



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
Câmpus de São José do Rio Preto

Gabriel Gonzalez Barbosa

**Hábitos alimentares de dinossauros e crocodiliformes continentais
através de análise de Elementos Finitos e Micro-
estrias de Desgaste: implicações para a paleoecologia da Bacia
Bauru (Cretáceo Superior, Brasil).**

São José do Rio Preto

2023

Gabriel Gonzalez Barbosa

**Hábitos alimentares de dinossauros e crocodiliformes
continentais através de análise de Elementos Finitos e Micro-
estrias de Desgaste: implicações para a paleoecologia da Bacia
Bauru (Cretáceo Superior, Brasil).**

Dissertação apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Biodiversidade, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade, do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Câmpus de São José do Rio Preto.

Financiadora: CAPES

Proc. 88887.596092/2020-00

Orientador: Prof^a. Dr^a. Felipe Chinaglia
Montefeltro

São José do Rio Preto

2023

B238h Barbosa, Gabriel Gonzalez

Hábitos alimentares de dinossauros e crocodiliformes continentais através de análise de Elementos Finitos e Micro-estrias de Desgaste: implicações para a paleoecologia da Bacia Bauru (Cretáceo Superior, Brasil). / Gabriel Gonzalez Barbosa. -- São José do Rio Preto, 2023

82 p. : tabs., fotos

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas, São José do Rio Preto

Orientador: Felipe Chinaglia Montefeltro

1. Bacia Bauru. 2. Notosuchia. 3. Theropoda. 4. Análise de Elementos Finitos. 5. Micro-estrias de Desgaste. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas, São José do Rio Preto. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

Gabriel Gonzalez Barbosa

**Hábitos alimentares de dinossauros e crocodiliformes
continentais através de análise de Elementos Finitos e Micro-
estrias de Desgaste: implicações para a paleoecologia da Bacia
Bauru (Cretáceo Superior, Brasil).**

Dissertação apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Biodiversidade, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade, do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Câmpus de São José do Rio Preto.

Financiadora: CAPES

Proc. 88887.596092/2020-00

Comissão Examinadora

Prof. Dr. Felipe Chinaglia Montefeltro

UNESP – Câmpus de Ilha Solteira

Orientador

Dr. Richard Santos Buchmann de Oliveira

UFES – Universidade Federal do Espírito Santo

Dr. Giovanne Mendes Cidade

UNESP – Câmpus de Ilha Solteira

São José do Rio Preto

23 de maio de 2023

Dedico este trabalho ao meu primo Leonardo Gonzalez Soares, a quem eu agradeço por servir de inspiração para seguir o caminho da busca constante por conhecimento e por me mostrar que nunca devemos desistir dos nossos objetivos.

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus pais, por acreditarem em mim e por ter me dado todo o apoio ao longo da minha vida, sempre visando o melhor pra mim e me ensinando a ter respeito com todas as pessoas e a buscar os meus objetivos. Agradeço ao meu irmão, Guilherme, por sempre ser o meu melhor amigo, pelas inúmeras risadas e conversas, e por servir de exemplo de dedicação e esforço. Também agradeço a minha vó e alguns tios/tias/primos pelo apoio e carinho quando eu precisava.

Agradeço aos meus verdadeiros amigos que conheci ao longo da minha vida, por me mostrarem que amizades são de extrema importância para a manutenção de uma boa saúde mental.

Ao meu orientador, Felipe Chinaglia Montefeltro, pela paciência, atenção e dedicação, pelos conhecimentos repassados a mim ao longo de todos os anos desde a graduação. Também agradeço aos meus colegas de laboratório, Alice, Juan e Paulo, por serem exemplos de dedicação e conhecimento, sendo incríveis colegas e amigos.

Ao IBILCE, principalmente ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade, pela oportunidade, apoio e compreensão ao longo desse caminho árduo.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) PROEX - Código de Financiamento: 88887.596092/2020-00, à qual agradeço pelo apoio financeiro, principalmente na fase mais difícil da pandemia que enfrentamos.

“Um passo à frente e você não está mais no mesmo lugar”
Passeio no mundo livre (Chico Science e Nação Zumbi, 1996)

RESUMO

A fauna da Bacia Bauru (Cretáceo Superior, Brasil) é uma das mais diversas dentre os registros continentais desta época. Este abundante registro indica uma cadeia alimentar complexa com táxons de vertebrados em vários dos níveis tróficos deste ecossistema. Dentre os grandes predadores desta Bacia, se destacam os Crocodyliformes Notosuchia, pela sua abundância e pela qualidade de preservação dos fósseis conhecidos. A diversidade morfológica conhecida para estes crocodiliformes na Bacia Bauru indica que este grupo ocupava diferentes habitats. Outro grupo de predadores que estão presentes nesta Bacia são os dinossauros Theropoda. Entretanto, a maior parte dos materiais conhecidos do grupo são dentes e elementos esqueléticos isolados. Estudos com foco na paleoecologia destes grupos e suas relações são escassos ou limitados a trabalhos descritivos. Em busca de melhores informações sobre a paleoecologia destes grupos predadores da Bacia Bauru, este projeto utilizou a combinação de duas técnicas que vem sendo incorporadas na paleontologia nos últimos anos, a Análise de Elementos Finitos (FEA) e a Análise de Micro-estrias de desgaste, com o objetivo de reconhecer diferentes tipos de estratégias de abate, tipos de presas e de realizar comparações das performances *in sílico* nas coroas dentárias analisadas. Esta combinação de técnicas foi aplicada a dentes de quatro grupos de predadores, dois dentre os Crocodyliformes Notosuchia (Baurusuchidae e Peirosauridae) e dois dentre os dinossauros Theropoda (Abelisauridae e Noasauridae). No resultado geral de FEA, os dentes de Baurusuchidae, *Pissarrachampsia sera* e Peirosauridae apresentaram uma boa performance nos testes, junto com Abelisauridae, que apresentou a melhor performance em todos os cenários testados dentre todos os materiais analisados. O dente do dinossauro Noasauridae e *Aphaurosuchus escharafacies* (Baurusuchidae) apresentaram as piores performances, indicando que estes dois últimos táxons, provavelmente, teriam dentes mais propícios a falhar do que os outros dentes testados. Os resultados indicam que Baurusuchidae e Abelisauridae poderiam disputar os mesmos recursos e habitats entre si. A análise mais detalhada (FEA e Micro-estrias de Desgaste) para Abelisauridae indica um resultado inédito em que esta espécie apresenta dentes capazes de suportar o estresse de morder e puxar as presas. Entre os Notosuchia, os Baurusuchidae não competiam por recursos entre si, pois os resultados de FEA destes materiais são bem díspares. No Peirosauridae

analisado, os resultados mostraram que o dente deste táxon suporta um hábito alimentar de morder e segurar a sua presa, suportando presas maiores, assim como observado em Crocodyliformes viventes. Em relação a Noosauridae, os resultados corroboram as hipóteses levantadas na descrição original de *Vespersaurus paranaensis*, de que esta espécie se alimentava de invertebrados, pequenos vertebrados ou carcaças. Estes resultados inéditos corroboram com estudos sobre a paleoecologia destes grupos analisados, em que Baurusuchidae e Abelisauridae seriam grandes hipercarnívoros e predadores terrestres. Peirosauridae que tendem a ter um hábito semiaquático também poderiam preda grandes presas e Noosauridae sendo um táxon terrestre com hábitos mais generalista, predando menores presas.

Palavras-chave: Bacia Bauru. Notosuchia. Theropoda. Análise de Elementos Finitos. Micro-estrias de Desgaste.

ABSTRACT

The fauna of the Bauru Basin (Upper Cretaceous, Brazil) is one of the most diverse among the continental records of this time. This abundant record indicates a complex food web with taxa of vertebrates at several of the trophic levels of this ecosystem. Among the great predators of this Basin, the Crocodyliformes Notosuchia stand out, due to their abundance and quality of preservation of the fossils. The morphological diversity known for these crocodyliforms in the Bauru Basin indicates that this group occupied different habitats. Other group of predators that are known in the Bauru Basin are theropod dinosaurs. However, the majority of known record of this group are isolated teeth or other isolated skeletal elements. The study of the paleoecology of these groups and their ecological interactions are scarce or limited to descriptive work. This project applied the combination of two techniques that have been incorporated into paleontology in recent years, the Finite Element Analysis (FEA) and Dental Microwear Textural Analysis to analyze the paleoecology of these predatory groups in the Bauru Basin, seeking for evidences of different types of killing strategies, types of prey by *in silico* tests on dental crowns. This combination of techniques was applied to teeth of four groups of predators, two notosuchian crocodyliforms (Baurusuchidae and Peirosauridae) and two theropod dinosaurs (Abelisauridae and Noasauridae). The FEA results show better performance of the teeth of Baurusuchidae, *Pissarrachampsia sera* and Peirosauridae. The tests in Abelisauridae had the best performance in all the tested scenarios among all the analyzed taxa. The tooth of the dinosaur Noasauridae and *Aphaurosuchus escharafacies* (Baurusuchidae) showed the worst performances, indicating that these last two species probably have teeth more prone to fail than the other tested teeth. The results indicate that Baurusuchidae and Abelisauridae could compete with each other for the same resources and habitats. A more detailed analysis (FEA and Dental Microwear Textural Analysis) for Abelisauridae indicates this dinosaur had teeth capable of withstanding the stress of biting and pulling. Among the Notosuchia, the Baurusuchidae did not compete with each other for resources, as the FEA results of these materials are very different. The peirosaurid results showed that the tooth of this taxon supports a feeding habit of biting and holding its prey, supporting to prey on larger animals, as in living Crocodyliformes. Regarding Noasauridae, the results corroborate the hypotheses raised in the original description of *Vespersaurus*

paranaensis, that it fed on invertebrates, smaller vertebrates or carcasses. These results corroborate with studies on the paleoecology of these analyzed groups, in which Baurusuchidae and Abelisauridae would be large hypercarnivorous terrestrial predators. Peirosauridae, with semi-aquatic habits would also be able to prey on large prey and Noasauridae being a terrestrial taxon with more generalist habits, preying on smaller prey.

Keywords: Bauru Basin. Notosuchia. Theropoda. Finite Element Analysis. Dental Microwear Textural Analysis.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 – Materiais Digitais.	21
Figura 2 – <i>Montealtosuchus</i> LAPEISA-Pal-s.n.	24
Figura 3 – <i>Pepsuchinae</i> LAPEISA-Pal-s.n.	24
Figura 4 – <i>Abelisauridae</i> LAPEISA-Pal-s.n.	25
Figura 5 – Fluxograma com os passos da Análise de Micro-estrias de desgaste e Análise de Elementos Finitos.	27
Figura 6 – Resultado da Análise de Elementos Finitos no dente de <i>Vespersaurus paranaensis</i> MPCO.V 0020c	32
Figura 7 – Resultado da Análise de Elementos Finitos no dente de <i>Majungasaurus crenatissimus</i> FMNH 3369	33
Figura 8 – Resultado da Análise de Elementos Finitos no dente de <i>Pissarrachampsia sera</i> LPRP/USP 0019	34
Figura 9 – Resultado da Análise de Elementos Finitos no dente de <i>Aphaurosuchus escharafacies</i> LPRP/USP 0697	35
Figura 10 – Resultado da Análise de Elementos Finitos no dente de <i>Pepesuchinae</i> LPRP/USP-0319	36
Figura 11 – Resultados das Análises de Micro-estrias de desgaste no dente de <i>Montealtosuchus</i> LAPEISA-Pal-s.n.	38
Figura 12 – Resultados das Análises de Micro-estrias de desgaste no dente de <i>Pepesuchinae</i> LAPEISA-Pal-s.n.	39
Figura 13 – Resultados das Análises de Micro-estrias de desgaste no dente de <i>Abelisauridae</i> LAPEISA-Pal-s.n.	40

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Médias de von Mises em todos os cenários testados em todos os 30 materiais

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

FEA	Análise de Elementos Finitos
MPCO	Museu de Paleontologia de Cruzeiro do Oeste
FMNH	Field Museum of Natural History, Chicago
LPRP	Laboratório de Paleontologia de Ribeirão Preto - SP
USP	Universidade de São Paulo
LAPEISA	Laboratório de Paleontologia e Evolução de Ilha Solteira
Pal-s.n.	Paleontologia sem numeração
CT Scan	Computed tomography scan
MVM	Média de von Mises
DFQ	Departamento de Física e Química
FEIS	Faculdade de Engenharia de Ilha Solteira
UNESP	Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”

LISTA DE SÍMBOLOS

Km²	Quilômetros quadrados
mm	Milímetro
μm	Micrómetro
N	Newton
MPa	Mega Pascal

SUMÁRIO

PREFÁCIO	14
1 INTRODUÇÃO	15
1.1 Análise de Elementos Finitos e segmentação digital	19
1.2 Micro-Estrias de Desgaste	20
2 MATERIAL E MÉTODOS	20
2.1 Materiais digitais	20
2.2 Materiais utilizados para análise de Micro-estrias de Desgaste	24
3 MÉTODOS	26
3.1 Segmentação digital dos materiais e Análise de Elementos Finitos	26
3.2 Preparação dos materiais para análise de Micro-estrias de desgaste	29
4 RESULTADOS	30
4.1 Resultados da Análise de Elementos Finitos	30
4.1.1 <i>Noasauridae</i> MPCO.V 0020c	30
4.1.2 <i>Majungasaurus crenatissimus</i> (FMNH 3369)	30
4.1.3 <i>Pissarrachampsa sera</i> (LPRP/USP 0019)	30
4.1.4 <i>Aphaurosuchus escharafacies</i> (LPRP/USP 0697)	31
4.1.5 <i>Pepesuchinae</i> (LPRP/USP-0319)	31
4.2 Resultados das Análises de Micro-estrias de desgaste	37
5 DISCUSSÃO	37
6 CONCLUSÃO	44
REFERÊNCIAS	46
MATERIAL SUPLEMENTAR	58
APÊNDICE I	59

PREFÁCIO

Este documento representa a dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade do IBILCE (Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas – UNESP São José do Rio Preto – SP) como exigência para a obtenção do título de mestre em Biodiversidade. O projeto denominado “Hábitos alimentares de dinossauros e crocodiliformes continentais através da Análise de Elementos Finitos (FEA) e Micro-estrias de Desgaste: implicações para a paleoecologia da Bacia Bauru (Cretáceo Superior, Brasil)” teve início em 02/12/2020. Este projeto teve dois principais objetivos, primeiramente, descrever os comportamentos alimentares de dois grupos de crocodiliformes da Bacia Bauru (Baurusuchidae e Peirosauridae) e dois grupos de dinossauros Theropoda também da Bacia Bauru (Abelisauridae e Noasauridae), através de FEA e Micro-estrias de Desgaste. O segundo seria comparar e debater os resultados do primeiro objetivo, visando contribuir para a competição e compartilhamento/separação de habitats entre os grupos estudados.

Estes objetivos foram alcançados e os resultados estão no documento a seguir. Entretanto, no decorrer do projeto, os resultados de um dos táxons analisados, o Noasauridae *Vespersaurus paranaensis*, nos permitiu desenvolver um manuscrito denominado “Assessing the palaeobiology of *Vespersaurus paranaensis* (Theropoda, Noasauridae), Cretaceous, Bauru Basin – Brazil, using Finite Element Analysis” de autoria de Gabriel Gonzalez Barbosa, Max Cardoso Langer, Neurides de Oliveira Martins e Felipe Chinaglia Montefeltro, aceito para publicação junto ao periódico *Cretaceous Research* no dia 24 de Maio de 2023. Este trabalho derivado (manuscrito), se trata da utilização de FEA para analisar o dente e duas falanges de *V. paranaensis*, visando descobrir mais informações sobre a sua paleoecologia. Todas as informações utilizadas como base teórica, metodologia, resultados e material suplementar deste trabalho derivado representam uma essencial fração dos resultados obtidos do projeto ao longo da vigência do Mestrado.

Este manuscrito foi desenvolvido na língua inglesa e a sua tradução demandaria tempo e energia desnecessários. Posto isto, este manuscrito completo (manuscrito e material suplementar) foi adicionado como Apêndice I no final desta dissertação.

1 INTRODUÇÃO

Um dos mais importantes registros fossilíferos continentais do Cretáceo em todo mundo, a Bacia Bauru, está majoritariamente exposta no sudeste do Brasil. Esta unidade geológica é, em geral, subdividida em dois Grupos (Grupo Bauru e Grupo Caiuá), nos quais se observam diferentes contextos paleoambientais e conteúdo fossilífero. O Grupo Bauru é um dos mais importantes depósitos do Cretáceo Superior da América do Sul com uma área de, aproximadamente, 370.000 km² (Fernandes e Coimbra, 1996). O registro fóssil do Grupo Bauru é amplo, com espécies descritas de peixes, Lissamphibia, Squamata, tartarugas, aves e mamíferos (Martinelli et al., 2013; Baez e Peri, 1989; Estes e Price, 1973; Nava e Martinelli, 2011; Romano et al., 2013; Alvarenga e Nava, 2005; Castro et al., 2018); porém, os Crocodyliformes Notosuchia se destacam (Bronzati et al., 2015; Wilberg, 2017; Ruiz et al., 2021; Darlim et al., 2021). O registro fóssil do Grupo Caiuá é muito menos abundante e limitado a espécimes de pterossauros, lagartos, tartarugas, e a uma recente descoberta de dois dinossauros e um crocodiliformes (Langer et al., 2019; Silva et al., 2001; Simões et al., 2015; Ruiz et al., 2021; Wantowsky e Weinschütz, 2018; Souza et al., 2021). A fauna reconhecida da Bacia Bauru sugere a presença de dois grandes grupos de predadores hipercarnívoros que habitaram simultaneamente as comunidades conhecidas, os Crocodyliformes Notosuchia e os Theropoda. Evidências sobre uma possível dominância ou separação de habitats entre estes hipercarnívoros ainda são pouco investigadas (Bandeira et al., 2018; Montefeltro et al., 2020; Riff e Kellner, 2011).

Os Crocodyliformes Notosuchia são o grupo que apresenta maior riqueza taxonômica na Bacia Bauru, com abundante número de espécimes quando comparados com os demais grupos de predadores terrestres que habitavam simultaneamente este ambiente (Campos et al., 2011; Carvalho et al., 2011; Godoy et al., 2014; Iori e Carvalho 2011; Iori e Garcia, 2012; Marinho et al., 2013; Montefeltro et al., 2011; Pol et al., 2014). Os Notosuchia ocuparam diferentes habitats e uma ampla disparidade morfológica (Bronzati et al., 2015; Wilberg, 2017), sendo reconhecidas espécies com hábitos alimentares que abrangem de hipercarnívoros até herbívoros (Godoy et al., 2014, 2016; Melstron e Irmis, 2019, Montefeltro et al., 2020). Dois grupos de predadores se destacam dentre os Notosuchia, os Baurusuchidae e os Peirosauridae.

Baurusuchidae são caracterizados por: crânio alto e comprimido lateralmente, dentição reduzida e zifodonte e características pós-cranianas que apontam um hábito cursorial (Godoy et al. 2016; Montefeltro et al., 2011, 2020; Riff e Kellner, 2011, Darlim et al., 2021). Peirosauridae (sensu Gerotto e Bertini, 2018) compreende outro grupo de Notosuchia que também apresenta uma alta disparidade morfológica entre as suas espécies, sendo dividido em dois principais grupos, Peirosaurinae que apresentam um rostro alto e curto, e são, potencialmente, mais terrestres; e Pepesuchinae, com um rostro alongado e tubular, que são potencialmente semiaquáticas (Lamanna et al., 2019). Entretanto, todas as espécies apresentam uma dentição zifodonte e/ou pseudozifodonte (Gerotto e Bertini, 2018; Pinheiro et al., 2018). Em questão de nichos ecológicos, os Peirosauridae supostamente habitavam áreas que nos períodos de inundação podem ter permitido uma maior distribuição espacial dessas espécies por causa de uma maior área para forrageamento (Henriques et al., 2002; Sena et al., 2018).

Em contrapartida aos Crocodyliformes, os dinossauros Theropoda da Bacia Bauru são representados por um pouco mais de 10 espécies, com registros fragmentários e com uma qualidade de preservação menor quando comparado com os crocodiliformes (Bandeira et al., 2016; Brum et al., 2016, 2017; Kellner e Azevedo, 1999; Kellner e Campos, 2002; Langer et al., 2019; Machado et al., 2013; Santucci e Arruda-Campos, 2011). Abelisauridae é um grupo de Theropoda hipercarnívoro cuja ocorrência é registrada a partir do Triássico e alcançando a dominância em praticamente todas as comunidades do Cretáceo, sendo extinto no final do Cretáceo (Delcourt, 2018; Langer et al., 2017; Sereno, 1999). Na América do Sul, este grupo é mais conhecido na Argentina, onde foram encontradas espécies no Jurássico Médio (Pol e Rauhut, 2012) e espécies mais recentes, do Cretáceo Superior (Bonaparte, 1985). No Brasil, entretanto, este grupo ainda é raro com apenas duas espécies descritas: *Pycnonemosaurus nevesi* (Delcourt, 2017; Kellner e Campos, 2002-) e *Thanos simonattoi* (Delcourt e Iori, 2018). As limitações dadas pela fragmentação e qualidade de preservação dos materiais de Abelisauridae encontrados no Brasil dificultam a identificação de espécies já reconhecidas e de novas espécies (Delcourt e Grillo, 2018; Mendez et al., 2014; Sales et al., 2018). No Grupo Bauru, o registro pode ser enviesado por causa do ambiente em que esses fósseis foram depositados. Com isso, a maioria das informações sobre os Abelisauridae dispostos na Bacia Bauru são retiradas de dentes isolados (Bandeira

et al., 2018; Delcourt e Grillo, 2018). Apesar da escassez de informações, este grupo é responsável por uma parcela significativa da fauna de vertebrados terrestres presentes no hemisfério sul ao final do período Cretáceo (Delcourt, 2018), dominando praticamente todos os outros ambientes do planeta por meio de espécies com grandes disparidades morfológicas e consideradas dominantes dentro de suas comunidades (Foster e Chure, 1999).

Noosauridae é outro grupo de Theropoda com espécies de pequeno e médio porte, com registros encontrados principalmente no Gondwana. Diferentemente dos Abelisauridae, os Noosauridae são um grupo pouco especioso no mundo, com aproximadamente 14 espécies descritas (Bonaparte, 1991; Carrano et al., 2014; Langer et al, 2019; Rauhut e Carrano, 2016; Sampson et al., 2001; Souza et al., 2021; Poropat et al., 2020), registros mais raros, e baixa qualidade de preservação, dificultando assim informações mais detalhadas sobre o grupo (Bonaparte e Powell, 1980; Brum et al., 2018). Em 2019, foi descrito uma nova espécie deste grupo, *Vespersaurus paranaensis*, encontrado em depósitos da Formação Rio Paraná, no Grupo Caiuá da Bacia Bauru. O holótipo da espécie foi considerado o fóssil de Theropoda mais bem preservado da Bacia Bauru até o momento da sua descrição (Langer et al., 2019). Uma segunda espécie de Noosauridae foi descrito na Formação Goiô Erê, no grupo Caiuá da Bacia Bauru, o *Berthasaura leopoldinae*, com ausência de dentes (Souza et al., 2021).

Na Bacia Bauru, a escassez de Theropoda e a abundância de Notosuchia, fazem com que um registro paleontológico curioso (Bandeira et al., 2018), com poucos estudos detalhados que buscam uma melhor compreensão sobre o compartilhamento/disputa de recursos ou habitats desses grupos de hipercarnívoros (Bandeira et al, 2018, Montefeltro et al., 2020; Riff e Kellner, 2011). A alta quantidade de materiais e espécies de Crocodyliformes Notosuchia descritos na Bacia Bauru serve de evidência para sugerir que os Crocodyliformes dominaram o cenário e se tornaram os predadores de topo de toda a região, resultando em uma alta diversidade de espécies hipercarnívoras no Cretáceo (Montefeltro et al., 2020; Riff e Kellner, 2011). Entretanto, autores argumentam que talvez este não seja o cenário correto sobre a dominância dos Crocodyliformes, pois a baixa diversidade de terópodes pode ser causada por processos tafonômicos ou paleoecológicos diferentes (Bandeira et al. 2018; Martinelli et al., 2013; Souza et al., 2014).

A hipercarnivoria em animais extintos foi proposta para vários grupos (Tseng et al., 2015; Van Valkenburgh e Jekins, 2002; Van Valkenburgh e Molnar, 2002). Esta dieta é definida por pelo menos 70% de carne de vertebrados (Van Valkenburgh, 2007). Animais com este tipo de dieta tendem a ser maiores do que outras espécies próximas. Características específicas do dente ou do crânio tendem a aumentar a força da mordida dos hipercarnívoros, fazendo com que estes tenham assim um sucesso maior na predação de outros vertebrados. Por causa dessas características e dieta, os hipercarnívoros tendem a ser predadores de topo nas comunidades em que se encontram. Assim, apresentando uma alta diversidade morfológica e diferentes comportamentos alimentares, com uma tendência de separação de nichos e diminuindo assim a competição por recursos entre eles (Tseng e Flynn, 2015; Van Valkenburgh, 1991; 2004; 2007). Entretanto, espera-se que os grupos de hipercarnívoros da Bacia Bauru (Theropoda e Notosuchia) não habitassem o mesmo ambiente para compartilhamento de recursos, ocorrendo uma separação de habitats entre estes grupos.

Em busca de melhores respostas sobre a paleoecologia sul-americana dos predadores hipercarnívoros do período Cretáceo, este projeto utilizou a combinação de duas técnicas que vem sendo incorporadas na paleontologia nos últimos anos: a Análise de Elementos Finitos (FEA) e a Análise de Micro-estrias de desgaste (Bestwick, 2020; Gegenaar e Merceron, 2015; Montefeltro et al., 2020; Parr et al., 2012; Torices et al., 2018). Seguindo como base a metodologia proposta por Torices et al. (2018), a combinação dessas duas técnicas permite reconhecer diferentes tipos de presas, estratégias de abate e comparação de forças entre os dentes dos grupos analisados. Esta combinação de técnicas foi aplicada em cinco dentes de quatro clados de predadores, sendo dois deles de Crocodyliformes Notosuchia (Baurusuchidae e Peirosauridae) e dois clados de Theropoda (Abelisauridae e Noasauridae). Com os resultados, foi possível inferir possíveis hábitos alimentares e discutir sobre a paleoecologia da Bacia Bauru no final do Cretáceo, buscando responder se ocorreu uma possível separação de habitats ou competição entre Crocodyliformes e Theropoda nestas comunidades. Estudos relacionados aos métodos alimentares de espécies extintas da Bacia Bauru são raros, principalmente quando utilizam técnicas relacionadas a biomecânica, como a Análise de Elementos Finitos (Montefeltro et al., 2020) e há apenas poucos estudos que utilizaram Análises micro-estrias de desgaste dentário (Candeiro et al., 2017).

1.1 Análise de Elementos Finitos e segmentação digital

A Análise de Elementos Finitos (FEA) é uma técnica que permite testar as propriedades biomecânicas de elementos que foram submetidos previamente por tomografia, sendo capaz de testar tensões e deformações em estruturas modeladas digitalmente (Rayfield, 2007). Esta técnica foi inicialmente utilizada em aplicações em áreas de engenharia. Porém, seu uso foi se expandindo para responder questões biomecânicas como no sistema músculo-esquelético humano, dentre outras abordagens. Para isso, esta técnica faz com que o objeto escolhido seja subdividido em uma malha (rede) de pequenas placas geometricamente simples ou elementos, que são conectados por nós compartilhados. Medidas de desempenho, tensão e deformação podem ser analisadas através de testes de forças nesta rede digitalmente criada e, com isso, retirar indicativos de quando a estrutura está propensa a falhar (Bright, 2014). Nos últimos anos, o potencial desta técnica vem sendo utilizada para analisar a biomecânica de organismos fósseis, buscando assim melhores respostas sobre os hábitos ecológicos em grupos fósseis (Ballell et al., 2022; Bright, 2014; Montefeltro et al., 2020; Pollock et al., 2022; Torices et al., 2018).

A segmentação digital vem sendo utilizada recentemente para reconstrução de materiais com difícil acesso, como materiais que não podem ser retirados da rocha sem sofrer fragmentação ou para isolar uma região de interesse como, por exemplo, separar um dente específico do crânio. Na última década, a tomografia computadorizada (CT scan) foi a técnica mais utilizada para digitalização de espécimes fósseis (Cunningham et al., 2014; Torrices et al., 2018). Com esta técnica os materiais podem ser retirados digitalmente da matriz rochosa e preparados sem sofrer nenhum tipo de fragmentação ou dano (Lautenschlager, 2016).

1.2 Micro-Estrias de Desgaste

A Análise de Micro-estrias de desgaste é uma técnica utilizada para analisar as texturas tridimensionais em uma escala submicrométrica em alguma superfície (Purnell e Darras, 2016). Arranhões de desgaste são gerados na superfície da coroa dentária in vivo pela ação de abrasivos nos alimentos e pelas forças de compressão e cisalhamento que atuam nos dentes durante a alimentação (DeSantis, 2016; Purnell et al., 2012; Purnell et al., 2017; Scott et al., 2006; Ungar et al., 2003). Estes arranhões são diferentes de marcas tafonômicas sucedidas após a morte do animal (DeSantis, 2016; Torices et al., 2018). Com esta técnica, é possível padronizar/analisar estes arranhões de estrias de desgastes causados pelo consumo de alimentos daquele determinado dente, e inferir com mais propriedade sobre a dieta daquela espécie analisada (Torices et al., 2018; Bestwick et al., 2019; Bestwick et al., 2020).

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Materiais digitais

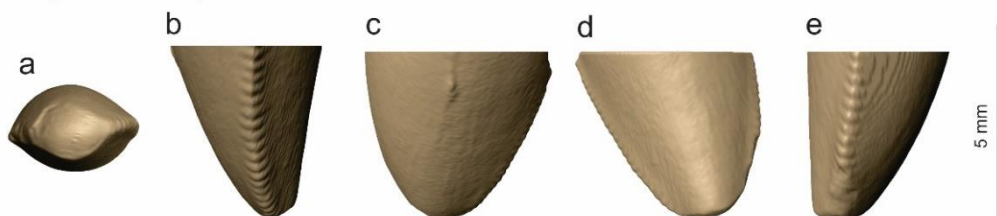
Dentre os materiais analisados digitalmente (Figura 1) estão: Theropoda, um dente de Noasauridae *Vespersaurus paranaensis* MPCO.V 0020c (Formação Rio Paraná - Grupo Caiuá, Bacia Bauru, Cretáceo Superior - Cruzeiro do Oeste, Paraná, Brasil; Langer et al., 2019) e um dente de Abelisauridae *Majungasaurus crenatissimus* FMNH 3369 (Formação Maevarano - Bacia Mahajanga, Maastrichtiano, Cretáceo Superior – Província de Mahajanga, Madagascar; Ratsimbaholison et al., 2016) e dentre os Crocodiliformes, dois dentes de Baurusuchidae, um de *Pissarachampsa sera* LPRP/USP 0019 (Formação Vale do Rio do Peixe – Grupo Bauru, Bacia Bauru, Maastrichtiano, Cretáceo Superior – Campina Verde, Minas Gerais, Brasil; Montefeltro et al., 2011) e outro de *Aphaurosuchus escharafacies* LPRP/USP 0697 (Formação Adamantina/Vale do Rio do Peixe – Grupo Bauru, Bacia Bauru, Coniaciano – Campaniano, Cretáceo Superior – Jales, São Paulo, Brasil; Darlim et al, 2021) e um dente de Pepesuchinae – Peirosauridae LPRP/USP-0319 (Formação Adamantina – Grupo Bauru, Bacia Bauru, Campaniano – Maastrichtiano, Cretáceo Superior – Auriflama, São Paulo, Brasil).

O material de Noasauridae é um dente isolado (MPCO.V 0020c; Figura 1, a - e), composto por uma coroa quase completa, com 5mm de comprimento ápico-

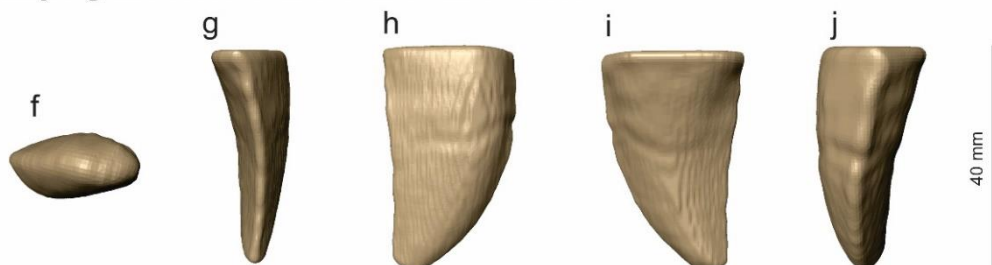
basalmente e 4mm de largura mesiodistal. A coroa é ligeiramente curvada no sentido labiodistal (aproximadamente 10°). As serrilhas estão presentes na carina mesial e distal, com densidade de aproximadamente 4 dentículos por milímetro. As serrilhas distais se estendem da base até o ápice da coroa, enquanto as serrilhas mesiais começam a 1mm da base da coroa e se estendem até o ápice. O ápice da coroa apresenta sinais de desgaste, provavelmente devido ao uso durante a vida do animal. O material foi atribuído à parte rostral das fileiras de dentes (Langer et al., 2019). Este material foi submetido a tomografia computadorizada (CT Scan) voxel size: 0.135294mm x 0.135294mm x 0.135294mm. 732 slices e 150.000 faces (detalhes: Langer et al., 2019).

Figura 1. Materiais digitais. *Vespersaurus paranaensis* em vista apical (a), distal (b), labial (c), lingual (d) e mesial (e) Escala = 5mm. *Majungasaurus crenatissimus* em vista apical (f), distal (g), labial (h), lingual (i) e mesial (j) Escala = 40mm. *Pissarrachampsia sera* em vista apical (k), distal (l), labial (m), lingual (n) e mesial (o) Escala = 50mm. *Aphaurosuchus escharafacies* em vista apical (p), distal (q), labial (r), lingual (s) e mesial (t) Escala = 50mm. Peirosaurinae em vista apical (u), distal (v), labial (x), lingual (y) e mesial (z) Escala = 10mm.

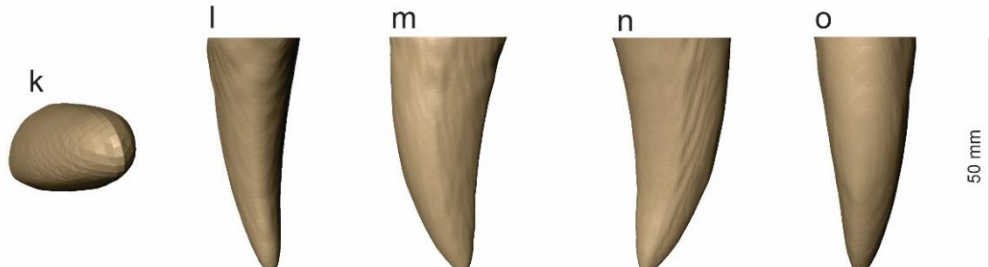
Vespersaurus paranaensis MPCO.V 0020c



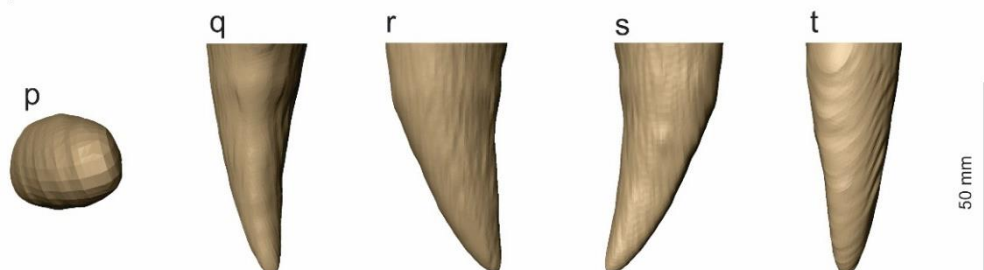
Majungasaurus crenatissimus FMNH 3369



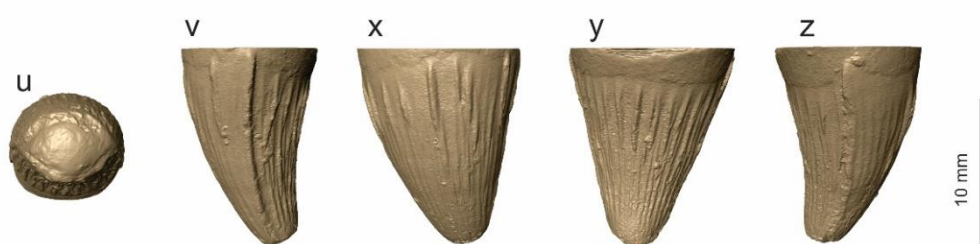
Pissarrachampsia sera LPRP/USP 0019



Aphaurosuchus escharafacies LPRP 0697



Peirosaurinae LPRP/USP - 0319



O material de Abelisauridae é o dente 7 do dentário de *Majungasaurus crenatissimus* (FMNH 3369), descrito na Formação Maevarano de Madagascar (Cretáceo Superior). Este material contém uma coroa completa de 40mm de altura apicobasal e 10mm de largura mesiodistal (Figura 1, f - j). A coroa é ligeiramente curvada no sentido labiodistal (aproximadamente 14°) e ligeiramente curvado anteroposteriormente. O ápice da coroa apresenta um sinal de desgaste (detalhes: Ratsimbaholison et al., 2016). No material digital não é possível identificar com clareza os dentículos, porém no material de descrição da espécie os dentes apresentam pequenos dentículos na parte distal e mesial da coroa (Smith, 2010). O dentário de *M. crenatissimus* foi submetido a tomografia computadorizada (CT scan) X-Ray Computed Tomography (CT/MicroCT) General Electric LightSpeed VCT 64-SLICE ct, Stony Brook university Medical Center (Stony Brook University) em Nova Iorque, com voxel size: 0.1875mm x 0.1875mm x 0.15mm. 1495 slices e 48.144 faces. Este material está disponível no projeto “Majungasaurus Tooth Project” no banco de dados online *morphosource.org*.

Dentre os materiais atribuídos a Baurusuchidae, está um dente de *Pissarrachampsia sera* (LPRP/USP 0019), uma coroa completa do caniniforme esquerdo maxilar (M2) com 40mm de altura apicobasal e 10mm de largura mesiodistal, levemente curvada anteroposteriormente e são fortemente comprimidas lateralmente, com bordas cortantes mesial e distal finamente serrilhadas, com morfologia zifodonte (Figura 1, k – o). Este material foi submetido a tomografia computadorizada (CT Scan) General Electric (GE) LightSpeed VCT CT no Jewish General Hospital, em Montreal, em junho de 2011, com voxel size: 0.382812 x 0.382812 x 0.312. 903 slices e 36.200 faces. Outro dente, de *Aphaurosuchus escharafacies*, (LPRP/USP 0697) é o dente 4 caniniforme direto do dentário (d4, Darlim et al, 2021), uma coroa de 42mm de altura da coroa e 30mm de largura mesiodistal da base da coroa, curvada anteroposteriormente, com carenas mesial e distal, comprimida lateralmente, com bordas cortantes mesial e distal finamente serrilhadas, com morfologia zifodonte (Figura 1, p – t). Este material foi submetido a tomografia computadorizada (CT Scan) CT scanner Toshiba Aquilion Prime, voltagem: 120kV, Hospital das Clínicas de Ribeirão Preto – SP, com voxel size: 0.546002mm x 0.546002mm x 0.3mm. 1239 slices e 28972 faces.

O material de Peirosauridae (Pepesuchinae) é um dente isolado LPRP/USP - 0319, encontrado na Formação Adamantina no município de Auriflama - SP (Campaniano-Maastrichtiano, Cretáceo Superior), com uma coroa de 15mm de altura e 56mm de largura mesiodistal, comprimida lateralmente com inclinação lábio-lingual de 14°, também apresentando uma ornamentação sulcada lisa na superfície do esmalte, que se estende da base ao ápice, com alguns sulcos interdigitados mais próximos à base da coroa na face lingual (Figura 1, u – z). Este material foi submetido a tomografia computadorizada (CT Scan) em Tubingen, com voxel size: 0.013152mm x 0.13152mm x 0.13152mm. 1285 slices e 300.00 faces.

Todos os materiais de CT Scan foram separados do dentário ou maxila (menos os dentes isolados) e, segmentados e editados no software *Amira 5.3.3* (Thermo Fisher Scientific) para evitar distorções tafonômicas e fragmentações que poderiam atrapalhar os resultados. O volume dos modelos dos dentes foi dimensionado para permitir a comparação adequada com os modelos dentários apresentados por Torices et al., 2018 (Dumont et al., 2009; Bright, 2014).

2.2 Materiais utilizados para análise de Micro-estrias de Desgaste

Dentre os materiais analisados em Micro-estrias de Desgaste (imagens geradas pelo microscópio eletrônico de varredura) estão dois materiais de Peirosauridae - uma coroa dentária completa de *Montealtosuchus* (LAPEISA-Pal-s.n., Figura 2) e um fragmento do ápice da coroa dentária de *Pepesuchinae* (LAPEISA-Pal-s.n., Figura 3), ambos encontrados na Formação Adamantina no município de Auriflama - SP (Campaniano-Maastrichtiano, Cretáceo Superior); e um dente de *Abelisauridae* (LAPEISA-Pal-s.n., Figura 4) da Formação Kem Kem (Cenomaniano, Cretáceo Superior) do Marrocos. Assim, realizamos a produção de imagens de microscopia eletrônica de varredura em materiais disponíveis no LAPEISA – Laboratório de Paleontologia e Evolução de Ilha Solteira.

Figura 2. Imagem de microscopia eletrônica de varredura do Dente isolado de *Montealtosuchus arrudacamposi* (LAPEISA- Pal-s.n.).

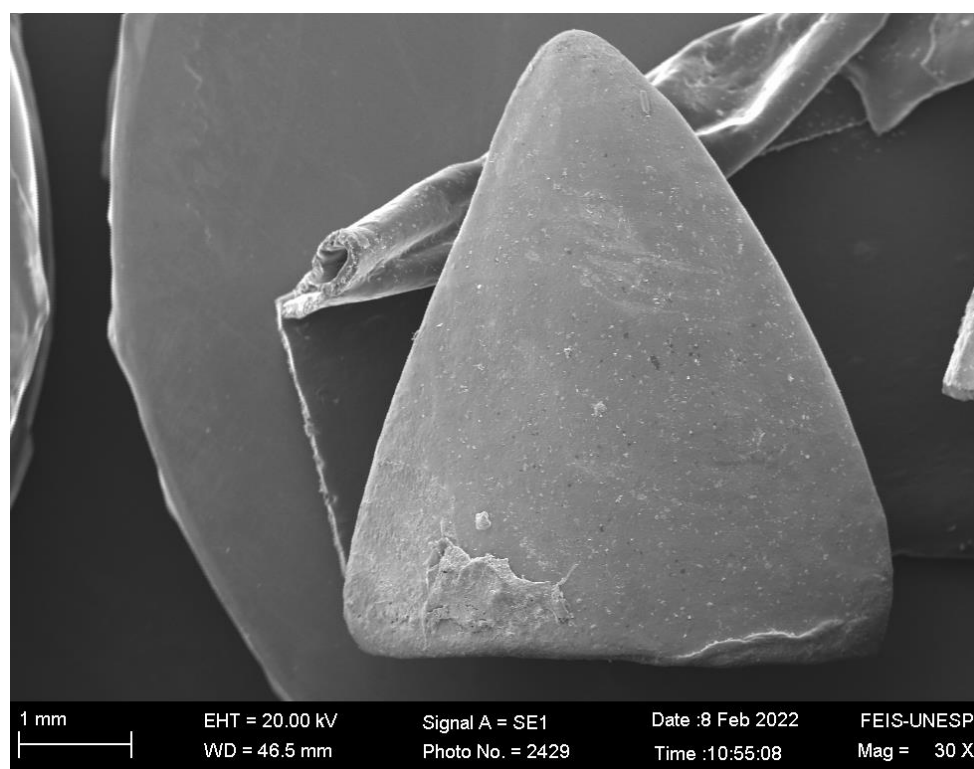


Figura 3. Imagem de microscopia eletrônica de varredura do Dente isolado de *Pepesuchinae* (LAPEISA- Pal-s.n.).

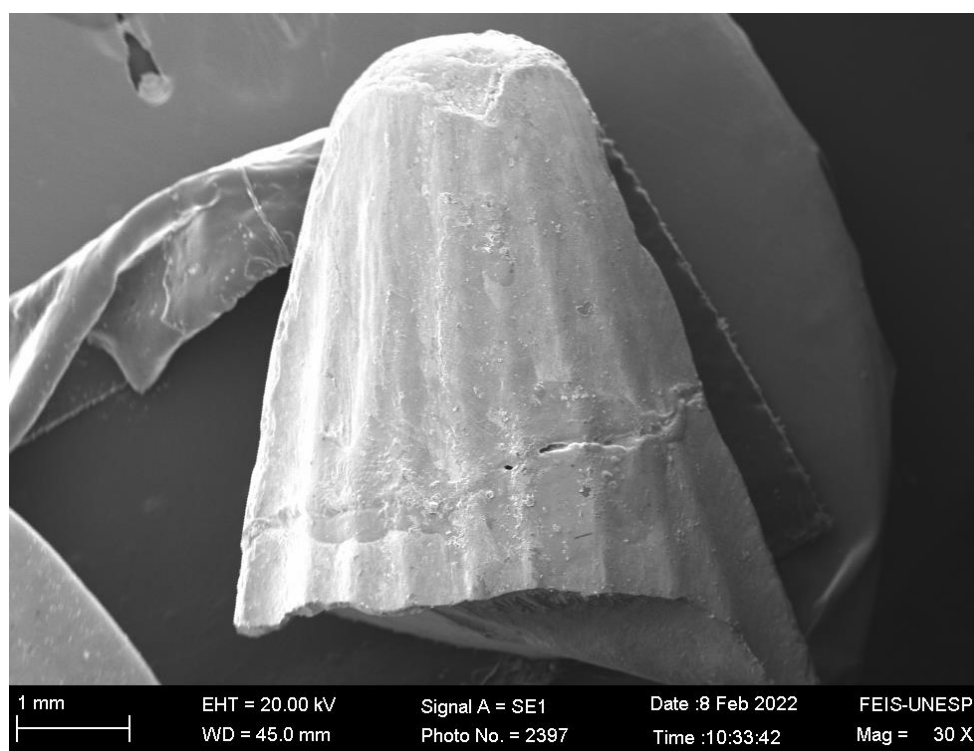
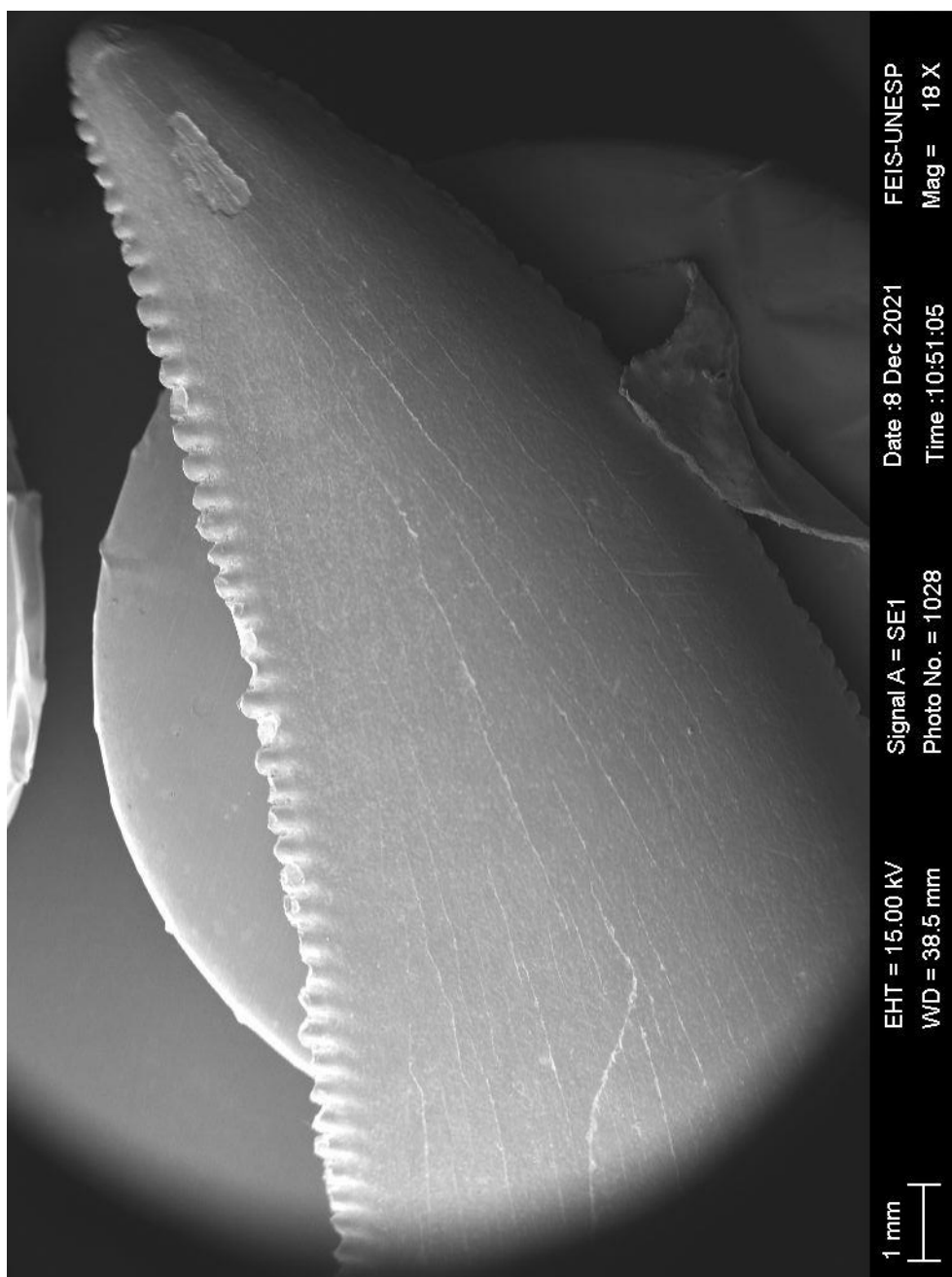


Figura 4. Imagem de microscopia eletrônica de varredura do Dente isolado de *Abelisauridae* (LAPEISA- Pal-s.n.).



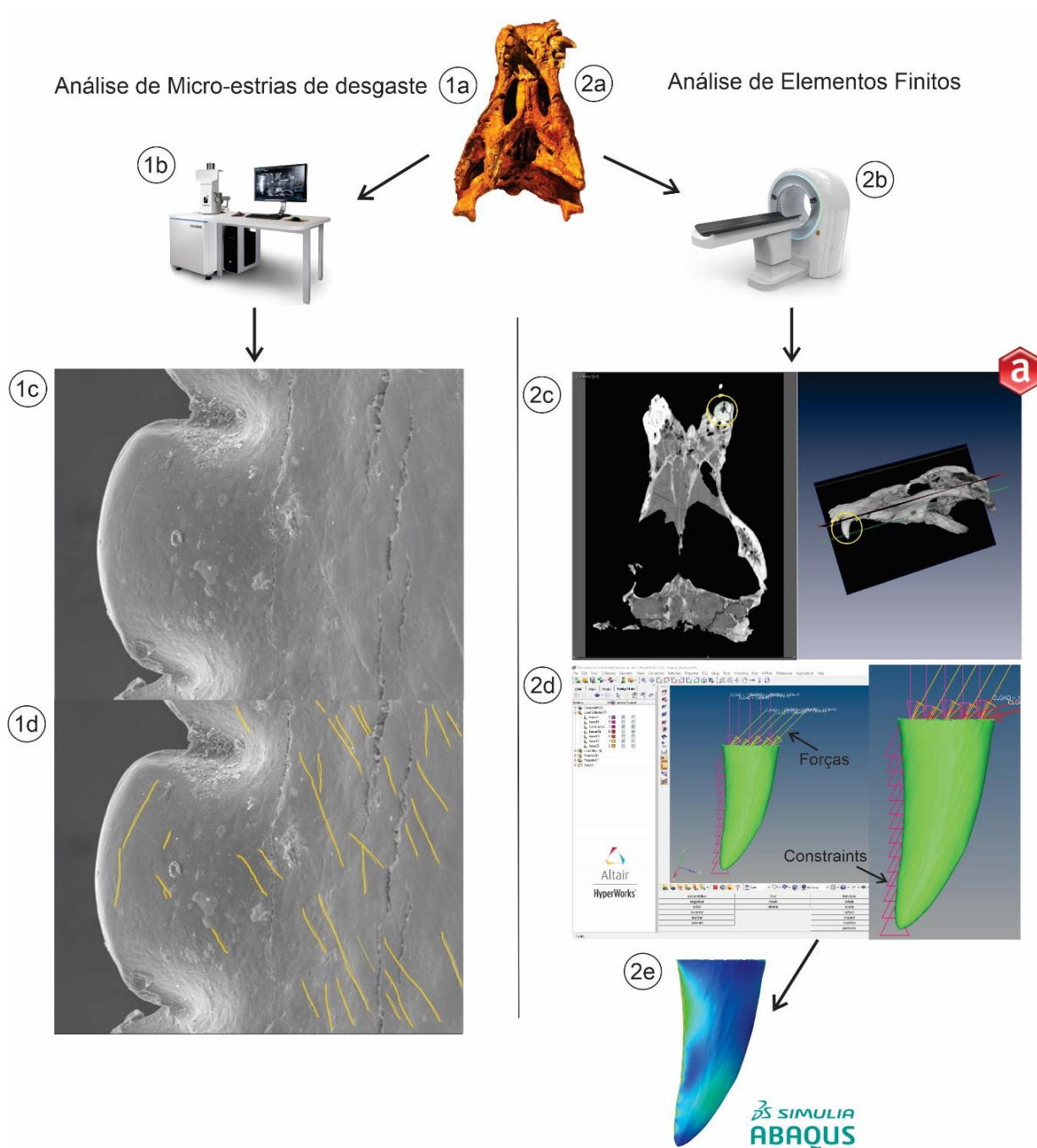
3 MÉTODOS

3.1 Segmentação digital dos materiais e Análise de Elementos Finitos

Primeiramente, a tomografia da matriz fóssil (crânio ou dente isolado) foi realizada em um tomógrafo ou micro tomógrafo (item 2a e 2b da Figura 5) e processada no software *Amira* 5.3.3 (Thermo Fisher Scientific), onde é possível processar todos os cortes (*slices*) que foram obtidos na tomografia (Item 2c da Figura 5). O material desejado (dente) foi selecionado e digitalmente isolado do crânio,

gerando uma imagem 3D apenas do dente escolhido (Item 2c da Figura 5). Os dentes isolados que foram tomografados não precisaram passar por este processo de separação do crânio.

Figura 5. Fluxograma com os passos da Análise de Micro-estrias de desgaste e Análise de Elementos Finitos.



Estas imagens 3D geradas pelo software *Amira* são malhas de superfície (*mesh*), formada por placas de geometria simples e pontos conectados entre si. A malha 3D é importada para o software *Hypermesh 13.0*. Neste software ocorre a transformação da superfície em um sólido (*tetramesh*). Eventualmente, foi necessário corrigir imperfeições que podem atrapalhar o processo de preenchimento (Item 2d da Figura 5). As propriedades dos materiais foram simuladas com as propriedades: *Young's modulus* = 25 Gpa; *Poisson's ratio* = 0,31; Torices et al., 2018). Neste trabalho, utilizamos as mesmas propriedades em todo o material, não diferenciando dentina ou esmalte, pois estas características dentárias não alteram os resultados significativamente, sendo assim, a morfologia da coroa dentária (forma dentária) sendo a característica mais importante para as análises e resultados de FEA (Herbst et al., 2021).

Após o preenchimento e definição das propriedades, ainda no software *Hypermesh 13.0*, a parte distal do dente foi fixada utilizando *Constraints* virtuais (item 2d Figura 5) enquanto as forças (90 N) foram aplicadas em seis ângulos independentes: 0°, 15°, 30°, 45°, 60° e 75° (sendo 0° o ângulo mais vertical e o 75° o ângulo com maior inclinação) na base da coroa do dente digitalizado (item 2d Figura 5). Esta força de 90 N no total foi distribuída uniformemente ao longo da base dos dentes em cinco vetores de força (18 N cada), com todos os vetores direcionados para o ápice da coroa dentária (Item 2d da Figura 5). Todos estes testes (cenários) geram resultados sobre a performance da coroa dentária nos hábitos alimentares, como a resistência em diferentes movimentos de mordida/abate. A força aplicada selecionada não precisa representar a força de mordida exata desses animais em vida para permitir a comparação de suas magnitudes e distribuição de estresse (Jones et al., 2012; Torices et al., 2018). O valor aplicado em nossos testes é o de uma mordida unilateral do dragão de Komodo *Varanus komodoensis* (Moreno et al., 2008), que também corresponde à força máxima estimada de mordida de velociraptorines (Therrien, 2005).

Este sólido virtual, restrito (*Constraints*) e com os testes (cenários) aplicados, foi transferido para o software *Abaqus CAE*, no qual os modelos são resolvidos para uma interpretação das tensões do sólido em relação aos cenários biomecânicos. Após esta resolução, é gerado um gradiente de cores que representam as tensões de estresse sofridas pelas diferentes regiões do sólido (Item 2e da Figura 5) e as respostas de estresse de cada elemento. Após a obtenção destas respostas, os

dados foram realizados e analisados no software de análises estatísticas de dados *RStudio* (v. 2022.02.0+443; Team R, 2018). Em que foi calculado a média de todas as respostas às tensões exercidas (cenários) em todos os elementos do material e gerar a média de von Mises (MVM) de cada material analisado. Para evitar a influência de singularidades de tensão nas médias de von Mises (MVM), foi utilizado um limite médio de 99% nos nós restritos (*Constraints*) e nos nós onde as forças foram aplicadas. Foram definidos os mesmos limites máximos e mínimos das escalas de cores de von Mises em todas as figuras relacionadas aos resultados de FEA, a fim de estabelecer um padrão para visualização dos resultados nas análises FEA. A legenda das Figuras é encontrada com mais detalhes no Material Suplementar (Figura 1).

3.2 Preparação dos materiais para análise de Micro-estrias de desgaste

Para a Análise de Micro-estrias de desgaste, as imagens dos materiais (dente isolado ou fragmento do dente) foram geradas pelo microscópio eletrônico de varredura do Departamento de Física e Química da Faculdade de Engenharia de Ilha Solteira – DFQ - FEIS UNESP. Foi utilizada uma lente objetiva de 100x (Item 1a/1b da Figura 5). Produzindo um campo de visão de 146 x 100 μm . As regiões de interesse foram: face labial e face lingual (Item 1a/1b da figura 5). Os arranhões de estrias de desgaste nas faces labial e lingual foram marcados (item 1c/1d Figura 5), gerando assim um padrão de direções destes arranhões (Torices et al., 2018; Bestwick et al., 2019; Bestwick et al., 2020). As regiões com serrilhas - parte distal dos dentes - foram analisadas com mais detalhes (item 1c/1d Figura 5), pois exercem um papel importante no método de alimentação de espécies, sendo a região que entra em contato primeiro com o substrato (D'amore, 2009; Hendrickx et al., 2019). Estes padrões, após serem marcados e padronizados, são utilizados como evidências diretas do uso do dente no método de alimentação, podendo ser comparado com espécies viventes de hipercarnívoros e indicar relações com a aplicação de forças na Análise de Elementos Finitos (Torices et al, 2018).

4 RESULTADOS

4.1 Resultados da Análise de Elementos Finitos

Em todos os testes de todos os dentes, a origem das tensões sempre se iniciou na região dos dentículos (parte distal), pois é a região onde os *constraints* foram fixados, simulando o primeiro contato da coroa dentária com o substrato a ser ingerido pelo animal.

4.1.1 Noasauridae MPCO.V 0020c

Em todos os testes, as maiores tensões são observadas nos dentículos da coroa dentária (Figura 6). O ângulo de 45° apresentou a menor tensão de von Mises, com MVM de 16,61 MPa, seguido do ângulo de 60°, com MVM = 27,90 MPa. O teste com 0° de inclinação apresentou maior tensão MVM de 52,65 MPa. Os cenários para ângulos de 15° e 75° mostram tensões MVM de 33,35 MPa e 33,04 MPa, respectivamente (Tabela 1).

Tabela 1. Médias de von Mises em todos os cenários testados em todos os materiais (MPa).

Spp.	Cenários					
	0°	15°	30°	45°	60°	75°
<i>V. paranaensis</i>	52,65	33,35	43,70	16,61	27,90	33,04
<i>M. crenatissimus</i>	14,66	18,08	12,04	11,38	11,17	11,77
<i>P. sera</i>	23,68	18,69	14,03	11,13	12,62	17,86
<i>A. escharafacies</i>	26,70	29,53	37,66	51,49	62,80	70,39
<i>Pepesuchinae</i>	21,89	21,61	22,07	19,32	24,35	25,35

4.1.2 Majungasaurus crenatissimus (FMNH 3369)

Em todos os testes, as maiores tensões são observadas na região dos dentículos distais da coroa dentária (Figura 7). O ângulo de 60° apresentou a menor tensão de von Mises, com MVM de 11,17 MPa seguido do ângulo de 45° e 75°, com MVM de 11,38 MPa e 11,77 MPa respectivamente. O resultado do teste de 15° foi o de maior tensão de von Mises, com 18,08 MPa (Tabela 1).

4.1.3 Pissarrachampsia sera (LPRP/USP 0019)

Em todos os testes, as maiores tensões são observadas na região dos dentículos distais da coroa dentária, mas nos cenários onde tem uma maior resposta do MVM também podemos observar uma distribuição do estresse, como no ângulo 0°, 15° e 75° (Figura 8; Tabela 1). O ângulo de 45° e o ângulo de 60° apresentaram

as menores tensões de von Mises, com 11,13 MPa e 12,62 MPa, respectivamente. O ângulo 0° foi o que apresentou a maior tensão de von Mises. No ângulo de 0°, 15° e 30°, na face distal, as respostas de estresse nos dentículos mais próxima a base da coroa se difundem na face lingual da coroa e na parte da coroa mais próxima ao ápice essas respostas de estresse nos dentículos mudam para a face labial (Figura 8; Tabela 1).

4.1.4 *Aphaurosuchus escharafacies* (LPRP/USP 0697)

Em todos os testes, as maiores respostas às tensões são observadas em três regiões da coroa dentária (Figura 9). Primeiramente, na região dos dentículos distais da coroa dentária, na face lingual as respostas as tensões são maiores do que na face labial e na região medial-apical da coroa. O ângulo de 0° apresentou a menor média de resposta a tensão de von Mises (MVM), com 26,70 MPa. As respostas aos cenários testados foram aumentando conforme o aumento dos ângulos, com a maior resposta MVM de 70,39 MPa no ângulo 75° (Tabela 1).

4.1.5 *Pepesuchinae* (LPRP/USP-0319)

Em todos os testes, as maiores tensões são observadas na região dos dentículos distais da coroa dentária e na região medial-apical da coroa na face lingual (Figura 10). O ângulo de 45° apresentou a menor média de resposta à tensão de von Mises, com 19,32 MPa. Os ângulos com maior resposta às tensões de von Mises foram o 75° com 25,35 MPa e o 60° com 24,35 MPa. Os outros ângulos apresentaram respostas menores (Tabela 1).

Figura 6. Resultados das Análises de Elementos Finitos em *Vespersaurus paranaensis*.

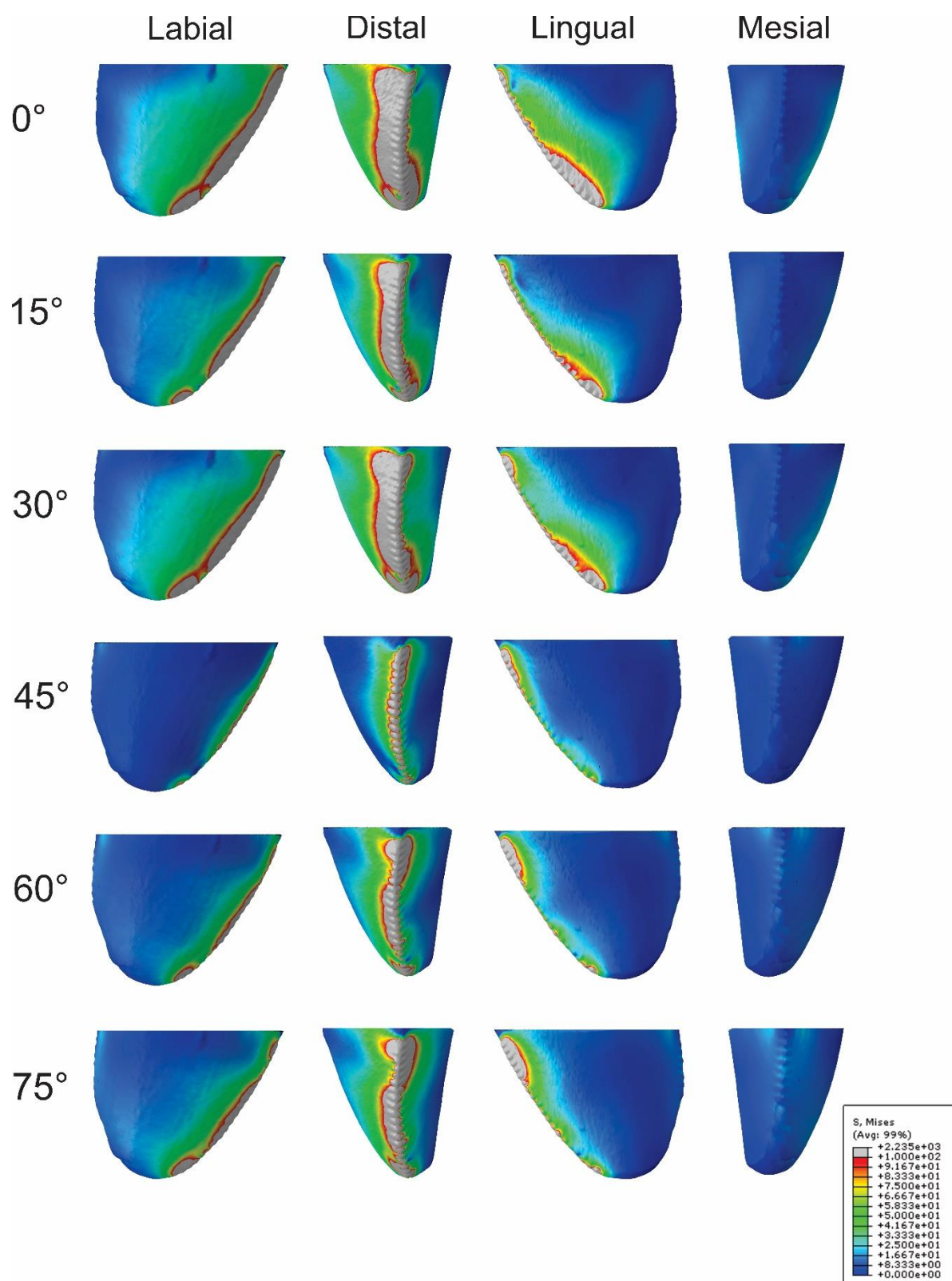


Figura 7. Resultados das Análises de Elementos Finitos em *Majungasaurus crenatissimus*.

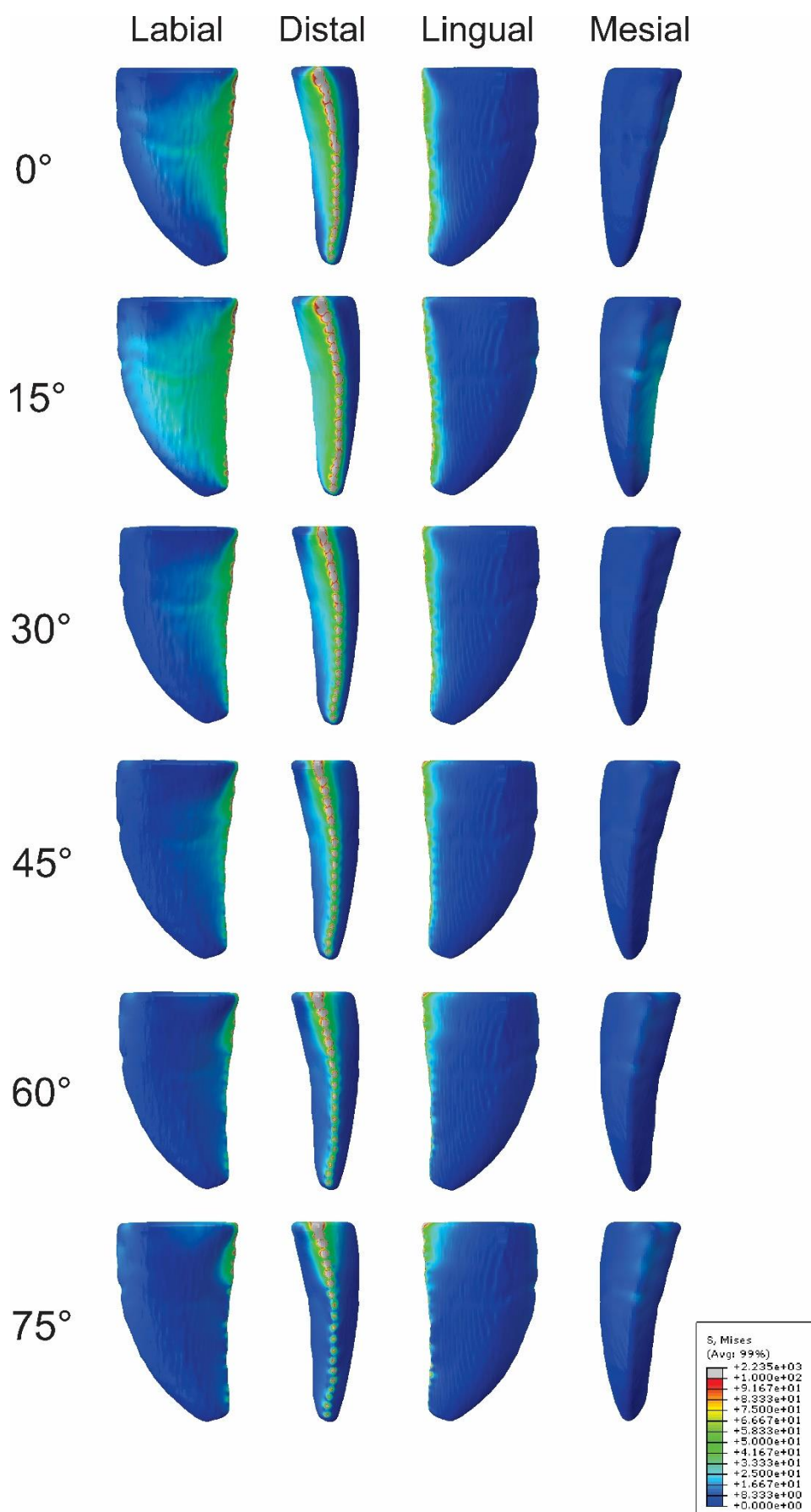


Figura 8. Resultados das Análises de Elementos Finitos em *Pissarrachampsa sera*.

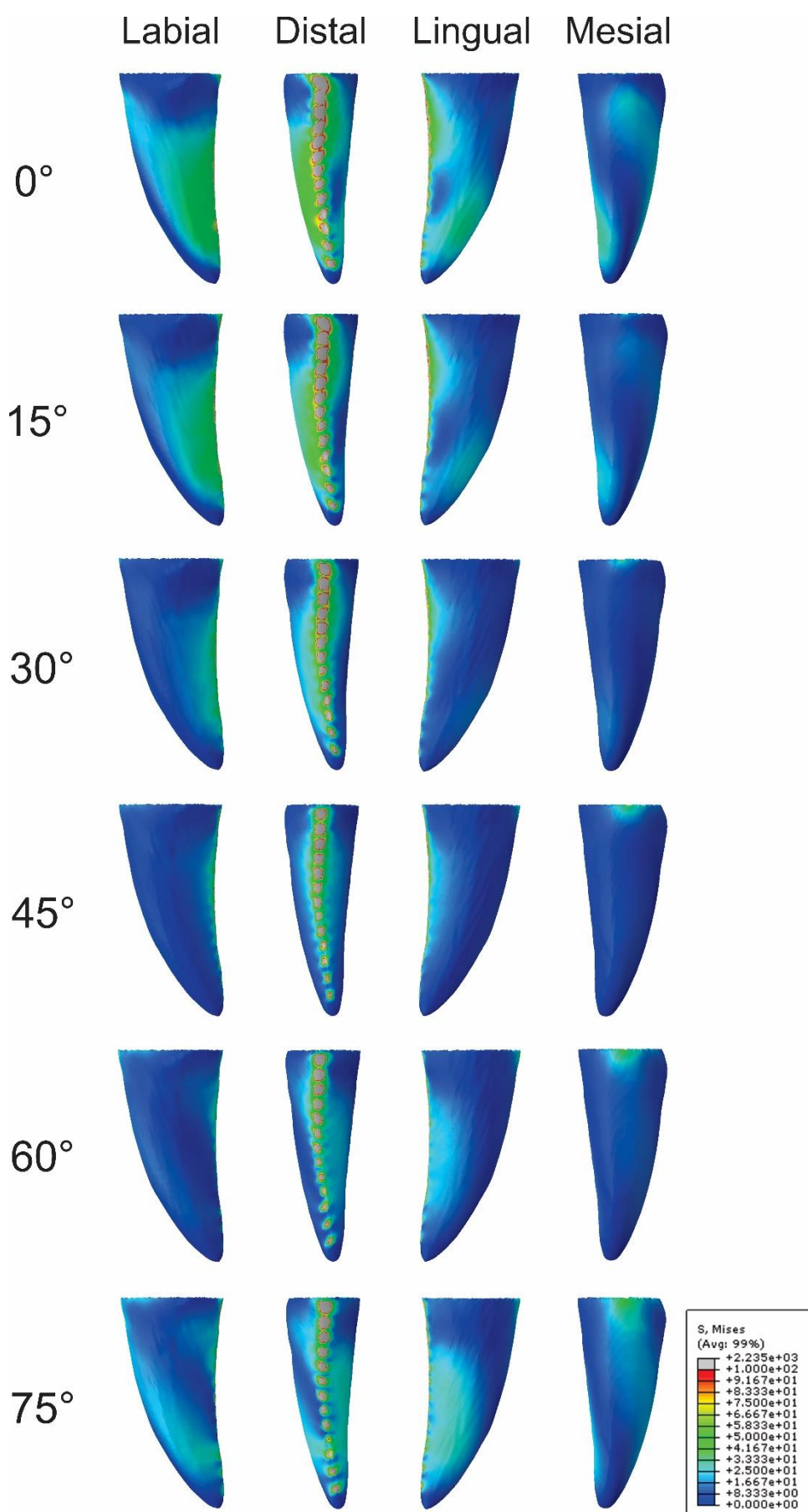


Figura 9. Resultados das Análises de Elementos Finitos em *Aphaurosuchus escharafacies*.

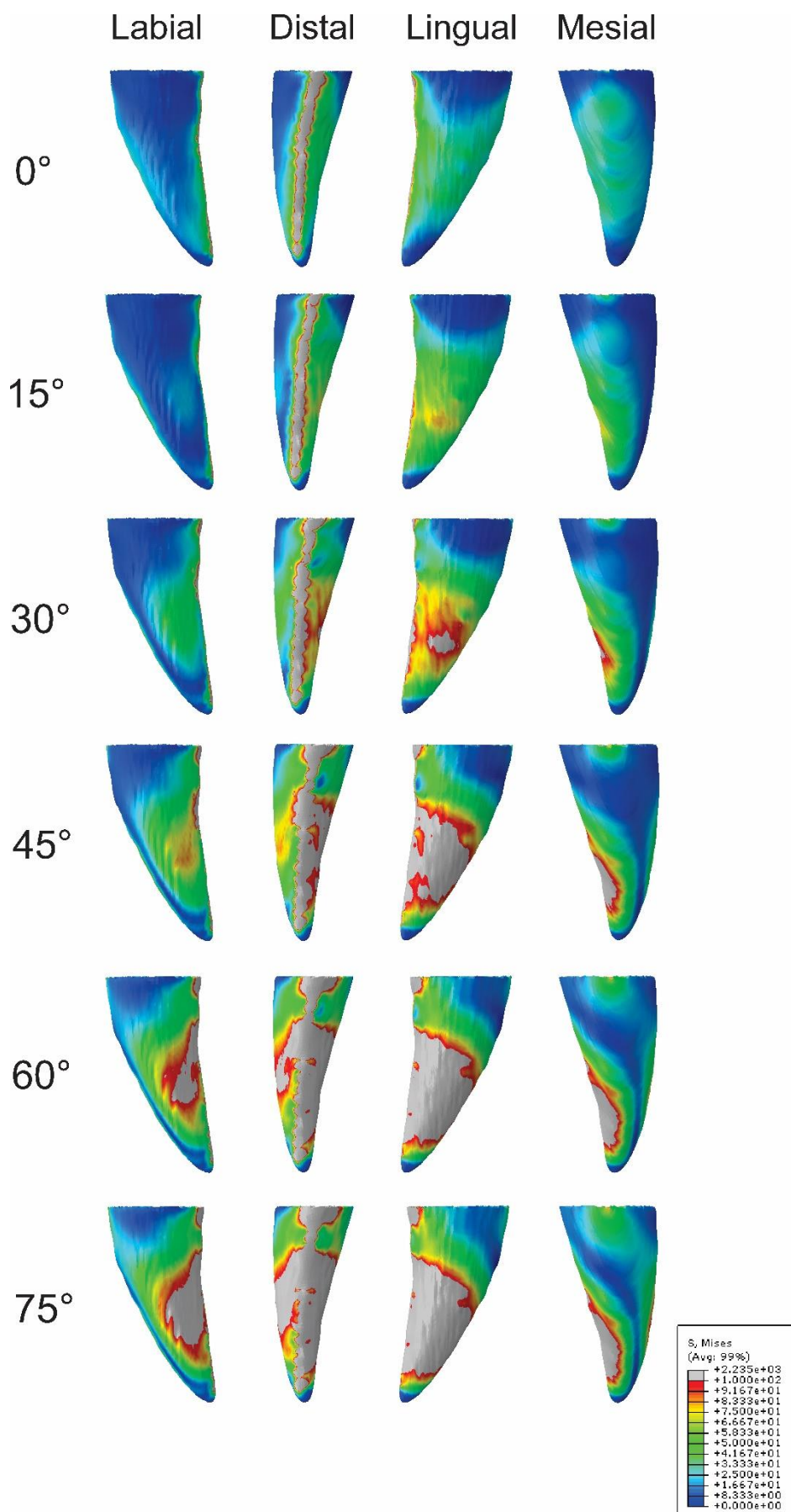
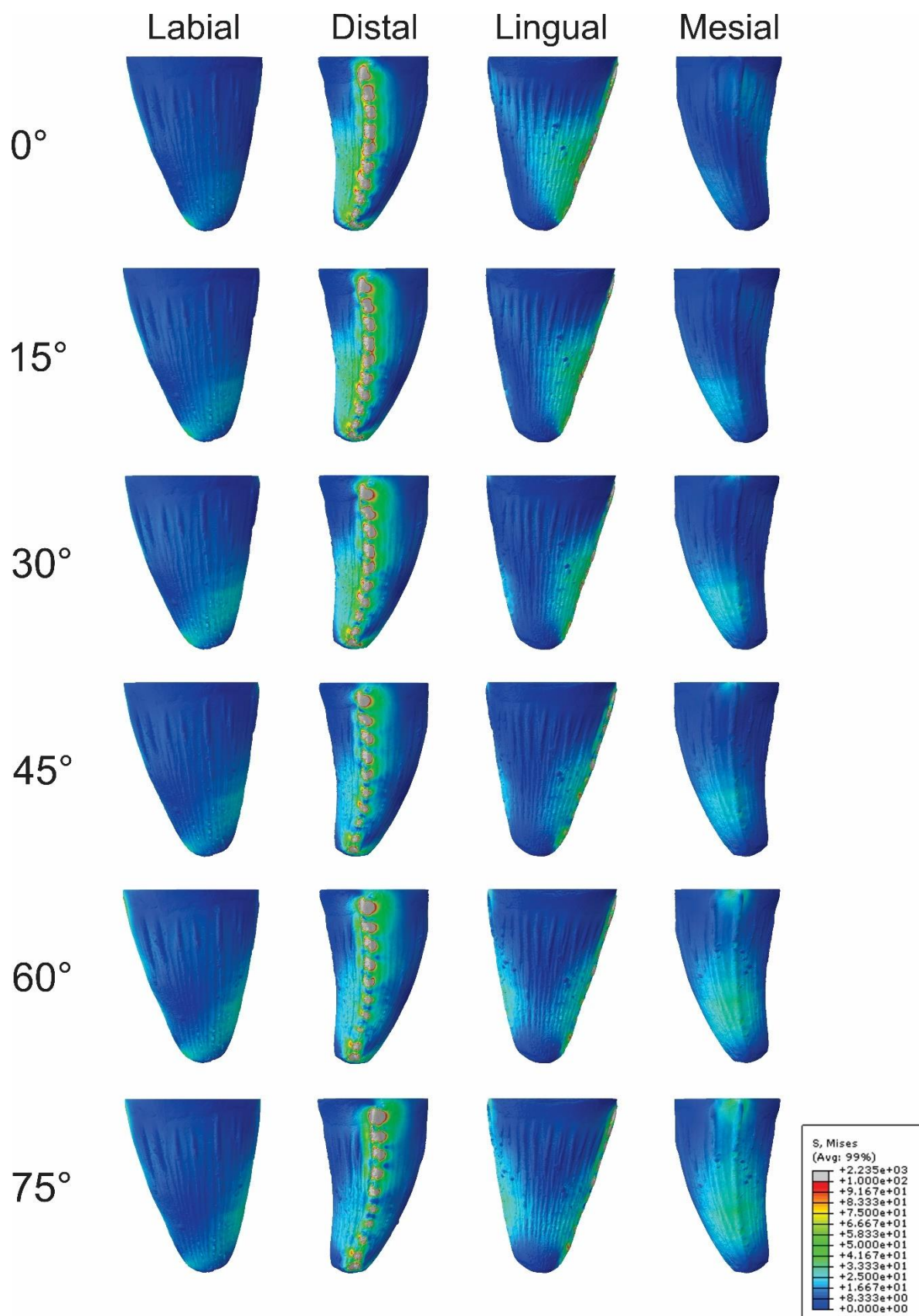


Figura 10. Resultados das Análises de Elementos Finitos em Pepesuchinae.



4.2 Resultados das Análises de Micro-estrias de desgaste

Nas Análises de Micro-estrias de desgaste feitas em mais de 50 imagens geradas pelo microscópio eletrônico de varredura em *Montealtosuchus* (LAPEISA-Pal-s.n.) não foi possível encontrar um padrão de marcas de estrias na textura da superfície da coroa dentária (Figura 11). No material de *Pepesuchinae* (LAPEISA-Pal-s.n.) foram analisadas mais de 50 imagens e foi definido um padrão vertical de estrias na coroa dentária (Figura 12). No material de *Abelisauridae* (LAPEISA-Pal-s.n.) foram analisadas mais de 40 imagens e foi definido um padrão de estrias diagonais, direcionadas posteriormente com um ângulo entre 30° e 20° (Figura 13).

5 DISCUSSÃO

Os materiais (coroas dentárias) relacionados a *Abelisauridae* (FMNH 3369 e LAPEISA-Pal-s.n.) não são da mesma espécie e nem da mesma localidade e idade, o *M. crenatissimus* FMNH 3369 é proveniente da Formação Maevarano, Maastrichtiano, Madagascar (Ratsimbaholison et al., 2016), e o *Abelisauridae* LAPEISA-Pal-s.n. é proveniente da Formação Kem Kem, Cenomaniano do Marrocos. Entretanto, as suas morfologias e forma são homogêneas entre si e ambos os materiais estão dentro do morfoespaço das coroas dentárias de *Abelisauridae*, não apresentando características particulares que interferem nas análises e resultados aqui obtidos, sendo capazes de serem utilizados para generalizar o grupo nas análises aqui realizadas (Smith, 2005; Hendrickx & Mateus, 2014; Hendrickx et al., 2020; Ibrahim et al., 2020; Herbst et al., 2021).

No geral das Análises de Elementos Finitos, o dente de *Majungasaurus crenatissimus* apresentou a menor média de tensões de von Mises (MVM = 13,18 MPa) em todos os cenários testados, seguido do *Baurusuchidae*, *Pissarrachampsasera*, com MVM = 16,34 MPa e em seguida o *Pepesuchinae* com MVM = 22,43 MPa. Estes três materiais foram considerados resistentes aos testes realizados. O dente de *Vespersaurus paranaensis* e o dente de *Aphaurosuchus escharafacies* apresentaram as maiores médias de respostas de von Mises (MVM = 34,54 MPa e MVM = 46,43 MPa respectivamente), o que indica que estas duas espécies, provavelmente, teriam dentes mais propícios a falhar do que quando comparado com as outras espécies com um MVM menor.

Figura 11. Resultados das Análises de Micro-estrias de desgaste na textura lingual da coroa dentária em *Montealtosuchus* (LAPEISA-Pal-s.n.), em vista do ápice-distal com aumento de 500 X (a), ápice mesial com aumento de 150 X (b) e medial-distal com aumento de 1000 X (c).

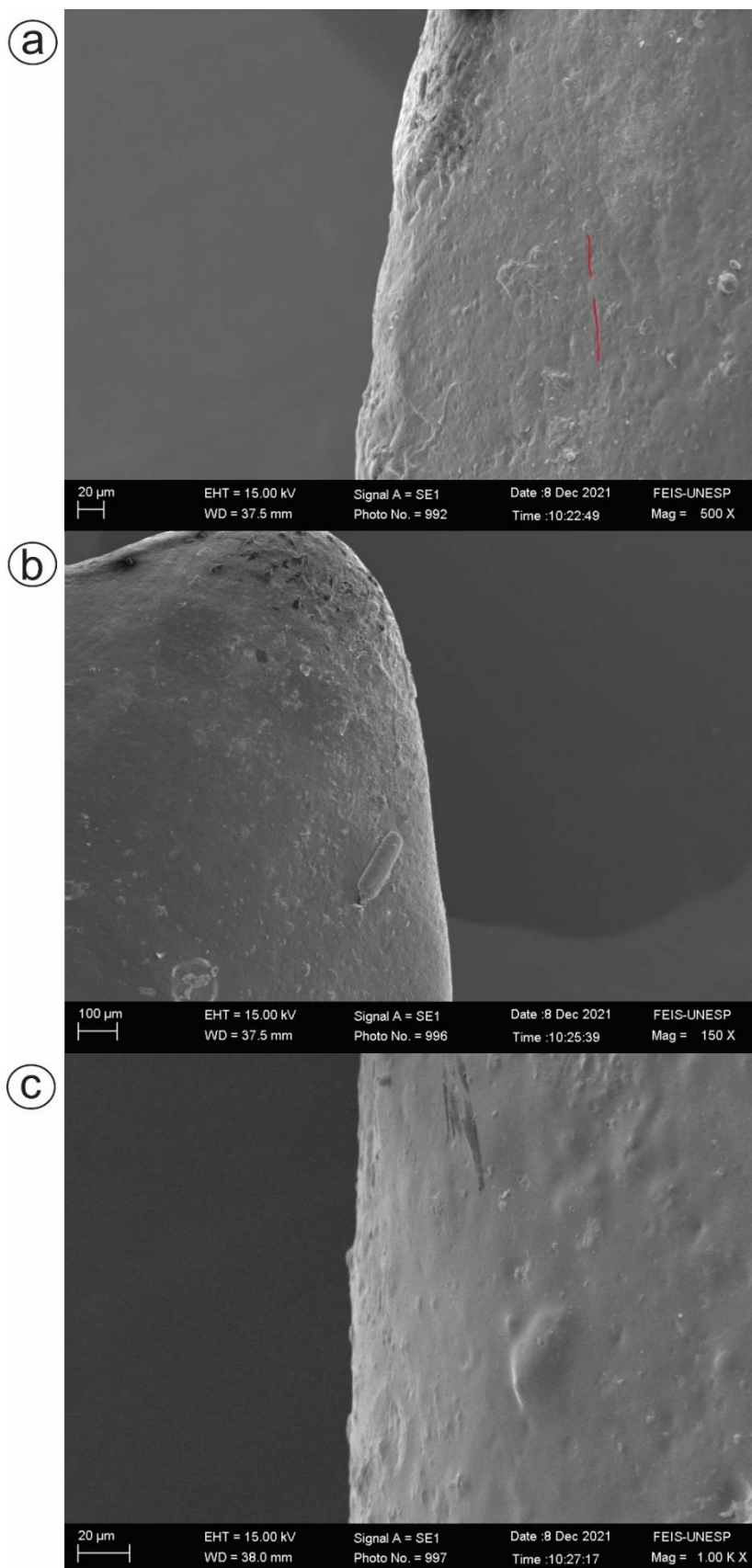


Figura 12. Resultados das Análises de Micro-estrias de desgaste na textura lingual do ápice da coroa dentária em *Pepesuchinae* (LAPEISA-Pal-s.n.), em vista com aumento de 100 X (a), medial-mesial com aumento de 500 X (b) e medial com aumento de 1000 X (c).

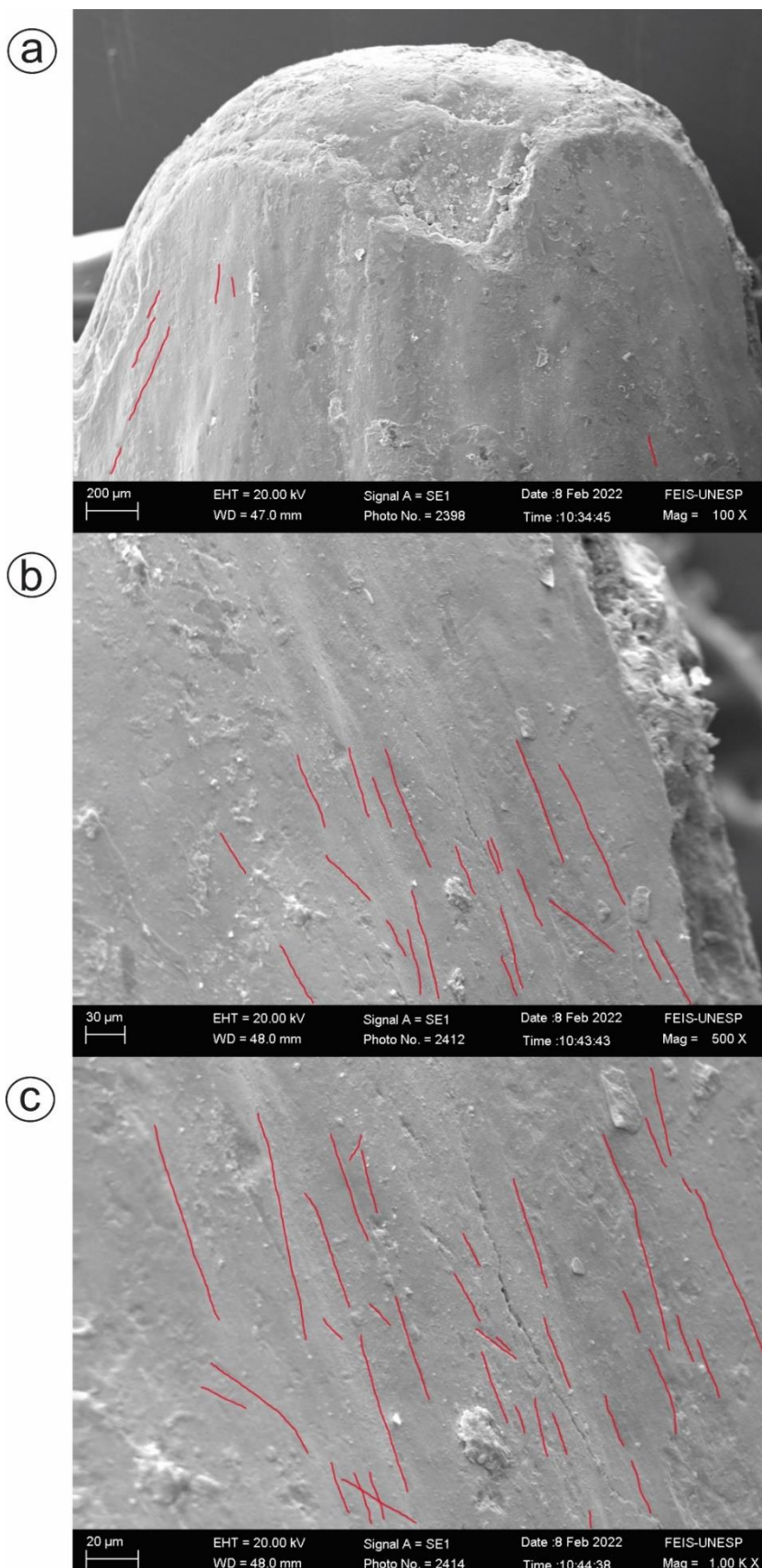
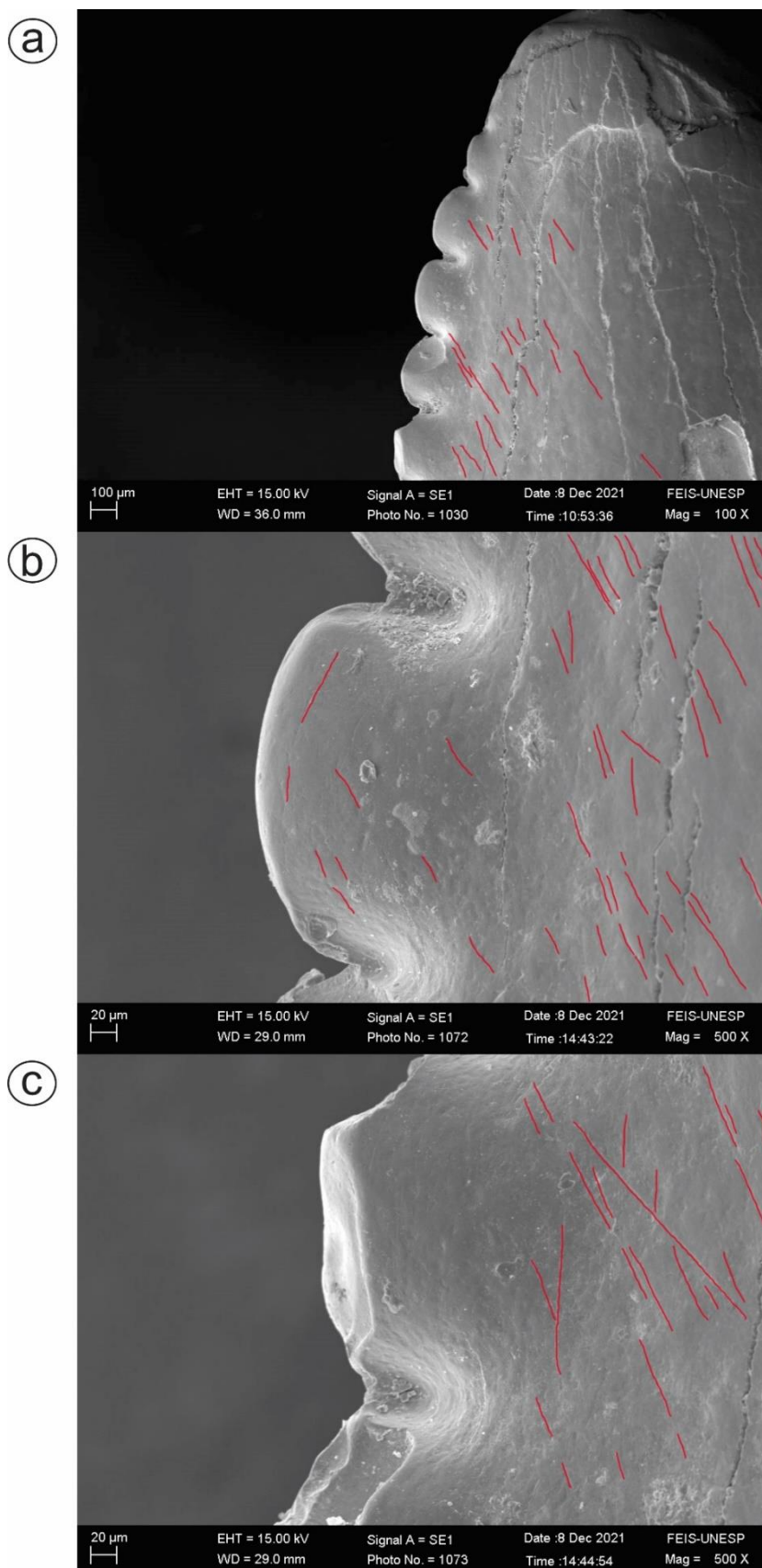


Figura 13. Resultados das Análises de Micro-estrias de desgaste na textura lingual da coroa dentária em Abelisauridae (LAPEISA-Pal-s.n.), em vista da parte mais próxima ao ápice com aumento de 100 X (a), apical-distal com aumento de 500 X (b) e medial-distal com aumento de 500 X (c).



Quando os resultados em todos estes seis cenários testados em uma coroa dentária digital são muito discrepantes entre si, a indicação é que o dente analisado não é adaptado para hábitos alimentares em que a presa se debata na hora do abate (Torices et al., 2018), por exemplo: *A. escharafacies*, que tem resultados de MVM = 26.70 MPa no ângulo 0° e MVM = 70.39 MPa no ângulo 75° (Tabela 1). Por outro lado, quando as médias de von Mises não apresentam esta alta discrepância entre os cenários testados, podemos inferir que este dente é adaptado para hábitos alimentares em que o predador morde e segura a mordida em sua presa. Esta estratégia de abate necessita de coroas dentárias adaptadas para suportar a presa de debatendo, por exemplo em *Majungasaurus crenatissimus* (Tabela 1), que apresenta resultados de MVM = 11.17 MPa no ângulo de 60° e MVM = 18.08 MPa no ângulo de 30°, com o restante dos testes tendo resultados entre estes dois ângulos (Tabela 1). Seguindo essas análises, os nossos resultados indicam que os materiais de *M. crenatissimus*, *P. sera* e *Pepesuchinae*, provavelmente, eram dentes mais apropriados a lidar com as tensões e adaptados para esta estratégia de abate de morder e segurar a sua presa (Torices et al., 2018). Resultados semelhantes são observados na espécie vivente *Varanus komodoensis* (Moreno et al, 2008; D'Amore & Blumenschine, 2009). Entretanto, os materiais de *V. paranaensis* e *A. escharafacies*, apresentam resultados que indicam que, segundo essas análises, não eram fortes em relação aos outros materiais analisados, sendo assim propensos a falhar caso estas espécies utilizassem a estratégia alimentar de morder e segurar as suas presas, tendo então que se alimentar de presas menores (pequenos vertebrados ou invertebrados) ou carcaças mortas.

Dentre os materiais com menor resultado de MVM (*M. crenatissimus* e *P. sera*), algumas semelhanças nas características das espécies nos auxiliam a fazer prováveis comparações: dentes adaptados a presas que se debatem e em que ambiente a espécie está atribuída (características de hábitos terrestres; Torices et al., 2018). Porém, os resultados de MVM em *M. crenatissimus* (Theropoda) são um pouco menores do que em *P. sera* (Baurusuchidae) e também, a espécie *M. crenatissimus* tem um porte maior do que *P. sera*. Esta diferença de tamanho corporal entre estas duas espécies, pode dificultar uma competição de recursos, mas os nossos resultados aqui obtidos indicam uma semelhança no hábito alimentar de morder e segurar/debater a sua presa. No caso das análises de Micro-estrias de Desgaste realizadas no material de Abelisauridae (LAPEISA-Pal-s.n.; Figura 13), foi

encontrado um padrão na angulação das estrias (entre 30° e 20°) que corrobora com as informações de MVM em *M. crenatissimus* (Tabela 1), em que os melhores desempenhos estão nos ângulos mais inclinados do que nos mais verticais, como por exemplo: o ângulo de 30° que tem um desempenho semelhante ao melhor ângulo testado (Tabela 1). Este resultado de padrões de estrias inclinadas posteriormente (aproximadamente 30°; Figura 13) em conjunto com o equilíbrio dos resultados de FEA, indica que este grupo poderia utilizar a estratégia de abate de “morder e puxar” (*puncture-and-pull*), que anteriormente foi descrita apenas para *Dromaeosaurus* e *Sauornitholestes* (Theropoda – Dromaeosauridae; Torices et al., 2018). Então, se utilizarmos as informações aqui obtidas para generalizar os hábitos alimentares dos grandes Abelisauridae da Bacia Bauru, (Hendrickx et al., 2020; Delcourt et al., 2020), podemos propor que este grupo de grandes predadores não disputavam recursos com Baurusuchidae de médio porte no Grupo Bauru, assim como *P. sera*, pois o porte de alguns Abelisauridae é maior do que Baurusuchidae, mas poderiam utilizar estratégias semelhantes para o abate de suas presas.

Pepesuchinae é um grupo que apresenta uma coroa dentária triangular, um espaçamento dentário onde os dentes maxilares e os dentes do dentário se encaixam para uma melhor oclusão bucal, e hábitos semiaquáticos (Campos et al., 2011; Pinheiro et al., 2018), características morfológicas nas coroas dentárias e hábitos similares com alguns crocodiliformes vivos (Drumheller et al., 2019). Os resultados de FEA para o dente de Pepesuchinae analisado indicam que este é adaptado para suportar um hábito alimentar de morder e segurar a sua presa. Estes resultados também podem servir de informação para sugerir que este grupo apresenta uma técnica de abate semelhante aos crocodiliformes vivos. Em que apresentam o hábito de morder, segurar e girar as suas presas, podendo até arrastar as suas presas para dentro ou fora dos rios ou lagos e exigindo assim uma alta resistência da coroa dentária para que os dentes não falhem na hora do abate (Drumheller et al., 2019). O resultado da Análise de Micro-estrias de desgaste nos mostra estrias verticais na região apical da coroa dentária (Figura 12). Apesar da limitação desta análise (sendo apenas o ápice da coroa dentária), podemos sugerir que Pepesuchinae tinha uma mordida em que os dentes entravam em contato com o substrato alimentar verticalmente, informação que também pode ser comparada com espécies vivas que não utilizam regiões específicas da coroa dentária em sua mordida (face mesial ou distal da coroa dentária; Drumheller et al., 2019). Novos

testes com novas fixações do material (*constraints*) envolvendo não apenas fixações na região distal, mas sim na região distal e mesial em conjunto e também mais materiais para Análises de Micro-estrias de Desgaste, podem nos dar respostas mais confiáveis sobre o desempenho das coroas dentárias de *Pepesuchinae*.

Nos resultados de *Baurusuchidae*, houve uma surpresa nos resultados, pois não era esperado uma diferença tão abrupta nas performances em coroas dentárias muito semelhantes morfologicamente. Não houve nenhum cenário em que as médias de von Mises (MVM) foram semelhantes. Uma pequena semelhança foi encontrada apenas no ângulo 0° em que *P. sera* teve MVM = 23,68 MPa e *A. escharafacies* teve MVM = 26,70 MPa (Tabela 1). Nos outros cenários, as respostas de *A. escharafacies* foram ascendendo conforme o aumento da angulação dos testes, até chegar no ângulo de 75° com MVM = 70,39 MPa, o que corrobora com estudos feitos anteriormente no crânio deste espécime em que esta coroa dentária foi separada digitalmente (LPRP/USP 0697, Montefeltro et al., 2020; Darlim et al., 2021). Apresentando um provável hábito alimentar generalista, caçando carcaças mortas ou presas de menor porte que exigiriam menos da coroa dentária, uma resposta muito discrepante com o seu parente próximo filogeneticamente, *P. sera* (Tabela 1). Outro resultado curioso relacionado a *P. sera* são as regiões de distribuição de estresse na coroa dentária em cada ângulo testado. No ângulo de 0° e 15°, a origem destas distribuições são semelhantes, com um foco nos dentículos na face distal, na região medial da face labial (Figura 8) e duas pequenas distribuições, uma mais basal e uma mais apical na face lingual da coroa. Seguindo para os dois próximos ângulos (30° e 45°), as mesmas regiões sofrem estresse, mas com uma menor resposta (Figura 8; Tabela 1). Na face distal do ângulo de 45°, a distribuição anterior nos dentículos (0° e 15°), que na parte mais basal da coroa se distribui para a face lingual e na parte mais apical se distribui para a parte labial não ocorreu, contendo uma distribuição apenas na região dos dentículos (Figura 8). Porém, nos resultados dos ângulos de 60° e 75° esta distribuição regional do estresse na face distal ocorre opostamente aos ângulos anteriores (0° e 15°), em que na face distal na parte mais basal da coroa a distribuição é direcionada para a face labial e na parte mais apical da coroa ela se distribui para a face lingual da mesma (Figura 8). Todas essas mudanças gradativas de distribuição ao longo dos ângulos (0° até 75°) indica uma distribuição uniforme do estresse ao longo de toda a coroa, com o objetivo de minimizar as tensões em alguma região específica quando

a coroa dentária é submetida a tensões em vários ângulos diferentes, de modo similar ao hábito alimentar de morder e segurar as suas presas (Drumheller et al., 2019). Estas análises e resultados diferentes entres os táxons de Baurusuchidae, geraram dúvidas nas informações sobre quais recursos estes táxons forrageavam, o que nos mostra que é necessário novos testes envolvendo mais coroas dentárias de mais espécies deste grupo (Baurusuchidae). Outros testes em diferentes regiões da coroa dentária e também testes envolvendo o dente em conjunto com o osso em que ele está inserido ou até mesmo o crânio completo para haver um resultado mais confiável e original das diferenças de rendimento dentário e hábitos alimentares em Baurusuchidae.

Em *V. paranaensis*, o menor MVM está no cenário de ângulo de 45°. Os maiores níveis de estresse em nossos testes com ângulos de 0°, 15°, 30°, 60° e 75° indicam que o dente de *V. paranaensis* não estava adaptado para lidar com presas em luta, pois isso exigiria maiores desempenhos do dente em todos os ângulos testados (Torices et al., 2018). Resultados semelhantes foram encontrados para dentes de troodontídeos (Torices et al. 2018). Uma interpretação alternativa para o alto estresse na maioria dos ângulos testados no dente de *V. paranaensis* é que, este animal do deserto de Caiuá, procurava presas que não impusessem muita resistência dos dentes, como vertebrados menores ou materiais mais macios, como carcaças ou invertebrados, não tendo contato direto com ossos ou materiais mais resistentes (Langer et al., 2019).

6 CONCLUSÃO

Os grupos de hipercarnívoros terrestres aqui analisados (Baurusuchidae e Abelisauridae), poderiam disputar alguns recursos, pois existe resultados de Análises de Elementos Finitos que indicam semelhança na resistência da coroa dentária de *Pissarrachampsia sera* (Baurusuchidae) e *Majungasaurus crenatissimus* (Abelisauridae). Porém, *M. crenatissimus* não é descrito na mesma bacia geológica que *P. sera* e tem um porte maior, o que aumenta a sua capacidade de predação presas maiores do que *P. sera*, aumentando assim a quantidade de espécies que este dinossauro poderia perseguir. Propomos aqui também, conforme os resultados de FEA e Análise de Micro-estrias de desgaste em *M. crenatissimus*, a primeira e inédita informação de estratégia de abate de morder e puxar (*puncture-and-pull*) em Abelisauridae.

Dentre os Crocodyliformes que são atribuídos ao mesmo habitat (terrestre), dois Baurusuchidae (*P. sera* e *A. escharafacies*) aqui analisados, provavelmente, não competiam diretamente os mesmos recursos, pois o resultado de FEA mostra um rendimento muito discrepante entre as coroas dentárias destes táxons, em que *P. sera* tinha dentição adaptada para presas que se debatem e *A. escharafacies* não tinha uma dentição adaptada para presas que se debatem. No crocodiliforme *Pepesuchinae*, que tem um suposto hábito de vida tendendo ao semiaquático, os resultados de FEA e as Análises de Micro-estrias de desgaste sugerem que a coroa dentária deste táxon era adaptada para morder e segurar as suas presas, podendo assim preda presas relativamente grandes em relação ao seu porte, mesmo comportamento observado em Crocodyliformes vivos.

Em relação a Noasauridae, os resultados de FEA e as informações já descritas no holótipo de *V. paranaensis* (Langer et al., 2019) indicam que este táxon não predava presas consideradas grandes para o seu porte; sendo assim, sugere-se aqui um hábito de forrageamento de invertebrados, pequenos vertebrados ou carcaças, não sendo adaptado para predação de vertebrados médios ou materiais mais rígidos. Este trabalho serve de base para futuros trabalhos que visem investigar o porquê das diferenças nos rendimentos dos hábitos alimentares em Noasauridae, mas com destaques para Peirosauridae, Baurusuchidae e Abelisauridae da Bacia Bauru. Uma investigação mais detalhada sobre os rendimentos das coroas dentárias de Abelisauridae do Grupo Bauru utilizando FEA é bem promissora. Este grupo contém espécies que eram hipercarnívoros do topo da cadeia alimentar e no Grupo Bauru é descrito uma alta quantidade de coroas dentárias isoladas de Theropoda, tendo assim materiais propícios para Análises de Elementos Finitos e até mesmo Micro-estrias de desgaste. Uma investigação mais profunda, visando comparar os rendimentos das coroas dentárias entre Peirosauridae e outros Crocodyliformes com hábitos semelhantes (por exemplo: espécies viventes) utilizando FEA e Micro-estrias de desgaste, aumentaria o conhecimento sobre os hábitos alimentares deste grupo na Bacia Bauru. Todas essas novas dúvidas podem nos resultar em novas informações sobre a diferenciação de nichos ecológicos, habitats ecológicos e/ou competição completa ou parcial por recursos, aumentando o conhecimento sobre a ecologia dos vertebrados no Cretáceo da Bacia Bauru, que envolve ambientes desérticos, semiáridos, temporariamente alagados e totalmente alagados.

REFERÊNCIAS

- ALVARENGA, H., NAVA, W. B. 2005. Aves Enanthiornithes do Cretáceo Superior da Formação Adamantina do estado de São Paulo. **II Congresso Latino-Americano de Paleontologia de Vertebrados**, Boletim de resumos p. 20. Rio de Janeiro: Museu Nacional.
- BAEZ, A. M., PERI, S. 1989. Baurubatrachus pricei, nov. gen. et sp., un Anuro del Cretácico Superior de Minas Gerais, Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 61, p. 447 - 458.
- BALLELL, A., BENTON, M. J., RAYFIELD, E. J. 2022. Dental form and function in the early feeding diversification of dinosaurs. **Science Advances**, v. 8. (50)
- BANDEIRA, K. L. N., SIMBRAS, F. M., MACHADO, E. B., CAMPOS, D. A., OLIVEIRA, G. R., & KELLNER, A. W. A. 2016. A new giant Titanosauria (Dinosauria: Sauropoda) from the Late Cretaceous Bauru Group, Brazil. **PLoS One**, v. 11 (10), e0163373.
- BANDEIRA, K. L., BRUM, A. S., PÊGAS, R. V., CIDADE, G. M., HOLGADO, B., CIDADE, A., & SOUZA, R. G. 2018. The Baurusuchidae vs Theropoda record in the Bauru Group (Upper Cretaceous, Brazil): a taphonomic perspective. **Journal of Iberian Geology**, v. 44 (1), p. 25 - 54.
- BESTWICK, J., UNWIN, D. M. PURNELL, M. A. 2019. Dietary differences in archosaur and lepidosaur reptiles revealed by dental microwear textural analysis. **Scientific Reports**, v. 9, 11691.
- BESTWICK, J., UNWIN, D. M., BUTLER, R. J., PURNELL, M. A. 2020. Dietary diversity and evolution of the earliest flying vertebrates revealed by dental microwear texture analysis. **Nature Communications**, v. 11, 5293.
- BONAPARTE, J. F. 1991. Los vertebrados fósiles de la Formación Rio Colorado, de la Ciudad de Neuquén y Cercanías, Cretácico Superior, Argentina The fossil vertebrates of the Rio Colorado Formation, of the city of Neuquén and surroundings, Upper Cretaceous, Argentina. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales. **Paleontología**, v. 4, p. 17 - 123

BONAPARTE, J., NOVAS, F. 1985. *Abelisaurus comahuensis*, ng, n sp, Carnosauria from the Late Cretaceous of Patagonia. **Ameghiniana**, v. 21 (2-4), p. 259 - 265.

BONAPARTE, J. F., POWELL, J. E. 1980. A continental assemblage of tetrapods from the Upper Cretaceous beds of El Brete, northwestern Argentina (Sauropoda-Coelurosauria- Carnosauria-Aves). **Memoires de la Societe geologique de la France (Nouvelle Serie)**, v. 139, p. 19 - 28.

BRIGHT, J. 2014. A review of paleontological finite element models and their validity. **Journal of Paleontology**, v. 88 (4), p. 760 - 769.

BRONZATI, M., MONTEFELTRO, F. C., LANGER, M. C. 2015. Diversification events and the effects of mass extinctions on Crocodyliformes evolutionary history. **Royal Society Open Science**. v. 2, 140385.

BRUM, A. S., MACHADO, E. B., CAMPOS, D. A., KELLNER, A. W. A. 2016. Morphology and internal structure of two new abelisaurid remains (Theropoda, Dinosauria) from the Adamantina Formation (Turonian-Maastrichtian), Bauru Group, Paraná Basin, Brazil. **Cretaceous Research**, v. 60, p. 287 - 296.

BRUM, A. S., MACHADO, E. B., CAMPOS, D. A., KELLNER, A. W. A. 2018. Description of uncommon pneumatic structures of a noasaurid (Theropoda, Dinosauria) cervical vertebra to the Bauru Group (Upper Cretaceous), Brazil. **Cretaceous Research**, v. 85, p. 193 - 206.

CAMPOS, D. A., OLIVEIRA, G. R., FIGUEIREDO, R. G., RIFF, D., AZEVEDO, S. A. K., CARVALHO, L. B. 2011. On a new peirosaurid crocodyliform from the Upper Cretaceous, Bauru Group, southeastern Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 83, p. 317 - 327.

CANDEIRO, C. R. A., CURRIE, P. J., CANDEIRO, C. L., BERGQVIST, L. P. 2017. Tooth wear and microwear of theropods from the Late Maastrichtian Marília Formation (Bauru Group), Minas Gerais State, Brazil. **Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh**, v. 106, p. 229 - 233.

CARRANO, M. T.; LOEWEN, M. A.; SERTICH, J. J. W. 2011. New materials of *Masiakasaurus knopfleri* Sampson, Carrano, and Forster, 2001, and implications for the morphology of the Noasauridae (Theropoda: Ceratosauria). **Smithsonian Contributions to Paleobiology**, v. 95.

CARVALHO, I. S., TEIXEIRA, V. P. A., FERRAZ, M. L. F., RIBEIRO, L. C. B., MARTINELLI, A. G., MACEDO NETO, F., SERTICH, J. J. W., CUNHA, G. C., CUNHA, I. C. FERRAZ, P. F. 2011. *Campinasuchus dinizi* gen. et sp. nov., a new Late Cretaceous baurusuchid (Crocodyliformes) from the Bauru Basin, Brazil. **Zootaxa**, v. 2871, p. 19 - 42.

CASTRO, M. C., GOIN, F. J., ORTIZ-JAURENGUIZAR, E., VIEYTES, E. C. TSUKUI, K., RAMEZANI, J., BATEZELLI, A., MARSOLA, J. C. A., LANGER, M. C. 2018. A Late Cretaceous mammal from Brazil and the first radioisotopic age for the Bauru Group. **Royal Society Open Science**, v. 5. p. 1 - 10.

CHICO SCIENCE & NAÇÃO ZUMBI. 1996. Um passeio no mundo livre. Brasil. **Sony Music**. (4:00min).

CUNNINGHAM, J. A., RAHMAN, I. A., LAUTENSCHLAGER, S., RAYFIELD, E. J., DONOGHUE, P. C. J. 2014. A virtual world of paleontology. **Trends Ecology & Evolution**, v. 29, p. 347 - 357.

D'AMORE, D.C. 2009. A functional explanation for denticulation in theropod dinosaur teeth. **The Anatomical Records**, v. 292, p. 1297 - 1314.

D'AMORE, D. C., BLUMENSCHINE, R. J. 2009. Komodo monitor (*Varanus komodoensis*) feeding behavior and dental function reflected through tooth marks on bone surfaces, and the application to ziphodont paleobiology. **Paleobiology**, v. 35, p. 525 - 552.

DARLIM G., MONTEFELTRO, F. C., LANGER, M. C., 2021. 3D skull modeling and description of a new baurusuchid (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous (Bauru Basin) of Brazil. **Journal of Anatomy**, v. 239 (3), p. 622 - 662.

DE SOUZA, G. A., SOARES, M. B., WEINSCHÜTZ, L. C., WILNER, E., LOPES, R. T., ARAÚJO, O. M. O., KELLNER, A. W. A., 2021. The first edentulous ceratosaur from South America. **Scientific Reports**, v. 11, 22281

DELCOURT, R. 2017. Revised morphology of *Pycnonemosaurus nevesi* Kellner and Campos, 2002 (Theropoda: Abelisauridae) and its phylogenetic relationships. **Zootaxa**, v. 4276, p. 1 - 45.

DELCOURT, R. 2018. Ceratosaur palaeobiology: new insights on evolution and ecology of the southern rulers. **Scientific Reports**, v. 8, 9730.

DELCOURT, R., GRILLO, O. N. 2018. Reassessment of a fragmentary maxilla attributed to Carcharodontosauridae from Presidente Prudente Formation, Brazil. **Cretaceous Research**, v. 84, p. 515 - 524.

DELCOURT, R., BRILHANTE, N. S., GRILLO, O. N., GHILARDI, A. M., AUGUSTA, B. G., RICARDI-BRANCO, F. 2020. Carcharodontosauridae theropod tooth crowns from the Upper Cretaceous (Bauru Basin) of Brazil: A reassessment of isolated elements and its implications to palaeobiogeography of the group. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 556.

DELCOURT, R., IORI, F.V. 2018. A new Abelisauridae (Dinosauria: Theropoda) from São Jose do Rio Preto Formation, Upper Cretaceous of Brazil and comments on the Bauru Group fauna. **Historical Biology**, v. 32, p. 917 - 924.

DESANTIS, L. R. 2016. Dental microwear textures: reconstructing diets of fossil mammals. **Surface Topography Metrology and Properties**, v. 4, 023002.

DRUMHELLER, S. K., DARLINGTON, J., VLIET, K. A. 2019. Surveying death roll behavior across Crocodylia. **Ethology Ecology & Evolution**, v. 31 (4), p. 329 - 347.

DUMONT, E. R., GROSSE, I. R., SLATER, G. J. 2009. Requirements for comparing the performance of finite element models of biological structures. **Journal of Theoretical Biology**, v. 256, p. 96 - 103.

ESTES, R., PRICE, L. I. 1973. Iguanid lizard from the Upper Cretaceous of Brazil. **Science**, v. 180, p. 748 - 751.

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

FOSTER, J. R., CHURE, D. J. 1999. Hindlimb proportion allometry in juvenile and adult *Allosaurus* (Dinosauria, Theropoda). **Journal Vertebrate Paleontology**, v. 19.

GEGENA, I. C., MERCERON, G. 2016. Dental microwear texture analysis in mammalian ecology. **Mammal review**, v. 46 (3), p. 215 - 228.

GEROTO, C. F. C., BERTINI, R. J. 2018. New material of *Pepesuchus* (Crocodyliformes; Mesoeucrocodylia) from the Bauru Group: implications about its

phylogeny and the age of the Adamantina Formation. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 185. p. 312.

GODOY, P. L., BRONZATI, M., ELTINK, E., MARSOLA, J. C. A., CIDADE, G. M., LANGER, M. C., MONTEFELTRO, F. C. 2016. Postcranial anatomy of *Pissarrachampsia sera* (Crocodyliformes, Baurusuchidae) from the Late Cretaceous of Brazil: Insights on lifestyle and phylogenetic significance. **PeerJ**, v. 4, e2075.

GODOY, P. L., BRONZATI, M., ELTINK, E., MARSOLA, J. C. A., CIDADE, G. M., LANGER, M. C., MONTEFELTRO, F. C. 2016. Postcranial anatomy of *Pissarrachampsia sera* (Crocodyliformes, Baurusuchidae) from the Late Cretaceous of Brazil: Insights on lifestyle and phylogenetic significance. **PeerJ**, v. 4, e2075.

GODOY, P. L., MONTEFELTRO, F. C., NORELL, M. A., LANGER, M. C. 2014. An additional Baurusuchid from the Cretaceous of Brazil with evidence of interspecific predation among Crocodyliformes. **PLoS One**, v. 9 (5), e97138.

HEDRICK, B. P., CORDERO, S. A., ZANNO, L. E., NOTO, C. DODSON, P. 2019. Quantifying shape and ecology in avian pedal claws: the relationship between the bony core and keratinous sheath. **Ecology and Evolution**, v. 9 (20), p. 11545 - 11556.

HENDRICKX, C., MATEUS, O. 2014. Abelisauridae (Dinosauria: Theropoda) from the Late Jurassic of Portugal and dentition-based phylogeny as a contribution for the identification of isolated theropod teeth. **Zootaxa**, v. 3759 (1), p. 1 - 74.

HENDRICKX, C., TSCHOPP, E., EZCURRA, M. D. 2020. Taxonomic identification of isolated theropod teeth: The case of the shed tooth crown associated with *Aerosteon* (Theropoda: Megaraptora) and the dentition of Abelisauridae. **Cretaceous Research**, v. 108.

HENRIQUES, D. D. R., SUAREZ, J. M., AZEVEDO, S. A. K., CAPILLA, R., CARVALHO, L.B. 2002. A brief note on the paleofauna of "Tartaruguito" site, Adamantina Formation, Bauru Group, Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 74, p. 366.

HERBST, E. C., LAUTENSCHLAGER, S., BASTIAANS, D., MIEDEMA, F., SCHEYER, T. M. 2021. Modeling tooth enamel in FEA comparisons of skulls: Comparing common simplifications with biologically realistic models, **iScience**, v. 24 (11), 103182.

IBRAHIM, N., SERENO P. C., VARRICCHIO, D. J., MARTILL, D. M., DUTHEIL, D. B., UNWIN, D. M., BAIDDER, L., LARSSON, H. C. E., ZOUHRI, S., KAOUKAYA, A. 2020. Geology and paleontology of the Upper Cretaceous Kem Kem Group of eastern Morocco. *Zookeys*, v. 928, p. 1 - 216.

IORI, F. V., & CARVALHO, I. S. 2011. *Caipirasuchus paulistanus*, a new sphagesaurid (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Adamantina Formation (Upper Cretaceous, Turonian-Santonian), Bauru Basin, Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 31 (6), p. 1255 - 1264.

IORI, F. V., & GARCIA, K. L. 2012. *Barreirosuchus franciscoi*, um novo Crocodylomorpha Trematochampsidae da Bacia Bauru, Brasil. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 42 (2), p. 397 - 410.

JONES, M. E., O'HIGGINS, P., FAGAN, M. J., EVANS, S. E., CURTIS, N. 2012. Shearing mechanics and the influence of a flexible symphysis during oral food processing in *Sphenodon* (Lepidosauria: Rhynchocephalia). **Anatomical Record (Hoboken)**, v. 295, p. 1075 - 1091.

JOSHUA B. SMITH, J. B. 2010. Dental morphology and variation in *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the late cretaceous of Madagascar. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 27, p. 103 - 126.

KELLNER, A. W. A., CAMPOS, D. A. 2002. On a theropod dinosaur (Abelisauria) from the continental Cretaceous of Brazil. *Arquivos do Museu Nacional*, v. 60 (3), p. 163 - 170.

LAMANNA, M. C., CASAL, G. A., IBIRICU, G. A., MARTÍNEZ, R. D. F. 2019. A New Peirosaurid Crocodyliform from the Upper Cretaceous Lago Colhué Huapi Formation of Central Patagonia, Argentina. **Annals of Carnegie Museum**, v. 85(3), p. 193 - 211.

LANGER, M. C., EZCURRA, M. D., RAUHUT, O. W. M., BENTON, M. J., KNOLL, F., MCPHEE, B. W., NOVAS, F. E., POL, D., BRUSATTE, S. L. 2017. Untangling the dinosaur family tree. **Nature**, v. 551, p. 1 - 5.

LANGER, M. C., MARTINS, N. O., MANZIG, P. C., FERREIRA, G. S., MARSOLA, J. C. A., FORTES, E., LIMA, R., SANT'ANA, L. C. F., VIDAL, L. S., LORENCATO, R. H. S., EZCURRA, M. D. 2019. A new desert-dwelling dinosaur (Theropoda, Noasaurinae) from the Cretaceous of south Brazil. **Scientific Reports**, v. 9 (1), 9379.

LAUTENSCHLAGER, S. 2016. Reconstructing the past: methods and techniques for the digital restoration of fossils. **Royal Society Open Science**, v. 3, n. 10, 160342.

MACHADO, E. B., CAMPOS, D. A., CALVO, J. O., KELLNER, A. W. A. 2013. A new Abelisauroid from the Upper Cretaceous of Brazil. **Revista Mexicana de Ciencias Geológicas**, v. 30, p. 446 - 452.

MARINHO, T. S., IORI, F. V., CARVALHO, I. S., VASCONCELLOS, F. M. 2013. *Gondwanasuchus scabrosus* gen. et sp. nov., a new terrestrial predatory crocodyliform (Mesoeucrocodylia: Baurusuchidae) from the Late Cretaceous Bauru Basin of Brazil. **Cretaceous Research**, v. 44, p. 104 - 111.

MARTINELLI, A. G., RIBEIRO, L. C. B., NETO, F. M., MÉNDEZ, A. H., CAVELLANI, C. L., FELIX, E., FERRAZ, M. L. F., TEIXEIRA, V. P. A. 2013. Insight on the theropod fauna from the Uberaba Formation (Bauru Group), Minas Gerais State: new megaraptoran specimen from the Late Cretaceous of Brazil. **Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia**, v. 119, 205 - 214.

MELSTROM, K.M., IRMIS, R.B. 2019. Repeated Evolution of Herbivorous Crocodyliforms during the Age of Dinosaurs. **Science Direct: Current Biology**. v. 29. p. 2389 - 2395

MENDEZ, A. H., NOVAS, F. E., IORI, F. V. 2014. New record of abelisauroid theropods from the Bauru Group (Upper Cretaceous) São Paulo State, Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 17(1), p. 23 - 32.

MONTEFELTRO, F. C., LARSSON, H. C., & LANGER, M. C. 2011. A new Baurusuchid (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil and the Phylogeny of Baurusuchidae. **PLoS One**, v. 6 (7), e21916.

MONTEFELTRO, F.C., LAUTENSCHLAGER, S., GODOY, P. L., FERREIRA, G. S., BUTLER, R. J. 2020. A unique predator in a unique ecosystem: modelling the apex predator within a Late Cretaceous crocodyliform-dominated fauna from Brazil. **Journal of Anatomy**, v. 237, p. 323 - 333.

MORENO, K., WRORE, S., CLAUSEN, P., MCHENRY, C., D'AMORE, D. C., RAYFIELD, E. J., CUNNINGHAM, E. 2008. Cranial performance in the Komodo Dragon (*Varanus komodensis*) as revealed by high-resolution 3-D finite element analysis. **Journal of Anatomy**, v. 212 (6), p. 736 - 746.

NAVA, W. R., MARTINELLI, A. G. 2011. A new squamate lizard from the Upper Cretaceous Adamantina Formation (Bauru Group), São Paulo State, Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 83, p. 291 - 299.

PARR, W. C. H., WROE, S., CHAMOLI, U., RICHARDS, H. S., MCCURRY, M. R., CLAUSEN, P. D., MCHENRY, C. 2012. Toward integration of geometric morphometrics and computational biomechanics: new methods for 3D virtual reconstruction and quantitative analysis of Finite Element Models. **Journal of Theoretical Biology**, v. 301, p. 1 - 14.

PINHEIRO, A. E. P., PEREIRA, P. V. L. G. C., SOUZA, R. G., BRUM, A. S., LOPES, R. T., MACHADO, A. S., BERGQVIST, L. P., SIMBRAS, F. M. 2018. Reassessment of the enigmatic crocodyliform "*Goniopholis*" *paulistanus* Roxo, 1936: Historical approach, systematic, and description by new materials. **PLoS One**, v. 13 (8): e0199984.

POL, D., NASCIMENTO, P. M., CARVALHO, A. B., RICCOMINI, C., PIRES-DOMINGUES, R. A., ZAHER, H. 2014. A new notosuchian from the Late Cretaceous of Brazil and the phylogeny of advanced notosuchians. **PLoS One**, v. 9 (4), e93105.

POL, D., RAUHUT, O.W., 2012. A Middle Jurassic abelisaurid from Patagonia and the early diversification of theropod dinosaurs. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 279, p. 3170 - 3175.

POLLOCK, T. I., PANAGIOTOPOULOU, O., HOCKING, D. P., EVANS, A. R. 2022. Taking a stab at modelling canine tooth biomechanics in mammalian carnivores with beam theory and finite-element analysis. **Royal Society Open Science**, v. 9 (10), 220701.

POROPAT, S. F., PENTLAND, A. H., DUNCAN, R. J., BEVITT, J. J., VICKERS-RICH, P., RICH, T. H. 2020. First elaphrosaurine theropod dinosaur (Ceratosauria: Noasauridae) from Australia - A cervical vertebra from the Early Cretaceous of Victoria. **Gondwana Research**, v. 84, p. 284 - 295.

PURNELL, M. A., DARRAS, L. P. G. 2016. 3D tooth microwear texture analysis in fishes as a test of dietary hypotheses of durophagy. **Surface Topography Metrology and Properties**, v. 4, 014006.

PURNELL, M. A., GOODALL, R. H., THOMSON, S. MATTHEWS, C. J. D. 2017. Tooth microwear texture in odontocete whales: variation with tooth characteristics and implications for dietary analysis. **Biosurface and Biotribology**, v. 3, p. 184 - 195.

PURNELL, M., SEEHAUSEN, O. GALIS, F. 2012. Quantitative three-dimensional microtextural analyses of tooth wear as a tool for dietary discrimination in fishes. **Journal of the Royal Society Interface**, v. 9, p. 2225 - 2233.

RATSIMBAHOLISON, N. O., FELICE, R. N., O'CONNOR, P. M. 2016. Ontogenetic Changes in the Craniomandibular Skeleton of the Abelisaurid Dinosaur *Majungasaurus crenatissimus* from the Late Cretaceous of Madagascar. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 61(2), p. 281 - 292.

RAUHUT, O. W. M., CARRANO, M. T. 2016. The theropod dinosaur *Elaphrosaurus bambergi* Janensch, 1920, from the Late Jurassic of Tendaguru, Tanzania. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 178, Issue 3, p. 546 - 610.

RAYFIELD, E. J. 2007. Finite Element Analysis and Understanding the Biomechanics and Evolution of Living and Fossil Organisms. **Annual Review of Earth and Planetary Sciences**, v. 35 (1), p. 541 - 576.

RIFF, D., KELLNER, A. W. A. 2011. Baurusuchiid Crocodyliforms as theropod mimics: clues from the skull and appendicular morphology of *Stratiosuchus maxhecti* (Upper Cretaceous of Brazil). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 163, p. 37 - 56.

ROMANO, P. S. R., OLIVEIRA, G. R., AZEVEDO, S. A. K., KELLNER, A. W. A., CAMPOS, D. A. 2013. New Information about Pelomedusoides (Testudines: Pleurodira) from the Cretaceous of Brazil. **Morphology and Evolution of Turtles**, Springer, v. p. 261 - 275.

RUIZ, J. V. 2020. A new Sphagesauridae (Crocodyliformes, Notosuchia) from Brazil and the evolutionary history of Mesozoic notosuchians. Dissertação (mestrado em Biologia Animal) – **Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista. São José do Rio Preto**. Disponível em: <<https://repositorio.unesp.br/handle/11449/191885>>

SALES, M. A. F., OLIVEIRA, I. A. P., SCHULTZ, C. L. 2018. The oldest abelisaurid record from Brazil and the palaeobiogeographic significance of mid-Cretaceous dinosaur assemblages from northern South America. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 508, p. 107 - 115.

SAMPSON, S. D.; CARRANO, M. T.; FORSTER, C. A. 2001. A bizarre predatory dinosaur from the Late Cretaceous of Madagascar. **Nature**, v. 409 (6819), p. 504 - 506.

SANTUCCI, R. M., ARRUDA-CAMPOS, A. C. 2011. A new sauropod (Macronaria, Titanosauria) from the Adamantina Formation, Bauru Group, Upper Cretaceous of Brazil and the phylogenetic relationships of Aeolosaurini. **Zootaxa**, v. 3085, p. 1 - 33.

SCOTT, R. S., UNGAR, P. S., BERGSTROM, T. S., BROWN, C. A., CHILDS, B. E., TEAFORD, M. F., WALKER, A. 2006. Dental microwear texture analysis: technical considerations. **Journal of Human Evolution**, v. 51 (4), p. 339 - 349.

SENA, M. V. A., ANDRADE, R. C. L. P., SAYÃO, J. M., OLIVEIRA, G. R. 2018. Bone microanatomy of *Pepesuchus deiseae* (Mesoeucrocodylia, Peirosauridae) reveals a mature individual from the Upper Cretaceous of Brazil. **Cretaceous Research**, v. 90, p. 335 - 348.

SERENO, P. C. 1999. The Evolution of Dinosaurs. **Science**, v. 284(5423), p. 2137 - 2147.

SILVA, E. P.; BRITO, I. M.; SANTOS, A. R.; CANDEIROS, C. R. A. RIBEIRO, L. C. B. 2001. Sítio paleontológico da Prata, Triângulo Mineiro. **XVII Congresso Brasileiro de Paleontologia**. Resumos. Rio Branco: Universidade Federal do Acre, p.195.

SIMÕES, T., WILNER, E., CALDWELL, M., WEINSCHÜTZ, L. C., KELLNER, W. A. 2015. A stem acrodontan lizard in the Cretaceous of Brazil revises early lizard evolution in Gondwana. **Nature Communications**, v. 6, 8149.

SMITH, J. B. 2005. Heterodonty in *Tyrannosaurus rex*: implications for the taxonomic and systematic utility of theropod dentitions. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 25 (4), p. 865 - 887.

SOUZA, R. G., BANDEIRA, K. L. N., CIDADE, G. M. 2014. O registro de Baurusuchidae vs Theropoda do Grupo Bauru (Cretáceo Superior): Uma perspectiva tafonômica. **Boletim Paleontologia em Destaque**, v.67, p. 72.

TEAM, R. C. 2013. R: A language and environment for statistical computing.

THERRIEN, F. 2005. Feeding behaviour and bite force of sabertoothed predators. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 145, p. 393 - 426.

TORICES, A., WILKINSON, R., ARBOUR, V. M., RUIZ-OMEÑACA, J. I., CURRIE, P. J. 2018. Puncture-and-Pull Biomechanics in the Teeth of Predatory Coelurosaurian Dinosaurs. **Current Biology**, v. 28 (9), p. 1467 - 1474.

TSENG, Z. J. & FLYNN, J. J. 2015. Are cranial biomechanical simulation data linked to known diets in extant taxa? A method for applying diet-biomechanics linkage models to infer feeding capability of extinct species. **PLoS One**, v. 10, e0124020.

TSENG, Z. J., GROHÉ, C. FLYNN, J. J. 2016. A unique feeding strategy of the extinct marine mammal *Kolponomos*: convergence on sabretooths and sea otters. Proceedings of the Royal Society B. **Biological Sciences**, v. 283, 20160044.

UNGAR, P. S., BROWN, C. A., BERGSTROM, T. S. WALKER, A. 2003. Quantification of dental microwear by tandem scanning confocal microscopy and scale-sensitive fractal analysis. **Scanning**, v. 25, p. 185 - 193.

VAN VALKENBURGH, B. 1991. Iterative evolution of hypercarnivory in canids (Mammalia: Carnivora): evolutionary interactions among sympatric predators. **Paleobiology**, v. 17, p. 340 - 362.

VAN VALKENBURGH, B. 2004. Cope's Rule, Hypercarnivory, and Extinction in North American Canids. **Science**. v. 306, p. 101.

VAN VALKENBURGH, B. 2007. Deja vu: the evolution of feeding morphologies in the Carnivora. **Integrative and Comparative Biology**, v. 47, p. 147 - 63.

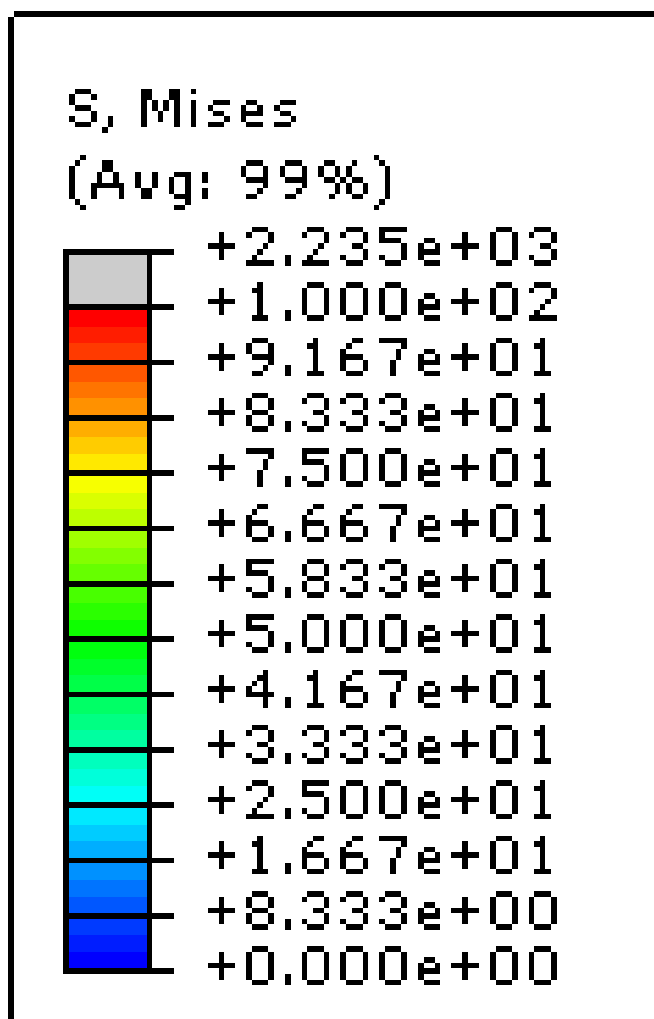
VAN VALKENBURGH, B., JEKINS, I. 2002. Evolutionary patterns in the history of Permo-Triassic and Cenozoic synapsid predators. **Paleontological Society Papers**, v. 8, p. 267 - 288.

VAN VALKENBURGH, B., MOLNAR, R. E. 2002. Dinosaurian and mammalian predators compared. **Paleobiology**, v. 28, p. 527 - 543.

WANTOWSKY, M. D. WEINSCHÜTZ, L. C. 2018. Análise da transportabilidade de restos esqueléticos do *Bone Bed* de Pterossauros de Cruzeiro do Oeste, grupo Caiuá, Cretáceo da Bacia Sedimentar do Paraná. **Saúde e Meio Ambiente Revista interdisciplinar**, v. 7, n. 2, p. 74 - 80.

WILBERG, E. W., 2017. Investigating patterns of crocodyliform cranial disparity through the Mesozoic and Cenozoic. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v.181, p. 189 - 208.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Figura 1. Escala de von Mises. Máx: 100 MPa. Mín: 0 MPa.

APÊNDICE I

Assessing the palaeobiology of *Vespersaurus paranaensis* (Theropoda, Noasauridae), Cretaceous, Bauru Basin – Brazil, using Finite Element Analysis
Gabriel Gonzalez Barbosa^{1,2}, Max Cardoso Langer³, Neurides de Oliveira Martins⁴,
Felipe Chinaglia Montefeltro^{1,2}

¹ Laboratório de Paleontologia e Evolução de Ilha Solteira, UNESP, Ilha Solteira, Brazil

² Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade, UNESP, São José do Rio Preto, Brazil

³ Laboratório de Paleontologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo

⁴ Museu de Paleontologia de Cruzeiro do Oeste, Cruzeiro do Oeste/PR, Brazil

gabriel.gonzalez@unesp.br; mc.langer@ffclrp.usp.br; neurides.martins@gmail.com; fc.montefeltro@unesp.br

Abstract

Noasauridae is a group of theropod dinosaurs mostly present in Gondwanan deposits of Jurassic and Cretaceous age. *Vespersaurus paranaensis* from the Bauru Basin (Caiuá Group, Cretaceous) was the first Brazilian taxon assigned to the clade. This work applied Finite Element Analysis (FEA) to investigate the functional morphology of some skeletal elements assigned to *Ves. paranaensis* (one tooth and two pedal ungual phalanges). The tooth was modeled and tested in six different scenarios to infer the performance of its crown in different putative feeding conditions. Three different extrinsic scenarios were tested on the ungual phalanges to simulate potential habits in which these structures were involved (piercing, scratch-digging, and hook-and-pull). The scenarios tested on the tooth suggest an ideal bite angle of 45°, with higher von Mises stress/element in the other angles. This indicates that the dentition of this noasaurid was not adapted for struggling prey, nor for harder food items. The

FEA results of the ungual phalanges of *Ves. paranaensis* suggest a similar performance in the three tested scenarios, therefore not specifically adapted for any of those specific functions. Additionally, these phalanges are similar in shape to those of living mammals with scansorial, fossorial, and terrestrial habits. Collectively, this information suggests that, *Ves. paranaensis* had a generalist diet, seeking to hunt small vertebrates, invertebrates, or immobile prey, such as carcass, and did not feed on larger animals.

Keywords: Functional Morphology; Caiuá Group; Bauru Basin

Introduction

Noasauridae is a clade of theropod dinosaurs nested within Abelisauroidae. The group was originally erected (Bonaparte and Powell, 1980) to encompass only *Noasaurus leali*, from the Maastrichtian of Salta, Argentina. The description of several new species expanded the taxonomic and morphological diversity of the group, containing species described in South America, Africa, Madagascar, India, Europe and Australia (Bonaparte 1996; Coria and Salgado, 2000; Sampson et al., 2001; Carrano et al., 2002; Agnolin and Martinelli, 2007; Carrano et al. 2011; Pol and Rauhut, 2012; Tortosa et al., 2014; Poropat et al., 2020). However, noasaurids are still mainly known by rather incomplete records from the Cretaceous of Gondwana (Brum et al., 2018; Brougham et al., 2020; Souza et al., 2021).

The fragmentary nature of most noasaurid specimens reveals an overall picture composed of small to medium-sized dinosaurs with necks, arms, and skulls relatively longer than those of other abelisauroid clades (Xu et al., 2009; Carrano et al., 2011). However, little is known about the paleobiology of the group, including their diet, even though an apparent great internal disparity was detected, such as edentulous and toothed species, implying different feeding habits (Novas et al., 2013; Egli et al., 2016, de Souza et al., 2021). The functionality of their ungual phalanges is also not much debated, but morphologically, they resemble those of early theropods, with the prehensile function of alleged “raptorial” habits (Carrano et al., 2011). Even with newly described species, a more comprehensive understanding of the evolutionary history and morphoanatomical trait distribution is still lacking for noasaurids, as well as their significance within the broader context of theropod evolution (Souza et al., 2021).

The Caiuá Group is a geologic unit assigned to either the Early (Bruckmann et al., 2014, Batezelli & Ladeira, 2016) or Late (Fernandes & Ribeiro, 2015; Batezelli & Ladeira, 2016; Menegazzo, et al., 2016; Castro et al., 2018) Cretaceous in the available stratigraphic proposals. The Rio Paraná Formation, within the Caiuá Group, was deposited under a desertic paleoenvironment, likely with water bodies lasting among the dunes. Two noasaurid theropod dinosaurs are known from this unit: *Vespersaurus paranaensis* (Langer et al., 2019) and *Berthasaura leopoldinae* (de Souza et al., 2021). *Ves. paranaensis* is a small and medium-sized noasaurid (80 cm high and 1.5 m long) and is considered one of the best preserved theropods in Brazil (de Souza et al., 2020), but little information about feeding habits of this species has been explored, as well as ungual phalanges functions, and paleobiology. Finite Element Analysis (FEA) is a powerful tool to understand and test biomechanic and functional morphology hypotheses about extinct taxa (Richmond et al., 2005; Ross, 2005; Rayfield, 2007; Tseng, 2009; Grine et al., 2010). Here, with the aim of complementing the information about the paleobiology of *Ves. paranaensis*, we inferred its feeding habits based on the performance of dental and pedal elements using FEA.

Materials

The materials analyzed here include an isolated tooth MPCO.V 0020c (Museu de Paleontologia de Cruzeiro do Oeste, Brazil) and ungual phalanges of a right digit IV (MPCO.V 0022) and left digit I (MPCO.V 0036a), which have been assigned to *Ves. paranaensis* by Langer et al. (2019). This species is assigned to the Rio Paraná Formation, Caiuá Group, Bauru Basin (Fernandes & Ribeiro, 2015; Langer et al., 2019).

The isolated tooth (MPCO.V 0020c; Figure 1a-e) is composed of an almost complete crown, 5 mm apicobasally long, 4 mm mesiodistally broad, and slightly curved labiodistally (approximately 10°). Serrations are present on the mesial and distal carinae, with a density of approximately 4 denticles per millimeter (Figure 1b–e). The distal serrations extend from the base to the apex of the crown, whereas the mesial serrations start 1mm from the base of the crown and extend to the apex. The crown apex has signs of wear, probably due to use during the animal's life. The material was assigned to the rostral part of the tooth rows (Langer et al., 2019). The ungual phalange MPCO.V 0022 (Figure 1f-j) is approximately 30 mm long and has a subtriangular shape; the ventral margin is straight, and the dorsal margin is slightly convex. The other ungual phalange (MPCO.V 0036a. Figure 1k-o) is much smaller, 9 mm in total length, with a dorsoventral depth of about 6 mm (therefore, more robust than MPCO.V 0022), and convex ventral and dorsal margins. The phalanges have longitudinal grooves on both sides, representing the abelisauroid system of vascular grooves, with a "Y-shaped" distribution (Langer et al., 2019).

Methods

The tooth and the ungual phalanges were subject to computed tomography (CT) in the Micro-CT machine GE Phoenix v|tome|x, available at the “Centro para Documentação da Biodiversidade”, Universidade de São Paulo (USP - Ribeirão Preto, Brazil). The tooth MPCO.V 0020c was scanned with voxel size of 0.135294mm x 0.135294mm x 0.135294mm, 732 slices, and 150,000 faces; the phalanx of right digit IV MPCO.V 0022 was scanned with voxel size of 0.135294mm x 0.135294mm x 0.135294mm, 1000 slices, and 250,000 faces; the phalanx of left digit I MPCO.V 0036a was scanned with voxel size of 0.0351338mm x 0.0351337mm x

0.0351339mm, 732 slices, and 125,000 faces. The CT scans of all three elements are available upon request to the authors. The CT data was segmented in Amira 5.3.3 (Thermo Fisher Scientific) and also subject to slight restoration (filling small cracks and adjusting deformed parts) to account for taphonomic distortion and breakages.

The 3D models were imported into *Hypermesh* (v. 11, Altair Engineering) for transformation into solid tetra-mesh. All three models have 676,560 elements, with volumes of 20.339 for the tooth and 300,000 for each phalanx. The properties applied to the tooth were $E = 25$ Gpa and $\nu = 0.31$, whereas those of the phalanges were $E = 20.49$ Gpa and $\nu = 0.31$ (Lautenschlager, 2014). All materials were treated as isotropic and homogeneous. The area of the tooth model was scaled to allow proper comparison with the dental models presented by Torices et al., 2018 (Dumont et al., 2009; Bright, 2014) and the phalanx models followed the scale and properties of Lautenschlager (2014) for comparisons.

We constrained the tooth at the denticles from the distalmost part of the crown (Figure 2a-b). We applied a total of 90 N in each functional scenario for analyzing the tooth, distributed in 5 force vectors (18 N each) along the base of the crown, and directed towards its apex. The force vectors were applied in six different angles (15°, 30°, 45°, 60°, and 75°) in relation to the tooth apex, so that angle 0° is completely vertical (Figure 2a). The functional scenarios tested for the tooth (MPCO.V 0020c) follow the methodology proposed by Torices et al. (2018). The tests simulate the dental serrations in contact with the flesh during bites at different attack angles. The applied force selected do not need to represent the exact bite force of these animals in life to allow comparison of their stress magnitudes and distribution (Jones et al., 2012; Torices et al., 2018). The value applied in our tests is that of a unilateral bite of

Varanus komodoensis (Moreno et al., 2008), which also corresponds to the estimated maximum bite force of velociraptorines (Therrien, 2005).

For the phalanges, constraints were applied at their base, at the joint surface and flexor tubercles. Forces vectors were applied in three different scenarios to model piercing, scratch-digging, and hook-and-pull. The piercing scenario includes a total force of 400 N applied to the tip of the phalanx, directed against the tip and simulating a puncture function (Figure 2c, e). The scratch-digging scenario includes one force vector of 400 N at the tip of the ventral surface of the phalanx, simulating the scenario of scraping or cupping (Figure 2c, e). The hook-and-pull scenario includes three force vectors, 133 N each, at the ventral part of the phalanx, close to its apex, simulating a hook-and-pull function (Figure 2c, e). The tests on the ungual phalanges (MPCO.V 0022 and MPCO.V 0036a) follow the methodology of Lautenschlager (2014), in which the biomechanical performance of therizinosaur phalanges were tested in simulated scenarios of piercing, hook-and-pull, and scratch-digging. In this methodology, the force used is based on information from the works of Manning (2006; 2009), in which the 400 N were calculated using the approximate weight of *Velociraptor* as a guide.

To solve the models, the scenarios were exported to the software *Abaqus* (v. 6.10; *Simulia*). To access the stress simulated for each model in each scenario, we used von Mises contour plots (Figure 3) and the von Mises stress was calculated for all elements of each model, creating an average of the stresses of all elements of the 3D model, called the von Mises mean (MVM). To avoid the influence of stress singularities on the von Mises means (MVM), we used an average threshold of 99%. Just like the tooth, our goals with the ungual phalanges are to test how the morphology affects the stress distribution in the different scenarios. As such, it is not necessary that the modeled scenarios include the precise force subject to the ungual

phalanges in life, we rather need to standardize the forces applied among materials, the same scale and the same properties, to allow comparisons across taxa and scenarios, as well as results from previous works (Ellis et al., 2008; Dummont et al., 2009). We set the same maximum and minimum limits of the von Mises color scales in all figures in order to establish a standardized pattern for visualization of the results in FEA analyses.

Results

Tooth

In all tests, the higher stresses are seen on the constrained denticles of the crown (Figure 3). The 45° angle presented the lowest von Mises stress, with a MVM of 16.61 MPa (Figure 3), followed by the 60° angle, with MVM = 27.90 MPa (Figure 3). The test with 0° of inclination presented a greater MVM stress of 52.65 MPa (Figure 3). The scenarios for 15° and 75° angles show MVM stresses of 33.35 MPa and 33.04 MPa, respectively (see supplemental material for additional figures, von Mises visual plot scale, and the full results of all tests).

Ungual phalanges

In all scenarios, the phalanges of the right digit IV (MPCO.V 0022) and left digit I (0036a) showed similar patterns of von Mises stress distribution (Figure 4). In the Piercing scenario, the greatest stress starts at the tip of the element, where the force was applied, also having reduced responses to tension in the tip portion of the base, and in its medial region, with stress distribution inside the groove (Figure 4 a, d). MVM is 0.18 MPa for the left digit I phalanx and 0.11 MPa for the right digit IV phalanx. In the Scratch Digging test, the left digit I phalanx had a higher von Mises stress (MVM = 0.67 MPa) than that of right digit IV (MVM = 0.28 MPa), but the stress distribution

patterns were similar, with a greater stress along the dorsal region of the phalanges (Figure 4b, e). In the Hook-and-pull scenario, the right digit IV phalanx had a lower mean von Mises stress (MVM = 0.18 MPa) than that of left digit I (MVM = 0.26 MPa), but the stress is distributed in about the same areas. A greater stress was detected in the ventral region of the model, where the forces were applied, particularly along the longitudinal grooves (Figure 4 c, f).

Discussion

The lowest MVM in the tooth model of *Ves. paranaensis* occurs for the 45° angle scenario. The higher stress levels in our tests with 0°, 15°, 30°, 60°, and 75° angles suggest that the tooth of *Ves. paranaensis* was not adapted to deal with struggling prey, as this would require similar performances in all modeled angles (Torices et al., 2018). In addition, *Ves. paranaensis* is also not adapted for feeding on harder materials, unlike other theropods inferred to have osteophagy (Gignac & Erickson, 2017). Similar results were obtained for troodontid teeth, but not for those of *Dromaeosaurus* and *Saurornitholestes*, which were possibly more adapted to feed on struggling prey (Torices et al. 2018). This is also similar to what is observed in the living lizard *Varanus komodoensis* (Moreno et al, 2008; D'Amore & Blumenschine, 2009) and in the extinct baurusuchid *Aphaurosuchus scharafacies* (Montefeltro et al., 2020, Darlim et al., 2021). An alternative interpretation for the high stress at most tested angles in the *Ves. paranaensis* tooth is that the taxon would prey on animals that did not impose resistance to the teeth, such as smaller vertebrates or softer materials, such as carcasses or invertebrates, not having direct contact with bones or more resistant materials.

Both ungual phalanges (right IV digit and left I digit) showed different stress distribution patterns, some results are similar to those of other theropod phalanges subjected to the same tests (Lautenschlager, 2014). This is the case of the therizinosaurids *Alxasaurus Elesitaiensis* and *Erliahsaurus bellamanus*, which have shorter and more robust phalanges, and were interpreted as animals that potentially used the phalanges in a general way, as they performed well in all tested scenarios (Lautenschlager, 2014), as well as the phalange of left digit I. A similar analysis between shape/morphology and von Mises stress distribution are seen in phalanges of mammals with scansorial, fossorial, and terrestrial habits. This is the case of armadillos, which have phalanges capable of performing generalist tasks (Lautenschlager, 2014). The same performance is inferred for the Alvarezsauridae *Mononykus* (Qin et al., 2023), in which the analyzed phalanges do not show greater evidence of specialized functions, presenting similar performances in all tests (Qin et al., 2023). The morphology of the ungual phalanges does not represent the true shape of the phalanges in vivo, as the keratin sheaths that cover them may present another morphology. However, generally for pedal phalanges, keratin sheaths follow the bone morphology in living birds (Hedrick et al., 2019; Thomson & Motani, 2021), but these keratinous structures are very rarely preserved and do not significantly interfere with FEA (Lautenschlager, 2014). Despite the different stress distributions between tests on the phalanges (Figure 4 b, c, e, f), there is no evidence that the phalanges of *Ves. paranaensis* had a specific role because taking all the scenarios into account, there is no specific scenario in which the phalanges performed particularly well when compared to the other scenarios (Figure 4). Therefore, we suggest that due to the lack of a specific function and its morphology, a generalist use for the ungual phalanges of *Ves. paranaensis*. Such use is different from that

proposed for theropods with slender and long phalanges, such as *Therizinosaurus cheloniformis*, which had specialized phalanges for behaviors that involved less stress on the bones, such as intimidation or sexual display (Nicholls & Russell, 1985; Zanno, 2006; Lautenschlager, 2014; Qin et al., 2023).

Conclusion

Finite Element Analysis suggests that the tooth of *Ves. paranaensis* was not adapted for dealing with prey that impose multidirectional loadings, such as those that struggle when captured. It was also not adapted to bite hard materials such as bones, unlike other top predators such as larger theropods and crocodyliforms. The ungual phalanges of *Ves. paranaensis* performed well in the tested FEA scenarios and has similar morphology to other taxa suggested as a generalist, which corroborates a generalist role in the ungual phalanges of *Ves. Paranaensis*. The data obtained via FEA suggest that *Ves. paranaensis* was not a top predator of the Caiuá desert in southeastern Brazil, having a possibly generalist diet, focused on small prey and/or on an opportunistic feeding strategy.

Acknowledgements

This study was partially funded by Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Finance Code 001, for GGB. GGB, FCM, and MCC are funded by FAPESP (process n° 2020/12786-2) and PROBRAL (process n° 88887.628046/2021-00). We thank the City Hall of Cruzeiro do Oeste, Paraná - Brazil, especially the Mayor Maria Helena Bertoco Rodrigues and the Agência Nacional de Mineração (ANM). We thank Cretaceous Research Editor-in-Chief Eduardo Koutsoukos and the two anonymous reviewers that greatly improved this manuscript.

References

- AGNOLIN, F. L., MARTINELLI, A. G., 2007. Did oviraptorosaurs (Dinosauria; Theropoda) inhabit Argentina?. *Cretaceous Research* 28 (5), 785–790. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2006.10>.
- BATEZELLI, A., LADEIRA, F. S. B., 2016. Stratigraphic framework and evolution of the Cretaceous continental sequences of the Bauru, Sanfranciscana, and Parecis basins, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* 65, 1–24. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2015.11.005>
- BONAPARTE, J. F., POWELL, J. E., 1980. A continental assemblage of tetrapods from the Upper Cretaceous beds of El Brete, northwestern Argentina (Sauropoda–Coelurosauria–Carnosauria–Aves). *Mémoires de la Société Géologique de France, Nouvelle Série* 139, 19–28.
- BONAPARTE, J. F., 1996. Cretaceous tetrapods of Argentina. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 30, 73–130.
- BRIGHT, J. A., 2014. A review of paleontological finite element models and their validity. *Journal of Paleontology* 88 (4), 760–769. <https://doi.org/10.1666/13-090>
- BROUGHAM, T., SMITH, E.T., BELL, P.R., 2020. Noosaurids are a component of the Australian ‘mid’-Cretaceous theropod fauna. *Scientific Reports* 10, 1428. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-57667-7>
- BRUCKMANN, M., HARTMANN, L. A., TASSINARI, C. C. G., SATO, K., BAGGIO, S. B., 2014. The duration of magmatism in the Serra Geral Group, Parana volcanic province. DOI:10.1016/j.jvolgeores.2017.05.008.
- BRUM, A. S., MACHADO, E. B., CAMPOS, D. A., KELLNER, A. W. A., 2018. Description of uncommon pneumatic structures of a noosaurid (Theropoda, Dinosauria) cervical vertebra from the Bauru Group (Upper Cretaceous), Brazil. *Cretaceous Research* 85, 193–206. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2017.10>.
- CARRANO, M. T., SAMPSON, S. D., FORSTER, C. A., 2002. The osteology of *Masiakasaurus knopfleri*, a small abelisauroid (Dinosauria: Theropoda) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22 (3), 510–534. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2002\)022\[0510:TOOMKA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2002)022[0510:TOOMKA]2.0.CO;2)
- CARRANO, M. T., LOEWEN, M. A., SERTICH, J. J. W., 2011. New materials of *Masiakasaurus knopfleri* Sampson, Carrano and Forster, 2001, and implications for the morphology of the Noosauridae. *Smithsonian Contributions to Paleobiology* 95, 1–53.
- CASTRO, M. C., GOIN, F. J., ORTIZ-JAUREGUIZAR, E., VIEYTES, E. C., TSUKUI, K., RAMEZANI, J., BATEZELLI, A., MARSOLA, J. C. A., LANGER, M. C., 2018. A Late Cretaceous mammal from Brazil and the first radioisotopic age for the Bauru Group. *Royal Society Open Science* 5 (5), 180482. <https://doi.org/10.1098/rsos.180482>
- CORIA, R. A. SALGADO, L., 2000. A basal Abelisauria Novas, 1992 (Theropoda-Ceratosauria) from the Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Gaia* 15, 89–102.
- D'AMORE, D. C., BLUMENSCHINE, R. J., 2009. Komodo monitor (*Varanus komodoensis*) feeding behavior and dental function reflected through tooth marks on bone surfaces, and the application to ziphodont paleobiology. *Paleobiology* 35 (3), 525–552. <https://doi.org/10.1666/0094-8373-35.4.525>
- DARLIM, G., MONTEFELTRO, F. C., LANGER, M. C., 2021. 3D skull modeling and description of a new baurusuchid (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous (Bauru Basin) of Brazil. *Journal of Anatomy*. 00: 1–41. <https://doi.org/10.1111/joa.13442>
- DUMONT, E. R., GROSSE, I., SLATE, G. J., 2009. Requirements for comparing the performance of finite element models of biological structures. *Journal of Theoretical Biology* 256 (1), 96–103. doi:10.1016/j.jtbi.2008.08.017.
- EGLI, F. B., AGNOLÍN, F. L., NOVAS, F., 2016. A new specimen of *Velocisaurus unicus* (Theropoda, Abelisauroida) from the Paso Córdoba locality (Santonian), Río Negro, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 36 (4). <https://doi.org/10.1080/02724634.2016.1119156>

- ELLIS, J. L., THOMASON, J. J., KEBREAB, E., FRANCE, J., 2008. Calibration of estimated biting forces in domestic canids: comparison of post-mortem and in vivo measurements. *Journal of Anatomy*, 212(6), 769–780.
- FERNANDES, L. A., RIBEIRO, C. M. M., 2015. Evolution and palaeoenvironment of the Bauru Basin (upper Cretaceous, Brazil). *Journal of South American Earth Sciences* 61, 71–90. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2014.11.007>
- GIGNAC, P.M., ERICKSON, G. M., 2017. The Biomechanics Behind Extreme Osteophagy in *Tyrannosaurus rex*. *Scientific Reports* 7, 2012. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-02161-w>
- GRINE, F. E., JUDEX, S., DAEGLING, D. J., OZCIVICI, E., UNGAR, P. S., TEAFORD, M. F., SPONHEIMER, M., SCOTT, J., SCOTT, R. S., WALKER, A., 2010. Craniofacial biomechanics and functional and dietary inferences in hominin paleontology. *Journal of Human Evolution* 58 (4) 293-308. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2009.12.001>
- HEDRICK, B. P., CORDERO, S. A., ZANNO, L. E., NOTO, C., DODSON, P., 2019. Quantifying shape and ecology in avian pedal claws: the relationship between the bony core and keratinous sheath. *Ecol. evolution* v. 9, 11545–11556.
- JONES, M. E., O'HIGGINS, P., FAGAN, M. J., EVANS, S. E., CURTIS, N., 2012. Shearing mechanics and the influence of a flexible symphysis during oral food processing in *Sphenodon* (Lepidosauria: Rhynchocephalia). *Anatomical Record (Hoboken)* v. 295, 1075–1091.
- LANGER, M.C., MARTINS, N. O., MANZIG, P.C., FERREIRA, G. S., MARSOLA, J.C. A., FORTES, E., LIMA, R., SANT'ANA, L.C.F., VIDAL, L. S., LORENCATO, R.H. S., EZCURRA, M. D., 2019. A new desert-dwelling dinosaur (Theropoda, Noasaurinae) from the Cretaceous of south Brazil. *Scientific Reports* 9 (1), 9379. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-45306-9>.
- LAUTENSCHLAGER, S., 2014. Morphological and functional diversity in therizinosaur claws and the implications for theropod claw evolution. *Proceedings of the Royal Society B* 281 (1785), 20140497. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2014.0497>
- MANNING, P. L., MARGETTS, L., JOHNSON, M. R., WITHERS, P. J., SELLERS, W. I., FALKINGHAM, P. L., MUMMERY, P. M., BARRETT, P. M., RAYMONT, D. R., 2009. Biomechanics of dromaeosaurid dinosaur claws: application of X-ray microtomography, nanoindentation, and finite element analysis. *Anat. Rec.* 292, 1397–1405. doi:10.1002/ar.20986
- MANNING, P. L., PAYNE, D., PENNICOTT, J., BARRETT, P., 2006. Dinosaur killer claws or climbing crampons?. *Royal Society. Biology Letters* v. 2: 110 – 112. doi: 10.1098/rsbl.2005.0395
- MENEGAZZO, M. C., CATUNEANU, O., CHANG, H. K., 2016. The South American retroarc foreland system: The development of the Bauru Basin in the back-bulge province. *Marine and Petroleum Geology* 73, 131-156. doi.org/10.1016/j.marpetgeo.2016.02.027
- MONTEFELTRO, F. C., LAUTENSCHLAGER, S., GODOY, P. L., FERREIRA, G. S., BUTLER, R. J., 2020. A unique predator in a unique ecosystem: modelling the apex predator within a Late Cretaceous crocodyliform-dominated fauna from Brazil. *Journal of Anatomy*. 00:1-11. doi.org/10.1111/joa.13192
- MORENO, K., WRORE, S., CLAUSEN, P., MCHENRY, C., D'AMORE, D. C., RAYFIELD, E. J., CUNNINGHAM, E., 2008. Cranial performance in the Komodo Dragon (*Varanus komodensis*) as revealed by high-resolution 3-D finite element analysis. *Journal of Anatomy* 212 (6), 736-746. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7580.2008.00899.x>
- NICHOLLS, E. L., RUSSELL, A. P., 1985. Structure and function of the pectoral girdle and forelimb of *Struthiomimus altus* (Theropoda: Ornithomimidae). *Palaeontology* 28, 643–677.
- NOVAS, F. E., AGNOLIN, F. L., EZCURRA, M. D., PORFIRI, J., CANALE, J. I., 2013. Evolution of the carnivorous dinosaurs during the Cretaceous: The evidence from Patagonia. *Cretaceous Research* 45, 174 – 215. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2013.04.001>
- POL, D., RAUHUT, W. M., 2012. A Middle Jurassic abelisaurid from Patagonia and the early diversification of theropod dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society B* 279, 3170–3175. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.0660>

- POROPAT, S. F., PENTLAND, A. H., DUNCAN, R. J., BEVITT, J. J., VICKERS-RICH, P., RICH, P. T. H. 2020. First Elaphrosaurine theropod dinosaur (Ceratosauria: Noasauridae) from Australia — A cervical vertebra from the Early Cretaceous of Victoria. *Gondwana Research*. V. 84. p. 284-295. ISSN 1342-937X. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2020.03.009>.
- QIN, Z., LIAO, C. C., BENTON, M. J. RAYFIELD, E. J., 2023. Functional space analyses reveal the function and evolution of the most bizarre theropod manual unguals. *Communications Biology* v. 6, 181. <https://doi.org/10.1038/s42003-023-04552-4>
- RAYFIELD, E. J., MILNER, A. C., XUAN, V. B., YOUNG, P. G., 2007. Functional Morphology of Spinosaur 'Crocodile-Mimic' Dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27 (4), 892-901. [doi.org/10.1671/0272-4634\(2007\)27\[892:FMOSCD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2007)27[892:FMOSCD]2.0.CO;2)
- RICHMOND, B. G., WRIGHT, B. W., GROSSE, I., DECHOW, P. C., ROSS, C. F., SPENCER, M. A. STRAIT, D. S., 2005. Finite element analysis in functional morphology. *The Anatomical Record* 283A (2). <https://doi.org/10.1002/ar.a.20169>
- ROSS, C. F., 2005. Finite element analysis in vertebrate biomechanics. *The Anatomical Record* 283A (2). <https://doi.org/10.1002/ar.a.20177>
- SAMPSON, S. D., CARRANO, M. T., FORSTER, C. A., 2001. A bizarre predatory dinosaur from the Late Cretaceous of Madagascar. *Nature* 409, 504–506. <https://doi.org/10.1038/35054046>
- DE SOUZA, G. A., SOARES, M. B., BRUM, A. S., ZUCOLOTTI, M., SAYÃO, J. M., WEINSCHÜTZ, L. C., KELLNER, A. W. A. 2020. Osteohistology and growth dynamics of the Brazilian noasaurid *Vespersaurus paranaensis* Langer et al., 2019 (Theropoda: Abelisauridae). *Paleontology and Evolutionary Science*. PeerJ 8:e9771. <https://doi.org/10.7717/peerj.9771>
- DE SOUZA, G. A., SOARES, M. B., WEINSCHÜTZ, L. C., WILNER, E., LOPES, R. T., ARAÚJO, O. M. O., KELLNER, A. W. A., 2021. The first edentulous ceratosaur from South America. *Scientific Reports* 11, 22281.
- THERRIEN, F., 2005. Feeding behaviour and bite force of sabertoothed predators. *Zoological Journal of the Linnean Society* v. 145, 393–426. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2005.00194.x>
- THOMSON, T. J., MOTANI, R., 2021. Functional morphology of vertebrate claws investigated using functionally based categories and multiple morphological metrics. *Journal of Morphology*. 282, 449–471.
- TORICES, A., WILKINSON, R., ARBOUR, V. M., RUIZ-OMENACA, J. I., CURRIE, P. J., 2018. Puncture-and-Pull Biomechanics in the Teeth of Predatory Coelurosaurian Dinosaurs. *Current Biology* 28 (9), 1467-1474.
- TORTOSA, T. BUFFETAUT, E. VIALLE, N. DUTOUR, Y. TURINI, E. CHEYLAN, G., 2014. A new abelisaurid dinosaur from the Late Cretaceous of southern France: palaeo-biogeographical implications. *Annales de Palaeontologie* 100 (1), 63–86. <https://doi.org/10.1016/j.annpal.2013.10.003>
- TSENG, Z. J., 2009. Cranial function in a late Miocene *Dinocrocuta gigantea* (Mammalia: Carnivora) revealed by comparative finite element analysis. *Biological Journal of the Linnean Society*, Volume 96 (1), 51–67. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.01095.x>
- XU, X., CLARK, J. M., MO, J., CHOINIERE, J., FORSTER, C. A., ERICKSON, G. M., HONE, D. W. E., SULLIVAN, C., EBERTH, D. A., NESBITT, S., ZHAO, Q., HERNANDEZ, R., JIA, C., HAN, F., GUO, Y., 2009. A Jurassic ceratosaur from China helps clarify avian digital homologies. *Nature* v. 459, 940–944. <https://doi.org/10.1038/nature08124>
- ZANNO, L. E., 2006. The pectoral girdle and forelimb of the primitive therizinosauroid *Falcarius utahensis* (Theropoda, Maniraptora): Analyzing evolutionary trends within Therizinosauroidae. *J. Vertebrate Paleontol.* v.26, 636–650.

Figure 1. Isolated tooth and isolated ungual phalanges of *Vespersaurus paranaensis*. (a – e) Isolated tooth MPCO.V 0020c in apical (a), mesial (b), lingual (c), distal (d) and labial (e) views - Scale bar: 5mm. (f – j) Ungual phalange of a right digit IV MPCO.V 0022 in medial (f), lateral (g), proximal (h), ventral (i) and dorsal (j) views – Scale bar: 10mm. (k – o) Ungual phalange of a left digit I MPCO.V 0036a in medial (k), lateral (l), proximal (m), dorsal (n) and ventral (o) views - Scale bar: 5 mm.

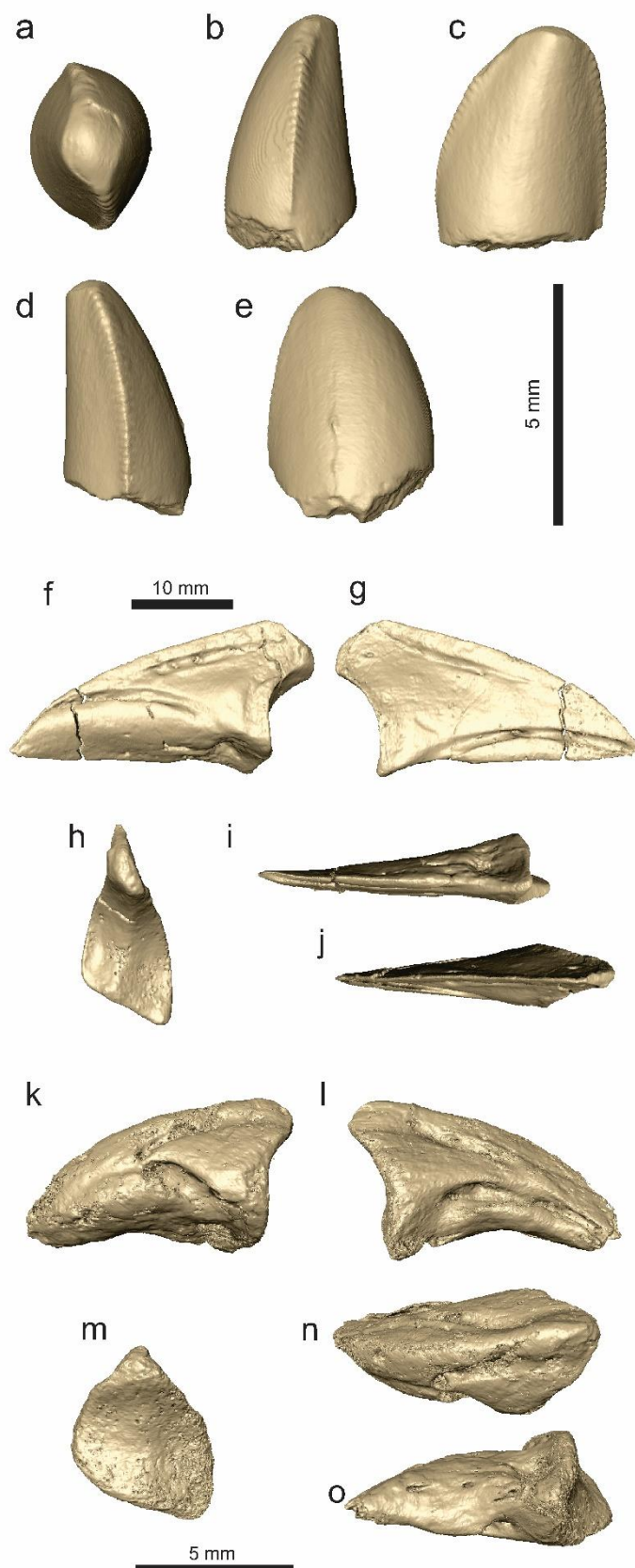


Figure 2. Loading scenarios of isolated tooth (a-b) and phalanges: right digit IV MPCO.V 0022 (c d) and left digit I MPCO.V 0036a (e-f). The arrows represent the applied forces, and the red triangles represent the location of constraints. In the phalanges: 1 = Piercing; 2 = Scratch Digging; 3 = Hook-and-pull.

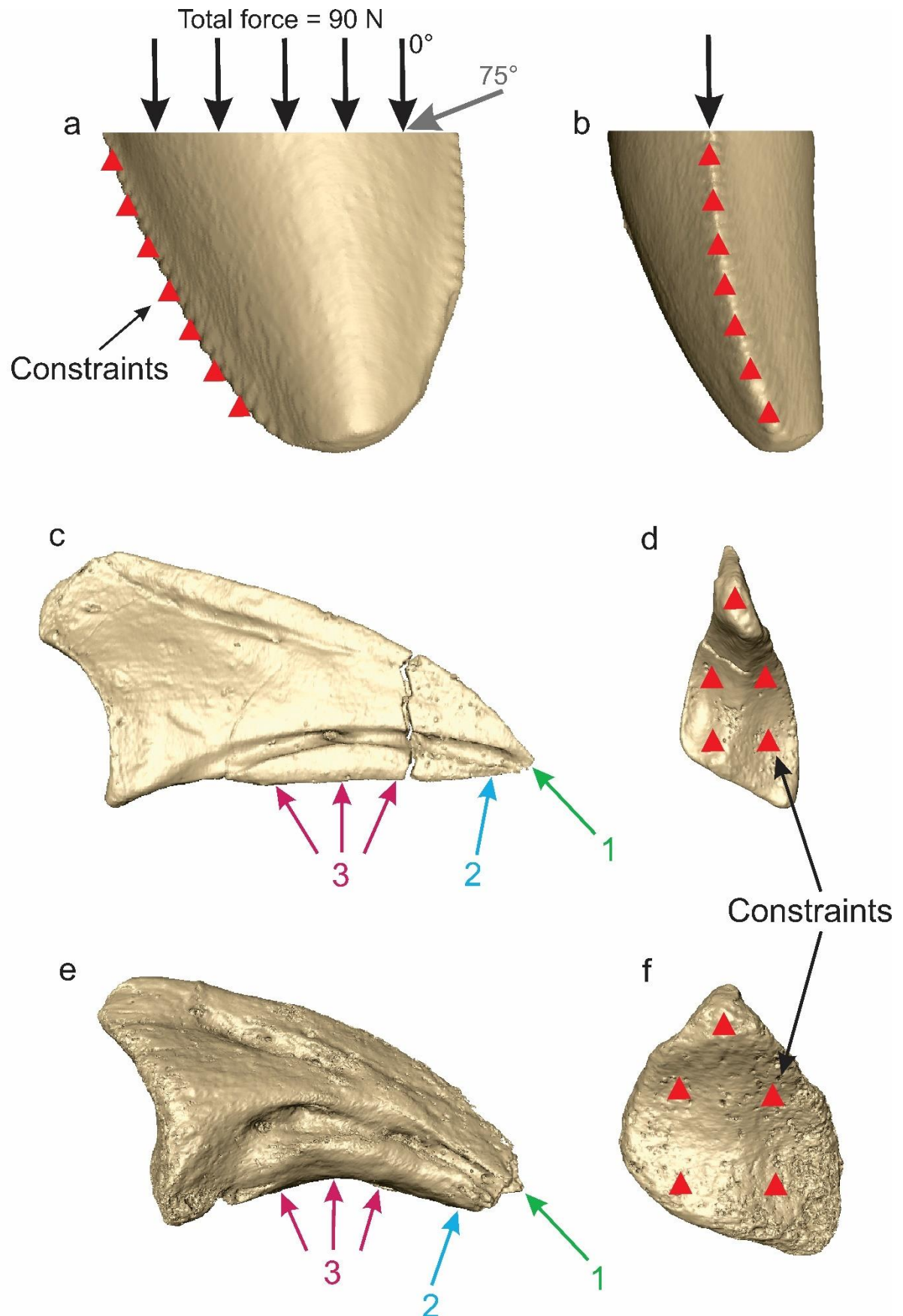


Figure 3. Von Mises contour plots of *Vespersaurus paranaensis* tooth. In the first column with 0° of inclination, in the second column with 45° of inclination (ideal angle) and the third column with 30° of inclination. The first row is in the distal view, the second row in the mesial view, the third row in the lingual view and the fourth row in the labial view.

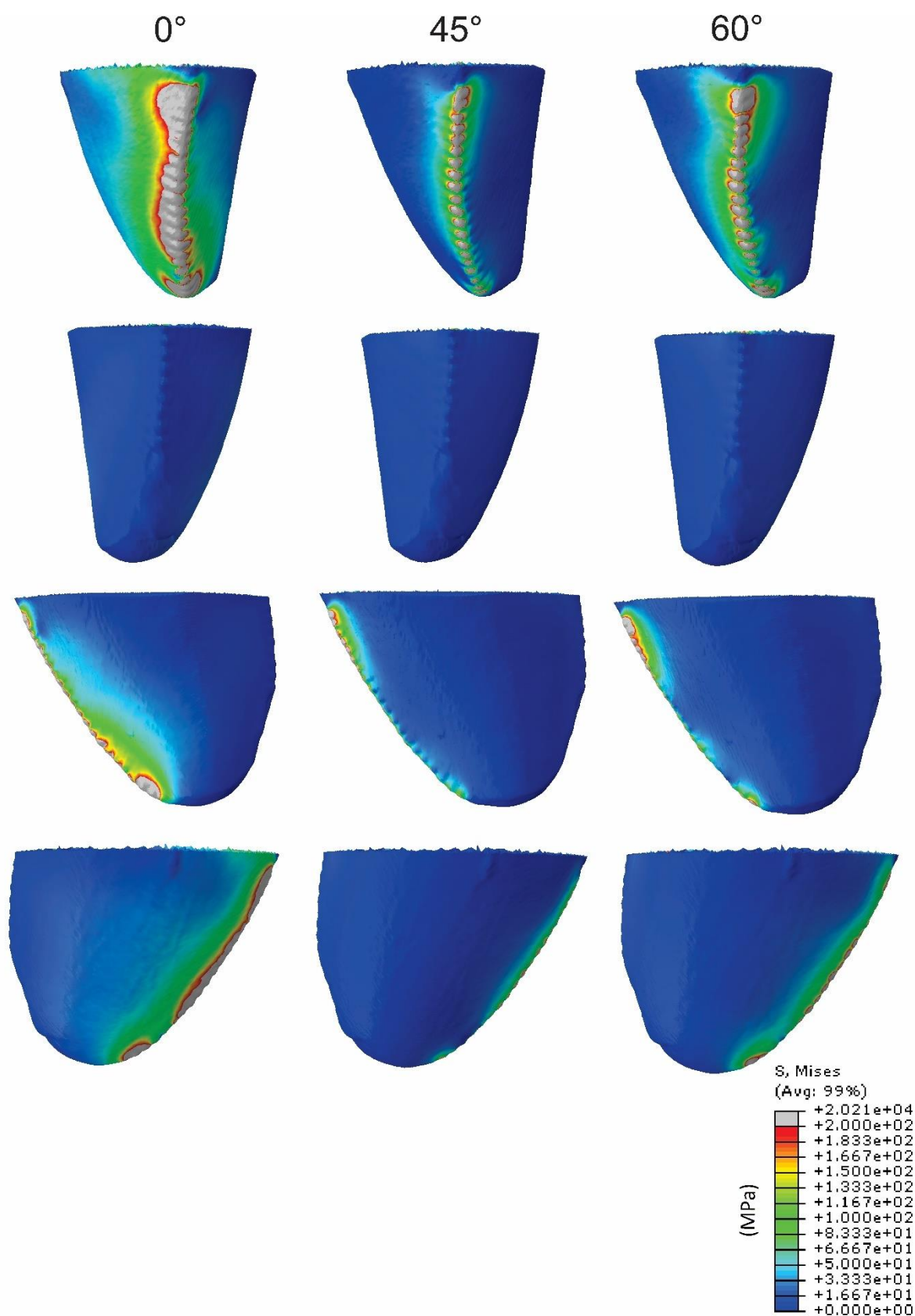
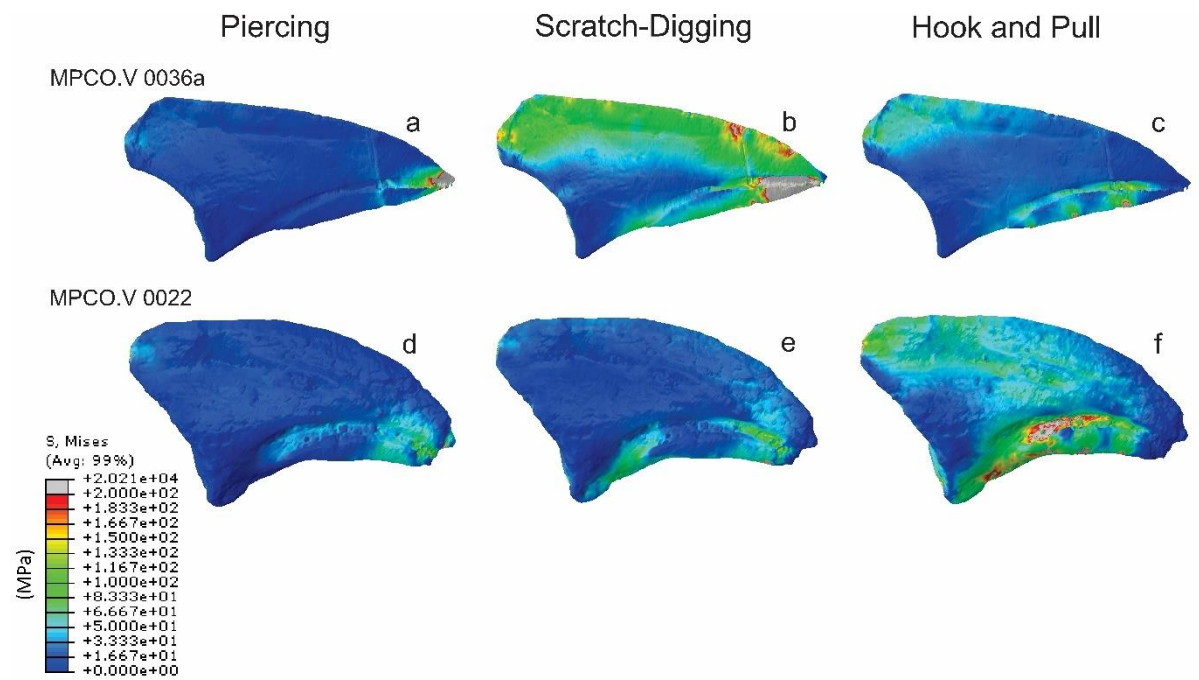


Figure 4. Von Mises contour plots of ungual phalanges. MPCO.V 0036a in Piercing (a), in Scratch-Digging (b) and in Hook-and-pull (c). MPCO.V 0022 in Piercing (d), in Scratch-Digging (e) and in Hook-and-pull (f).



Supplementary Material

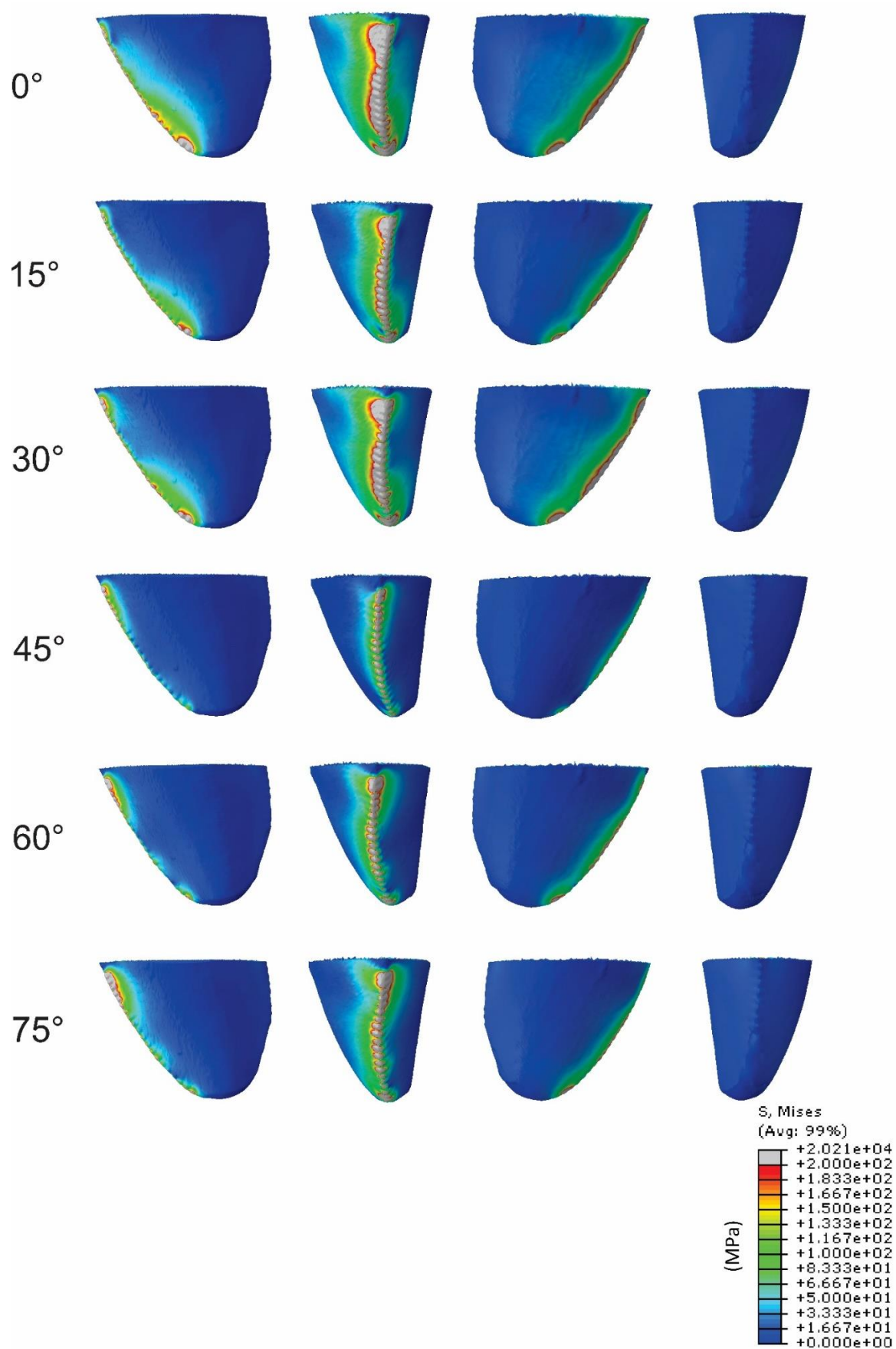


Figure 3. Von Mises contour plots of *Vespersaurus paranaensis* tooth with all tests.

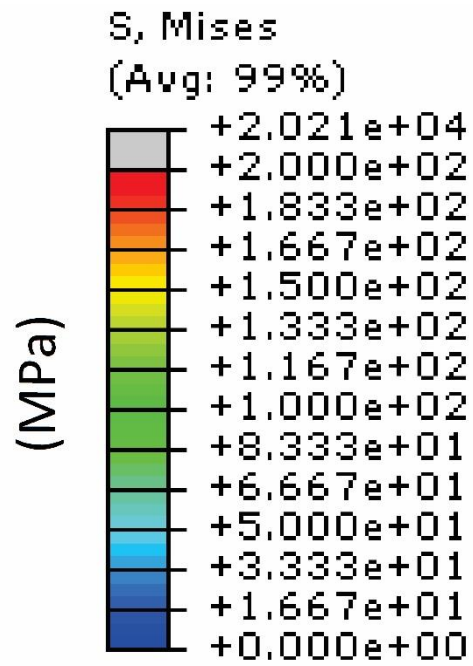


Figure 2. Von Mises visual plot scale.

MPCO.V 0020c scenarios	Von Mises Average (MVM)
0°	52.65272 MPa
15°	33.35287 MPa
30°	43.70596 MPa
45°	16.61072 MPa
60°	27.9064 MPa
75°	33.04745 MPa

Table 1. Von Mises mean (MVM) on the tooth in the all tests.

	Piercing (MVM)	Scratch-Digging (MVM)	Hook and Pull (MVM)
MPCO.V 0022	0.11662 MPa	0.28584 MPa	0.18035 MPa
MPCO.V 0036a	0.18107 MPa	0.67075 MPa	0.26140 MPa

Table 2. Von Mises mean (MVM) on the phalanges in the three tests.