the top): Pinheiros-Chiniquá, Santa Cruz, Candelária, and Mata sequences (Zerfass et al., 2003; Horn et al., 2014) (Figure 2). Tetrapod body and trace fossils occur in the lower three sequences, representing four assemblage zones (AZs) as follows: the *Dinodontosaurus* AZ in the Pinheiros-Chiniquá Sequence, the *Santacruzodon* AZ in the Santa Cruz Sequence, and the *Hyperodapedon* and the *Riograndia* AZs respectively in the base and the top of the Candelária Sequence (Schultz et al., 2020).



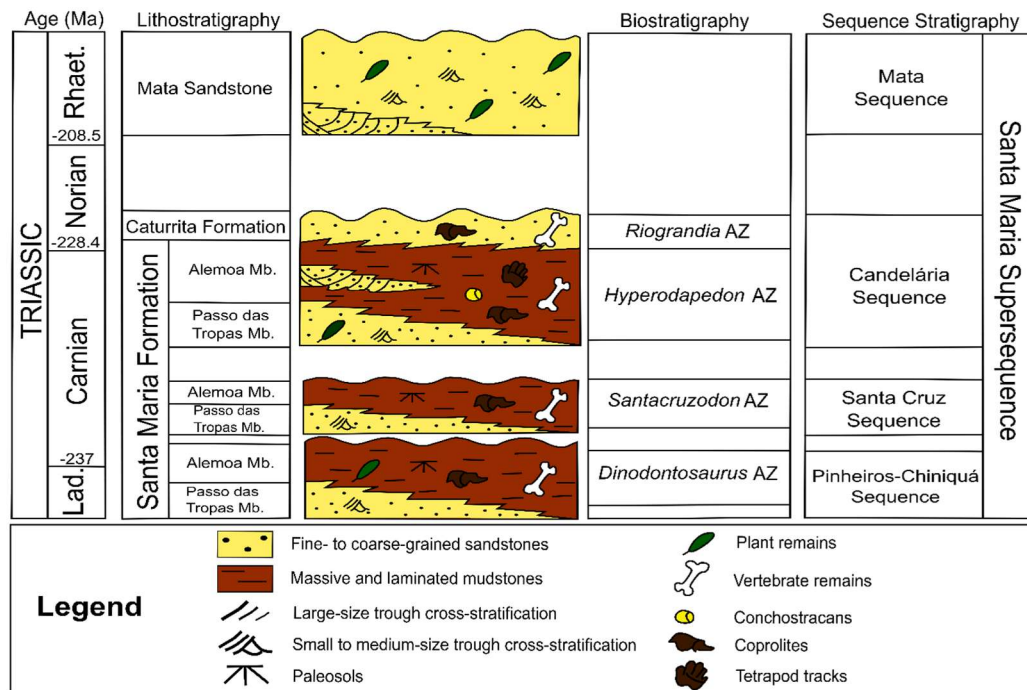


Figure 2: Chronostratigraphy, lithostratigraphy, tetrapod biostratigraphy and sequence stratigraphy of the Triassic units of southern Brazil. Adapted from Francischini et al., 2018a; Schultz et al., 2020.

The deposition of the Candelária Sequence occurred due to a fluvio-lacustrine continental system (Zerfass et al., 2003). The base of this sequence (where the *Hyperodapedon* AZ occurs) is characterized by the occurrence of white to reddish sandstones, with flat and interbedded stratification and may have mudstone intraclasts (Zerfass et al., 2003). Above this deposit occurs a layer of reddish stratified argillites and sandstones with climbing and wave ripples (Horn et al., 2018b). On the top of this Sequence, thin layers of massive sandstones appear interspersed with mudstone deposits and the fauna is characterized by the *Riograndia* AZ (Horn et al., 2018a). The age of the Candelária Sequence is based on biostratigraphical correlations, particularly with the Ischigualasto and Los Colorados formations of the Ischigualasto-Villa Unión Basin of Argentina. These units bear a tetrapod fauna readily correlated to the *Hyperodapedon* AZ and *Riograndia* AZ (Langer, 2005; Martínez et al., 2013; Schultz et al., 2020), suggesting a Carnian age. In addition, Langer et al. (2018) performed a U-Pb



geochronological dating for the Candelária Sequence deposits and obtained the maximum age of 233.23 Ma.

Tetrapod body-fossil of Triassic fauna in the Paraná Basin in Brazil has been studied for many years, and is composed of temnospondyl, procolophonian, archosauromorph, cynodont, dicynodont, and rhynchocephalian species (Schultz et al., 2020). However, studies on Triassic tetrapod footprints in Brazil are recent (Cargnin et al., 2001; Costa et al., 2003a, b; Silva et al., 2008a, b, c, 2012; Francischini et al., 2018b) and scarce. The ichnogenera recorded in the Santa Maria Supersequence are *Dicynodontipus* (Silva et al., 2008a), *Rhynchosauroides* (Silva et al., 2008b), *Grallator* (Silva et al., 2008c), and *Procolophonichnium* (Klein et al., 2015).

3. Materials and Methods

The slabs analyzed here are registered in the MCN collection under the following numbers: MCN-PIC.001, MCN-PIC.002, MCN-PIC.003, MCN-PIC.004, MCN-PIC.007, MCN-PIC.016, MCN-PIC.017, MCN-PIC.018, MCN-PIC.019, where more than one footprint and one or more trackways occur. All of them were assigned to the ichnogenus *Dicynodontipus*, by Silva et al. (2008a). These slabs bear footprints in both convex and concave reliefs, including trampled surfaces and isolated footprints, as well as slabs with footprints in several layers. Other material analyzed here is registered in UNISINOS/ULVG collection, following number ULVG14232, and consists of an isolated footprint.

The materials studied here come from the Predebon outcrop (coordinates 29°38' 29.14" S; 53°26' 52.14" W), at the municipality of São João do Polêsine, central region state of Rio Grande do Sul, Brazil. This outcrop is stratigraphically positioned in the lower portion of the Candelária Sequence of the Santa Maria Supersequence, due to the presence of the genus *Hyperodapedon*, (corresponding to the lower *Hyperodapedon* Assemblage Zone *sensu* Schultz et al., 2020), with a Carnian (Late Triassic) age.



All slabs were analyzed firsthand, and photos were taken using oblique light. For the footprints analyses, we used the nomenclature proposed by Leonardi (1987) and measurements were taken with the software ImageJ. Track numbering within a trackway is the same as in Silva et al. (2008a).

4. Results

4.1. Systematic Paleoichnology

Procolophonichnium Nopcsa, 1923

Type ichnospecies: *Procolophonichnium nopcsai* Kuhn, 1963.

Diagnosis (after Klein & Lucas, 2021): Pentadactyl and semiplantigrade to plantigrade asymmetrical footprints of small quadrupeds with digits increasing in length from I–IV; digit IV subequal in length to digit III; digit V subequal in length to digit II. Manus similar in shape but smaller than pes and positioned anterior to or being slightly overstepped by the latter posteriorly. Differs from the most similar tracks of other ichnogenera in the following features: (1) from *Rhynchosauroides* and *Dromopus* by digit proportions, with minor differences of length and relatively longer digit V; and (2) from *Rhynchosauroides*, *Dromopus* and *Varanopus* by proportionately shorter and stouter digits, by (mostly) straight to outward curved digits vs. the strong inward curvature of digits in the latter, and by semi-plantigrade to plantigrade imprints vs. digitigrade to semi-plantigrade imprints observed in these latter ichnotaxa.

Procolophonichnium nopcsai Kuhn, 1963

2006 Pegadas de Sphenodontia: Silva et al., p. 245, fig. 4C-D.

2008a *Dicynodontipus* isp.: Silva et al., p. 103-105, figs. 3A-C; 4A-B.

2008a *Dicynodontipus protherioides*: Silva et al., p.103-107, figs. 4C; 5 (paratype), 6 (holotype).

2008a *Incertae sedis*: Silva et al., p. 107-108, fig. 6.



2015 *Procolophonichnium* ispp.: Klein et al., p. 159, 172.

2021 “*Dicynodontipus*”/tetrapod footprints indet.: Klein & Lucas, p. 104.

Material: MCN-PIC.001, MCN-PIC.002, MCN-PIC.003, MCN-PIC.004, MCN-PIC.007, MCN-PIC.016, MCN-PIC.017, MCN-PIC.018, MCN-PIC-019 and ULVG14232.

Emended Diagnosis (after Klein et al., 2015): Small, pentadactyl imprints with long and slender digits and large oval plantar surface. Different from (1) *P. haarmuehlensis* and *P. polonicum* by the more extensive sole surface and straighter digits; from (2) *P. lockleyi* by the tapering shape of digits, the much larger digit divarication (92° vs. 37° for digits I–V), the shorter digit V, and the lack of a distinct “heel” behind digit V; and from (3) *P. nectouxi* by tapering digits that show a wider divarication (92° vs. 55° for digits I–V) and the shorter digit V.

Description: Pentadactyl footprints of small size quadrupeds, manus and pes tracks (Table 1) are usually plantigrade to semiplantigrade and digitigrade. Digits of manus and pes increasing in length between I-III, the digit III is subequal in length to the digit IV. The digit I–IV are grouped, whereas the digit V is placed in a proximal-lateral position but not separated from the other digit. Digits are straight or distally bent outwards or inwards (only in digits II–V). They terminate in claw impressions, which are pointed or semi-circular in shape. The manus is slightly smaller (2.03-18.44 mm long) than the pes (3.07-19.19 mm long) but has a similar morphology. The footprints occur in epi- and hyporelief, in some cases in the same sample. Generally, the footprints in concave epirelief (i.e., negative relief) shows a poorly preservation, with semiplantigrade to digitigrade footprints. In convex hyporelief (i.e., positive relief) footprints, are showed most details of anatomy of trackmaker, like divarication of digits, pads of manus and pes. Footprints of digitigrades occurs in epi- (MCN-PIC.007) and hyporelief (MCN-PIC.003, MCN-PIC.016, MCN-PIC.017). In most cases, the footprints are facing



forward, but they occur in inwards and outwards too. This variation on rotation is in comparison of the trackway mid. On trackways of MCN-PIC.001 (126.82°-138.60°), MCN-PIC.002 (108.65°-128.93°), MCN-PIC.003 (107.83°-130.31°), MCN-PIC.004 (113.75°-137.07°) and MCN-PIC.017 (90.57°-134.63°) the rotation varied between high values. The greatest variations in manus sizes occur within the trackways MCN-PIC.003 (2.20-9.11 mm), MCN-PIC.004 (2.76-8.85 mm) and MCN-PIC.017 (4.96-18.44 mm). For the size of the pes the largest variations are in the trackways MCN-PIC.001 (3.72-12.51 mm), MCN-PIC.002 (4.16–13.79 mm), MCN-PIC.003 (3.07–10.46 mm), MCN-PIC.004 (4.73–11.68 mm), MCN-PIC.007 (4.71–16.22 mm), MCN-PIC.017 (4.99–19.19 mm), MCN-PIC.018 (4.61–11.48 mm). These specimens present a wide divarication of the I-V digits, varying between 18.23° - 167.28° with mean being 69.09°. These values are higher than those found in *P. lockleyi* and *P. nectouxi*. Because the sole surface is more extensive and the toes are straighter, they cannot be assigned to *P. haarmuehlensis* and *P. polonicum*.

Table 1. Footprint and trackway parameters of *Procolophonichnium nopcsai* from the Predebon outcrop, Carnian of Brazil. Measurements in millimeters and degrees (mean values); Pl = pes length; Pw = pes width; Ml = manus length; Mw = manus width; P I-V = divarication between digits; Mpa = pace angulation manus; Ppa = pace angulation pes.

Specimens	Pl	Pw	Ml	Mw	P I-V	Mpa	Ppa
MCN-PIC.001	8.58	6.29	6.21	5.84	70.46°	74.45°	72.90°
MCN-PIC.002	8.30	7.47	6.46	8.01	121.05°	69.76°	56.84°
MCN-PIC.003	6.62	5.88	5.37	6.64	105.19°	103.31°	69.82°
MCN-PIC.004	7.71	6.04	5.02	6.48	142.90°	78.18°	65.19°
MCN-PIC.007	7.27	8.17	6.44	7.46	105.91°	70.74°	59.23°
MCN-PIC.016	6.44	5.45	5.24	5.18	112.81°	-	-
MCN-PIC.017	9.43	8.17	8.98	8.46	75.51°	90.59°	69.73°
MCN-PIC.018	6.37	8.01	5.13	5.61	64.79°	61.57°	50.79°
MCN-PIC.019	6.76	7.40	6.57	7.85	72.53°	123.05°	96.07°



ULVG14232 25.38 30.65 - - 107.18° - -

The six best detailed and more complete footprints (i.e., footprints #15 in the MCN-PIC.001; footprints #8 and #14 in the MCN-PIC.002; footprint #2 in the MCN-PIC.016; footprint #2 in the MCN-PIC.017; footprint #1 in the MCN-PIC.018) are detailed in Table 2, and three of them are represented in Figure 3.

Table 2. Best detailed and more complete footprints of *Procolophonichnium nopcsai* from Predebon outcrop, Carnian of Brazil. Measurements in millimeters and degrees (mean values); Ol = Overall length, Ow = Overall width, I-V = Divarication between digits I and V.

Footprints	Specimens	Ol	Ow	I-V
#15	MCN-PIC.001	5.76	8.57	108.84°
#8	MCN-PIC.002	3.67	7.49	124.13°
#14	MCN-PIC.002	5.25	8.75	114.07°
#2	MCN-PIC.016	5.73	6.83	139.59°
#2	MCN-PIC.017	13.77	10.28	36.17°
#1	MCN-PIC.018	7.62	6.95	89.52°



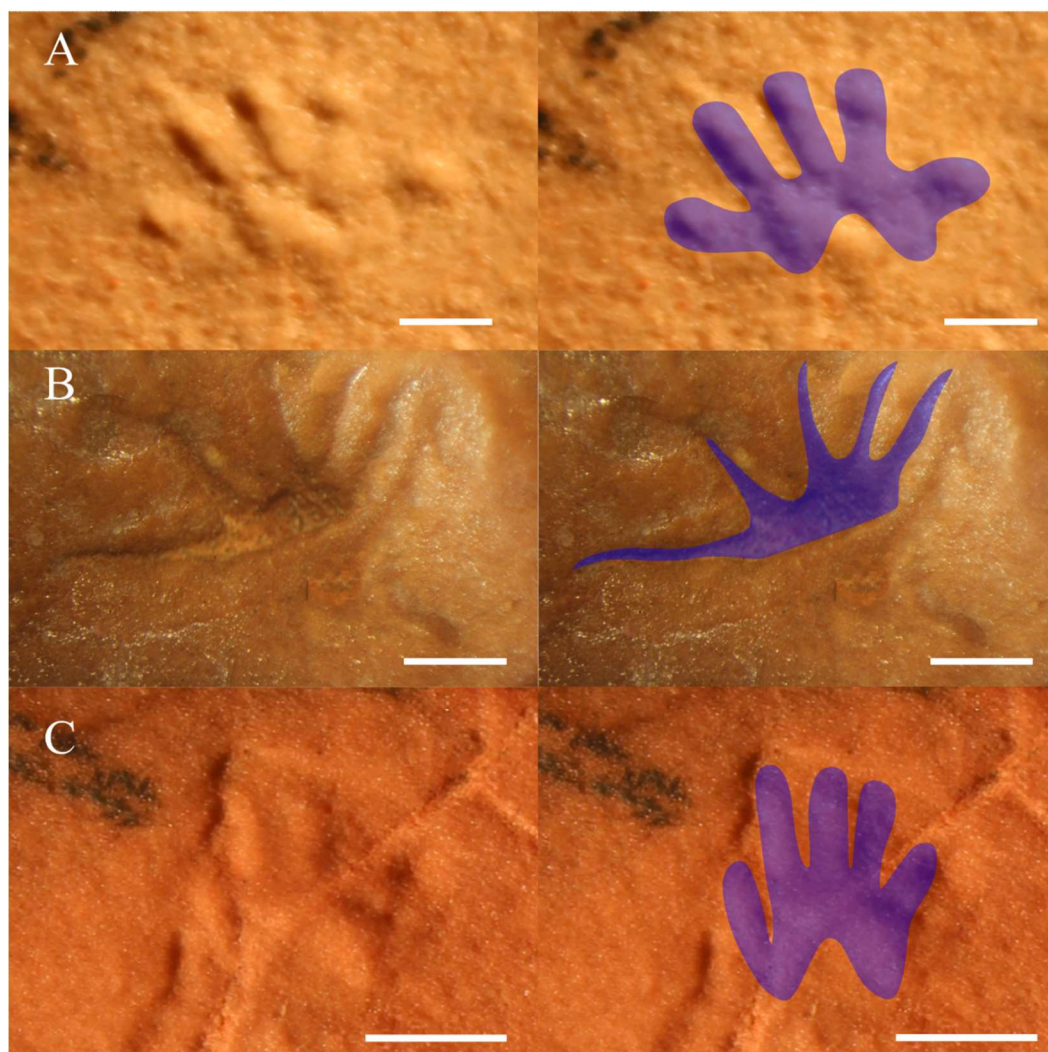


Figure 3: A) Footprint #2 in the MCN-PIC.016; B) Footprint #8 in the MCN-PIC.002; C) Footprint #2 in the MCN-PIC.017. Scales: 2 mm (A, B), 3 mm (C).

The trackways are arranged in a simple alternating locomotion, with the manus in front of the pes and relatively low pace angulation (Figure 4). The pace angulation of the manus varies from 61.57° to 123.05° , with mean being 83.95° . The pedal pace angulation is 50.79° - 96.07° , with mean being 67.57° . A wavy tail trace is seen associated to most of the trackways (except in slab MCN-PIC.019) and varies between 21.58-190.32 mm (mean: 78.11 mm) in length, 0.64-1.92 mm (mean: 1.33 mm) in width and present a wavelength of 9.1-71.34 mm (mean: 23.83 mm). Generally, the manus footprints are closer to the central axis of the trackway



in comparison to the pes. Manus are also more frequently directed forward, while the pes show a more variable orientation.

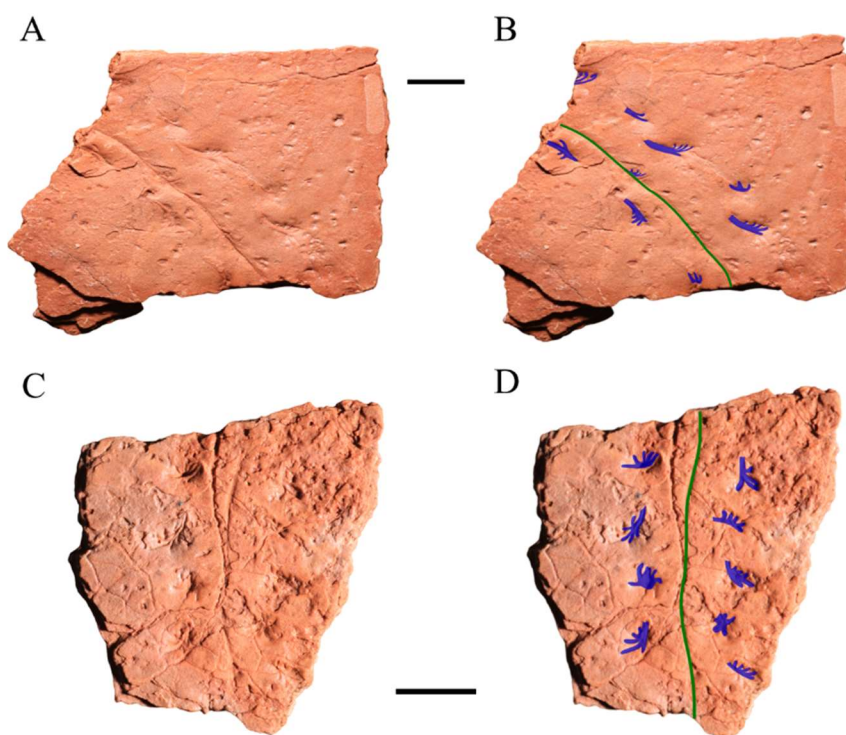


Figure 4: Photography of specimens and interpretative schemes of MCN-PIC.001 (A and B) and MCN-PIC.002 (C and D). Scales 20 mm.

In slabs MCN-PIC.016, MCN-PIC.017 and MCN-PIC.019 trackways are preserved as convex hyporelief, differing from slab MCN-PIC.007, where they are preserved as concave epirelief. In MCN-PIC.001, MCN-PIC.002, MCN-PIC.003, MCN-PIC.004, and MCN-PIC.018 footprints and trackways are preserved in both.

Comparison with other ichnotaxa: As explicit in the ichnogenic epithet, *Procolophonichnium* was initially attributed to small-sized procolophonoid parareptiles, such as *Procolophon* because of osteological affinity (Seeley, 1904; Nopcsa, 1923; Kuhn, 1963; Demathieu & Müller, 1978). However, in more recent studies this ichnogenus has been attributed to parareptiles and/or therapsids, based in digit configuration and phalangeal formula form preserved pads (Klein et al., 2015; Marchetti et al., 2019b; Klein & Lucas, 2021).



The specimens show many diagnostic features of the ichnogenus *Procolophonichnium* Nopcsa, 1923. Some material initially assigned to other ichnogenera (such as *Rhynchosauroides*, *Phenacopus*, *Procolophonipus*, *Circapalmichnus* and *Dicynodontipus*) was reattributed to *Procolophonichnium* after comprehensive studies, usually due to misinterpretations related to their morphological similarity and the small size (Klein et al., 2015; Klein & Lucas, 2021). However, in most recent reviews (Klein et al., 2015; Klein & Lucas, 2021) some specimens were not attributed with certainty to an ichnogenus, due to poor preservation and lack of access to all reviewed materials.

The first mention of the materials here attributed to *P. nopcsai* was made by Silva et al. (2006). In this study, the authors point to the cynodont as the probable trackmaker, but they don't attribute it to any ichnogenus. Afterward, Silva et al. (2008a) attributed these footprints to the ichnogenus *Dicynodontipus* with a new ichnospecies: *D. protherioides*. However, Klein et al. (2015) considered the attributions to *Dicynodontipus* made by Silva et al. (2008a) to be dubious. The authors commented that tail trace is not a common feature of *Dicynodontipus*, especially in samples from the Lower-Middle Triassic of the Germanic Basin. Another point raised by Klein et al. (2015) is the increase in the length of digits I-III, which contrasts with *Dicynodontipus*, which is characterized by short digits with subequal length. According to Klein and Lucas (2021), the pace angulation of *Dicynodontipus* is never less than 100°. As previously mentioned, the average pace angulation of the trackways from the Predebon outcrop is 83.95° for the manus and 67.57° for the feet, agreeing with that proposition. The morphology of these samples assigned to *Dicynodontipus* by Silva et al. (2008a) are more like the ichnogenus *Procolophonichinum* by Klein et al., 2015. The poor conservation of the samples didn't allow a definitive determination. Subsequently, these footprints and trackways are attributed to theromorphoid or *Procolophonichnium*-like shape (Klein & Lucas, 2021).



The specimens described here share several morphological features with other ichnotaxa attributed to *Procolophonichnium*. This ichnogenus occurs from the late Permian to the Late Triassic (Klein et al., 2015). It is relatively rare in the Permian, but well established in the Triassic, mainly in the Early-Middle Triassic (Olenekian-Anisian) boundary. More recently, new ichnospecies of *Procolophonichnium* have been described throughout the Triassic (Klein et al., 2015), and the currently valid ichnospecies are *P. haarmuehlensis*, *P. lockleyi*, *P. nectouxi* and *P. nopcsai* (Klein & Lucas, 2021).

The material was described by Demathieu (1985) like *P. nectouxi*, from the Saône-Rhône Valley (Anisian-Ladinian) of France, shows a morphology somewhat distinct of footprints analyzed here, where manus are rotated greatly inwards relative to midline compared with the pes (Klein et al., 2015).

Another ichnospecies is *P. lockleyi*, from Hassberge Formation (Carnian) of Germany (Klein et al., 2015). This ichnospecies also shares similar characteristics with the sample MCN-PIC.019, such as manus positioned anterior to the pes, mostly with slight posterior overstep by the latter, and the relatively high pace angulation. However, *P. lockleyi* is mainly characterized by a “heel” behind digit V of manus and pes, absent in the tracks analyzed here.

Both *P. haarmuehlensis* described by Marchetti et al. (2019a, 2021), from Winterswijk Muschelkalk (Netherlands) and Quarziti del Monte Serra Formation (Italy), as *P. polonicum*, from the Labyrinthodontidae Beds, Middle Buntsandstein of Poland (Ptaszynski, 2000), show relatively higher footprint lengths, and more extensive sole surfaces, with straighter and outward curved digits, compared to the material studied here.

Haubold (1971) assigned two specimens to *P. nopcsai* from the Buntsandstein of Germany. These specimens have a pattern of digit length increasing, like the samples analyzed here. The specimens attributed to *P. nopcsai* by Marchetti et al. (2019b), from the Palingkloof



Member of the Balfour Formation (Induan) of South Africa, show a digit increase proportion very similar to the samples studied here. Another characteristic in both is that the pes digit IV is the longest, something found in some pes footprints in samples MCN-PIC.001 and MCN-PIC.002. However, Haubold (1971) and Marchetti et al. (2019b) attributed these footprints to procolophonoid organisms rather than cynodonts.

5. Discussion

5.1. Trackmaker identity

The therapsid and parareptile faunas of the Candelária Sequence (composed of the *Hyperodapedon* AZ and the *Riograndia* AZ faunas) is shown in Table 3. The *Hyperodapedon* AZ fauna is characterized by the abundance of the rhynchosaur *Hyperodapedon* and the traversodontid cynodont *Exaeretodon*, but also includes other rhynchosaurs, proterochampsians, “rauisuchians”, ornithosuchians, aetosaurs, dinosauriforms, sphenodontians, temnospondyls and both cynognathian and probainognathian cynodonts (Schultz et al., 2020). Among them, the genera *Exaeretodon*, *Hyperodapedon*, *Teyumbaita*, *Aetosauroides* and *Proterochampsia* are shared with the *Scaphonyx-Exaeretodon-Herrerasaurus* Biozone of the Ischigualasto Formation of Argentina (Desojo et al., 2020), corroborating the Carnian age for the *Hyperodapedon* AZ.

Table 3. Selected taxa from the Candelária Sequence of the Santa Maria Supersequence, Carnian-Norian of Brazil (Schultz et al., 2020).

	<i>Hyperodapedon</i> AZ	<i>Riograndia</i> AZ
Traversodontidae cynodonts	<i>Charruodon tetracuspoidatus</i>	-
	<i>Exaeretodon riograndensis</i>	-
	<i>Gomphodontosuchus brasiliensis</i>	-
	<i>Siriusgnathus niemeyerorum</i>	-
Probainognathia cynodonts	<i>Agudotherium gassenae</i>	<i>Brasilodon quadrangularis</i>



	<i>Alemoatherium huebneri</i>	<i>Botucaraitherium belarminoi</i>
	<i>Charruodon tetracuspидatus</i>	<i>Irajatherium hernandezi</i>
	<i>Prozostrodon brasiliensis</i>	<i>Riograndia guaibensis</i>
	<i>Therioherpeton cargini</i>	-
	<i>Trucidocynodon riograndensis</i>	-
Procolophonoidea parareptiles	-	<i>Soturnia caliodon</i>
Dicynodonts	-	<i>Jachalera candelariensis</i>

Among the species recorded in the *Hyperodapedon* AZ (Table 3), the cynodonts *Agudotherium gassenae* Stefanello et al., 2020, *Alemoatherium huebneri* Martinelli et al., 2017, *Charruodon tetracuspидatus* Abdala & Ribeiro, 2000, *Prozostrodon brasiliensis* (Barberena, Bonaparte & Teixeira, 1987) and *Therioherpeton cargini* Bonaparte & Barberena, 1975 have size proportions that correspond to the dimensions of the footprints analyzed here. However, due to the lack of complete skeletons of these organisms, a precise determination based on morphological data is not possible.

Klein et al. (2015) made a comparison between different Permo-Triassic tetrapod autopodia and *Procolophonichnium* tracks from South Africa, Germany, Netherlands, France, Italy, United States, Morocco, Brazil and Poland. The authors concluded which are the probable producer of *Procolophonichnium* footprints, based on digits proportions: for *P. lockleyi* and *P. nectouxi* are therocephalian (therapsid), and for *P. haarmuehlensis*, *P. polonicum* and *P. nopscai* are procolophonid *Procolophon*. In such analysis, the authors concluded that *Procolophonichnium* producers would be therapsids rather than procolophonoids or captorhinids. However, Klein et al. (2015) also commented that the best match for *P. nopscai*, would be the autopodia of the Early Triassic *Procolophon*, due to digital proportion. But digits proportion is the best parameter to determine which the ichnospecies? As will be discussed later, some conditions can interfere with the preservation of digits in footprints. The



environmental context and consequently the substrate, can interfere in the interpretations by not preserving the original morphology of the trackmakers autopodium. Another point that can interfere are the movements that the trackmaker needs to make during locomotion. These factors can cause the digits to have different proportions than expected.

Synapsids present a synapomorphy related to the propulsion phase in locomotion, the digital arcade (Kummel & Frey, 2012; 2014). This digital arcade is ventral inclination of the distal metapodials against the proximal phalanx in a digital joint (Kummel & Frey, 2012). The result of this effect is the reduction of lever made by the arm due to the ground reaction force and the increase in the strength of the profound flexor tendon (Kummel & Frey, 2012). During locomotion of synapsids occurs the pedal rolling. The pedal rolling is formed by flexion digits II-V to one side and digit I to the other (Kummel & Frey, 2014) (Figure 5A). This movement gives a different morphology to the footprints on trackway, there manus and pes sometimes are turned to side or to back. In footprints attributed by Silva et al. (2008b) to *R. retroversipes*, that synapomorphy is evidenced principally on pes (Figure 5B and C). The pedes in these samples are turned to back, and the digits have been elongated, because of this movement.



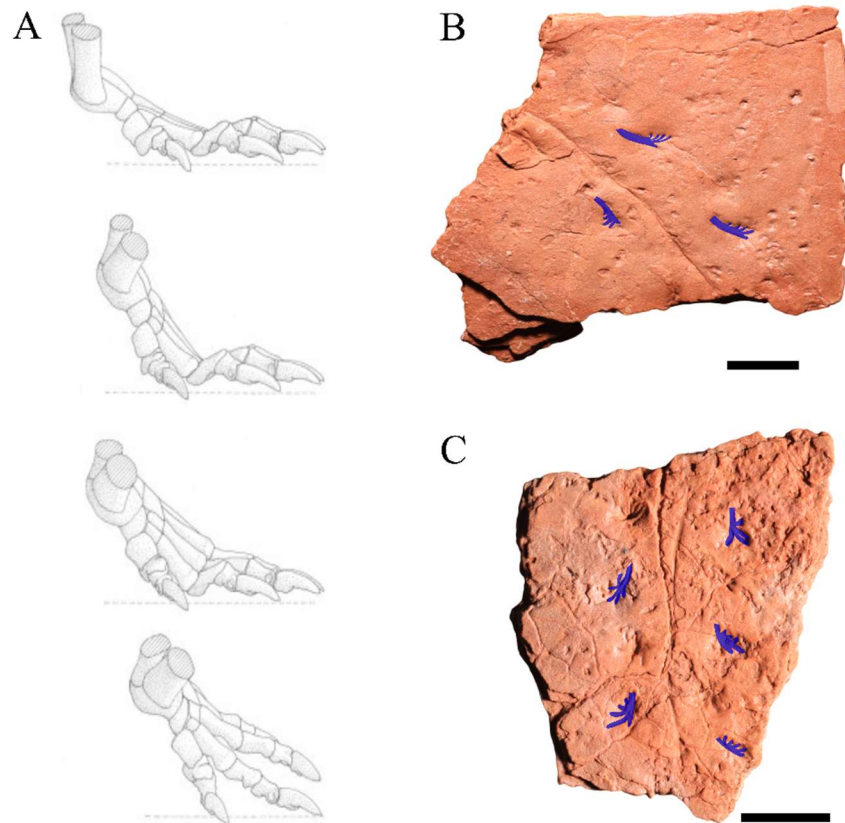


Figure 5: Model of the pedal rolling mode of a *Titanophoneus*-like animal (A) compared to footprints in sample MCN-PIC.001 (B) and MCN-PIC.002 (C). Adapted from Kummell & Frey, 2014. Scales: 20 mm

In pentadactyl mammals the autopodium shows a basic pattern with 11 pads (Hofer et al., 1961; Figure 6A). The basal digital pads are located palmar or plantar in the gap between the basal joints. The same occurs in terminal pads, where are in terminal joints or the ungual phalanges. Some footprints from Predebon outcrop have pads preserved. There are principally basal digital pads (I, II, III and IV in Figure 6A), and occurs on footprints of MCN-PIC.016 (Figure 6B), MCN-PIC.017 (Figure 6C) and ULVG14232 (Figure 6D).



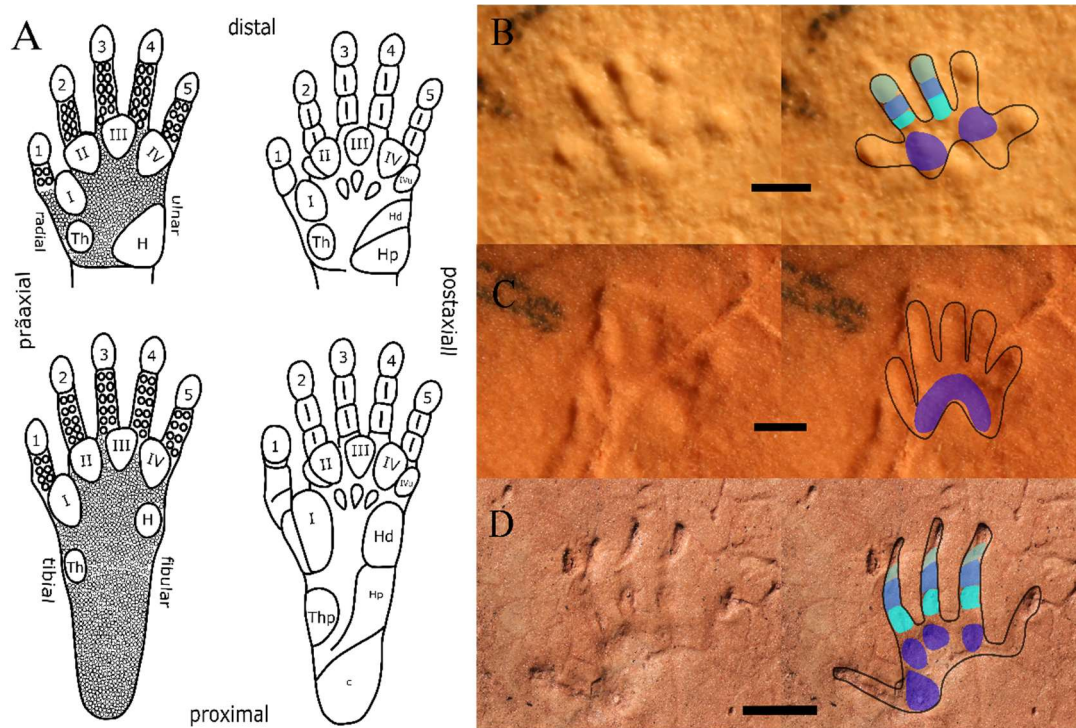


Figure 6: A) Mammal primary pad plane (left) and (more differentiated) primate pad plane (right) (Adapted from Hofer et al., 1961); B) Footprint #2 in MCN-PIC.016 with pads and phalanges (Scale: 2 mm); C) Footprint #2 in MCN-PIC.017 with pad (Scale: 2 mm); D) Footprint on ULVG14232 with pads and phalanges (Scale: 10 mm).

Two types of phalangeal formulas occur in cynodonts (Hopson, 1995): (1) in the procynosuchid cynodont *Leavachia duvenhagei* (junior synonym of *Procynosuchus delaharpei*) and in *Thrinaxodon* with the formula 2-3-4-4-3, but both don't occur in Carnian (Late Permian and Early Triassic, respectively); (2) and in all other cynodont genus the phalangeal formula is 2-3-3-3-3. Although almost all cynodonts have the same phalangeal formula, the number of carpals and their arrangement varies along the evolutionary lineage within the group and later in mammals (Kummell et al., 2020).

The cynodont fauna of *Hyperodapedon* AZ is well known, but probainognathians are less abundant than traversodontids, despite being more diverse (Schultz et al., 2020). However, the fossil record of *Hyperodapedon* AZ cynodonts is quite fragmented, with only an almost



complete specimen, the holotype of *Trucidocynodon riograndensis* (Oliveira et al., 2010). This specimen is a probainognathian with the same growth proportions in digit sizes (I-V) and morphological affinity (Figure 7), but the autopodia are larger than those of the footprints studied here.

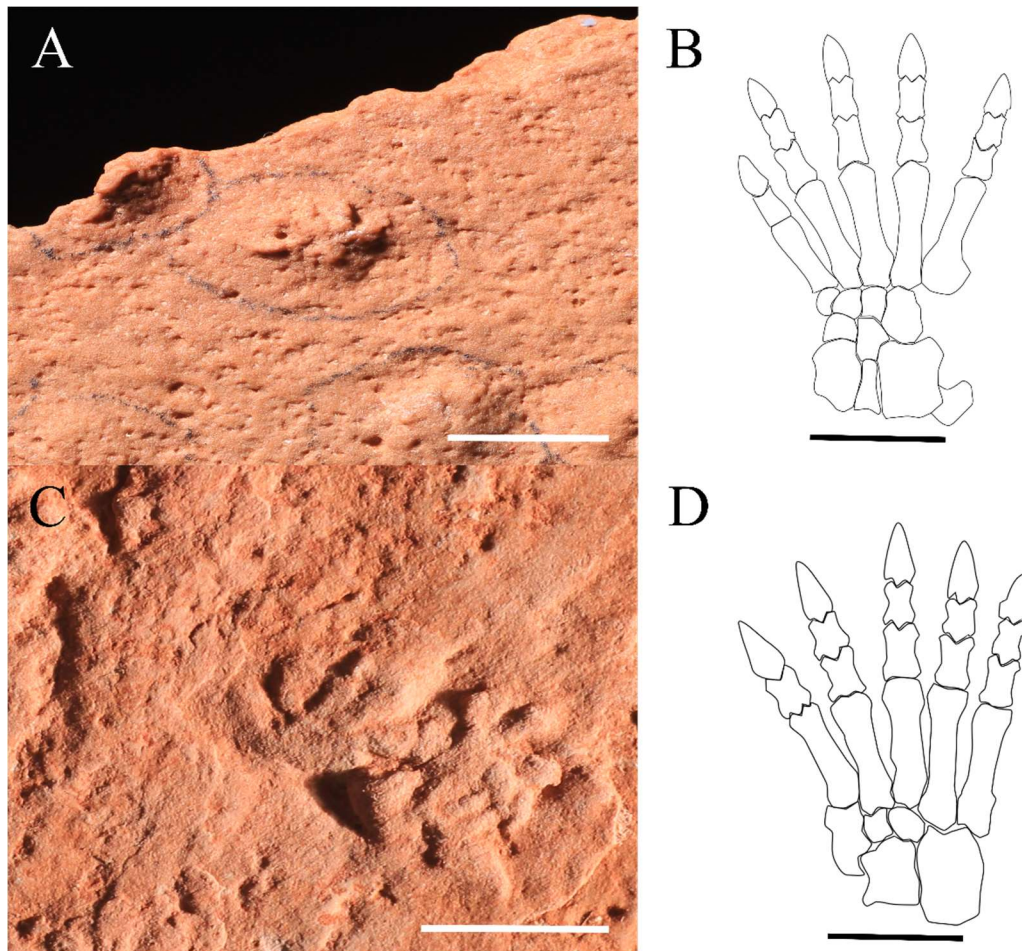


Figure 7: Comparison of footprints (A and C) from the Predebon outcrop with manus (B) and pes (D) of Triassic tetrapods. A) Track #15 in MCN-PIC.001. Scale: 10 mm. B) Interpretative drawing of the manus of *Trucidocynodon riograndensis*. Scale: 30 mm. C) Track #7 in MCN-PIC.019. Scale: 10 mm. D) Interpretative drawing of the pes of *Trucidocynodon riograndensis*. Scale: 30 mm. All drawings from Oliveira et al., 2010.

5.2. Comparison with other ichnotaxa



The Triassic ichnogenus that are most like the samples described here are *Dicynodontipus* and *Rhynchosauroides*. As previously mentioned, there are records of both for the Triassic of Brazil. However, other ichnogenera show characters like *Procolophonichnium*, but occur in Permian and Jurassic.

Dicynodontipus comprises quadrupedal footprints, related to therapsid synapsids, probably cynodonts were most likely the trackmakers (Klein & Lucas, 2021). Domnanovich & Marsicano (2006) describes some footprints from Vera Formation (Argentina) that were attributed different morphotypes, but Klein & Lucas (2021) interpreted them to be *Dicynodontipus*. In these footprints it is possible to see forward-pointing digits with almost the same proportion in increase of digits, a large plantar and palmar surface and a convex at the proximal margin. These characteristics are not seen in footprints studies here, where digits increase to I-III, with digits I and V are laterally-pointing and show a concave proximal margin.

In a study developed by Krause & Haubold (2008), where they analyzed some footprints from Germany and attributed them to diverse ichnogenera, including *Dicynodontipus*. These footprints (attributed to *Dicynodontipus*) show short digits forward-pointing, with length increase on digits I-III. The digits I-IV emerge straight into the sole and digit V is slightly back laterally. Like occurs on footprints from Argentina, they show a large plantar and palmar surface, with a convexity at the proximal margin.

Francischini et al. (2018b) assigned some samples from the Pirambóia Formation (Brazil) to the ichnogenus *Dicynodontipus*. Among the characteristics analyzed by Francischini et al. (2018b) the elongated (convex) heel, with a V-shaped sole in the proximal end, giving a subtriangular shape to the entire footprint. As previously presented, the footprints attributed here to *P. nopscai* have a concave proximal margin.



Rhynchosauroides are lacertoid ectaxonic footprints of a quadruped (Klein & Lucas, 2021), probably lepidosauromorph and/or archosauromorph trackmakers. The most striking feature of *Rhynchosauroides* is its well-defined ectaxony, absent in the footprints analyzed here. Another present feature are the digitigrade pes footprints and the plantigrade manus footprints. In the samples analyzed here, as previously mentioned, the footprints of manus and pes are usually semiplantigrade and digitigrade, not being plantigrade.

Dromopus shows long and slender digits with acute tips (Voigt & Lucas, 2015). This ichnospecies is very similar with *Rhynchosauroides*. The digit IV in Manus and Pes is longer than the other digits (ectaxony). As mentioned in the comparison with *Rhynchosauroides*, absent in the footprints analyzed here. The footprints are digitigrade, especially in Manus. The footprints of manus analyzed here are usually semiplantigrade and digitigrade.

Varanopus shows pes e manus with parallel and perpendicular to extension of digit III. Pes digit V is if digit III (Lucas et al., 2001). Digit V is well integrated into pes, which is thus structured by a close group of all five digits. Manus shows the same arrangement, although digit V is as short as II, but very close to digit IV. In *Procolophonichnium*, digit IV subequal in length to digit III, and digit V subequal in length to digit II.

Ameghinichnus is a Mesozoic synapsid ichnogenus from the Middle Jurassic to the Early Cretaceous. Despite not having records in the Triassic show some similarity in the morphology with the *P. nopscai*. But the main feature that differs is the arrangement of the manus-pes sets on each side of the body. This arrangement presents an alternate or opposite configuration in relation to the midline, where the handprints are located medial to the grip and internally rotated from the midline (De Valais, 2009). In *Ameghinichnus* both the manus and the pes are wider than they are long, with straight digit imprints. In *Procolophonichnium*, despite the manus being similar in shape to the pes, they are smaller.



Contiichnus is a Permian ichnogenus that shows strongly heteropodic fore and hind prints, were always sub-parallel to each other and with respect to the trackway midline (Citton et al., 2017). The digit traces increase in length (I-IV), where digit III is the longest, digits II and IV show approximately the same length, like those digits I and V. *Contiichnus* shows palm portion with two distinct pad impressions and a central embayment (Citton et al., 2017). In *Procolophonichnium* the pads in the palm portion show only an impression.

5.3. Paleoenvironmental inferences

Tidal flats and coastal areas of these plains of the Triassic Germanic Basin would be the habitat for *Procolophonichnium* producers, especially in the intertidal regions (Diedrich, 2008). In sandy coastal areas, *Procolophonichnium* is rarely represented, where the main occurrence of footprints can be attributed to pseudosuchian archosaurs (*Brachychirotherium* and *Isochirotherium*).

The base of the Candelária Sequence represents sheet deltas and ephemeral lakes, indicating a humidity increase, when compared to the lower sequences of the Santa Maria Supersequence (Schultz et al., 2020). The presence of invertebrate traces attributed to the *Skolithos serratus* in some areas of the outcrop is shown by Nascimento & Netto (2019). According to Buatois & Mangano (2021), the presence of *Skolithos* in continental environments indicates sediments periodically exposed to air or periodically inundated. The abundance of *S. serratus* in Caturrita Formation theorizes that soil developed in desiccated-overbank deposits (Nascimento & Netto, 2019). In depositional environments, *Skolithos* occurs in fluvial overbank settings, such as ponds, levees and crevasse splays, especially in lake-margin areas in both open and closed lacustrine basins, and in both ephemeral and perennial lakes (Buatois & Mangano, 2021).



This relatively high humidity may have influenced the substrate presented in the Predebon outcrop, making it unconsolidated. This unconsolidated substrate imposes some locomotion difficulty for small-sized organisms, making them sink in some cases. This situation can be seen in several slabs collected in the studied site, such as MCN-PIC.001 (Fig. 8A and B), MCN-PIC.002 (Fig. 8C and D), MCN-PIC.003, and MCN-PIC.004, where the same trackway is registered in both slab faces, as concave epireliefs and convex hyporeliefs. This occurrence was originally interpreted as coincident registration of different trackways produced by different groups of organisms (a lacertoid animal for the concave *Rhynchosauroides* and a therapsid for the convex *Dicynodontipus*) crossing the area in the same direction, within a short interval (Silva et al., 2008a).

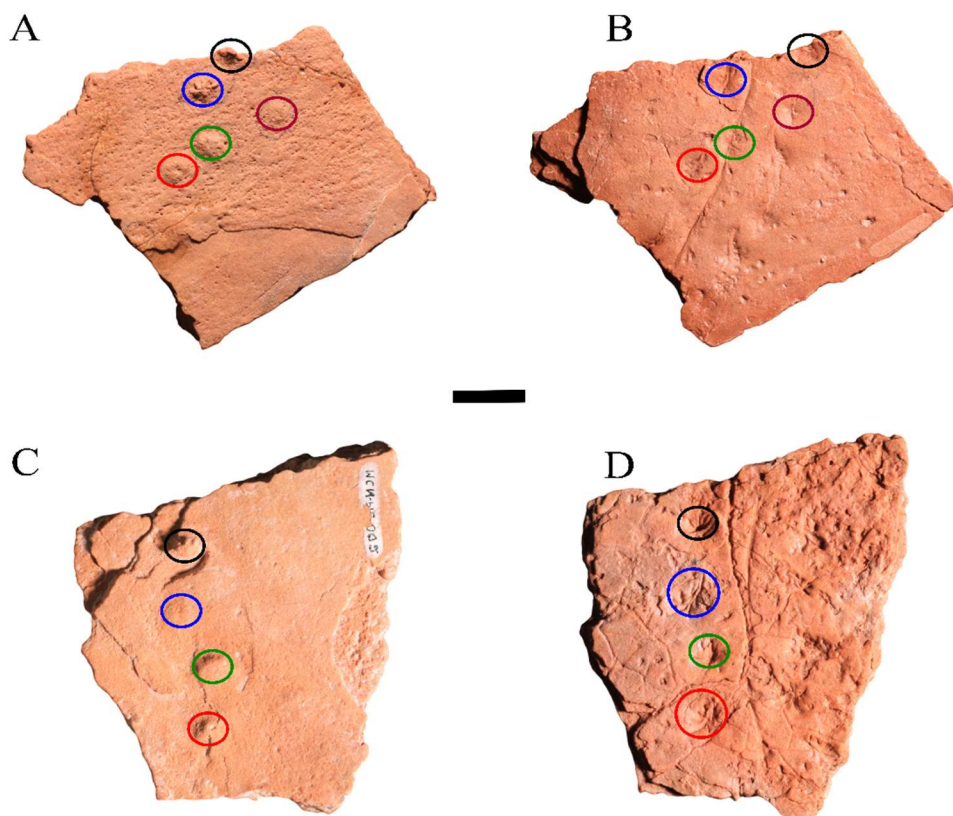


Figure 8: Samples where footprints in both faces. A-B: MCN-PIC.001; C-D: MCN-PIC.002. A and C were mirrored for comparison purposes. The circles with the same colors relate the same footprints that occur in epirelief and hyporelief. Scale: 20 mm.



However, the values of the outer width of the trackways in MCN-PIC.001 (36.46 in epirelief and 35.07 in hyporelief), half-step of manus in MCN-PIC.001 (16.29 in epirelief and 16.92 in hyporelief) and MCN-PIC.004 (17.65 in epirelief and 17.32 in hyporelief), double-step of the pes in MCN-PIC.001 (27.46 in epirelief and 25.11 in hyporelief) and in MCN-PIC.002 (25.96 in epirelief and 28.23 in hyporelief), double-step of manus in MCN-PIC.002 (27.58 in epirelief and 30.09 in hyporelief) and MCN-PIC.003 (33.30 in epirelief and 26.89 in hyporelief), on both sides of the samples are very close, as shown in table 4.

Table 4. Trackways parameters in epirelief and hyporelief of *Procolophonichnium nopscai* from Predebon outcrop. Measurements in millimeters; Owt/E: outer width of the trackways – epirelief; Owt/H: outer width of the trackways – hyporelief Hm/E: Half-step of manus – epirelief; Hm/H: Half-step of manus – hyporelief; Hp/E: Half-sep of the pes - epirelief; Hp/H: Half-step of the pes – hyporelief; Dp/E: Double-step of the pes – epirelief; Dp/H: Double-step of the pes – hyporelief; Dm/E: Double-step of the manus – epirelief; Dm/H: Double-step of the manus – hyporelief.

Specimens	Owt/E	Owt/H	Hm/E	Hm/H	Hp/E	Hp/H	Dp/E	Dp/H	Dm/E	Dm/H
MCN-PIC.001	36.46	35.07	16.29	16.92	15.15	13.21	27.46	25.11	35.16	-
MCN-PIC.002	36.93	-	14.25	-	11.53	-	25.96	28.23	27.58	30.09
MCN-PIC.003	40.88	-	11.85	-	21.46	-	28.41	-	33.30	26.89
MCN-PIC.004	38.91	-	17.65	17.32	17.41	-	30.02	-	28.62	-

Here we interpret this record as products of trackway of one single individual, where it would have sunk due to the muddy substrate, producing a concave epirelief footprints on the upper surface, and another convex hyporelief footprints on the lower surface. The manus penetrates deep in the substrate and is registered as convex hyporelief transmitted undertracks (sensu Gatesy & Falkingham, 2020). Diedrich & Fichter (2003) describes some footprint from



Germany, where a sample is attributed to *Procolophonichnium haarmuehlensis*. In this sample described by Diedrich & Fichter, it is possible to observe the variation in preservation of the autopodium in the substrate, where the more it penetrates, worst is the morphological preservation. Pes and tail traces, on the other side, do not penetrate and are only impressed in the surface of trampled substrate, being always registered as concave epireliefs. Diedrich (2008) shows preserved footprints and tail traces of *Procolophonichnium* in different substrates. In this representation, pes preserve more details in comparison of manus, and generally associated with tail trace.

Because this environment belongs to a lake system, there is an alternation of periods of flooding and drying, where floods would be associated with catastrophic events (Zerfass et al., 2007). The authors also comment that in periods of drought, small channels were produced by low-intensity rains, but that did not fill the lacustrine body, something evidenced by the presence of mudcracks. In the samples MCN-PIC.002, MCN-PIC.007 and MCN-PIC.017, it is possible to notice the presence of mudcracks (Figure 9). In some cases, these mudcracks overlap some footprints, that is, the footprints were produced before the substrate desiccated.

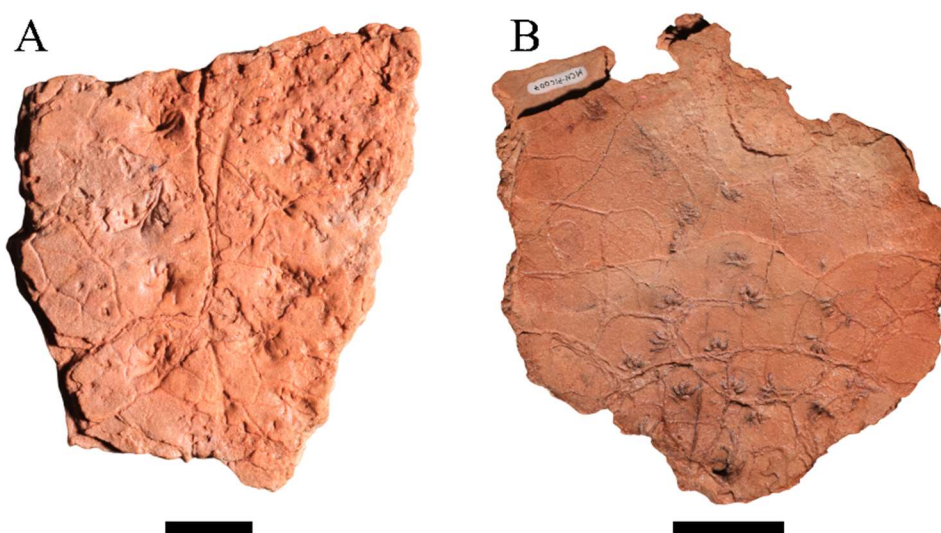


Figure 9: Samples with mudcracks. A) MCN-PIC.002 (scale 15 mm); B) MCN-PIC.007 (scale 30 mm).

The mode of preservation of these footprints was compared by Silva et al. (2007) to the description made by Tucker & Burchette (1977). Preservation occurred due to (1) imprinting in a very muddy and wet sediment (as previously commented, this environment would be a sheet delta or an ephemeral lake); (2) a slight desiccation resulting from subaerial exposure, which provided a stiffness and abrasion resistance to the substrate (the substrate where the footprints were preserved suffered desiccation, due to a period of subaerial exposure); and (3) burying the footprints in a thin layer of sediment because of a low-energy water flow (later these footprints were covered by a layer of substrate, possibly as a result of the increase in humidity). There is another preservation not commented on by Tucker & Burchette (1977), the (4) microbial mats, which help in the cohesion between grains of the substrate and cooperate for a fast cementation, allowing a better preservation of the footprint (Francischini, 2020).

Diedrich (2008) discussed the preservation of tracks and trackways of the most common ichnogenera of the Triassic of the Germanic Basin, including *Procolophonichnium*. Different types of substrates allowed the organism to walk with higher or lower agility, which is directly reflected in the track morphology and in the trackway configuration. The organism walked on a biolaminated substrate, and because it is an unconsolidated sediment, it would make locomotion difficult, leaving a greater distance between pes and manus (Diedrich, 2008). On the other hand, in dry microbial mats, the organism's agility was greater (due to the smaller distance between pes and manus) because the substrate stiffness is greater. It is possible to see this in samples MCN-PIC.017 (5.91-11.83 mm), MCN-PIC.018 (7.95-19.03 mm) and MCN-PIC.019 (2.17-5.59 mm), where pes and manus are very close between. In other samples the substrates are wet, providing a large distance between pes and manus. This relation between pes and manus in *Procolophonichnium* has a variation in samples for other localities. For



example, *P. nopcsai* from South Africa was described by Marchetti et al. (2020), where the values show 32.48 mm. In *P. haarmuehlensis* from the Netherlands, Marchetti et al. (2019a) shows samples with values 28.79-120.47 mm. In revision by Klein et al. (2015), the authors describe a new ichnospecies *P. lockleyi* from Germany, where have values between 19.35-25.49 mm, but some footprints are overlapped. Also, in the review by Klein et al. (2015), the authors proposed a new combination, thus adding a new ichnospecies *P. nectouxi*, from France. This ichnospecies shows values between 11.72-18.36 mm, but here also some footprints are overlapped.

In the *Procolophonichnium* trackways, the presence of a sinuous tail trailing trace is typical evidence of unconsolidated substrate (Diedrich, 2009). Previously mentioned, in almost all the samples analyzed here there is the presence of the tail trailing trace (except in the MCN-PIC.019, maybe not preserved in this sample).

5.4. Misinterpretations

It is interesting to see how a footprint can provide different interpretations due to the influence of different factors. Substrate conditions, a variation in anatomy or locomotion, a different behavior, can modify the way that the footprint will be preserved. All these factors can cause misinterpretations, such as the one that initially occurred with the footprints analyzed here.

The unconsolidated substrate made it difficult for the organism to move around, and this caused a morphological variation (Figure 11D), causing Silva et al. (2008b) interpreted them as *Rhynchosauroides*. The pes footprints did not sink, but slipped, due to the support provided by the tail (Figure 11C). This slip that the organism had, modified the morphology of the footprint of the feet, making it resemble *Rhynchosauroides*. The manus footprints sank (Figure



11A and B) due to the organism's center of mass being the head, and consequently are better preserved in epirelief, where Silva et al. (2008a) attributed to *Dicynodontipus*.

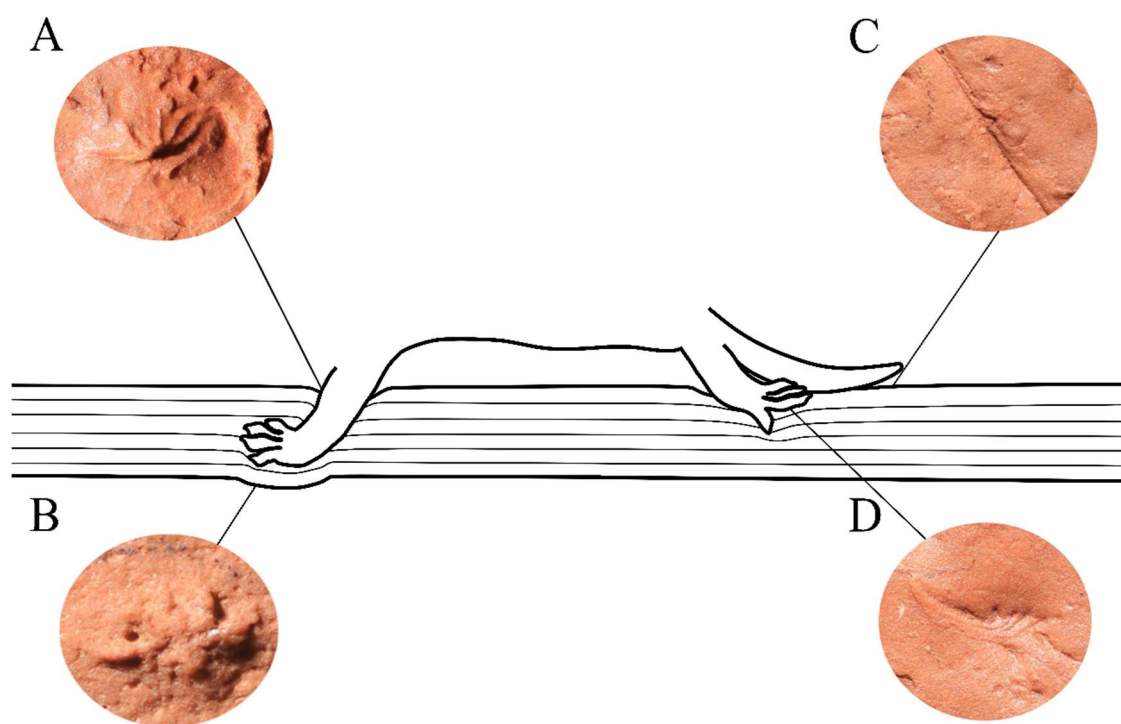


Figure 10: *Procolophonichnium nopscai* trackmaker in paleoenvironmental context of Predebon outcrop. A) Hyporelief of manus footprint were sunked (MCN-PIC.002); B) Epirelief of manus footprint were sunked (MCN-PIC.001); C) Tail trace (MCN-PIC.001); D) Hyporelief of pes footprint were slipped (MCN-PIC.001).

6. Conclusions

Small pentadactyl footprints from the *Hyperodapedon* AZ of the Candelária Sequence, formerly referred to *Dicynodontipus* isp. and *Dicynodontipus protherioides*, were studied and discussed in terms of paleobiological attribution and paleoecological inferences. The footprints are currently referred to as *Procolophonichnium nopscai* an ichnotaxon. Morphological parameters, like digits proportion with growth I-III, where III and IV being subequal and phalangeal formula 2-3-3-3-3 of the footprints, indicate a cynodont as the most likely trackmaker.



Paleoecologically, the footprints and trackways provide evidence for a represent sheet deltas and ephemeral lakes, indicating an occurrence of substrate to be unconsolidated in this local. This unconsolidated substrate made it difficult for the organisms to move, causing them in some cases to sink, producing footprints on both sides of the samples.

Further studies with the footprints of the Predebon outcrop are necessary, since only one morphotype was worked and discussed here. A future analysis including all the ichnogenera of footprints that occur in this locality may provide information about the local paleobiogeography.

References

- Abdala F. & Ribeiro A.M., 2000. — A new therioherpetid cynodont from the Santa Maria Formation (middle Late Triassic), southern Brazil. *Geodiversitas* 22 (4) : 589-596.
- Avanzini, M., Piñuela, L. & García-Ramos, J.C., 2011. Late Jurassic footprints reveal walking kinematics of theropod dinosaurs. *Lethaia*, 45(2): 238-252.
- Baird, D., 1980. A prosauropod dinosaur trackway from the Navajo Sandstone (Lower Jurassic) of Arizona. In: Jacobs, L. L, ed. *Aspect of vertebrate history: essay in honor of Harris Colbert*. Flagstaff: Flagstaff Museum of Northern Arizona Press, 219-230.
- Baird, D., 1986. Some Upper Triassic reptiles, footprints, and an amphibian from New Jersey. *The Mosasaur*, 3:125-153.
- Barberena, MC., Bonaparte, J.F. & Teixeira, A.M.S.A., 1987. *Thrinaxodon brasiliensis* sp. nov., a primeira ocorrência de cinodontes galessauros para o Triássico do Rio Grande do Sul. In: Congresso Brasileiro de Paleontologia, 10, 1987. Anais, Rio de Janeiro, p. 67-76.
- Bonaparte, J.F. & Barberena, M.C., 1975. A Possible Mammalian Ancestor from the Middle Triassic of Brazil (Therapsida-Cynodontia). *Journal of Paleontology*, Vol. 49, No. 5:931-936.



- Buatois, L.A. & Mangano, M.G., 2021. Ichnofacies. *In*: Alderton, David; Elias, Scott A. (Eds.) *Encyclopedia of Geology*, 2nd edition. vol. 3, pp. 511-519. United Kingdom: Academic Press.
- Cargnin, D., Ferigolo, J., Ribeiro, A.M., Negri, F.R. & Carvalho, I.S., 2001. Pegadas fósseis do Triássico da Bacia do Paraná (Grupo Rosário do Sul), Rio Grande do Sul, Brasil. *In*: *Revista Brasileira de Paleontologia* (2): 71-72.
- Carpenter, K., 1992. Behavior of hadrosaurs as interpreted from footprints in the “Mesaverde” Group (Campanian) of Colorado, Utah, and Wyoming. *Contributions to Geology, University of Wyoming* 29(2): 81-96.
- Citton, P., Carluccio, R., Nicolosi, I. & Nicosia, U., 2017. Re-evaluation of *Chelichnus tazelwürmi*, a non mammalian therapsid-grade track from the Upper Permian Arenaria di Val Gardena. *Historical Biology*, 31:3, 322-340.
- Citton, P., Díaz-Martínez, I., De Valais, S. & Cónsole-Gonella, C., 2018. Triassic pentadactyl tracks from the Los Menucos Group (Río Negro province, Patagonia Argentina): possible constraints on the autopodial posture of Gondwanan trackmakers. *PeerJ* 6:e5358.
- Costa, R., Schwanke, C. & Carvalho, I.S., 2003a. Análise das pegadas fósseis da Formação Sanga do Cabral (Eotriássico, Bacia do Paraná), estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *In*: *III Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados*: 26.
- Costa, R., Carvalho, I.S. & Schwanke, C., 2003b. Icnofósseis de vertebrados na Formação Caturrita (Neotriássico da Bacia do Paraná) no estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *In*: *XVIII Congresso Brasileiro de Paleontologia*: 111.
- Demathieu, G. & Müller, E., 1978. Fährten von Kleinreptilien im Mittleren Buntsandstein bei Britten (Saarland). *Jahresberichte und Mitteilungen des Oberrheinischen Geologischen Vereins*, 60:155-165.
- Demathieu, G. & Oosterink, H.W., 1983. Die Wirbeltier-Ichnofauna aus dem Unteren Muschellakl von Winterswijk (Die Reptilfährten aus der Mitteltrias der Niederlande). *Staringia*, 7:1-51.
- Demathieu, G., 1985. Trace fossil assemblages in Middle Triassic marginal marine deposits, eastern border of the Massif Central, France; *in* Curran, A. H., (Ed.). *Biogenic structures*:



Their use in interpreting depositional environments. SEPM Special Publication, 35:53-66.

- Desojo, J.B., Fiorelli, L.E., Ezcurra, M.D., Martinelli, A.G., Ramezani, J., Da Rosa, A.S. A., Belén von Baczko, M., Jimena Trotteyn, M., Montefeltro, F.C., Ezpeleta, M. & Langer, M.C., 2020. The Late Triassic Ischigualasto Formation at Cerro Las Lajas (La Rioja, Argentina): fossil tetrapods, high-resolution chronostratigraphy, and faunal correlations. *Scientific Reports*, 10:12782.
- De Valais, S., 2009. Ichnotaxonomic revision of *Ameghinichnus*, a mammalian ichnogenus from the Middle Jurassic La Matilde Formation, Santa Cruz province, Argentina. *Zootaxa*, 2203:1–21.
- Diedrich, C. & Fichter, J., 2003. Eine erste systematische SaurierfährtenGrabung im Unteren Muschelkalk (Anis, Mitteltrias) von Größenlüder, Nordhessen (NW-Deutschland). *Philippia*, 11-2:109-132.
- Diedrich, C., 2008. Millions of reptile tracks – Early to Middle Triassic carbonate tidal flat migration bridges of Central Europe – reptile immigration into the Germanic Basin. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 259:410-423.
- Diedrich, C., 2009. Palaeogeographic evolution of the marine Middle Triassic marine Germanic Basin changes – With emphasis on the carbonate tidal flat and shallow marine habitats of reptiles in Central Pangaea. *Global and Planetary Change*, 65:27-55.
- Domnanovich, N.S. & Marsicano, C.A., 2006. Tetrapod footprints from the Triassic of Patagonia: reappraisal of the evidence. *Ameghiniana*, 43:55-70.
- Francischini, H., Dentzien-Dias, P. & Schultz, C.L., 2018a. A fresh look at ancient dungs: Brazilian Triassic coprolites revisited. *Lethaia*, 51:389–405.
- Francischini, H., Dentzien-Dias, P., Lucas, S.G. & Schultz, C. L., 2018b. Tetrapod tracks in Permo-Triassic eolian beds of southern Brazil (Paraná Basin). *PeerJ*, 6:e4764.
- Francischini, H., 2020. Pegadas, pistas e trilhas de vertebrados. In: Sedorko & Francischini. (Ed.). *Iconologia: Interações entre organismos e substratos*. Editora CRV: 227-246.
- Gatesy, S.M. & Falkingham, P.L., 2020. Hitchcock’s Leptodactyli, Penetrative Tracks, and Dinosaur Footprint Diversity. *Journal of Vertebrate Paleontology*, e1781142.



- Haubold, H., 1971. Die Tetrapodenfährten des Buntsandsteins. *Paläontologische Abhandlungen A*, 4:395-548.
- Hofer, H., Schultz, A.H. & Starck D., 1961. Volarhaut der Hände und Füße. *Primatologia*. Handbuch der Primatenkunde 2, Karger, Basel.
- Holz, M., França, A.B., Souza, P.A., Iannuzzi, R. & Rohn, R., 2010. A stratigraphic chart of the Late Carboniferous/Permian succession of the eastern border of the Paraná Basin, Brazil, South America. *Journal of South American Earth Sciences*, 29: 381-399.
- Hopson, J.A., 1995. Patterns of evolution in the manus and pes of non-mammalian therapsids. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15(3) : 615–639.
- Horn, B.L.D., Melo, T.M., Schultz, C.L., Philipp, R.P., Kloss, H.P. & Goldberg, K., 2014. A new third-order sequence stratigraphic framework applied to the Triassic of the Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil, based on structural, stratigraphic and paleontological data. *Journal of South American Earth Sciences*, 55: 123-132.
- Horn, B.L.D., Goldberg, K. & Schultz, C.L., 2018a. Interpretation of massive sandstones in ephemeral fluvial settings: A case study from the Upper Candelária Sequence (Upper Triassic, Paraná Basin, Brazil). *Journal of South American Earth Sciences*, 81: 108-121.
- Horn, B.L.D., Goldberg, K. & Schultz, C.L., 2018b. A loess deposit in the Late Triassic of southern Gondwana, and its significance to global paleoclimate. *Journal of South American Earth Sciences*, 81: 189-203.
- Klein, H. & Lucas, S.G., 2010. Review of the tetrapod ichnofauna of the Moenkopi Formation/Group (Early-Middle Triassic) of the American Southwest. *New Mexico Museum of Natural History and Science*, Bulletin 50:1-67.
- Klein, H., Voigt, S., Saber, H., Schneider, J.W., Hminna, A., Fischer, J., Lagnaoui, A., & Brosig, A. 2011. First occurrence of a Middle Triassic tetrapod ichnofauna from the Argana Basin (Western High Atlas, Morocco). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 307:218–231.
- Klein, H., Lucas, S.G. & Voigt, S., 2015. Revision of the ?Permian-Triassic tetrapod ichnogenus *Procolophonichnium* Nopcsa 1923 with description of the new ichnogenus *P. lockleyi*. *Ichnos*, 22:155-176.



- Klein, H. & Lucas, S.G., 2017. Diverse Middle Triassic footprint assemblage from the Muschelkalk of Germany. *Ichnos*: 1-15.
- Klein, H. & Lucas, S.G., 2021. The Triassic tetrapod footprint record. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 83:1-194.
- Krause, D. & Haubold, H., 2008. Die Fährtenfläche bei Eiterfeld (Osthessen, Landkreis Fulda) in den *Chirotherium*-Schichten der Solling-Folge des Buntsandsteins. *Geologisches Jahrbuch Hessen*, 135:61-100.
- Kuhn, O., 1963. *Ichnia tetrapodorum. Fossilium catalogus: animalia. (Tetrapod trace fossil. Fossil catalogue: animals)*. Vol. 1, Deventer, Netherlands: Ysel Press.
- Kummell, S.B. & Frey, E., 2012. Digital arcade in the autopodia of Synapsida: standard position of the digits and dorsoventral excursion angle of digital joints in the rays II–V. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, Vol. 92.
- Kummell, S.B. & Frey, E., 2014. Range of Movement in Ray I of Manus and Pes and the Prehensibility of the Autopodia in the Early Permian to Late Cretaceous Non-Anomodont Synapsida. *PLoS ONE*, 9(12): e113911.
- Kummell, S., Abdala, F., Sassoon, J., & Abdala, V., 2020. Evolution and identity of synapsid carpal bones. *Acta Palaeontologica Polonica*, 65 (4): 649–678.
- Lallensack, J.N., Owais, A., Falkingham, P.L., Breithaupt, B.H. & Sander, P. M., 2022. How to verify fossil tracks: the first record of dinosaurs from Palestine, *Historical Biology*, DOI: 10.1080/08912963.2022.2069020.
- Langer, M.C., 2005. Studies on continental Late Triassic tetrapod biochronology. I. The type locality of *Saturnalia tupiniquim* and the faunal succession in south Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 19: 205-218.
- Langer, M.C., Ramezani, J. & Da Rosa, A. A. S., 2018. U-Pb age constraints on dinosaur rise from south Brazil. *Gondwana Research*, 57: 133-140.
- Leonardi, G., 1987. *Glossary and Manual of Tetrapod Footprint Palaeoichnology*. Ministério de Minas e Energia, Departamento Nacional de Produção Mineral, Brasília, 117p.
- Lockley, M.G., McCrea, R.T., Buckley, L.G., Lim, J.D., Matthews, N.A., Breithaupt, B.H., Houck, K.J., Gierlinski, G.D., Surmik, D., Kim, K.S., Xing, L., Kong, D.Y., Cart, K., Martin, J. & Hadden, G., 2016. Theropod courtship: large scale physical evidence of



- display arenas and avian-like scrape ceremony behaviour by Cretaceous dinosaurs. *Scientific Reports*, 6:18952.
- Lucas, S.G., Lerner, A.J. & Haubold, H., 2001. First record of *Amphisauropus* and *Varanopus* in the Lower Permian Abo Formation, central New Mexico. *Hallesches Jahrbuch für Geowissenschaften*, 23:69-78.
- Marchetti, L., van der Donck, H., van Hylekama, V. & During, M.A.D., 2019a. Leaving only trace fossils – the unknown visitors of Winterswijk. *Staringia*, 16: 250-257.
- Marchetti, L., Klein, H., Buchwitz, M., Ronchi, A., Smith, R.M., De Klerk, W.J., Sciscio, L. & Groenewald, G.H., 2019b. Permian-Triassic vertebrate footprints from South Africa: Ichnotaxonomy, producers and biostratigraphy through two major faunal crises. *Gondwana Research*, 72:139-168.
- Marchetti, L., Klein, H., Falk, D. & Wings, O., 2020. *Synaptichnium* tracks from the middle Muschelkalk (Middle Triassic, Anisian) Bernburg site (Saxony-Anhalt, Germany). *Annales Societatis Geologorum Poloniae*, 90:312-330.
- Marchetti, L., Collareta, A., Belvedere, M. & Leonardi, G., 2021. Ichnotaxonomy, biostratigraphy and palaeoecology of the Monti Pisani tetrapod ichnoassociation (Tuscany, Italy) and new insights on Middle Triassic Dinosauromorpha. *Palaeogeography, Paleoclimatology, Palaeoecology*, 567.
- Martinelli, A.G., Eltink, E., Da-Rosa, A.A.S. & Langer, M.C., 2017. A new cynodont from the Santa Maria formation, South Brazil, improves Late Triassic probainognathian diversity. *Papers in Palaeontology*, Vol. 3, Part 3:401–423.
- Martínez, R.N., Apaldetti, C., Alcober, O.A., Colombi, C.E., Sereno, P.C., Fernandez, E., Malnis, P.S., Correa, G.A., Abelin, D., 2013. Vertebrate succession in the Ischigualasto formation. *Journal of Vertebrate Palaeontology*, 32: 10–30.
- Milani, E.J., Melo, J.H.G., Souza, P. A., Fernandes, A.L. & França, A.t6B., 2007. *Boletim Geociências da Petrobras*, Rio de Janeiro, v. 15, n. 2: 265-287.
- Mörs, T., Niedźwiedzki, G., Crisoini, L., Läufer, A. & Bomfleur, B., 2019. First evidence of a tetrapod footprint from the Triassic of northern Victoria Land, Antarctica. *Polar Research*, 38, 3438.



- Nascimento, D. L. & Netto, R. G., 2019. *Skolithos serratus* in paleosols: Paleobiological, paleoecological, and paleobiogeographical insights. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 530: 152-162.
- Nopsca, F., 1923. *Die Familien der Reptilien. Fortschritte der Geologie und Paläontologie. (The families of reptiles. Advances in geology and paleontology)*. Vol. 2. Berlin: Verlag Gebrüder Borntraeger.
- Oliveira, T. V., Soares, M. B. & Schultz, C. L., 2010. *Trucidocynodon riograndensis* gen. no. et sp. Nov. (Eucynodontia), a new cynodont from the Brazilian Upper Triassic (Santa Maria Formation). *Zootaxa* 2382: 1-71.
- Ptaszyński, T., 2000. Lower Triassic vertebrate footprints from Wióry, Holy Cross Mountains, Poland. *Acta Palaeontologica Polonica*, 45:151-194.
- Schultz, C. L., Martinelli, A. G., Soares, M. B., Pinheiro, F. L., Kerber, L., Horn, B. L. D., Pretto, F. A., Müller, R. T. & Melo, T. P., 2020. Triassic faunal successions of the Paraná Basin, southern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 104: 102846.
- Seeley, H. G., 1904. Footprints of small fossil reptiles from the Karroo rocks of Cape Colony. *Annals and Magazine of Natural History London*, 14:287-289.
- Silva, R. C., Carvalho, I. S., Fernandes, A. C. S. & Ferigolo, J., 2007. Preservação e contexto paleoambiental das pegadas de tetrápodes da Formação Santa Maria (Triássico Superior) do sul do Brasil. In: Carvalho et al. (Ed.). *Paleontologia: cenários de vida*. Editora Interciência, v.1: 525-532.
- Silva, R. C., Carvalho, I. S., Fernandes, A. C. S. & Ferigolo, J., 2008a. Pegadas teromorfóides do Triássico Superior (Formação Santa Maria) do Sul do Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, 38:98-113.
- Silva, R. C., Ferigolo, J., Carvalho, I. S. & Fernandes, A. C. S., 2008b. Lacertoid footprints from the Upper Triassic (Santa Maria Formation) of Southern Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 262:140-156.
- Silva, R. C., Carvalho, I. S. & Fernandes, A. C. S., 2008c. Pegadas de dinossauros do Triássico (Formação Santa Maria) do Brasil. *Ameghiniana* 45:783-790.



- Silva, R. C., Barboni, R., Dutra, T., Godoy, M. M. & Binotto, R. B., 2012. Footprints of large theropod dinosaurs and implications on the age of Triassic biotas from Southern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* 39:16-23.
- Silva, R.C., Sedor, F.A. & Monteiro-Filho, E.L.A. 2006. Pegadas fósseis de Tetrapoda da Bacia do Paraná, Brasil. In: Monteiro-Filho, E.L.A. & Aranha, M.R. (Orgs.) *Revisões em Zoologia - I*. Curitiba: SEMA/PR, 239-253.
- Stefanello, M., Kerber, L., Martinelli, A. G. & Dias-da-Silva, S., 2020. A new prozostroodontian cynodont (Eucynodontia, Probainognathia) from the Upper Triassic of Southern Brazil, *Journal of Vertebrate Paleontology*, DOI: 10.1080/02724634.2020.1782415
- Tucker, M. E. & Burchette, T. P., 1977. Triassic dinosaur footprints from South Wales: their context and preservation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 22:195-208.
- Voigt, S., Schneider, J. W., Saber, H., Hminna, A., Lagnaoui, A., Klein, H., Brosig, A., & Fischer, J. 2011. Complex tetrapod burrows from the Middle Triassic Red Beds of the Argana Basin (Western High Atlas, Morocco). *Palaios*, 26:555–566.
- Voigt, S. & Lucas, S. G., 2015. On a diverse tetrapod ichnofauna from Early Permian red beds in San Miguel County, North-Central New Mexico. *New Mexico Geological Society Guidebook* : 241-252.
- Wilson, J. A. & Carrano, M. T., 1999. Titanosaurs and the origin of “wide-gauge” trackways: a biomechanical and systematic perspective on sauropod locomotion. *Paleobiology* 25(2):252-267
- Zerfass, H., Lavina, E. L., Schultz, C. S., Garcia, A. J. V., Faccini, U. F. & Chemale Jr, F., 2003. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of Southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. *Sedimentary geology*, 161: 85-105.
- Zerfass, H., Sander, A., Flores, A.E., Perini, A. B., Noronha, F. L., Sherer, O. L. B., Dias, A. A., Parisi, G. N., Machado, J. L. F., Ribeiro, A. M., Ferigolo, J., Rosa, A. A. S., Schultz, C. L., Silva, R. C. & Dutra, T. L., 2007. Folha Agudo. CPRM – Serviço Geológico do Brasil. Programa Levantamentos Geológicos do Brasil. Folha SH.22-V-C-V, Estado do Rio Grande do Sul, 106p.



7.1 Supplementary material

Table 1. Footprint parameters of *Procolophonichnium nopcsai* (MCN-PIC.001) from Predebon locality, Carnian of Brazil. Measurements in millimeters and degrees; NF = Number of footprint, LI = Length digit I, LII = Length digit II, LIII = Length digit III, LIV = Length digit IV, LV = Length digit V, WI = Width digit I, WII = Width digit II, WIII = Width digit III, WIV = Width digit IV, WV = Width digit V, AI-II = Angle between digits I-II, AII-III = Angle between digits II-III, AIII-IV = Angle between digits III-IV, AIV-V = Angle between digits IV-V, AT = Total angle.

NF	LI	LII	LIII	LIV	LV	LT	WI	WII	WIII	WIV	WV	WT	AI-II	AII-III	AIII-AIV	AIV-AV	AT
1	-	-	-	-	-	6.47	-	-	-	-	-	3.90	-	-	-	-	-
2	0.98	1.51	1.93	3.64	2.32	10.40	0.56	0.48	0.97	1.07	0.84	9.83	12.51	4.74	7.60	42.46	49.52
3	1.08	1.37	2.28	2.08	2.30	11.42	0.81	0.65	0.88	1.11	0.75	4.73	11.84	2.59	7.03	79.83	65.20
4	-	2.66	3.40	3.20	3.49	5.45	-	0.67	0.44	0.43	0.78	4.77	-	9.62	9.04	34.65	-
5	2.84	1.45	1.08	1.28	-	5.99	0.56	0.45	0.46	0.46	-	5.11	58.67	44.83	23.58	-	-
6	2.39	2.72	2.89	3.41	2.25	12.51	1.03	0.58	0.63	0.62	0.68	5.03	35.92	13.13	16.60	45.56	91.62
7	-	-	-	-	-	10.46	-	-	-	-	-	3.50	-	-	-	-	-
8	-	-	-	-	-	8.29	-	-	-	-	-	7.25	-	-	-	-	-
9	-	2.71	3.74	5.75	-	6.80	-	1.03	0.98	0.84	-	4.30	-	14.66	13.11	-	18.23
10	-	-	-	-	-	9.70	-	-	-	-	-	8.06	-	-	-	-	-
11	-	2.41	2.75	2.73	1.74	5.47	-	1.16	0.97	1.08	0.83	6.40	-	23.47	37.81	27.35	89.38
12	-	-	-	-	-	5.89	-	-	-	-	-	5.68	-	-	-	-	-
13	3.23	2.51	2.80	2.62	2.22	5.76	0.94	0.85	1.13	0.94	1.00	8.57	41.42	21.64	34.19	31.73	108.84
14	-	-	-	-	-	3.72	-	-	-	-	-	8.77	-	-	-	-	-

Table 2. Footprint parameters of *Procolophonichnium nopcsai* (MCN-PIC.002) from Predebon locality, Carnian of Brazil. Measurements in millimeters and degrees; NF = Number of footprint, LI = Length digit I, LII = Length digit II, LIII = Length digit III, LIV = Length digit IV, LV = Length digit V, WI = Width digit I, WII = Width digit II, WIII = Width digit III, WIV = Width digit IV, WV = Width digit V, AI-II = Angle between digits I-II, AII-III = Angle between digits II-III, AIII-IV = Angle between digits III-IV, AIV-V = Angle between digits IV-V, AT = Total angle.

NF	LI	LII	LIII	LIV	LV	LT	WI	WII	WIII	WIV	WV	WT	AI-II	AII-III	AIII-AIV	AIV-AV	AT
1	-	-	-	-	-	7.06	-	-	-	-	-	5.74	-	-	-	-	-
2	2.96	1.98	3.84	5.92	2.39	13.79	1.80	0.90	0.86	0.53	0.60	6.93	26.58	60.20	31.15	40.48	106.86
3	-	-	-	-	-	7.45	-	-	-	-	-	8.36	-	-	-	-	-
4	-	-	-	-	-	7.99	-	-	-	-	-	8.23	-	-	-	-	-
5	-	-	-	-	-	12.16	-	-	-	-	-	10.77	-	-	-	-	-
6	2.83	3.53	5.15	2.99	1.58	9.02	0.77	0.61	0.86	0.46	0.61	9.83	28.30	12.56	11.97	22.04	82.88
7	-	-	-	-	-	4.22	-	-	-	-	-	7.67	-	-	-	-	-
8	2.32	1.85	1.72	2.58	3.49	3.67	0.61	0.59	0.56	0.54	0.41	7.94	18.38	26.79	19.64	55.77	124.13
9	-	2.79	3.21	5.12	3.06	7.05	-	1.05	0.79	0.48	0.57	7.79	-	10.86	8.45	139.7	156.97
10	-	2.71	-	-	1.63	8.40	-	0.92	-	-	0.65	7.23	-	-	-	-	103.23
11	-	-	-	-	-	4.16	-	-	-	-	-	5.81	-	-	-	-	-
12	-	-	-	-	-	8.25	-	-	-	-	-	7.92	-	-	-	-	-
13	-	-	-	-	-	4.88	-	-	-	-	-	5.47	-	-	-	-	-
14	1.31	1.58	1.42	1.92	2.36	5.25	1.09	0.81	0.89	1.27	1.39	8.75	30.38	23.41	18.24	61.29	114.07

Table 3. Footprint parameters of *Procolophonichnium nopcsai* (MCN-PIC.003) from Predebon locality, Carnian of Brazil. Measurements in millimeters and degrees; NF = Number of footprint, LI = Length digit I, LII = Length digit II, LIII = Length digit III, LIV = Length digit IV, LV = Length digit V, WI = Width digit I, WII = Width digit II, WIII = Width digit III, WIV = Width digit IV, WV = Width digit V, AI-II = Angle between digits I-II, AII-III = Angle between digits II-III, AIII-IV = Angle between digits III-IV, AIV-V = Angle between digits IV-V, AT = Total angle.

NF	LI	LII	LIII	LIV	LV	LT	WI	WII	WIII	WIV	WV	WT	AI-II	AII-III	AIII-AIV	AIV-AV	AT
1	-	-	-	-	-	10.46	-	-	-	-	-	6.40	-	-	-	-	-
2	-	0.86	1.81	2.49	2.30	8.48	-	1.01	0.73	1.17	1.49	5.60	-	42.90	13.14	81.98	-
3	-	2.83	4.15	6.00	2.10	8.27	-	0.59	0.96	0.82	0.87	4.43	-	7.22	11.43	72.51	-
4	-	-	-	-	-	7.20	-	-	-	-	-	5.44	-	-	-	-	-
5	-	-	-	-	-	3.07	-	-	-	-	-	6.09	-	-	-	-	-
6	-	2.91	2.97	3.95	2.2	7.00	-	1.05	0.91	0.94	1.53	6.88	-	32.94	25.70	72.56	-
7	-	-	-	-	-	2.20	-	-	-	-	-	3.99	-	-	-	-	-
8	-	2.44	2.11	1.86	-	7.31	-	1.85	1.21	1.21	-	7.26	-	40.64	49.37	-	-
9	-	-	-	-	-	8.95	-	-	-	-	-	3.61	-	-	-	-	-
10	-	3.29	4.67	4.16	-	9.11	-	1.71	2.25	2.98	-	8.35	-	17.75	17.82	-	-
11	-	-	-	3.08	2.33	5.80	-	-	-	1.91	2.00	4.80	-	-	-	44.22	-
12	1.58	-	2.17	1.87	1.88	5.13	0.61	-	0.78	1.03	0.66	5.64	-	-	18.30	23.78	86.76
13	-	-	-	-	-	6.27	-	-	-	-	-	6.66	-	-	-	-	-
14	-	-	1.83	2.22	2.79	4.45	-	-	1.05	1.05	1.07	6.38	-	-	10.25	68.34	-
15	3.15	3.53	3.94	3.18	2.72	5.64	0.86	0.94	1.14	0.89	0.85	8.91	22.26	21.48	18.34	63.86	123.62
16	-	1.48	2.28	1.92	1.87	3.61	-	0.63	0.81	0.55	0.79	5.56	-	31.00	22.01	82.85	-



17	-	2.28	3.09	2.91	1.82	4.05	-	1.11	1.42	1.65	1.49	7.23	-	10.23	15.87	16.59	-
18	-	-	3.12	3.16	2.62	5.82	-	-	1.62	1.87	1.66	7.06	-	-	23.79	22.99	-
19	-	2.53	3.30	3.63	3.02	4.19	-	0.69	0.65	0.91	0.62	6.97	-	27.23	24.27	29.05	-
20	-	2.04	2.36	2.45	4.12	5.48	-	1.87	1.34	1.47	1.50	10.25	-	28.61	11.48	55.98	-

Table 4. Footprint parameters of *Procolophonichnium nopcsai* (MCN-PIC.004) from Predebon locality, Carnian of Brazil. Measurements in millimeters and degrees; NF = Number of footprint, LI = Length digit I, LII = Length digit II, LIII = Length digit III, LIV = Length digit IV, LV = Length digit V, WI = Width digit I, WII = Width digit II, WIII = Width digit III, WIV = Width digit IV, WV = Width digit V, AI-II = Angle between digits I-II, AII-III = Angle between digits II-III, AIII-IV = Angle between digits III-IV, AIV-V = Angle between digits IV-V, AT = Total angle.

NF	LI	LII	LIII	LIV	LV	LT	WI	WII	WIII	WIV	WV	WT	AI-II	AII-III	AIII-AIV	AIV-AV	AT
1	-	1.92	2.62	2.92	-	5.05	-	0.84	0.93	0.60	-	4.72	-	22.90	8.99	-	-
2	-	-	-	-	-	8.85	-	-	-	-	-	5.20	-	-	-	-	-
3	1.50	2.97	2.82	2.52	1.05	5.57	0.51	0.63	0.55	0.64	0.74	5.84	37.56	6.19	5.60	67.97	118.53
4	-	2.32	2.46	2.13	1.89	6.99	-	1.24	1.11	0.89	1.21	6.01	-	7.82	12.46	22.70	-
5	1.77	3.74	4.62	3.87	-	5.77	1.40	0.98	1.08	0.92	-	7.17	69.31	8.83	5.80	-	-
6	2.52	1.83	3.04	3.29	3.10	4.95	1.56	1.22	1.01	0.86	1.29	8.88	38.20	49.38	10.84	81.38	167.28
7	-	1.29	2.27	2.70	-	4.73	-	0.83	0.86	0.52	-	3.16	-	9.88	6.40	-	-
8	-	-	-	-	-	11.68	-	-	-	-	-	8.85	-	-	-	-	-
9	-	-	-	-	-	2.76	-	-	-	-	-	4.88	-	-	-	-	-
10	-	-	-	-	-	8.85	-	-	-	-	-	7.07	-	-	-	-	-
11	-	-	-	-	-	9.74	-	-	-	-	-	6.33	-	-	-	-	-
12	-	4.19	2.40	3.81	1.56	9.05	-	1.02	0.95	0.53	1.11	6.46	-	51.55	21.36	116.41	-
13	2.46	-	-	-	3.19	4.34	0.27	-	-	-	0.67	8.05	-	-	-	-	-
14	-	-	-	-	-	5.93	-	-	-	-	-	6.45	-	-	-	-	-
15	-	-	-	-	-	6.27	-	-	-	-	-	5.66	-	-	-	-	-
16	-	2.34	1.97	2.11	-	3.96	-	0.62	0.49	0.58	-	5.24	-	24.54	21.26	-	-



17 - 2.27 - 2.13 2.43 3.58 - 0.71 - 0.83 0.79 5.92 - - - 16.89 -

Table 5. Footprint parameters of *Procolophonichnium nopcsai* (MCN-PIC.007) from Predebon locality, Carnian of Brazil. Measurements in millimeters and degrees; NF = Number of footprint, LI = Length digit I, LII = Length digit II, LIII = Length digit III, LIV = Length digit IV, LV = Length digit V, WI = Width digit I, WII = Width digit II, WIII = Width digit III, WIV = Width digit IV, WV = Width digit V, AI-II = Angle between digits I-II, AII-III = Angle between digits II-III, AIII-IV = Angle between digits III-IV, AIV-V = Angle between digits IV-V, AT = Total angle.

NF	LI	LII	LIII	LIV	LV	LT	WI	WII	WIII	WIV	WV	WT	AI-II	AII-III	AIII-AIV	AIV-AV	AT
1	-	2.62	4.90	4.73	3.82	5.93	-	0.87	0.97	1.01	1.05	8.08	-	10.27	32.43	6.08	-
2	-	2.73	7.42	-	-	16.22	-	1.20	1.54	-	-	7.61	-	53.88	-	-	-
3	-	3.58	5.17	5.62	5.47	6.89	-	1.03	1.12	1.10	1.03	8.94	-	16.49	8.34	13.68	-
4	3.41	4.40	4.93	4.44	3.19	7.89	0.94	1.24	1.66	0.90	0.41	10.30	45.16	12.39	15.84	47.53	125.67
5	2.87	3.63	4.41	3.83	-	6.39	0.96	1.04	1.06	0.86	-	8.17	34.67	10.35	9.88	-	-
6	-	-	3.64	2.60	2.94	5.08	-	-	0.73	0.62	0.46	3.38	-	-	39.80	28.23	-
7	-	-	3.59	4.54	6.03	6.80	-	-	0.85	0.90	0.96	10.00	-	-	11.45	65.78	-
8	-	-	2.52	2.44	4.24	5.53	-	-	1.03	1.17	0.91	7.48	-	-	22.21	57.06	-
9	2.81	4.49	4.54	4.18	-	7.55	0.74	1.22	1.26	0.90	-	8.40	44.40	14.16	25.10	-	-
10	2.53	3.16	2.74	2.16	-	4.71	0.78	0.95	1.06	1.31	-	8.80	52.20	15.80	17.18	-	-
11	-	3.30	3.41	4.16	4.32	5.54	-	0.91	1.16	0.85	0.67	9.64	-	23.70	26.89	48.93	-
12	-	3.26	3.67	2.24	-	5.15	-	0.74	0.53	0.50	-	5.51	-	36.76	15.66	-	-
13	-	1.88	2.97	2.89	3.75	5.65	-	0.72	1.29	1.30	0.70	9.35	-	36.22	17.52	68.36	-
14	1.97	2.84	2.40	2.08	2.88	6.09	0.84	1.12	1.19	0.98	1.25	10.39	88.62	14.98	18.75	42.14	165.93
15	-	2.76	3.01	2.97	3.82	6.64	-	0.89	1.11	0.96	0.51	9.27	-	37.31	25.84	24.79	-
16	-	3.01	3.59	4.20	-	4.59	-	0.94	1.10	1.17	-	6.44	-	40.58	18.89	-	-



17	-	-	-	-	-	6.32	-	-	-	-	-	5.91	-	-	-	-	-
18	3.10	2.82	3.40	2.80	1.80	8.79	1.16	0.80	0.88	0.88	0.92	7.67	20.56	18.48	23.15	58.40	117.65
19	-	-	-	-	-	7.61	-	-	-	-	-	5.43	-	-	-	-	-
20	1.84	3.47	3.78	3.35	2.79	8.31	0.80	1.47	1.15	1.11	0.81	8.87	24.95	11.26	6.13	7.21	46.18
21	2.42	3.30	3.25	2.80	2.79	6.53	1.09	1.21	0.80	0.78	0.79	7.29	42.76	6.63	7.47	28.87	74.14
22	-	2.97	3.40	3.30	2.84	7.48	-	1.05	1.23	0.98	1.10	7.68	-	7.10	9.66	10.97	-
23	-	2.90	2.69	1.78	-	6.56	-	0.69	0.69	0.73	-	5.61	-	14.69	20.93	-	-

Table 6. Footprint parameters of *Procolophonichnium nopcsai* (MCN-PIC.016) from Predebon locality, Carnian of Brazil. Measurements in millimeters and degrees; NF = Number of footprint, LI = Length digit I, LII = Length digit II, LIII = Length digit III, LIV = Length digit IV, LV = Length digit V, WI = Width digit I, WII = Width digit II, WIII = Width digit III, WIV = Width digit IV, WV = Width digit V, AI-II = Angle between digits I-II, AII-III = Angle between digits II-III, AIII-IV = Angle between digits III-IV, AIV-V = Angle between digits IV-V, AT = Total angle.

NF	LI	LII	LIII	LIV	LV	LT	WI	WII	WIII	WIV	WV	WT	AI-II	AII-III	AIII-AIV	AIV-AV	AT
1	1.96	1.70	2.42	2.89	2.13	5.24	0.95	0.82	0.79	0.84	0.80	7.90	51.37	27.74	31.96	27.84	141.78
2	1.60	2.10	2.06	1.93	1.73	5.73	0.97	0.75	1.22	0.92	1.05	6.83	43.75	11.85	22.62	39.98	139.59
3	1.91	-	-	-	1.45	2.03	0.62	-	-	-	0.51	4.18	-	-	-	-	92.60
4	2.67	1.99	2.48	2.57	2.31	5.07	0.76	0.67	0.86	0.71	0.82	5.97	22.54	7.91	8.85	9.90	77.27
5	2.65	2.19	-	-	-	7.11	1.18	1.46	-	-	-	5.47	35.91	-	-	-	-
6	-	-	-	-	-	5.45	-	-	-	-	-	4.37	-	-	-	-	-
7	-	-	-	-	-	7.17	-	-	-	-	-	3.58	-	-	-	-	-
8	-	1.47	2.68	1.02	-	6.62	-	0.85	1.12	0.95	-	4.01	-	8.71	11.13	-	-
9	-	-	3.57	4.03	2.54	7.10	-	-	1.25	0.97	0.89	5.87	-	-	34.06	22.16	-
10	-	2.25	1.91	0.93	-	7.26	-	1.63	1.02	0.88	-	5.26	-	10.69	10.72	-	-
11	-	-	-	-	-	5.96	-	-	-	-	-	5.07	-	-	-	-	-
12	-	-	-	-	-	6.59	-	-	-	-	-	4.09	-	-	-	-	-
13	-	-	-	-	-	5.54	-	-	-	-	-	4.00	-	-	-	-	-
14	-	2.93	2.02	2.66	-	3.97	-	0.97	1.02	1.29	-	5.22	-	5.88	55.58	-	-
15	-	-	-	-	-	4.89	-	-	-	-	-	3.72	-	-	-	-	-
16	-	-	-	-	-	7.67	-	-	-	-	-	6.69	-	-	-	-	-



17	-	-	-	-	-	5.31	-	-	-	-	-	5.60	-	-	-	-	-
18	-	-	-	-	-	3.72	-	-	-	-	-	5.21	-	-	-	-	-
19	-	-	-	-	-	6.79	-	-	-	-	-	6.56	-	-	-	-	-
20	-	-	-	-	-	4.56	-	-	-	-	-	5.21	-	-	-	-	-
21	-	-	-	-	-	7.13	-	-	-	-	-	6.42	-	-	-	-	-

Table 7. Footprint parameters of *Procolophonichnium nopcsai* (MCN-PIC.017) from Predebon locality, Carnian of Brazil. Measurements in millimeters and degrees; NF = Number of footprint, LI = Length digit I, LII = Length digit II, LIII = Length digit III, LIV = Length digit IV, LV = Length digit V, WI = Width digit I, WII = Width digit II, WIII = Width digit III, WIV = Width digit IV, WV = Width digit V, AI-II = Angle between digits I-II, AII-III = Angle between digits II-III, AIII-IV = Angle between digits III-IV, AIV-V = Angle between digits IV-V, AT = Total angle.

NF	LI	LII	LIII	LIV	LV	LT	WI	WII	WIII	WIV	WV	WT	AI-II	AII-III	AIII-AIV	AIV-AV	AT
1	-	-	-	-	-	11.47	-	-	-	-	-	9.06	-	-	-	-	-
2	2.89	3.42	5.31	5.18	3.88	13.77	1.88	1.62	2.23	2.38	1.77	10.28	11.01	9.57	11.54	13.41	36.17
3	-	-	-	-	-	8.99	-	-	-	-	-	8.27	-	-	-	-	-
4	-	-	-	-	-	12.23	-	-	-	-	-	11.23	-	-	-	-	-
5	6.00	7.16	7.49	-	3.98	12.90	2.78	2.50	1.74	-	2.26	10.71	12.08	6.81	-	-	23.19
6	-	-	-	-	-	13.40	-	-	-	-	-	10.96	-	-	-	-	-
7	-	-	-	-	-	15.71	-	-	-	-	-	11.22	-	-	-	-	-
8	-	-	-	-	-	18.44	-	-	-	-	-	10.66	-	-	-	-	-
9	-	8.30	10.35	-	-	19.19	-	3.81	4.30	-	-	14.35	-	3.06	-	-	-
10	3.34	-	-	-	4.69	16.26	3.55	-	-	-	4.75	16.86	-	-	-	-	104.46
11	-	-	-	-	-	16.45	-	-	-	-	-	11.61	-	-	-	-	-
12	-	-	-	-	-	12.90	-	-	-	-	-	10.22	-	-	-	-	-
13	-	-	-	-	-	9.38	-	-	-	-	-	5.65	-	-	-	-	-
14	-	-	-	-	-	6.88	-	-	-	-	-	12.77	-	-	-	-	-
15	-	-	-	-	-	5.88	-	-	-	-	-	5.24	-	-	-	-	-
16	-	-	-	-	-	6.93	-	-	-	-	-	5.10	-	-	-	-	-



17	-	-	-	-	-	6.00	-	-	-	-	-	6.14	-	-	-	-	-
18	-	-	-	-	-	6.75	-	-	-	-	-	4.10	-	-	-	-	-
19	-	-	-	-	-	4.99	-	-	-	-	-	6.63	-	-	-	-	-
20	-	-	-	-	-	4.96	-	-	-	-	-	4.96	-	-	-	-	-
21	-	-	-	-	-	7.31	-	-	-	-	-	5.31	-	-	-	-	-
22	-	-	-	-	-	7.89	-	-	-	-	-	7.85	-	-	-	-	-
23	-	-	-	-	-	9.83	-	-	-	-	-	5.42	-	-	-	-	-
24	-	-	-	-	-	10.84	-	-	-	-	-	8.01	-	-	-	-	-
25	1.96	2.32	-	-	2.58	7.52	1.29	1.14	-	-	0.99	9.53	28.76	-	-	-	-
26	-	-	-	-	-	10.40	-	-	-	-	-	6.64	-	-	-	-	-
27	-	-	-	-	-	7.59	-	-	-	-	-	6.77	-	-	-	-	-
28	-	-	-	-	-	3.37	-	-	-	-	-	2.86	-	-	-	-	-
29	-	-	-	-	-	6.03	-	-	-	-	-	6.10	-	-	-	-	-
30	-	-	-	-	-	5.03	-	-	-	-	-	6.15	-	-	-	-	-
31	-	4.86	4.26	3.68	3.19	7.12	-	1.42	1.10	1.09	0.98	8.83		14.29	24.16	63.47	-
32	1.87	2.15	2.49	2.25	2.29	7.86	0.99	0.90	1.27	1.25	1.01	7.99	42.84	10.69	14.57	23.66	51.81
33	1.18	1.70	3.19	3.65	-	8.37	0.89	1.14	1.80	1.40	-	8.44	17.36	27.71	22.71	-	73.87
34	-	-	2.26	2.33	2.48	5.84	-	-	1.31	1.38	1.49	7.16	-	-	30.60	25.77	-
35	-	-	2.00	2.73	1.98	5.45	-	-	1.28	1.72	1.38	4.45	-	-	22.02	91.09	-
36	1.77	-	3.27	2.38	3.16	6.01	1.04	-	1.84	1.38	1.53	9.98	-	-	15.65	34.63	119.13
37	1.48	-	2.82	2.15	3.26	5.65	1.31	-	1.30	1.12	1.08	6.93	-	-	11.52	38.50	114.11
38	1.95	-	1.78	2.03	4.33	7.14	0.98	-	0.79	1.17	1.80	8.18	-	-	21.94	19.67	81.39

Table 8. Footprint parameters of *Procolophonichnium nopcsai* (MCN-PIC.018) from Predebon locality, Carnian of Brazil. Measurements in millimeters and degrees; NF = Number of footprint, LI = Length digit I, LII = Length digit II, LIII = Length digit III, LIV = Length digit IV, LV = Length digit V, WI = Width digit I, WII = Width digit II, WIII = Width digit III, WIV = Width digit IV, WV = Width digit V, AI-II = Angle between digits I-II, AII-III = Angle between digits II-III, AIII-IV = Angle between digits III-IV, AIV-V = Angle between digits IV-V, AT = Total angle.

NF	LI	LII	LIII	LIV	LV	LT	WI	WII	WIII	WIV	WV	WT	AI-II	AII-III	AIII-AIV	AIV-AV	AT
1	1.46	1.74	2.12	1.95	1.55	7.62	1.13	0.84	1.67	1.30	0.93	6.95	16.04	10.78	5.76	8.24	89.52
2	-	1.60	1.98	2.41	-	4.93	-	2.26	1.98	1.72	-	8.49	-	10.11	12.75	-	17.94
3	-	-	-	-	-	7.58	-	-	-	-	-	6.62	-	-	-	-	-
4	-	2.34	2.51	3.26	-	5.60	-	1.14	1.15	2.28	-	6.09	-	21.61	23.29	-	47.97
5	-	-	-	-	-	4.85	-	-	-	-	-	5.39	-	-	-	-	-
6	-	-	-	-	-	5.82	-	-	-	-	-	7.94	-	-	-	-	-
7	-	-	-	-	-	5.52	-	-	-	-	-	7.29	-	-	-	-	-
8	-	-	-	-	-	7.68	-	-	-	-	-	9.20	-	-	-	-	-
9	-	1.51	2.06	2.31	1.84	5.29	-	1.05	0.96	0.94	0.88	5.29	-	9.92	11.09	16.33	55.52
10	-	2.06	-	2.61	2.02	5.33	-	1.08	-	1.15	1.33	7.36	-	-	-	16.03	60.04
11	-	-	-	-	-	2.76	-	-	-	-	-	3.80	-	-	-	-	-
12	3.63	4.77	3.77	3.41	2.39	11.48	0.86	1.35	1.59	1.31	1.74	10.28	36.06	10.53	13.90	14.37	86.21
13	-	-	-	-	-	4.08	-	-	-	-	-	5.99	-	-	-	-	-
14	3.46	1.94	2.13	1.67	0.86	5.53	1.00	0.66	0.75	0.85	0.60	7.63	39.79	13.46	17.38	21.56	115.62
15	1.58	3.02	-	-	2.21	4.61	0.65	0.84	-	-	1.49	7.13	23.30	-	-	-	101.31
16	-	1.80	2.47	2.46	-	3.37	-	0.62	0.77	0.82	-	3.58	-	5.63	5.49	-	9.05



Table 9. Footprint parameters of *Procolophonichnium nopcsai* (MCN-PIC.019) from Predebon locality, Carnian of Brazil. Measurements in millimeters and degrees; NF = Number of footprint, LI = Length digit I, LII = Length digit II, LIII = Length digit III, LIV = Length digit IV, LV = Length digit V, WI = Width digit I, WII = Width digit II, WIII = Width digit III, WIV = Width digit IV, WV = Width digit V, AI-II = Angle between digits I-II, AII-III = Angle between digits II-III, AIII-IV = Angle between digits III-IV, AIV-V = Angle between digits IV-V, AT = Total angle.

NF	LI	LII	LIII	LIV	LV	LT	WI	WII	WIII	WIV	WV	WT	AI-II	AII-III	AIII-AIV	AIV-AV	AT
1	-	4.08	4.31	4.12	2.31	5.56	-	1.91	1.97	1.87	1.05	8.80	-	38.50	19.08	20.86	103.32
2	3.38	3.00	4.58	4.48	3.48	6.80	1.86	1.51	1.69	2.06	1.35	9.59	18.95	12.31	13.22	18.14	90.88
3	-	-	4.32	4.53	-	8.92	-	-	1.01	0.86	-	7.00	-	-	46.06	-	51.08
4	-	2.37	2.46	-	-	4.73	-	1.33	1.69	-	-	4.76	-	65.75	-	-	-
5	-	2.68	2.37	1.89	2.53	7.60	-	1.53	1.39	1.72	1.82	8.58	-	27.78	5.95	7.07	41.04
6	3.96	4.99	4.59	2.49	-	7.06	1.12	2.48	1.59	1.63	-	9.88	47.16	42.79	22.68	-	97.06
7	3.76	4.34	5.36	4.71	-	9.25	1.99	1.69	1.56	1.44	-	9.47	12.05	35.53	20.06	-	67.81
8	2.29	2.88	3.11	1.00	-	6.87	2.29	1.53	1.81	1.94	-	7.68	30.12	29.94	30.36	-	93.50
9	2.12	2.23	2.94	2.00	1.91	6.60	1.60	1.44	1.40	1.48	0.76	7.36	8.56	7.71	8.52	7.03	16.1
10	-	3.82	4.23	-	-	4.23	-	1.44	1.85	-	-	4.69	-	40.09	-	-	-
11	3.12	2.06	2.70	1.59	-	5.48	1.09	0.85	1.49	1.08	-	6.82	29.54	23.58	26.59	-	91.98

Tabel 10. Trackways parameters of *Procolophonichnium nopcsai* from Predebon locality, Carnian of Brazil. Measurements in degrees. NT = Number of trackway, OTW = Outside trackway width, ITW = Inside trackway width, DSM = Double step of manus, DSP = Double step of pes, HSM = Half step of manus, HSP= Half step of pes, MPD = Manus-pes distance, IMD = Inter-manus distance, IPD = Inter-pes distance.

NT	OTW	ITW	DSM	DSP	HSM	HSP	MPD	IMD	IPD
MCN-PIC.001/1	36.46	-	35.16	27.46	16.29	15.15	15.40	21.11	20.06
MCN-PIC.001/2	35.07	-	-	25.11	16.92	13.21	-	-	-
MCN-PIC.002/1	36.93	7.82	27.58	25.96	14.25	11.53	14.12	11.64	15.08
MCN-PIC.002/2	-	-	30.09	28.23	-	-	-	-	-
MCN-PIC.003/1	40.88	6.86	33.30	28.41	11.85	21.46	13.26	23.09	19.73
MCN-PIC.003/2	-	-	26.89	-	-	-	-	-	-
MCN-PIC.004/1	38.91	8.49	28.62	30.20	17.65	17.41	14.00	11.57	16.56
MCN-PIC.004/2	-	-	-	-	17.32	-	-	-	-
MCN-PIC.007	49.64	-	33.40	35.10	20.28	22.47	12.43	19.83	25.98
MCN-PIC.017/1	28.35	-	20.65	19.44	4.12	18.15	12.65	16.75	12.89
MCN-PIC.017/2	26.08	7.36	27.06	26.70	5.86	21.02	6.85	14.66	17.67
MCN-PIC.018	29.41	-	19.08	16.76	9.27	13.96	9.02	19.62	15.94



Tabel 11. Pace angulation of manus parameters of *Procolophonichnium nopcsai* from Predebon locality, Carnian of Brazil. Measurements in degrees.

N(F) = Number of footprints, PA = Pace angulation.

N(F)	PA	N(F)	PA
MCN-PIC.001 (4,5,8)	74.45	MCN-PIC.017 (2,4,6)	93.60
MCN-PIC.002 (3,4,7)	73.60	MCN-PIC.017 (4,6,8)	90.69
MCN-PIC.002 (4,7,8)	76.41	MCN-PIC.017 (6,8,10)	90.51
MCN-PIC.002 (7,8,10)	59.29	MCN-PIC.017 (8,10,12)	95.04
MCN-PIC.003 (3,4,7)	104.33	MCN-PIC.017 (10,12,14)	83.13
MCN-PIC.003 (4,7,8)	110.89	MCN-PIC.018 (3,5,7)	62.62
MCN-PIC.003 (7,8,11)	94.73	MCN-PIC.018 (5,7,9)	55.00
MCN-PIC.004 (1,5,6)	82.58	MCN-PIC.018 (7,9,11)	67.11
MCN-PIC.004 (5,6,9)	76.83		
MCN-PIC.004 (6,9,10)	75.44		
MCN-PIC.004 (9,10,13)	73.90		
MCN-PIC.004 (10,13,14)	82.18		
MCN-PIC.007 (4,5,9)	42.16		
MCN-PIC.007 (5,9,15)	68.78		
MCN-PIC.007 (9,15,17)	71.52		
MCN-PIC.007 (15,17,19)	88.75		
MCN-PIC.007 (17,19,21)	81.06		



Tabel 12. Pace angulation of pes parameters of *Procolophonichnium nopcsai* from Predebon locality, Carnian of Brazil. Measurements in degrees. N(F) = Number of footprints, PA = Pace angulation.

N(F)	PA	N(F)	PA
MCN-PIC.001 (2,3,6)	74.45	MCN-PIC.007 (13,14,18)	80.41
MCN-PIC.001 (3,6,7)	67.67	MCN-PIC.017 (1,3,5)	80.74
MCN-PIC.001 (6,7,9)	76.59	MCN-PIC.017 (3,5,7)	69.93
MCN-PIC.002 (1,2,5)	55.09	MCN-PIC.017 (5,7,9)	72.21
MCN-PIC.002 (2,5,6)	61.19	MCN-PIC.017 (7,9,11)	63.99
MCN-PIC.002 (5,6,9)	54.25	MCN-PIC.017 (9,11,13)	69.02
MCN-PIC.003 (1,2,5)	75.50	MCN-PIC.017 (11,13,15)	62.51
MCN-PIC.003 (2,5,6)	68.11	MCN-PIC.018 (2,4,6)	51.40
MCN-PIC.003 (5,6,9)	65.87	MCN-PIC.018 (4,6,8)	49.86
MCN-PIC.004 (3,4,7)	66.89	MCN-PIC.018 (6,8,10)	51.10
MCN-PIC.004 (4,7,8)	65.17	MCN-PIC.019 (4,5,11)	96.07
MCN-PIC.004 (7,8,11)	66.37		
MCN-PIC.004 (8,11,12)	71.64		
MCN-PIC.004 (11,12,15)	55.89		
MCN-PIC.007 (1,2,3)	24.58		
MCN-PIC.007 (2,3,10)	56.33		
MCN-PIC.007 (3,10,13)	57.35		
MCN-PIC.007 (10,13,14)	77.49		



Tabel 13. Tail traces parameters of *Procolophonichnium nopcsai* from Predebon locality, Carnian of Brazil. Measurements in degrees. NT = Number of trackway, LT= Length of tail trace, WT = Weight of tail trace, LW = Length of wave

NT	LT	WT	LW
MCN-PIC.001	70.42	0.64	15.14, 15.34
MCN-PIC.002	62.26	1.48	17.99
MCN-PIC.003	89.91	1.01	19.36
MCN-PIC.004	116.67	0.99	17.58
MCN-PIC.007/1	51.82	0.99	15.37
MCN-PIC.007/2	34.67	1.49	27.49
MCN-PIC.016/1	11.25	1.92	-
MCN-PIC.016/2	21.58	1.92	-
MCN-PIC.017/1	140.26	1.76	40.22
MCN-PIC.017/2	97.57	1.54	20.21
MCN-PIC.017/3	54.40	1.87	12.82
MCN-PIC.017/4	104.27	0.94	15.27
MCN-PIC.017/5	48.15	1.32	9.10
MCN-PIC.018	190.32	1.43	71.34, 36.46
MCN-PIC.019	-	-	-

PARTE III

8. PERSPECTIVAS FUTURAS

O afloramento Predebon apresenta certa abundância de pegadas de tetrápodes do Triássico, nas quais se observa uma característica bem interessante: variações extramorfológicas decorrentes do contexto paleoambiental. Como analisado nessa pesquisa, o contexto paleoambiental pode influenciar no modo de preservação das pegadas, o que acarreta diferentes interpretações.

A particularidade do presente trabalho são as condições do substrato, que se apresentava bastante úmido, dificultando a locomoção do organismo. Esse substrato apresentava uma característica lamacenta, que fez o organismo escorregar e afundar em alguns casos, produzindo variações morfológicas nas pegadas de um mesmo icnogênero. A partir dessa percepção, é possível elucidar a correta interpretação, e conseqüentemente a correta atribuição taxonômica das pegadas. E esse tipo de assimilação (ambiente – pegada) pode ser aplicado tanto para novas amostras, quanto para pegadas já descritas, como foi o caso da presente pesquisa.

Por fim, é essencial ter em mente quais eram as condições do substrato quando as pegadas analisadas foram produzidas, e as possíveis situações que o organismo pode ter enfrentado nesse ambiente.



PARTE IV

9. ANEXOS

REVISÃO DAS PEGADAS DE TETRÁPODES DO SÍTIO PREDEBON, TRIÁSSICO SUPERIOR (SUPERSEQUÊNCIA SANTA MARIA) DO RIO GRANDE DO SUL

MURILO ANDRADE SILVA¹, HEITOR ROBERTO DIAS FRANCISCHINI¹, ANA MARIA RIBEIRO¹

¹Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Porto Alegre, RS, Brasil. muriloas07@gmail.com, heitor.francischini@ufrgs.br, amaria_ribeiro@yahoo.com.br.

A fauna de vertebrados do Triássico do Rio Grande do Sul está representada principalmente por rincossauros, terapsídeos e arcossauros (incluindo os dinossauros), porém, o registro de pegadas desses organismos é bastante escasso. O Sítio Predebon (São João do Polêsine, RS) possui o mais rico registro de pegadas de tetrápodes triássicos de toda a Supersequência Santa Maria. Neste sítio, cujos somatofósseis encontrados sugerem a correlação com a Zona de Associação de *Hyperodapedon* (Carniano) foram registrados os icnotáxons *Grallator* isp. (atribuído a dinossauros), *Rhynchosauroides retroversipes*, *Rhynchosauroides* isp. (atribuídos a lepidossauros), *Dicynodontipus protherioides* e *Dicynodontipus* isp. (atribuídos a cinodontes). Recentemente, algumas das pegadas atribuídas a *Dicynodontipus* foram realocadas no icnogênero *Procolophonichnium*, embora sua atribuição biológica siga a mesma. O presente estudo tem por objetivo revisar a icnotaxonomia, bem como analisar a preservação e morfologia das pegadas encontradas no Sítio Predebon. A análise das amostras consiste na descrição dos parâmetros quali-quantitativos referentes às pistas e a cada pegada; digitalização dos espécimes, utilizando técnicas de fotogrametria e modelagem 3D; confecção de mapas de profundidade com cores falsas, a fim de auxiliar a descrição e interpretação dos dados. Resultados preliminares confirmam que de fato algumas das pegadas do Sítio Predebon, atribuídas a *Dicynodontipus*, correspondem ao icnogênero *Procolophonichnium*. Além disso, muitas das pegadas de *Dicynodontipus* dessa localidade, estão preservadas como hiporrelevos convexos e coincidem em suas direções e sentidos com pegadas do icnogênero *Rhynchosauroides*, que ocorrem como epirrelos côncavos na mesma peça. Esses traços podem ser interpretados como diferentes expressões da produção da mesma pegada, em diferentes níveis de substratos. Espera-se com as análises futuras, identificar quais icnogêneros de fato estão preservados nestas camadas, e elucidar as condições do substrato quando os traços foram produzidos, e as possíveis interferências que essa conjuntura pode ter causado na preservação das pegadas.



ANEXO I
Título da Dissertação:
“SOBRE A PRESENÇA DO ICNOGÊNERO PROCOLOPHONICHNIUM NO TRIÁSSICO SUPERIOR, RIO GRANDE DO SUL, BRASIL”
Área de Concentração: Paleontologia
Autor: Murilo Andrade Silva
Orientadora: Profa. Dra. Ana Maria Ribeiro Coorientador: Heitor Roberto Dias Francischini
Examinador: Dr. Rafael Costa da Silva
Data: 02/02/2023
Conceito: C
PARECER:
<p>O mestrando demonstrou boa capacidade de redação e argumentação, com um texto bem redigido, e o trabalho como um todo está bem estruturado e organizado. Também demonstrou ter realizado um levantamento bibliográfico eficiente, fornecendo assim uma ampla base contextual para o estudo.</p> <p>No entanto, o tema escolhido apresenta várias dificuldades e complicações inerentes à natureza dos fósseis, à falta de materiais apropriados para comparação e ao emaranhado da própria literatura da área de estudo. Somados a isso, há problemas em questões conceituais, um conjunto grande de dados morfométricos não processados e uma abordagem taxonômica confusa, resultando em uma tese cuja hipótese central não se sustenta.</p> <p>Iconotaxons baseados em icnotaxobases amplamente aceitas são sinonimizados com base em uma descrição muito inclusiva. Características diferentes de uma mesma icnotaxobase estão sendo unidas em uma mesma descrição, que por isso acaba incluindo todas as amostras.</p> <p>A abordagem deveria partir da descrição individual dos exemplares, para então agrupá-los em morfotipos e só então criar as hipóteses taxonômicas. Muita coisa é repetição do que já se encontra na literatura, como a proposta taxonômica de Klein et al., tomada como base do trabalho sem uma profunda e necessária análise crítica, e aspectos da geologia local. Há erros de procedimento, como a falta de itens na lista de sinonímia, falta de desenhos interpretativos e a falta de descrições individuais dos exemplares, que tornam impossível saber o que está sendo revisado, alterado e proposto.</p> <p>Há muitas interpretações que são apenas autoafirmadas, como a atribuição automática de qualquer variação a diferenças não testáveis na preservação, mas que não são embasadas em dados ou na literatura e que contradizem a própria lógica interna do texto.</p>

Enfim, considero que a lógica da abordagem taxonômica está invertida, o que prejudicou o desenvolvimento do restante do texto. As correções deveriam focar em uma profunda revisão dessa lógica taxonômica e preservacional, principalmente. Os detalhes da revisão encontram-se no texto anexo.

Assinatura:

Rafael Góes da Silva

Data: 02/02/2023

Ciente do Orientador:

Ciente do Aluno:

ANEXO I
Título da Dissertação:
“SOBRE A PRESENÇA DO ICNOGÊNERO PROCOLOPHONICHNIUM NO TRIÁSSICO SUPERIOR, RIO GRANDE DO SUL, BRASIL”
Área de Concentração: Paleontologia
Autor: Murilo Andrade Silva
Orientadora: Profa. Dra. Ana Maria Ribeiro Coorientador: Heitor Roberto Dias Francischini
Examinadora: Profa. Dra. Marina Bento Soares
Data: 06/02/2023
Conceito: A
PARECER:
<p>A presente dissertação traz uma importante contribuição à icnologia de vertebrados da Supersequência Santa Maria, tema ainda pouco explorado quando comparado à vasta produção científica sobre somatofósseis. O trabalho desenvolvido mostra que, além de se reportar espécimes inéditos, é importante se debruçar sobre materiais já publicados há alguns anos, lançando mão de novos olhares, nova fundamentação teórica (atualização bibliográfica) e novas metodologias de trabalho. O texto integrador está bem enxuto, entendendo que foi opção fazê-lo dessa forma, uma vez que muitas informações relevantes se encontram no artigo integrante da dissertação. Entretanto, chama atenção a carência de imagens no texto integrador. Isso é mais evidente no item 4. ESTADO-DA-ARTE DO TEMA DA PESQUISA. Os subitens 4.1.2. Substrato, 4.1.3. Comportamento e 4.1.4. Icnofonologia não apresentam uma ilustração sequer. No item 4.1.5. Sobre o icnogênero <i>Procolophonichnium</i>, apenas um mapa com a distribuição geográfica mundial das ocorrências é oferecido. Especialmente neste item, o autor discorre sobre as distintas espécies do icnogênero, e não entendo o porquê de não ilustrá-las, a fim de enriquecer o texto e facilitar o entendimento do que está sendo discutido. Uma vez que o texto integrador serve como fundamentação teórica para o artigo, ele também poderia ter ilustrado os diferentes icnogêneros (pegadas/pistas) já reportados para o Triássico brasileiro (e.g. <i>Dicynodontipus</i>, <i>Rhynchosauroides</i>, <i>Grallator</i>). Outra observação é sobre a Figura 2 do texto integrador, que se apresenta com legendas em inglês. Mesmo que sejam utilizadas as mesmas figuras do artigo em língua inglesa, quando apresentadas no texto integrador, estas devem ser traduzidas para o português. E sobre a Figura 1, vale observar que o nome Retiano está escrito como Reciano.</p> <p>Sobre o artigo “<i>Procolophonichnium</i> or <i>Dicynodontipus</i>? Misinterpretations on footprints from late Triassic of southern Brazil”, submetido à revista <i>Geobios</i>, entendo que este será avaliado por revisores ad hoc, especialistas em icnologia. Portanto, o que segue são mínimas considerações que podem ser agregadas ao artigo, caso os autores considerarem pertinentes. Antes disso, considero que a</p>

metodologia utilizada atende bem aos objetivos do trabalho, e que um estudo minucioso foi feito, não só em termos de análise anatômica, mas de aquisição de dados quantitativos (uma série de medições) que, em integração com dados de paleoambiente (especialmente sedimentológicos), permitiu uma interpretação icnológica ampla e bem alicerçada. Além disso, no que tange às pistas/pegadas do afloramento Predebon, estas estão belissimamente ilustradas. Porém, novamente, o que me chama atenção é a carência de ilustrações à parte essas. Uma vez que as pegadas/pistas do afloramento Predebon são identificadas como *Procolophonichnium nopcsai*, uma série de comparações com outras icnoespécies do gênero são feitas no artigo e, também, com *Dicynodontipus*, sem qualquer ilustração comparativa. Se os autores não tinham acesso a fotografias em alta resolução destes materiais, poder-se-ia ter pensado em uma imagem original comparativa, na forma de desenho (redesenhada a partir de outras fontes bibliográficas). Outra sugestão, em relação a imagens, seria incrementar a Figura 2 com desenhos esquemáticos dos icnogêneros já reportados no Triássico brasileiro, indicando sua presença em cada Zona de Associação. Uma última consideração é exemplificada no item 5.3. Paleoenvironmental inferences (página 55). O segundo parágrafo inicia falando em “base of the Candelaria Sequence” (nome sob o paradigma da Estratigrafia de Sequências), e, mais adiante, no mesmo parágrafo, se usa “Caturrita Formation” (termo litoestratigráfico). Sugere-se fazer uma revisão do texto, a fim de detectar e sanar esse tipo de incongruência, caso haja outras.

À parte algumas críticas tecidas neste parecer, as quais tomam uma importância menor quando a qualidade do trabalho é analisada com um todo, esta dissertação, além da contribuição científica por si só, merece destaque por chamar atenção ao registro icnológico de vertebrados do Triássico brasileiro, ainda pouco conhecido, mas certamente, com potencial para revelar ainda, através de novos estudos e abordagens metodológicas, muitas informações inéditas, que devem contribuir ao conhecimento sobre a sua paleobiodiversidade.

Assinatura:

Data:06/02/2023



Ciente do Orientador:

Ciente do Aluno:

ANEXO I

Título da Dissertação:

“SOBRE A PRESENÇA DO ICNOGÊNERO PROCOLOPHONICHNIUM NO TRIÁSSICO SUPERIOR, RIO GRANDE DO SUL, BRASIL”

Área de Concentração: Paleontologia

Autor: **Murilo Andrade Silva**

Orientadora: Profa. Dra. Ana Maria Ribeiro
Coorientador: Heitor Roberto Dias Francischini

Examinador: Prof. Dr. Paolo Citton

Data: 30/01/2023

Conceito:

A - EXCELENTE

PARECER:

Prezada Comissão de Pós-Graduação em Geociências,

I had the pleasure to revise the dissertation thesis presented by Murilo Andrade Silva under the supervision of Dra. Ana Maria Ribeiro and Dr. Heitor Roberto Dias Francischini. In my opinion, the candidate demonstrates a general good knowledge of the discipline as well as fine abilities in collecting data and formulating hypotheses. The research he has conducted appears well set-up and rigorously conducted. The analysis of footprints from the Upper Triassic Candelaria Sequence leads to the re-assignment of the material under study to the ichnogenus *Procolophonichnium*, amending a previous attribution to *Dicynodontipus*. This result is significant in the field of the global Triassic track record since it firstly amend a most likely incorrect attribution that hampered any reconstruction based on therapsid ichnofaunas. A further, possible important contribution concerns track formation and preservation as reconstructed by the candidate. In general, material under study is well presented and contextualized. Figures are well designed, in some cases I suggested small changes annotated in the revised PDF file. References are in general more than sufficient to support the provided discussion (again, I suggested in the attached PDF some more papers when deemed prolific for generating new reasonings and perspectives regards the analysis).

Please, find below my main comment about the dissertation thesis, mainly based on the submitted manuscript but that can have effects in the most general sense on the supplementary text too.

Introduction

I suggest deepening the section by discussing more the object of the paper (e.g. history of assignation, mention in other papers, and so on) focusing also on formation and preservation issues that would constitute a novelty for this contribution. In other words, all the crucial points of the communication seems contacted, but each one can be slightly improved. Some parts of the text, for example information about Museum collection, can be reaccomodated in Material and Methods section.

Geological setting

I only suggest to add a short description of track-bearing slabs and improve description of those characteristics of the Sequence that indicate paleoenvironment on which the footprints are recorded. This is important because in the Discussion section footprints are used as palaeoenvironmental constraints, or something similar. I think it would be important to provide more information about palaeoenvironmental evolution of the succession, in order to get more constrain about subsequent discussion of track formation and preservation.

Material and methods

The section may be improved by adding some parts I have signaled in the PDF file and above. Maybe could be beneficial for this section to include a short discussion about terminology adopted in describing track formation and preservation and related processes, by adopting cited papers and maybe more (Marty et al., 2009; Marty et al., 2016, without mentioning the work of Thulborn and Lockley, Leonardi and Allen are already present). Throughout the text and not specifically in this section, would be important to signal if and which footprints are considered penetrative tracks, which ones are underprints, which ones are transmitted tracks. I suggest this because looking at provided figures, it seems to me that the material could represent, on the whole, more than one category. All this stuff can help in improve understanding of subsequent interpretations and reconstructions.

Results

I agree with the resignation of the specimens to *Procolophonichnium nopcsai*. Please, refer to the revised PDF file for specific comments and suggestions.

Discussion

The part dealing with comparison with other ichnotaxa should be better relocated in Results section, as preceding part of the provided ichnospecific-level comparison. That is: Why these footprints are not *Dicynodontipus*? Then: Why there are *Procolophonichnium* and not other ichnogenera? And last: Why are these footprints ascribable to *P. nopcsai* and no to other *P.* ichnospecies? Under this structure, comparison will turn very straight at the point in my opinion.

My main concern regards the track formation process invoked to explain occurrence of concave epireliefs and convex hyporeliefs on the top and base surface of studied slabs, respectively. Undoubtedly, the type of correspondence observed with regard to reciprocal position of each track on both side is something notable, but maybe other explication exists. In reading the manuscript, I was not able to directly discriminate which footprints are considered by you convex hyporeliefs transmitted undertracks produced by penetrating feet. Looking at Gatesy and Falkingham (2020), these type of track are not very well detailed and basically record furrows produced by a dynamic penetrating autopod. On the contrary, in some figures some convexes reliefs appears very detailed and are used, for example, to discuss trackmaker identity. This is hardly understandable if one considers the process of formation of such structures, according to the former authors. I strongly suggest to make more clear the association between each track and the related mode of preservation. In my opinion, some footprints you illustrated can be included under the category, primarily those tracks characterized by thin and slender digit impressions (Fig. 8D?), but other are not relatable to this category. In this respect, a collection of photos of single track morphologies and related preservational category would be great, in the provided photos representing trackways and multiple single tracks morphologies are not optimally observable, as well as an improvement of figure captions. As a final comment, I mostly agree with the interpretation on the basis of what I have understood reading the written part of the manuscript, but I see difficulties in the way the discussion is illustrated, making hard the observation of what you are interpreting and why. Maybe, by providing a more complex explanation to the complex record you are studying, the entire manuscript will benefit and more inferences about changing local palaeoenvironmental conditions could be suggested. More comments attempting to strengthen the interpretation of convex hyporeliefs (some details needs more explanation in my opinion) in the provided PDF file.

Assinatura:

Data:

Ciente do Orientador:

Ciente do Aluno: