

**Universidade Federal de São Carlos**  
**Centro de Ciências Biológicas e da Saúde**  
**Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais**

**Traços de mordidas em osso de dinossauro da Formação São José  
do Rio Preto, Bacia Bauru, Cretáceo Superior, Brasil**

**Ludimilla Fernanda dos Santos Reis**

**São Carlos**  
**2022**



**Universidade Federal de São Carlos**  
**Centro de Ciências Biológicas e da Saúde**  
**Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais**

**Traços de mordidas em osso de dinossauro da Formação São José  
do Rio Preto, Bacia Bauru, Cretáceo Superior, Brasil**

**Ludimilla Fernanda dos Santos Reis**

Dissertação de Mestrado submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, da Universidade Federal de São Carlos – UFSCar, como requisito necessário à obtenção do grau de Mestra em Ecologia e Recursos Naturais.

Orientador: Dr. Marcelo Adorna Fernandes  
Co-orientadora: Dra. Aline Marcele Ghilardi

**São Carlos**  
**2022**



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS**

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde  
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

---

**Folha de Aprovação**

---

Defesa de Dissertação de Mestrado da candidata Ludimilla Fernanda dos Santos Reis, realizada em 24/05/2022.

**Comissão Julgadora:**

Prof. Dr. Marcelo Adorna Fernandes (UFSCar)

Profa. Dra. Maria Elina Bichuette (UFSCar)

Prof. Dr. Pedro Victor Buck (UEMG)

O Relatório de Defesa assinado pelos membros da Comissão Julgadora encontra-se arquivado junto ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais.

## **AGRADECIMENTOS**

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - CAPES, pelo incentivo e apoio financeiro para a execução deste trabalho.

A Universidade Federal de São Carlos (UFSCar) pelo acolhimento nessa jornada e ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPGERN) e secretaria pela assessoria.

Também gostaria de agradecer aos meus orientadores Prof. Dr. Marcelo Adorna Fernandes e Profa. Dra. Aline Marcele Ghilardi, por me resgatarem na academia e por confiarem em mim o desenvolvimento deste incrível trabalho. Além de toda a paciência dedicada a mim, principalmente em tempos difíceis, por todo apoio durante este processo e incentivo em sempre me manter firme. Obrigada também ao Laboratório de Paleontologia e Paleoicnologia (LPP-UFSCar) pela disponibilidade de estudar seu material e pelo Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva (DEBE-UFSCar) pelo acolhimento.

Impossível não agradecer ao apoio e as contribuições dos membros do Diversity, Ichnology and Osteohistology Laboratory, DinoLab. Muito obrigada Bióloga Zarah Gomes, Doutorando Gabriel Leandro Gomes, Biólogo Juan Bueno, Professor Patrick Godoi, Bióloga Virginia Maciel, Profa. Dra. Aline Ghilardi e Mestre Tito Aureliano.

Não posso deixar de expressar minha gratidão ao Laboratório de Biodiversidade e de Biologia do Instituto Federal de Ciências e Tecnologia do Sul de Minas - Campus Poços de Caldas, pela disponibilidade do espaço e materiais para análise. Em especial às Professoras Doutoradas Jane Piton Serra Sanche e Mireile Reis dos Santos pela dedicação e auxílio durante o desenvolvimento do projeto.

Por fim, gostaria de agradecer imensamente à Professora Amanda Medeiros Teixeira pela revisão textual e ao paleoartista Saulo Daniel Ferreira Pontes pela ilustração do evento que gerou as medidas encontradas e descritas neste trabalho.

## DEDICATÓRIA

De todas as conquistas que tive até hoje, nenhuma delas foram alcançadas sozinhas. Devido a isso dedico essa conquista a quem sempre esteve do meu lado.

Em primeiro lugar a mulher que sempre acreditou em mim e sempre me incentivou a estudar, minha querida mãe. Sempre me ensinou a me dedicar ao máximo e aproveitar as oportunidades que foram colocadas no meu caminho. Também, não posso deixar de agradecer a minha querida Silvana Betti que me acolheu durante a escrita deste trabalho.

Ao meu amado companheiro Gabriel que sempre se manteve ao meu lado nos momentos difíceis e de incertezas, e sempre com muito amor e bons conselhos me impulsionava em continuar firme e confiante nessa jornada.

As minhas queridas irmãs Lauriza, Luiza e Nicole por estarem comigo e sempre disponíveis a ouvir.

Também dedico este trabalho as minhas mentoras acadêmicas que foram as primeiras pessoas que acreditaram em mim e sempre se mantiveram disponíveis mesmo depois da graduação. Muito obrigada as minhas queridas Profa. Dra. Jane Piton Serra Sanches e Mireile Reis dos Santos.

A academia me trouxe pessoas incríveis que me acompanharam durante toda a minha caminhada. Assim, também gostaria de agradecer a bióloga Bianca Leck e a Msc. Dafini Bruno que sempre estavam comigo.

## RESUMO

### **Traços de mordidas em osso de dinossauro da Formação São José do Rio Preto, Bacia Bauru, Cretáceo Superior, Brasil**

Ao estudar traços de mordidas fósseis, podemos reconstruir o comportamento de organismos extintos e entender melhor comunidades, ecologia e ecossistemas passados. Neste trabalho, analisamos traços de mordidas encontradas em uma costela de saurópode fragmentada do Cretáceo Superior da Bacia de Bauru, sudeste do Brasil. O fóssil foi coletado na região do município de Ibirá, Estado de São Paulo, nos estratos da Formação São José do Rio Preto (Santoniano? Maastrichtiano). A amostra analisada exibe nove traços de arrasto dentários em sua superfície externa, produzidos entre seis e sete eventos de mordida. Os traços consistem em sulcos lineares rasos, com extremidades afiladas e uma morfologia de borda serrilhada ou lisa. Eles podem ser classificados como *Linichnus serratus*, *Linichnus bromleyi* e *Knethichnus parallelum* e foram produzidos por um organismo com dentição zifodonte, provavelmente um Abelisauridae. Estes são os primeiros traços de alimentação que evidenciam a interação entre Theropoda e Titanosauria neste contexto geológico. Este trabalho agrega ao conhecimento da palaeoecologia e paleobiologia da Bacia de Bauru e amplia o registro da Mordichnia de Gondwana.

*Palavras-chave: bioerosão; Theropoda; Crocodylomorpha; Ibirá; Praedichnia; Mordichnia; ecologia.*

## ABSTRACT

### **Traces bites on dinosaur bone of the São José do Rio Preto Formation, Bauru Basin, Late Cretaceous, Brazil**

By studying fossil bite traces, we can reconstruct the behaviour of extinct organisms and better understand past communities, ecology, and ecosystems. Herein we analyse bite traces on a fragmented sauropod rib from the Upper Cretaceous of the Bauru Basin, southeastern Brazil. The fossil was collected in the Ibirá municipality region, São Paulo State, in the strata of the São José do Rio Preto Formation (Santonian-? Maastrichtian). The analysed specimen displays nine tooth drag traces on its external surface, produced between six and seven biting events. The traces consist of shallow linear grooves, with tapered ends and a serrated or smooth edge morphology. They can be classified as *Linichnus serratus*, *Linichnus bromleyi*, and *Knethichnus parallelum* and were produced by an organism with ziphodont dentition, most probably an Abelisauridae. These are the first feeding traces evidences the interaction between theropods and Titanosauriformes in this geological context. This work adds to the knowledge of the Bauru Basin palaeoecology and palaeobiology and expands the record of Mordichnia of Gondwana.

*Keywords: bioerosion; Theropoda; Crocodylomorpha; Ibirá; Praedichnia; Mordichnia; ecology.*

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1. a Localização da Bacia de Bauru, na América do Sul. (b) Detalhe do Estado de São Paulo e das rochas do Grupo Bauru. c Contexto de Formação de São José do Rio Preto. O local onde o fóssil foi encontrado está marcado por uma estrela vermelha. Modificado de Delcourt e Iori (2018).

Figura 2. Região do município Ibirá. Fonte: Google Maps

Figura 3. Coleta de campo realizada pelos Prof. Dr. Marcelo Adorna Fernandes e Aline M. Ghilardi, no sítio irmão Garcia no ano de 2010 nos arredores do município de Ibirá.

Figura 4. Espécime LPP-PV-208. (a) Vista proximal. (b) Vista distal. (c) Superfície externa. (d) Superfície interna.

Figura 5. Traços de mordida identificados no espécime LPP-PV-208. (a). Visão geral da superfície externa do LPP-PV-208. (b). Destaque dos traços de mordida identificados. (c). Detalhe mostrando a continuidade do traço 3 no lado lateral do espécime. (d). Desenho de linha de traços observados em c. Os traços indicados com "\*" são compostos.

Figura 6. Representação dos 9 traços encontrados no espécime LPP-PV-208. (a). Extremidade proximal da amostra, destacando os traços 1, 2 e 3. (b). Destaque da porção localizada da superfície óssea do traço 3. (c) Extremidade distal da amostra, destacando os traços de 4 a 9. (d) Traço 1. (e). Traços 1, 2 e 3. (f). Toda extensão do traço 3, distribuído na porção superior e externa da amostra. (g). Traço 4. (h). Traço 5. (i). Traço 6. (j). Traço 7. (k). Traço 8. (l). Traço 9. Os traços indicados com "\*" são compostos.

Figura 7. Reconstrução da teia trófica da formação SJRP. A seta vermelha sólida indica a relação descrita neste artigo. 1. Abelisauridae e Megaraptora; 2. Titanosauriformes; 3. Itasuchidae; 4. Maniraptora; 5. Notosuchia; 6. Chelonia; 7. Peixes; 8. Anura; 9. Moluscos; 10. Invertebrados terrestres; 11. Zooplâncton de água doce e algas; 12. Plantas terrestres. Em cinza estão os grupos de organismos que seriam a base desse ecossistema, alguns ainda não representados por fósseis corporais.

Figura 8. Representação da interação descrita neste trabalho. Arte: Saulo Daniel Ferreira Pontes

**LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS**

SP. São Paulo

PP. Presidente Prudente

indet. indeterminado

m. metros

km<sup>2</sup>. quilômetros quadrados

MG. Minas Gerais

NO. Noroeste

Km. quilômetros

SJRP. São José do Rio Preto

VRP. Vale do Rio do Peixe

S. Sul

LPP. Laboratório de Paleoeecologia e Paleoicnologia

UFSCar. Universidade Federal de São Carlos

mm. milímetros

CT. Comprimento total

LM. Largura máxima

PV. Paleovertebrados

Fig. Figura

Prof. Professor

Dr. Doutor

Profa. Professora

Dra. Doutora

## SUMÁRIO

<b>AGRADECIMENTOS</b> .....	<b>04</b>
<b>DEDICATÓRIA</b> .....	<b>05</b>
<b>RESUMO</b> .....	<b>06</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>07</b>
<b>LISTA DE FIGURAS</b> .....	<b>08</b>
<b>LISTA DE SIGLAS E ABREVIATURAS</b> .....	<b>09</b>
<b>1.INTRODUÇÃO</b> .....	<b>11</b>
1.1. Paleocnologia.....	11
1.2. Traços de <i>Preadichnia</i> no Brasil.....	12
<b>2.OBJETIVOS</b> .....	<b>14</b>
2.1. Objetivos gerais.....	14
2.2. Objetivos específicos.....	14
<b>3. CONTEXTO GEOLOGICO</b> .....	<b>14</b>
3.1. Grupo Bauru.....	16
3.1.1. Formação São José do Rio Preto .....	17
3.1.2. Assembleia fossilífera da Bacia Bauru.....	18
3.1.3. Assembleia fossilífera de Ibirá (SP).....	21
<b>4. MATERIAIS E MÉTODOS</b> .....	<b>25</b>
<b>5. RESULTADOS</b> .....	<b>27</b>
5.1. Descrição do espécime.....	27
5.2. Descrição dos traços.....	34
5.3. Distância entre os traços.....	34
<b>6. DISCUSSÃO</b> .....	<b>34</b>
6.1. Comparações icnotaxonômicas.....	34
6.2. Identificação do icnoprodutor.....	36
6.3. Observações sobre o distanciamento dentário.....	40
6.4. Comportamento do icnoprodutor.....	41
6.5. Implicações paleoecológicas.....	43
<b>7. CONCLUSÃO</b> .....	<b>44</b>
<b>8. REFERENCIAS</b> .....	<b>46</b>
<b>ANEXO I</b> .....	<b>65</b>

## 1. INTRODUÇÃO

### 1.1. Paleoicnologia

A Icnologia é um ramo da Paleontologia que envolve o estudo de traços ou vestígios fósseis produzidos por organismos em substratos (Buatois e Mángano, 2011). De acordo com Sedorko e Francischini (2020),

De modo geral, as estruturas biogênicas são subdivididas em três grupos principais (Frey, 1973): estruturas sedimentares biogênicas, estruturas de bioerosão, e outras evidências de atividade biológica. As estruturas sedimentares biogênicas incluem as *estruturas de bioturbação* (produzidas durante a perturbação da estratificação original de substratos inconsolidados, envolvendo apenas a ação mecânica do animal); as *estruturas de bioestratificação* (deposição estratificada de sedimento por meio da ação biológica); e as *estruturas de biodeposição* (produção, concentração e/ou deposição de clastos por um organismo).

O estudo de icnofósseis é de grande valia para a Paleontologia, já que, diferentemente de restos corporais, os icnitos geralmente ficam preservados *in situ*, ou seja, no local em que foram produzidos (Sampaio, 2016). Além disso, eles são as principais evidências da vida pretérita que não se preservou na forma de somatofósseis e superam em quantidade os fósseis corporais. Icnofósseis fornecem ainda, evidências diretas do comportamento de organismos extintos, e incluem desde tocas, coprólitos e pegadas até ninhos e marcas de mordidas fossilizados (Bertling et al, 2006; Rinehart et al, 2006; Paes Neto et al, 2018).

Compreender o significado etológico dos fósseis é o cerne da Paleoicnologia (Buatois e Mángano, 2011). A classificação etológica proposta, primeiramente, por Seilacher (1953), tornou-se um paradigma nesse campo da ciência. Alguns autores como Buatois e Mángano (2011) descreveram mais detalhadamente essas categorias etológicas como: repouso (*Cubichnia*), locomoção (*Repichnia*), pastagem (*Pascichnia*), alimentação (*Fodinichnia*), habitação (*Domichnia*), escape (*Fugichnia*), equilíbrio (*Equilibrichnia*), armadilha e cultivo (*Agrichnia*), predação (*Praedichnia*) e nidificação (*Calichnia*). No presente trabalho serão descritos traços de mordida (*Praedichnia*) encontrados em ossos de dinossauro do Cretáceo Superior da Bacia Bauru, do município de Ibirá (SP).

Traços de mordida em superfícies ósseas podem fornecer informações importantes sobre ecologia de antigos ecossistemas. Eles podem ajudar a determinar o comportamento alimentar de organismos extintos, a seleção de presas, interações entre grupos distintos de animais, além de serem ótimos indicadores tafonômicos

(Jacobsen, 1998; D'Amore e Blumenschine, 2012; Hone et al, 2018). A correlação de traços de mordida com seus produtores é uma tarefa desafiadora, assim como interpretar o comportamento específico associado aos traços, mas ainda assim, é possível realizar interpretações e inferências embasadas em observações tanto atualísticas, quanto em características específicas dos traços (D'Amore e Blumenschine, 2012; Drumheller et al, 2020). Traços de mordida encontrados em ossos de dinossauro já foram interpretados como resultado de canibalismo (McLain et al, 2018; Dalman e Lucas, 2021), predação ou necrofagia (Currie e Jacobsen, 1995; Robinson et al, 2015; Brown et al, 2021; Pereira et al, 2021), brincadeira (Rothschild, 2015), agressão, entre outros (Peterson et al, 2009; Drumheller et al, 2020; Brown et al, 2021).

## 1.2. Traços de *Praedichnia* no Brasil

Traços de *Praedichnia* no Brasil já foram encontrados em depósitos de diferentes idades e em diferentes regiões do país. Para o período Quaternário, por exemplo, foram descritos ossos de mastodonte com traços de mordida coletados próximos à região de Águas de Araxá, em Minas Gerais. Destaca-se uma ulna direita com diversas perfurações circulares e profundas, associadas à ação predatória de Canidae (Dominato et al, 2011). Ainda em Minas Gerais, Vasconcelos et al, (2019) encontraram, em cavernas, diversos registros de traços de dentes de mamíferos, principalmente roedores, que raspam os dentes em diferentes substratos. Araújo-Junior et al, (2017), por sua vez, propõe uma nova icnoespécie de traço de mordida associada ao Quaternário brasileiro e ressaltam a importância do estudo de icnofósseis para o entendimento paleoecológico de comunidades de megamamíferos. Além desses, outros estudos como o de Freitas e Araújo-Júnior (2017) também mencionam traços de mordida em fósseis quaternários, mas sem uma descrição pormenorizada.

Para a Bacia Bauru (Cretáceo Superior), um dos primeiros registros de traços de mordida foi descrito por Avilla et al, (2004). Nesse registro, uma cauda articulada quase completa de um crocodilomorfo notossuquídeo foi encontrada com perfurações circulares, atribuídas a outro crocodilomorfo. Pouco depois, uma nova espécie de titanossauro, denominada *Maxakalisaurus topai* Kellner et al., 2006, foi descrita com traços de mordida (veja Fig. 3 de Kellner et al, 2006). O material foi coletado no município de Prata, Minas Gerais, e os autores mencionam que diversos dentes isolados de Theropoda e Crocodyliformes foram encontrados no mesmo sítio.

Um outro registro descrito para a Bacia Bauru envolve o crânio do holótipo de *Baurusuchus salgadoensis* Carvalho et al. 2005. O crânio apresenta perfurações associadas a traços de mordida assimétricos, circulares ou ovalados e profundos (Vasconcellos e Carvalho, 2010). Os autores cogitam um icnoproductor terópode ou crocodilomorfo e ressaltam a existência de indícios de regeneração nos traços.

Machado et al., 2013 descreveram de *Brasilotitan nemophagus*, os autores mencionam um fragmento de osso laminar, possivelmente o ílio, com traços interpretados como evidências de mordida. No fragmento foram encontradas várias perfurações, algumas mais profundas e outras mais rasas (Veja figura 12 em Machado et al, 2013). Araújo-Júnior e Marinho (2013), no mesmo ano, descreveram alguns traços de mordida encontrados no pós-crânio de um espécime de *Baurusuchus*. Foram encontrados traços de arraste dentário concentrados no púbis, dispostos subparalelamente (Veja figura 4b em Araújo-Júnior e Marinho, 2013).

Em 2018, diversos traços de bioerosão em vertebrados foram encontrados e descritos por Paes-Neto et al, (2018) para a formação Marília. Dos registros encontrados, quatro morfotipos foram associados pelos autores à *Praedichnia*. Por fim, mais recentemente, Pereira et al, (2021) descreveram para a Formação Presidente Prudente, um fragmento de uma epífise do osso de um saurópode com traços mordidas de um crocodiliforme, possivelmente um Itausuchidae. Os autores também acrescentam que os traços foram realizados a partir de um comportamento necrofágico.

Dos traços de mordida já descritos para a Bacia Bauru, um dos registros é proveniente da Formação São José do Rio Preto, da região de Ibirá - SP. Marinho e Iori (2011) descreveram um grande osteodermo de titanossauro com três perfurações profundas, oriundas de uma possível atividade predatória de um grande crocodilo ou dinossauro terópode. Segundo os autores, nas possíveis marcas de mordidas é possível observar as fibras ósseas internas expostas e esmagadas onde os dentes teriam afundado no osteodermo. Baseados nisso, os autores interpretaram que os osteodermos de titanossauros deveriam auxiliar na proteção do animal.

Uma outra evidência de atividade predatória registrada na Bacia Bauru, não representada pela presença de traços de mordida, mas pela preservação direta da interação trófica entre dois Crocodyliformes, foi registrada por Godoy et al. (2014). Os autores descrevem restos de um Sphagesauridae preservados na cavidade abdominal de uma espécie de Baurusuchidae. Apontam a importância de evidências deste tipo, pois muitas vezes, atividades predatórias se restringem apenas a marcas

de mordidas. Seus estudos, também confirmam que Baurusuchidae foram grandes predadores da Bacia Bauru e corroboram a importante relação ecológica entre Baurusuchidae e Sphagesauridae.

## **2. OBJETIVOS**

### **2.1. Objetivo Geral**

- Analisar e descrever traços de mordidas presentes em ossos de dinossauro da Bacia Bauru, encontrados na região de Ibirá - SP, depositados no Laboratório de Paleoecologia e Paleoicnologia (LPP) da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar), São Carlos, SP.

### **2.2. Objetivos específicos**

- Pesquisar a diversidade de traços de predação em ossos fósseis e identificar o grupo produtor;
- Verificar a origem de outros vestígios presentes nos ossos e sua gênese;
- Observar e avaliar os padrões das marcas encontrados nas amostras;
- Averiguar a possível interação ecológica entre os organismos que causaram as impressões;
- Comparar os traços aqui descritos com outros para a identificação e aspectos icnotaxonômicos.

## **3. CONTEXTO GEOLÓGICO**

Durante o Eocretáceo, a crosta terrestre foi submetida a um colossal fendilhamento, associado a um magmatismo basáltico de grandes proporções na história do planeta. Neste evento, rompeu-se o megacontinente Gondwana e iniciou-se a evolução do Oceano Atlântico Sul (Milani et al, 2007). Este processo promoveu mudanças significativas na evolução da Plataforma Sul-Americana, criando novas condições para a sedimentação intracratônica (Fernandes e Coimbra, 1994; 1996). Formou-se assim, uma ampla e rasa bacia interior, de caráter endorreico, por meio do lento movimento descensional do substrato, como resposta à enorme sobrecarga dos derrames basálticos, acumulados sobre aquela porção da Plataforma Sul-Americana (Fernandes, 2004; Fernandes e Ribeiro, 2015). Por apresentar uma evolução geológica e depocentro distintos dos da Bacia do Paraná, Fernandes (1992)

denominou essa sequência essencialmente arenosa, com espessura máxima de cerca de 300 m, de Bacia Bauru.

A Bacia Bauru tem uma área de aproximadamente 370.000 km<sup>2</sup> e, no Brasil, aflora em grande parte do oeste do estado de São Paulo, no noroeste do estado do Paraná, na porção oriental do estado de Mato Grosso do Sul, no Triângulo Mineiro (Estado de Minas Gerais), e no sul do estado de Goiás (Fernandes e Coimbra, 1996; Batezelli et al, 2005). Sobrepõe-se principalmente ao Grupo São Bento, em geral constituído por basaltos da Formação Serra Geral, do qual é separada por discordância (Fernandes e Coimbra, 1996). A sequência suprabasáltica neocretácea é formada pelos grupos Caiuá e Bauru, que apresentam uma transição lateral gradual e interdigitada. O primeiro grupo é composto pelas formações Rio Paraná, Goio Erê e Santo Anastácio e o segundo grupo é formado pelas formações Uberaba, Vale do Rio do Peixe (VRP), Araçatuba, São José do Rio Preto (SJRP), Presidente Prudente (PP) e Marília, e os Analcimitos de Taiúva (rochas vulcânicas alcalinas intercaladas) (Fernandes e Coimbra 1994; Fernandes e Coimbra, 2000; Fernandes e Magalhães-Ribeiro, 2015).

As discussões sobre a litoestratigrafia da unidade são constantes e começaram a partir da década de 1980, quando se começou a estabelecer uma hierarquia e correlação entre as subunidades, bem como foram publicadas as primeiras tentativas de reconstruções paleogeográficas (Batezelli, 2003).

Uma das primeiras tentativas de definir as relações estratigráficas para a bacia, foi proposto por Soares et al, (1980) um ensaio no qual ocorreu a passagem da Formação Bauru, da Bacia do Paraná, para a categoria hierárquica de Grupo Bauru, constituídas de quatro Formações sendo elas: Caiuá, Santo Anastácio, Adamantina e Marília.

Fernandes (1992), em sua dissertação, propôs uma nova categorização para o Grupo Bauru. Neste, a formação Caiuá foi elevada ao nível de Grupo, e propôs se a Bacia Bauru, composta pelos grupos Caiuá - formações Goio Erê e Rio Paraná - e Bauru - formações Santo Anastácio, Adamantina, Uberaba, Marília e Analcimitos de Taiúva. O autor também elucidou as características áridas e semi-áridas do local, evidenciando os sistemas de leques aluviais marginais, fluviais entrelaçados e eólico central. Fernandes (1998), agora em sua tese, levanta um novo arranjo para a porção oriental da Bacia Bauru, analisando as associações de fáceis e as relações existentes entre elas. Assim, mantém a divisão dos dois grupos cronocorrelatos em: Caiuá (formações Rio Paraná, Goio Erê e Santo Anastácio) e Bauru (formações Uberaba,

VRP, Araçatuba, SJRP, PP e Marília, incluindo os Analcimitos Taiúva). Fernandes e Coimbra (2000) apresentaram uma das últimas revisões para a Bacia Bauru que revigoram as análises e classificações por eles já defendidas em trabalhos como (Fernandes e Coimbra, 1996; Fernandes, 1998).

Paula e Silva et al, (2003) também contribuíram para as discussões referentes à Bacia Bauru. Os autores apresentaram suas definições baseando-se em perfis geofísicos coletados no Grupo Bauru, apontaram as formações Caiuá, Santo Anastácio, Adamantina, Marília (Soares et al, 1980) e Araçatuba (Batezelli et al, 1999; 2003), e reconhecidas duas novas unidades, de ocorrência restrita à subsuperfície, denominadas Pirapozinho e Birigui. Mais discussões sobre esse arranjo em (Paula e Silva et al., 2009).

Devido à falta de consenso dos diversos autores em relação à classificação da Bacia Bauru, nesta dissertação optou-se seguir as divisões defendidas por Fernandes (1998) propostas em sua tese e revisada por (Fernandes e Coimbra, 2000) . A seguir serão detalhadas as respectivas subunidades definidas por esse autor para o Grupo Bauru.

### **3.1. Grupo Bauru**

A Bacia Bauru tem sua maior extensão distribuída pelo estado de São Paulo, também está presente no Triângulo Mineiro (MG) e no Norte do Paraná (Fernandes, 2004). Assenta-se sobre basaltos do Grupo São Bento (Formação Serra Geral), do qual é separado por não-conformidade. Apresenta passagem gradual, lateral e recorrente, para o Grupo Caiuá (Fernandes e Coimbra, 1998; 2000).

Se divide em dois grandes grupos. O Grupo Bauru apresenta em sua composição as formações Vale do Rio do Peixe (VRP), Araçatuba, Uberaba, Marília (subdividida nos membros Serra da Galga, Ponte Alta e Echaporã), São José do Rio Preto, Presidente Prudente e os Analcimitos de Taiuva (Figura 1).

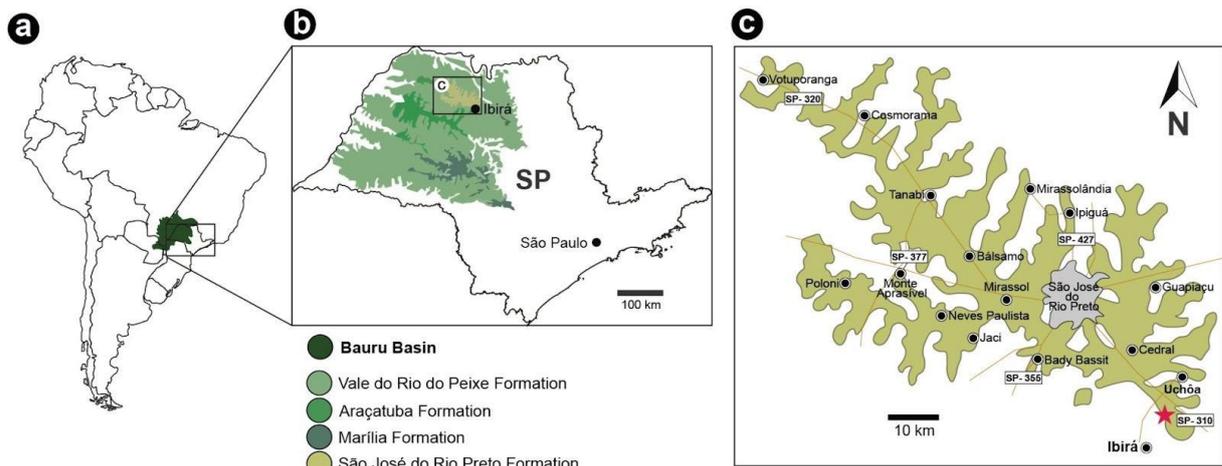


Figura 1. a Localização da Bacia de Bauru, na América do Sul. (b) Detalhe do Estado de São Paulo e das rochas do Grupo Bauru. c Contexto da Formação de São José do Rio Preto. O local onde o fóssil foi encontrado está marcado por uma estrela vermelha. Modificado de Delcourt e Iori (2018).

### 3.1.1. Formação São José do Rio Preto

Verifica-se esta formação nas regiões mais altas do município de São José do Rio Preto - SP, na região norte do rio Tietê e possui espessura máxima preservada de 60m. Nas porções mais basais se encontra associada e sobreposta com a Formação Vale do Rio do Peixe, a partir de contato transicional, este contato é marcado pela presença de diastemas que foram criados pela instalação do sistema fluvial sobre depósitos eólicos antigos (Fernandes, 1998; Fernandes e Coimbra, 2000; Fernandes, 2004).

Soares et al, (1980) discute a formação SJRP, como uma variação mais arenosa da Formação Adamantina. Composta de unidades com estratificação cruzada acanalada a tabular tangencial na base, amalgamadas às vezes com intercalações subordinadas de camadas de arenitos a siltitos com estratificação plano-paralela e estruturas de fluxo aquoso de regime inferior, assim como lamitos argilosos maciços (Fernandes, 2004). Constituída por arenitos finos a muito finos com coloração marrom claro a bege (Fernandes, 1998; Fernandes e Coimbra, 2000).

De acordo com Fernandes (1998), os depósitos da Formação SJRP foram formados essencialmente por arenitos, indicando que houve um transporte de material a partir de um sistema fluvial entrelaçado que estava presente nesta região. O autor ainda completa, que a grande quantidade de fragmentos fósseis e peças desarticuladas encontrados indicam que houve um desenvolvimento de vida animal nessas planícies fluviais. Nas litofácies conglomeráticas é comum ocorrer fragmentos de ossos e outros bioclastos, em que é encontrada parte do registro fóssil da

unidade, formado essencialmente por ossos e carapaças transportados (Fernandes, 2004) (Figura 1). Estimada como sendo de idade Santoniana (Menegazzo et al, 2016). Encontrada na parte superior de interflúvios dos rios do Peixe e Paranapanema, assim como dos rios Aguapeí e do Peixe, podendo também ser encontrada nas imediações dos municípios de Presidente Prudente e Adamantina; apresenta espessura máxima preservada de 50 m (Fernandes, 1998; Fernandes e Coimbra, 2000). Apresenta passagem interdigitada e gradual, essa é marcada pela instalação de sistema fluvial sobre os depósitos eólicos da Formação VRP. Nas bases, pode ocorrer laminação cruzada, constituída pela alternância de areia e argila; Os estratos cruzados podem apresentar estruturação interna de laminação por migração de ondulações - *climbings ripples* (Fernandes, 2004).

### 3.1.2. Assembleia fossilífera da Bacia Bauru

De acordo com Fernandes e Ribeiro (2015) a Bacia Bauru preserva uma diversidade de fósseis e icnofósseis que, ligado às evidências paleoambientais, desvendam alguns aspectos da vida passada. O registro fossilífero da Formação Adamantina (posteriormente subdividida nas formações SJRP, VRP e PP), é muito rico e composto por icnofósseis de vertebrados e invertebrados (Fernandes, 2006a; Vasconcellos e Carvalho, 2010); dentes e ossos de dinossauros (Theropoda e Titanosauria) (e.g. Santucci e Bertini, 2001; Ghilardi e Fernandes, 2011; Geroto e Bertini, 2014; Méndez et al, 2014; Gil e Candeiro, 2014; Tavares et al, 2014; Brum et al, 2016); dentes e ossos de Crocodyliformes, incluindo, muitas vezes, esqueletos quase completos (e.g. Nobre e Carvalho, 2006; Carvalho et al, 2007; Iori et al, 2011; Cotts et al, 2017); além de restos de quelônios, peixes e, supostamente, mamíferos (e.g. Menegazzo et al, 2015; Hermanson et al, 2020; Martinelli et al, 2013; Castro et al, 2018); microfósseis (e.g. Dias-Brito et al, 2001; Aureliano et al, 2021); e outros registros (veja Godoy et al, 2014 e Menegazzo et al, 2015). Na maioria dos casos, esses registros ocorrem nos sedimentos siliciclásticos fluviais (formações Marília, Uberaba e SJRP), lacustres (formações Araçatuba e VRP) e pantanoso (formação Araçatuba e VRP)(Fernandes e Ribeiro, 2015). Os mesmos autores também acrescentam que os registros fossilíferos relativos ao Grupo Caiuá (formações Rio Paraná, Goio Êre, Santo Anastácio) são mais escassos do que aqueles referentes ao Grupo Bauru.

Em seguida, uma listagem com os grupos, espécies e icnoespécies já formalmente já descritas para a Bacia Bauru:

- ICNOFÓSSEIS: Traços de Invertebrados - *Arenicolites isp* Carvalho et al. 2004; *Asthenopodichnium fallax* Francischini et al. 2016; *Camborygma litonomos* Nascimento et al. 2017; *Skolithos isp.* Carvalho et al., 2004 ?*Macanopsis isp.* (Paes-Neto et al. 2018); *Palaeophycus heberti* Saporta, 1872; *Taenidium barretti* Bradshaw, 1981. Câmara de Coleoptera *Croprinisphaera* Carvalho et al., 2009. Vestígios de vertebrados - Coprólitos (Sperança et al., 2017; Fernandes, 1998; Magalhães-Ribeiro et al., 200; Oliveira e Santucci, 2020). Ovos (Magalhães-Ribeiro e Souto, 1999; Magalhães-Ribeiro et al., 2004, 2006). Gastrolitos - Vasconcellos e Carvalho, 2010. Traços de mordida - (e.g. Avilla et al., 2004; de Souza Carvalho et al., 2005; Gomes da Costa Pereira et al., 2021; Ismael et al., 2013; Kellner et al., 2006; Machado et al., 2013; Marinho and Iori, 2011; Paes Neto et al., 2018; Vasconcellos and Carvalho, 2010).
- PEIXES: Lepisosteidae: *Lepisosteus cominato* Santos, 1984; Osteoglossidae indet.; Characiformes indet.; Perciformes indet.; Siluriformes (Gayet e Brito, 1989; Alves et al., 2019); Halecomorphi (Brito et al. 2017); Amiiformes, Amiidae (Martinelli et al., 2013); Vidalamiinae indet.; Dipnoiformes (Toledo e Bertini, 2005; Alves et al., 2013).
- ANFÍBIOS: *Baurubatrachus pricei* Baez & Peri, 1989 e *Uberabatrachus carvalhoi* Báez et al., 2012.
- QUELÔNIOS: Podocnemididae -*Amabilis uchoensis* Hermanson et al, 2020; *Bauruemys elegans* Suarez, 1969; *Cambaremys langertoni* França e Langer, 2005; *Peiropemys mezzalirai* Gaffney et al., 2011; *Pricemys caiera* Gaffney et al., 2011; *Podocnemis harrisi* Pacheco, 1913, *P. brasiliensis* Staesche, 1937 (Arid e Vizotto, 1966) e *Roxochelys wanderleyi* Price, 1953.
- SQUAMATA: *Boipeba tayasuensis* Fachini et al., 2020; *Brasiliguana prudentis* Nava e Martinelli, 2011; *Gueragama sulamericana* Simões et al., 2015 e *Pristiguana brasiliensis* Estes e Price, 1973.

- MAMÍFEROS: *Brasilestes stardusti* Castro et al., 2018 e mamífero indet. (Bertini et al, 1993).
- PTEROSSAUROS: *Caiuajara dobruskii* Manzig et al., 2014; *Keresdrakon wilsoni* Kellner et al., 2019.
- CROCODYLIFORMES: *Eptalofosuchus viridi* Marinho et al., 2022; *Labidiosuchus amicum* Kellner et al., 2011a; *Marillasuchus amarali* Carvalho e Bertini, 1999; *Marillasuchus robustus* Nobre et al., 2007 e *Morrinhosuchus luziae* Iori e Carvalho 2009. Baurusuchidae - *Aphaurosuchus escharafacies* Darlim, Montefeltro e Langer, 2021; *Aplestosuchus sordidus* Godoy et al. 2014; *Baurusuchus pachecoi* Price, 1945; *Baurusuchus salgadoensis* Carvalho et al., 2005; "*Baurusuchus*" *albertoi* Nascimento e Zaher, 2010; *Campinasuchus dinizi* Carvalho et al., 2011; *Gondwanasuchus scabrosus* Marinho et al., 2013; *Pissarrachampsia sera* Godoy et al., 2016; *Stratiotosuchus maxhechti* Campos et al. 2001. Sphagesauridae - *Adamantinasuchus navae* Nobre & Carvalho, 2006; *Armadillosuchus arrudai* Marinho e Carvalho, 2009; *Caipirasuchus montealtensis* Andrade e Bertini, 2008; *Caipirasuchus paulistanus* Iori e Carvalho, 2011; *Caipirasuchus stenognathus* Pol et al., 2014; *Caipirasuchus mineirus* Martinelli et al., 2008; *Caipirasuchus attenboroughi* Ruiz et al, 2021; *Coronelsuchus civali* Pinheiro et al., 2021; *Caryonosuchus pricei* Kellner et al., 2011; *Sphagesaurus huenei* Price, 1950. Peirosauridae - *Uberabasuchus terrificus* Carvalho et al. 2004; *Montealtosuchus arrudacamposi* Carvalho, Vasconcellos e Tavares 2007; *Peirosaurus tormini* Price, 1955. Itasuchidae - *Pepesuchus deiseae* Campos et al., 2011; *Roxochampsia paulistanus* Pinheiro et al., 2018; Trematochampsidae - *Barreirosuchus franciscoi* Iori e Garcia, 2012.
- DINOSSAUROS NÃO-AVIANOS: Abelisauroida - *Berthasaura leopoldinae* Souza et al., 2021; *Kurupi itaata* Iori et al., 2021; *Thanos simonattoi* Delcourt e Iori, 2018 e *Vespersaurus paranaensis* Langer et al., 2019; além de diversos registros de Abelisauroida indet. (e.g. Bertini, 1996; Novas et al., 2008; Ghilardi e Fernandes, 2011; Candeiro, 2012a; Candeiro et al., 2013; Méndez et al., 2014; Tavares et al. 2014; Brum et al., 2016; Brum et al., 2018; Delcourt et al., 2020; Delcourt e Langer, 2022). Megaraptora (Méndez et al.,

2012). Coelurosauria - *Ipupiara lopai* Brum et al., 2021b; Unenlagiidae indet. (Ghilardi e Fernandes, 2011; Candeiro et al., 2012a); Maniraptora indet. (Machado et al., 2008; Ghilardi e Fernandes, 2011; Delcourt e Grillo, 2014). Titanosauria - *Adamantisaurus mezzalirai* Santucci e Bertini, 2006; "*Antarctosaurus*" *brasiliensis* Arid e Vizotto, 1971; *Austroposeidon magnificus* Bandeira et al., 2016; *Arrudatitan maximus* Méndez et al. 2014; *Baurutitan ribeiroi* Salgado e Carvalho, 2008; *Brasilotitan nemophagus* Machado et al., 2013; *Gondwanatitan faustoi* Kellner e Azevedo, 1999; *Maxakalisaurus topai* Kellner et al., 2006; *Trigonosaurus pricei* Campos et al., 2005; além de alguns registros de Titanosauria indet. (e.g. Gil et al., 2020; Salgado e Carvalho, 2008).

- AVES: Enantiornithes (Candeiro et al, 2012b; Wu et al., 2021).
- INVERTEBRADOS: Bivalvia e Gastropoda (Senra e Silva e Silva, 1999); (Fernandes, 1998); moluscos (bivalves e gastrópodes). Ostracodes "*Metacypris*" cf. *polita* Grekoff , 1957; *Paralimnocythere? hasuii* Dias-Brito et al., 2001; *Wolburgia? neocretacea* Bertels, 1972 *Wolburgiopsis* cf. *neocretacea* Bertels, 1972;
- VEGETAL: Charophyta - *Feistiella* sp; *Microchara barbosai* (PETRI) (Dias-Brito et al., 2001). Palinomorfos *Podocarpidites*; *Ephedroid*; *Gnetaceaepollenites*; *Monosulcites*; *Monoporate* (Oliveira e Santucci, 2020).
- FUNGOS: *Pluricellaesporites*; *Quilonia*; *Multicellites* (Oliveira e Santucci, 2020).

### 3.1.3. Assembleia fossilífera de Ibirá (SP)

De acordo com a definição proposta por Fernandes (1998) o município de Ibirá e região (Figura 1 e 2) aflora na formação São José do Rio Preto, uma das subunidades da Bacia Bauru. Essa mesma área, segundo Soares et al. (1980), corresponde a parte da antiga Formação Adamantina. Uma peculiaridade dessa região é a incorporação dos fósseis no solo após o intemperismo das rochas, expondo os fósseis que são carregados por diversos agentes (Marinho e Iori, 2011). A região,



escamas ganóides típicas de Lepisosteiformes, ossos, carapaça e plastrão de quelônios, ossos de anfíbios, ossos e dentes de Crocodyliformes, principalmente peirosaurídeos, abundantes ossos e dentes de dinossauros saurópodes e terópodes e coprólitos (Ghilardi, 2008; Ghilardi e Fernandes, 2011; Iori et al, 2017).

A grande maioria dos registros de terópodes é baseada na ocorrência de dentes isolados, sendo muito comum no registro mesozóico (Ghilardi e Fernandes, 2011). O material encontrado por esses autores, são referentes à Formação Adamantina (Soares et al, 1980), que possuía planícies aluviais com canais fluviais rasos entrelaçados associados a pequenos deltas e a um sistema lacustre secundário, essas condições caracterizam um clima semi-árido sujeitando o local à sazonalidade bem marcada.

Ghilardi e Fernandes (2011) coletaram e descreveram dentes e fragmentos de dentes, todos referentes a Theropoda, mas os autores ainda completam que, qualquer atribuição taxonômica mais acurada a materiais desta natureza ainda deve ser feita com cautela, já que a variação da dentição dentro dos taxa de terópodes ainda é pouco compreendida. Estes materiais foram previamente associados à Abelisauridae, Maniraptora indet., Unenlagiinae e Carcharodontosauridae, mas como a identificação de Carcharodontosauridae, tem sido refutada para a Bacia Bauru (Delcourt e Grillo, 2018; Delcourt et al, 2020), todos os dentes encontrados em Ibirá pertenceriam a Abelisauridae ou Maniraptora.

Um novo registro de Theropoda foi registrado por (Delcourt e Iori, 2018) no município de Ibirá e o denominaram *Thanos simonattoi*. O recente membro da família Abelisauridae, foi descrito a partir de vértebras encontradas na Formação São José do Rio Preto (Fernandes, 2004).

A primeira evidência de Megaraptora do Brasil foi encontrada em Ibirá e descrita por (Méndez et al, 2012). Assim como no trabalho de (Delcourt e Iori, 2018) anteriormente citado, este material foi coletado na Formação São José do Rio Preto (Fernandes, 2004). Esta evidência foi relevada a partir de uma vértebra coletada nessa região, segundo os autores nenhuma sinapomorfia foi identificada, o que sustentaria um novo táxon, sendo classificada como Megaraptora de gênero indeterminado.

Ossos isolados de Abelisauridae foram encontrados na Formação São José do Rio Preto, desta vez descritos por (Méndez et al, 2014). Foram descritos uma fíbula e áxis, em análises a estes materiais os autores revelaram que se tratava de animais de médio porte, também não foram encontrados nenhuma sinapomorfia, não se

referindo a nenhum gênero dentro de Abelisauridae, se mantendo apenas como uma evidência do grupo na região de Ibirá (Méndez et al, 2014). Este registro encontrado permite compreender melhor a extensão dos grupos terópodes que habitavam o Brasil e amplia a distribuição biogeográfica de megaraptorianos, que até agora na América do Sul só eram conhecidos da Argentina (Méndez et al, 2012).

Dentes de Crocodyliformes foram categorizados por Fernandes et al, (2019) em 13 morfotipos. Houve um predomínio de dentes referidos a itassuquídeos, que são formas que apresentavam hábitos semiaquáticos, mas também foram encontrados dentes associados à Sphagesauridae e talvez Baurusuchidae. Dentes multicuspidados de Crocodyliformes foram identificados e descritos por (Montefeltro et al, 2009), incluindo coroas bulbosas com uma suave compressão labio-lingual e duas cúspides acessórias. Os autores mencionam características compartilhadas com os gêneros *Candidodon* Carvalho e Campos, 1988 e *Malawisuchus* Gomani, 1997. Além desse registro, Iori et al, (2011), descreveram a presença de fragmentos de crânios de Itasuchidae, e Ghilardi (2008) menciona a ocorrência de diversos dentes isolados de Crocodyliformes indeterminados.

A família Titanosauridae é a mais representativa, em termos de números de ocorrências e espécies dentre os dinossauros encontrados no Brasil (Gil e Candeiro, 2014), os autores também completam que a maior representatividade do grupo se encontra da região sudeste do país, com destaque para os municípios de Presidente Prudente, Araçatuba, Ibirá, Monte Alto, Colina e Barretos, em São Paulo. Ainda em Titanosauridae, (Marinho e Iori, 2011) encontraram um fóssil com osteodermo preservado no município de Ibirá, datado do Turoniana-Santoniano. Muitos achados ocorrem quando o solo é erodido pela chuva e fósseis são expostos, como aconteceu com o material aqui analisado (Marinho e Iori, 2011). Além dos diferentes morfotipos de dentes isolados descritos por Ghilardi (2008), foram encontrados diversos elementos ósseos axiais e apendiculares (Ghilardi e Fernandes, 2008a; 2008b), alguns dos quais associados à Saltasauridae (Aureliano et al, 2021a; 2021b). Em um desses materiais foram encontradas patologias ósseas e parasitas sanguíneos (Aureliano et al, 2021a). Além disso, Marinho e Iori (2011) descreveram um osteodermo de titanossauro com evidências predatórias provenientes de Ibirá.

#### 4. MATERIAIS E MÉTODOS

O material analisado neste trabalho constitui-se de um fragmento de uma costela de saurópode titanossaurídeo indeterminado, sob o registro LPP-PV-208, depositado no Laboratório de Paleocologia e Paleocnologia (LPP) da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar), São Carlos - SP. O fragmento foi coletado em 2010, no município de Ibirá, no oeste do estado de São Paulo, durante um dos trabalhos de campo sob a coordenação do Prof. Dr. Marcelo Adorna Fernandes. O sítio no qual o material foi coletado está localizado sob as coordenadas 20°58'39.8 "S e 49°14'15.3"O, conhecido como "Irmãos Garcia" (Figura 3).



Figura 3. Coleta de campo realizada pelos Prof. Dr. Marcelo Adorna Fernandes e Aline M. Ghilardi, no sítio irmão Garcia no ano de 2010 nos arredores do município de Ibirá.

Neste trabalho foi utilizada a definição estratigráfica proposta por Fernandes (1998) para se determinar a unidade litoestratigráfica aflorante na região de Ibirá.

O material depositado no LPP foi preparado pelo Prof. Dr. Marcelo Adorna Fernandes e pela Profa. Dra. Aline Marcele Ghilardi. Para a limpeza do fragmento

ósseo estudado foram utilizadas pequenas ponteiras e martelos, além de sondas odontológicas para a remoção mecânica de parte dos sedimentos aderidos. Cianoacrilato foi utilizado como adesivo e estabilizante quando necessário. Incrustações férricas na parte interior da costela não foram removidas para evitar danificar a superfície do espécime.

As medidas dos traços foram obtidas com auxílio de um paquímetro digital Insize CO., LTA 0-150 mm/ 0-6'. Mediu-se o comprimento, a largura máxima e angulação de cada traço, além da distância entre eles, considerando cada evento. Todas as medidas foram feitas três vezes e os valores médios foram utilizados para determinar os resultados finais. Alguns traços são compostos ou interrompidos, assim mediu-se o comprimento das porções separadas e também o comprimento total.

Para fotografar o espécime, utilizou-se uma câmera Canon modelo 6D, com lentes 50 mm 1,4 e 100 mm 2,8. O material foi iluminado com um foco de luz a aproximadamente 45°, proporcionando melhor contraste e visualização dos traços. Isso possibilitou a identificação e análise de suas características. Para as imagens em detalhe dos icnofósseis, o espécime foi fotografado sob a mesma condição de iluminação, com auxílio de um estereomicroscópio *Olympus SZ40*, com aumento de 40x. Isso permitiu identificar características não observadas a olho nu.

Para o imageamento, foram usados os programas de software *CorelDRAW* e *Photoshop*. Para a confecção da rede trófica, as silhuetas vetorizadas de cada animal foram retiradas do website *PhyloPic* e trabalhadas no software *Inkscape*.

Foi adotada a terminologia proposta por Seilacher (1953), na qual o termo "traço" é utilizado para se referir a modificações derivadas de atividades biológicas, em oposição ao termo "marca". Além disso, utilizamos as icnotaxobases de Pirrone et al, (2014) e a classificação de traços de mordidas propostos por Hone e Watabe (2010), onde:

- Perfurações ("*Punctures*") - mordidas profundas que penetram no córtex do osso. Em alguns casos, as perfurações podem coincidir fortemente com a morfologia dos dentes. São traços profundos, nos quais os dentes penetram no córtex do osso;

- Mordida e arraste ("*Bite and Drag*") - Os dentes são afundados na superfície do osso, em seguida, o dente é puxado se arrastando pela superfície óssea e penetrando em sua porção cortical;

- Arraste ("*Drag*") - Os dentes tocam apenas a superfície do osso e são puxados de tal forma que apenas marcas leves são feitas. A superfície do córtex não é rompida.

Para classificar a curvatura dos traços, utilizamos a proposta de D'Amore e Blumenshine (2009), e, finalmente, para a icnotaxonomia, consideramos a recente revisão para traços de bioerosão publicada por Wisshak et al, (2019).

## **5. RESULTADOS**

### **5.1. Descrição do espécime**

A amostra LPP-PV-208 (Figura 3) trata-se de um fragmento meso-distal de uma costela dorsal proximal de um saurópode. Tem um comprimento de aproximadamente 18 cm e uma largura máxima de 8,5 cm. Sustenta-se esta identificação devido ao tamanho do espécime e sua seção transversal distal oval e proximal em forma de D (ver Waskow e Sander 2004) (Figura 3a, b). Além disso, costelas em forma de prancha, como esta, são típicas de Titanosauriformes (Wilson 2002). Além disso, o padrão de distribuição do clado na Bacia Bauru evidencia essa associação (ver Machado et al. 2013; Bandeira et al. 2016). Além disso, entre os saurópodes, apenas os titanossauros sobreviveram até o final do Cretáceo Superior (Upchurch et al. 2004).

Na superfície externa do espécime (Figura 3c), foi possível identificar 9 traços produzidos por dentes. Estes pertenceriam a seis ou sete eventos independentes de mordida. Na porção interna do material (Figura 3d), ainda há sedimentos aderidos em cerca de 2/3 da superfície óssea. O sedimento não foi removido com o intuito de preservar a integridade do fragmento, mas na região interna exposta não foram encontrados traços ou marcas reconhecíveis.

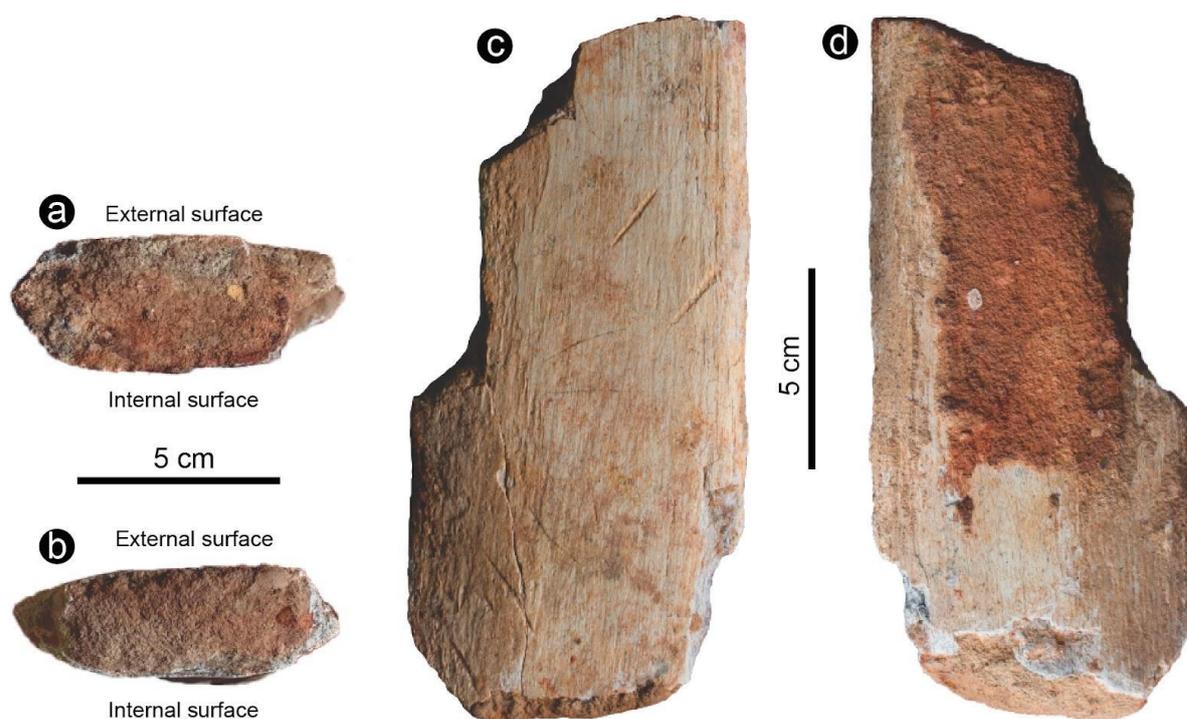


Figura 4. Espécime LPP-PV-208. (a) Vista proximal. (b) Vista distal. (c) Superfície externa. (d) Superfície interna.

## 5.2. Descrição dos traços

Na parte proximal da superfície externa do espécime, foram identificados três traços de mordida (traços 1, 2 e 3), todos posicionados diagonalmente (entre  $50^{\circ}$  e  $85^{\circ}$ ) ao eixo longitudinal da costela. As medidas dos respectivos traços estão disponíveis na Tabela 1.

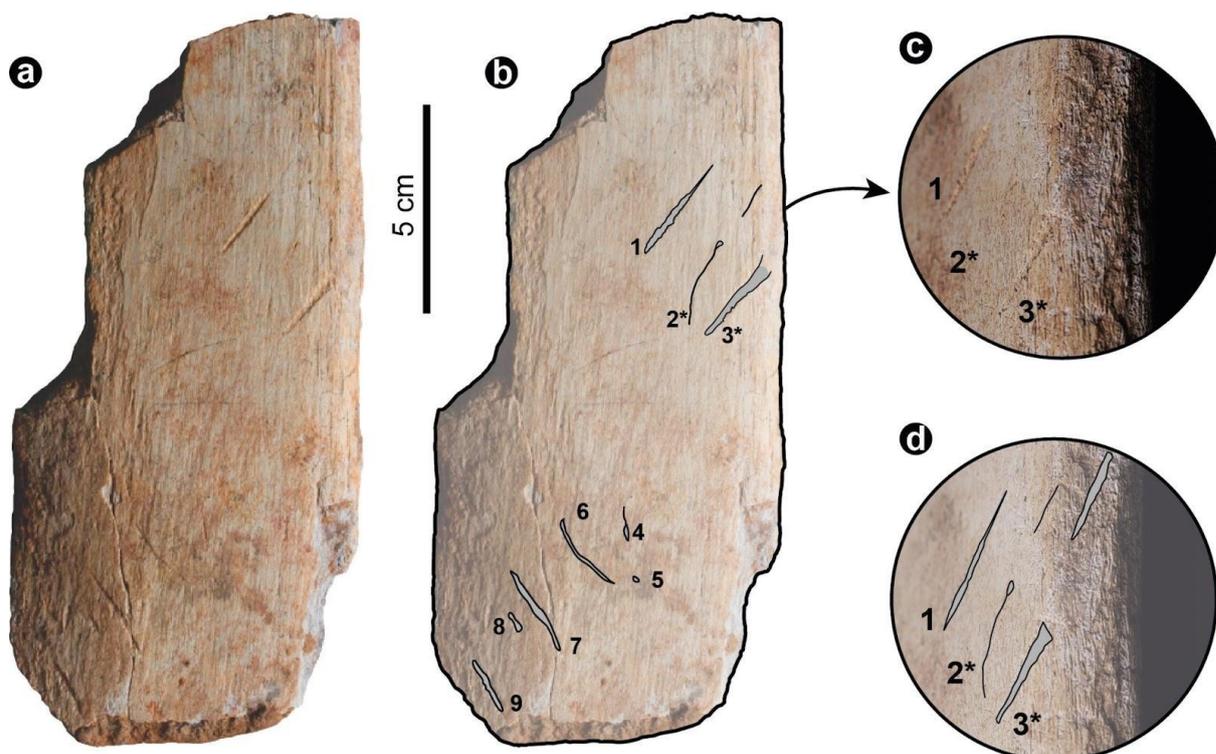


Figura 5. Traços de mordida identificados no espécime LPP-PV-208. (a). Visão geral da superfície externa do LPP-PV-208. (b). Destaque dos traços de mordida identificados. (c). Detalhe mostrando a continuidade do traço 3 no lado lateral do espécime. (d). Desenho de linha de traços observados em c. Os traços indicados com "\*" são compostos.

### Traço 1

Ranhura rasa, reta, característica de um traço de arraste. As extremidades são afuniladas, em forma de V. Este traço possui 19,66 mm de comprimento e 1,75 mm de largura máxima (Tabela 1). Ele está posicionado a  $55^\circ$  do eixo longitudinal da amostra e possui uma morfologia serrilhada das bordas, associada à ruptura de fibras ósseas superficiais durante o arraste dos dentes. Também é possível observar um relevo positivo em uma das bordas, característico da deformação plástica das fibras ósseas pela pressão do dente contra a superfície óssea durante o contato. (Figura 5a,d,e)

### Traço 2

Este traço constitui-se de uma ranhura curva, também oriunda de arraste dentário. O traço é dividido em duas partes, evidenciando uma interrupção no contato dentário com a superfície óssea durante sua produção (Figura 4b,c,d). Apresenta formato sigmóide e é muito superficial, consistindo apenas de uma fina linha na superfície óssea. Seu ângulo em relação ao eixo longitudinal do espécime varia de  $60^\circ$  a  $85^\circ$ , com uma curvatura entre  $45^\circ$  e  $90^\circ$  (Figura 5a,e). A parte mais longa do traço mede 20,18 mm de comprimento e apresenta profundidade e largura variáveis,

enquanto a parte mais curta do traço, localizada perto da borda da costela, mede 7,59 mm de comprimento. O comprimento total do traço (incluindo sua interrupção) é de 39,96 mm (Tabela 1).

### **Traço 3**

Trata-se de um traço composto, dividido em duas partes (Figura 4b,c,d). Constitui-se de uma ranhura rasa e retilínea, com extremidades afuniladas (em forma de V). A porção mais longa do traço está na superfície externa da costela e estende-se até a porção lateral da mesma. Na borda da costela está localizada a parte mais curta do traço (Figura 5a,b,e,f). O comprimento total da ranhura é de 49,70 mm e o traço está posicionado a 55° em relação ao eixo longitudinal do espécime. Ele apresenta uma profundidade semelhante a do traço 1 e também tem bordas serrilhadas. Sua largura máxima é de aproximadamente 1,95 mm (Tabela 1).

Podemos notar que os traços 1 e 3 são retos, paralelos entre si, possuem bordas serrilhadas e profundidades semelhantes. O traço 2, por outro lado, está em um ângulo diferente e exibe uma curvatura sigmoidal, denotando que a cabeça do icnoprodutor realizou um movimento lateral durante sua formação. Assim, interpretamos que os traços 1 e 3 foram produzidos durante o mesmo evento de mordida, enquanto o traço 2 teria sido gerado em um evento diferente. De acordo com a forma como as fibras ósseas foram rompidas e deformadas nos traços 1 e 3. Também seria possível afirmar que esses vestígios foram produzidos a partir da porção proximal da costela, em direção a região distal da mesma.

Na porção distal da superfície externa do espécime LPP-PV-208 (Figura 4b, e 5c) foram identificados seis vestígios adicionais de mordida (traços 4, 5, 6, 7, 8 e 9), todos posicionados diagonalmente ao eixo mais longo do espécime, entre 40° e 80°.

### **Traço 4**

Pequena ranhura de arraste linear, rasa, com extremidades afuniladas em forma de V (Figura 4b). Seu comprimento é de 8,35 mm e sua largura máxima é de 1,10 mm. Uma de suas bordas é lisa e a outra tem evidência de raspagem da carena serrilhada do dente, estendendo-se por aproximadamente 1,10 mm, em um ângulo de 40° a partir do eixo principal do traço. (Figura 5c,g) (Tabela 1).

**Traço 5**

Traço de arraste linear, raso e muito curto, com cerca de 2,42 mm de comprimento e 1,04 mm de largura máxima (Tabela 1), com extremidades em forma de V. Este traço está posicionado a 55° em relação ao eixo longitudinal do espécime e tem bordas lisas (Figura 4 b e Figura 5c,h).

**Traço 6**

Traço de arraste curvo, com 20,16 mm de comprimento e 0,67 mm de largura máxima (Tabela 1), com extremidades afuniladas em forma de V. Seu eixo varia entre 40 e 80° em relação ao eixo longitudinal do espécime. A curvatura do traço está entre 45 e 90°. Suas bordas são principalmente lisas, mas serrilhas suaves podem ser observadas em sua parte distal (Figura 5c,i).

**Traço 7**

Ranhura de arraste linear, praticamente reta, com bordas lisas. Possuem comprimento de 23,10 mm e uma largura máxima de 1,42 mm, com o eixo principal a aproximadamente 55° do eixo longitudinal da amostra e extremidades em forma de V (Figura 4b). Este traço é mais profundo, quando comparado com os traços 4, 5, 6 e 8 (Figura 5c,j).

**Traço 8**

Traço de arraste muito curto, com extremidades afuniladas em formato de V (Figura 4 b). Apresenta um comprimento de 4,64 mm e largura máxima de 1,10 mm, com bordas levemente serrilhadas (Tabela 1). Também é possível observar que uma das bordas está em relevo positivo, denotando a deformação plástica das fibras ósseas superficiais, devido à pressão do dente na superfície óssea (Figura 5c,j,k).

**Traço 9**

Traço de arraste linear, com 15,27 mm de comprimento, largura máxima de 1,45 mm e extremidades afiladas em formato de V. Seu eixo principal está a aproximadamente 55° do eixo longitudinal do espécime (Tabela 1). Este traço é praticamente reto e apresenta bordas levemente serrilhadas. Também pode-se notar que a profundidade do traço 9 é muito semelhante a do traço 7 (Figura 5c,l).

Como os traços 7 e 9 são muito semelhantes na sua morfologia e têm ângulos coincidentes, é possível considerar que foram produzidos durante o mesmo evento de

mordida. Os traços 4 e 5, por sua vez, teriam sido produzidos em eventos independentes e os traços 6 e 8 não nos permitem interpretar se eles pertencem ao mesmo evento de mordida ou a eventos independentes. Assim, este conjunto de seis traços, localizados na porção mais distal do espécime, teria sido gerado entre 4 e 5 eventos de mordidas distintos (Figura 5c).

Tabela 1. Comprimento total (CT), largura máxima (LM), ângulo e morfologia dos traços identificados na amostra LPP-PV-208. Os traços indicados com "\*" são compostos.

Traços	1	2*	3*	4	5	6	7	8	9
CT (mm)	19,66	39,96	49,70	8,35	2,42	20,16	23,10	4,64	15,27
LM (mm)	1,75	-	1,95	1,10	1,04	0,67	1,42	1,10	1,45
Ângulo	50°	50°	60° a 85°	80°		40° a 80°	55°	60°	55°
Bordas	Serrilhada	Lisa	Serrilhada	Lisa	Lisa	Lisa	Lisa	Suavemente serrilhada	Suavemente serrilhada

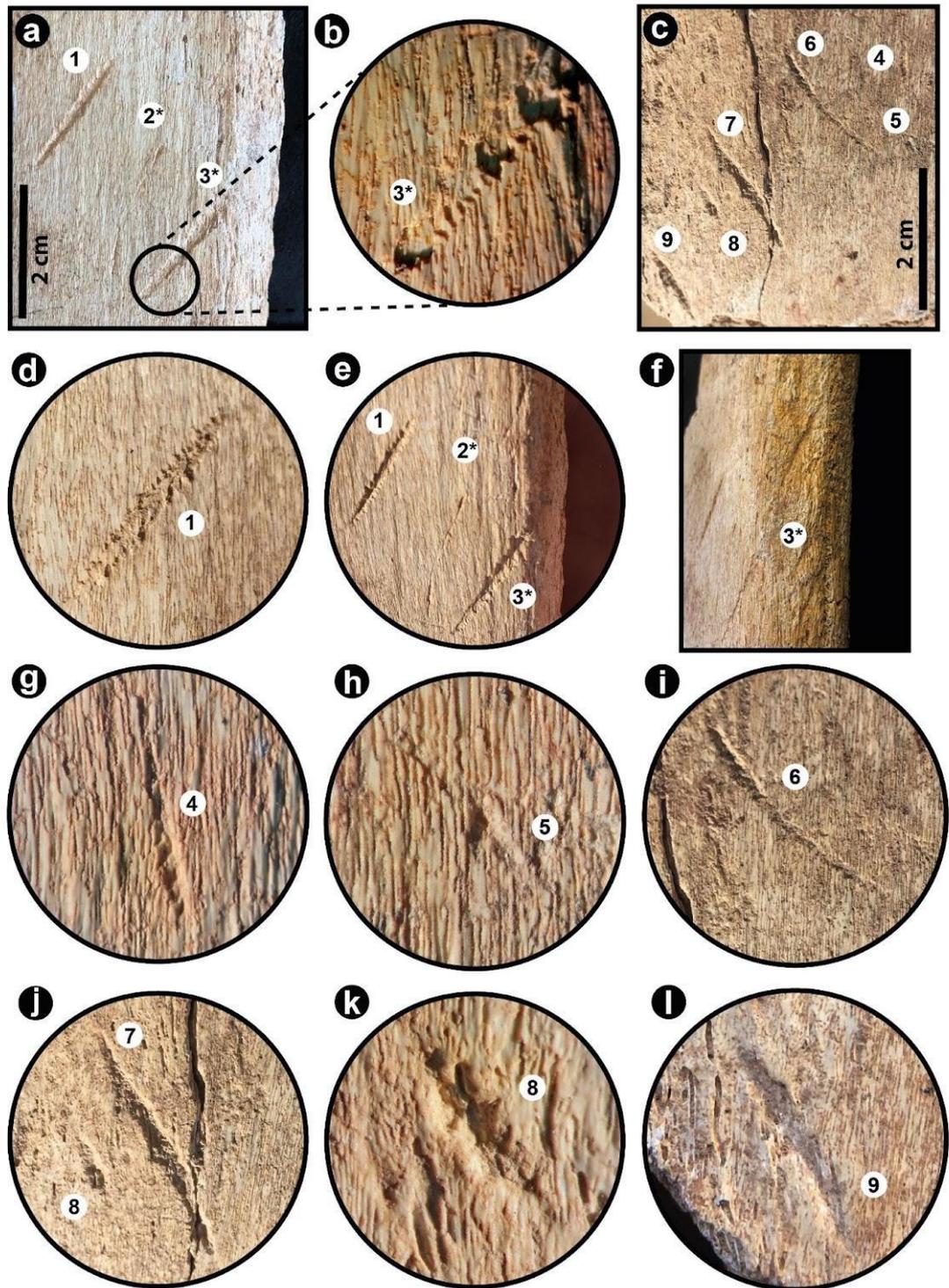


Figura 6. Representação dos 9 traços encontrados no espécime LPP-PV-208. (a). Extremidade proximal da amostra, destacando os traços 1, 2 e 3. (b). Destaque da porção localizada da superfície óssea do traço 3. (c) Extremidade distal da amostra, destacando os traços de 4 a 9. (d) Traço 1. (e). Traços 1, 2 e 3. (f). Toda extensão do traço 3, distribuído na porção superior e externa da amostra. (g). Traço 4. (h). Traço 5. (i). Traço 6. (j). Traço 7. (k). Traço 8. (l). Traço 9. Os traços indicados com "\*" são compostos.

### 5.3. Distância entre os traços

Baseando-se na morfologia dos traços, considerou-se que os traços 1 e 3 e 7 e 9 foram produzidos, cada conjunto, em um único evento de mordida. A distância entre os traços interpretados como produzidos em conjunto está na Tabela 2.

Tabela 2. Distância entre as mordidas realizadas na mesma mordida.

Traços	1-3	7-9
Distância (mm)	22,99	19,59

## 6. DISCUSSÃO

### 6.1. Comparações icnotaxonômicas

A última revisão icnotaxonômica de traços de bioerosão, sugerida por Wisshak et al., (2019) propõem a divisão em 14 icnofamílias, sendo elas: Gastrochaenolitidae, Talpinidae, Entobiaidae, Planobulidae, Ichnoreticulinae, Saccomorphidae, Centrarchidae, Renichnidae, Podichnidae, Gnathichnidae, Circolitidae, Oichnidae, Belichnidae e Machichnidae.

Baseando-se no traço 4 encontrado no material LPP-PV-208, foi considerado que se trata de um espaçamento regular entre as serrilhas que deixaram esses traços, assim como foi apontado por D'Amore e Blumenschine (2012). Wisshak et al, (2019) considera às icnofamílias Oichnidae, Belichnidae e Machichnidae que possuem sua categoria etológica como Praedichnia. Oichnidae compreende traços penetrações circulares, simples ou em conjunto, bem definidas em substratos rígidos, porém essas características não são compatíveis com as que encontramos em nosso fragmento. Balichnidae, também, é caracterizada por perfurações circulares recorrentes em conchas e outros materiais esqueléticos. Comparando a descrição destas icnofamílias com os traços encontrados no material LPP-PV-208. Assim, excluiu-se a hipótese do traço 4 pertencer às icnofamílias Oichnidae e Belichnidae.

Os traços encontrados pertencem a icnofamília Machichnidae, que é diagnosticada por “perfurações ou ranhuras, ambas de contorno um tanto irregular, muitas vezes em conjuntos, em ossos”, (Wisshak et al, 2019; Pereira et al, 2021). Esta icnofamília está associada à categoria etológica Praedichnia (ou seja, traços de

predação ou necrofagia; Ekdale 1985), subcategoria Mordichnia (traços de mordida em ossos; Müller, 1962), que inclui os icogêneros *Knethichnus* Jacobsen e Bromley 2009, *Linichnus* Jacobsen e Bromley 2009, *Machichnus* Mikuláš Kadlecová, Fejfar e Dvorák 2006, *Mandaodonites* Cruickshank 1986, e *Nihilichnus* Mikuláš, Kadlecová, Fejfar e Dvorák 2006. Além destes, outros icogêneros associados a traços de mordida também foram descritos, como "*Heterodontichnites*" (Rinehart et al, 2006) e "*Brutalichnus*" (Mikuláš et al, 2006), no entanto, o primeiro foi considerado um sinônimo júnior de *Mandaodonites* e o último *nomen nudum* (Wisshak et al, 2019).

O icogênero *Nihilichnus* é caracterizado por "pontuações circulares, triangulares ou ovóides, ocorrendo solitário ou em grupos, que podem mostrar padrões recorrentes". *Nihilichnus* caracteriza muito bem os traços figurados e/ou descritos por Avilla et al, (2004), Kellner et al, (2006), Vasconcellos e Carvalho (2010), Marinho e Iori (2011), Machado et al, (2013), Pereira et al, (2021) e até Paes-Neto et al., (2018), mas não os traços aqui apresentados.

*Machichnus*, por sua vez, representa "sulcos paralelos ou subparalelos em substratos rígidos, muito característicos do hábito de roer. A superfície do sulco é lisa ou longitudinalmente estriada. As ranhuras são orientadas perpendiculares à borda do substrato". O padrão de ranhuras paralelas observado por Mikuláš et al, 2006 em *M. regulares* e *M. multilineatus* estão associadas ao movimento de raspagem do substrato. Embora os traços descritos aqui consistam de ranhuras lineares, eles não são seriais em seção transversal. Da mesma forma, eles também diferem dos sulcos recentemente descritos por Brown et al, (2021). Assim, é descartado a ideia de que os traços aqui descritos pertencem a este icogênero.

O icogênero *Linichnus* é determinado por "um único sulco alongado, raso, de origem biogênica, em material esquelético, em forma de U ou V na seção transversal, geralmente afetando a superfície do osso, podendo haver a morfologia da serrilha na borda do traço". Os traços descritos aqui compartilham as mesmas características de *Linichnus* Jacobsen e Bromley 2009, incluindo *Linichnus serratus* Jacobsen e Bromley 2009 e *Linichnus bromleyi* Muñiz, Belausteguic, Toscano, Ramirez-Cruzado e Vintaned 2020, e, portanto, podem ser classificados como tal. O diagnóstico de *L. serratus* é "sulco alongado único de origem biogênica em material esquelético (por exemplo, ossos, dentes)". Os traços 1 e 3 se encaixam bem nesta descrição. Os outros traços, no entanto, não. Jacobsen e Bromley (2009) já observaram que poderia haver uma variação dentro de *Linichnus*, mas apenas recentemente Muñiz et al., (2020) formalizaram a descrição de uma segunda

icnoespécie: *L. bromleyi*. O diagnóstico de *L. bromleyi* é "Linichnus com uma borda não serrilhada", o que descreve bem os traços 2 e 4-9.

Por fim, o ichnogênero *Knethichnus parallelum* Jacobsen e Bromley 2009, cujo diagnóstico consiste em "estruturas de raspagem nas quais os traços de serrilhas de dentes se estendem como sulcos paralelos que levam, em alguns casos, distante da ranhura inicial". Embora sutil, é possível perceber um pequeno arraste de carina serrilhada na margem esquerda do traço 4. Esse padrão também foi encontrado por D'Amore e Blumenshine (2012) em traços de predação realizados por dragão-de-komodo e por McLain et al, (2018), por exemplo, em uma interpretação de canibalismo entre tiranossauros. As ranhuras paralelas encontradas no traço 4 seriam oriundas de raspagem de um dente serrilhado na superfície óssea, se estendendo por 0,19 mm a partir da ranhura inicial. Assim, *Knethichnus parallelum* seria uma icnoespécie adicional observada no traço 4 (Figura 5g).

Em comparação com os traços de mordida já descritos para a Bacia de Bauru, os traços aqui apresentados compartilham algumas semelhanças com os de Araújo-Júnior e Marinho (2013), que também são traços do tipo arraste, provavelmente equivalentes a *Linichnus*. Como os autores não descrevem detalhes da morfologia das ranhuras, não é possível saber ao certo se eles têm uma borda serrilhada ou não. A partir da imagem (fig. 4 de Araújo-Júnior e Marinho 2013) só é possível reconhecer que eles não têm extremidades afiladas (em forma de V), o que é diferente do que observamos aqui.

## 6.2. Identificação do icnoprodutor

Os traços encontrados no material LPP-PV-208 são relativamente estreitos (especialmente traço 2), têm extremidades afiladas (em forma de V) e arranjo fusiforme, baseando-se nisso foi possível associar os traços a um icnoprodutor de dentes muito pontiagudos e/ou com um elevado grau de compressão lábio-lingual. Além disso, o traço de raspagem da carena observado no traço 4 indica que ele tinha dentes com carena serrilhada. O produtor dos traços teria, portanto, uma dentição zifodonte. A dentição zifodonte é caracterizada por longas fileiras de dentes relativamente uniformes, com curvatura distal, achatamento lábio-lingual e serrilhas presentes ou ausentes (Benton 2004; D'Amore e Blumenshine 2009).

Na Bacia de Bauru, há dois grupos de predadores e potenciais icnoprodutores que poderiam ter produzido os traços observados no material aqui descrito: dinossauros Theropoda, incluindo Abelisauridae, Megaraptora e Coelurosauria; e

Crocodyliformes, incluindo grandes *Notosuchia* e *Itasuchidae*. Cada um desses grupos possui características dentárias específicas que afetam a morfologia dos traços deixados no osso (Jacobsen e Bromley, 2009), além de apresentarem ocorrências estratigráficas diferentes, permitindo a determinação do provável responsável pelos traços aqui encontrados e descritos.

De acordo com Bandeira et al, (2018), *Baurusuchidae* (*Notosuchia*) é o segundo clado de Tetrapoda melhor representado na Bacia de Bauru, com várias espécies já encontradas. Todos os membros desse grupo compartilham um crânio alto e robusto, com dentição heterodonte, carena serrilhada e redução no número de dentes (Carvalho et al, 2005). Até o momento, porém, não foram descritos registros conclusivos de *Baurusuchidae* na Formação SJRP. Além disso, registros de mordidas possivelmente atribuídos a *Baurusuchidae* já foram descritos por Avilla et al. (2004) e Vasconcellos e Carvalho (2010), e estes têm um padrão distinto do que é observado aqui.

O único registro de *Notosuchia* da Formação SJRP inclui pequenas formas onívoras, algumas com dentes multicuspidados, relacionados a *Sphagesauridae*, *Candidodon* e *Malawisuchus* (Montefeltro et al, 2009; Fernandes et al, (2019). É possível descartá-los como icnoprodutores pelo seu tamanho e também pelas características peculiares de seus dentes.

Embora não haja registros de *Baurusuchidae* e outros grandes *Notosuchia* na Formação SJRP, há evidências abundantes de outros *Crocodyliformes* faunívoros, como o *Itasuchidae*. Estes incluem formas semiaquáticas, representadas localmente pelos gêneros *Roxochampsa* e *Pepesuchus*. A dentição de *Itasuchidae* mostra alguma compressão lábio-lingual, mas muito primária. Os dentes de *Roxochampsa* têm pontas obtusas (Pinheiro et al, 2018), que podem excluí-los como potenciais icnoprodutores dos vestígios. *Pepesuchus*, por outro lado, tem dentes relativamente pontiagudos, mas como *Roxochampsa* tem uma 'oclusão crocodiloide' (Pinheiro et al, 2018), o que dificultaria a produção dos traços encontrados em LPP-PV-208. Desta forma, também são excluídos como potenciais icnoprodutores. Além disso, Pereira et al, (2021) descrevem traços de mordida atribuídos à *Itasuchidae*, incluindo perfurações e possíveis vestígios de arraste, que são diferentes dos descritos aqui.

Traços de alimentação de *Crocodyliformes* geralmente incluem marcas de perfuração circulares ou ovoides, rasas ou profundas, associadas ou não com ranhuras. Isso está intimamente ligado ao comportamento alimentar diferenciado do grupo, especialmente, sua forma de manipular alimentos (Njau e Blumenshine, 2006;

Noto et al, 2012; Boyd et al, 2013; Pujos e Salas-Gismondi 2020). Com base nisso, elimina-se a hipótese de que os vestígios encontrados em LPP-PV-208 teriam sido produzidos por Crocodyliformes da Bacia Bauru. Mesmo Baurusuchidae, que possui uma dentição muito parecida com a dos terópodes teria um comportamento de mordida distinto, deixando traços diferentes dos aqui descritos.

O segundo grupo de possíveis icnoprodutores são os dinossauros Theropoda. Dentes isolados de dinossauros Theropoda são muito comuns no registro fossilífero da Formação SJRP e a variedade de morfotipos indica a presença de diferentes grupos desses organismos (Ghilardi e Fernandes 2011; Delcourt et al, 2020).

Na região de Ibirá, já foram encontrados restos ósseos de possíveis Megaraptora e Abelisauridae (Méndez et al, 2012; Delcourt e Iori 2018), bem como dentes atribuídos a Maniraptora indet. e Unenlagiinae (Ghilardi e Fernandes 2011). Os dentes de Unenlagiinae descritos até agora não possuem carena serrilhada, o que por si só os excluiria como potenciais icnoprodutores das mordidas por conta do arraste de carena serrilhada observado no traço 4. Além disso, o tamanho dos dentes atribuídos a eles não é compatível com os traços observados em LPP-PV-208. Os dentes de Maniraptora indet. também são muito pequenos, o que torna os Abelisauridae e Megaraptora os mais prováveis autores dos traços. A espécie de Abelisauridae conhecida da região de Ibirá, *Thanos simonattoi*, era uma Abelisauridae de médio porte, com cerca de 5,5 m de comprimento, enquanto a possível Megaraptora coletada na mesma região possui tamanho ligeiramente maior (Méndez et al, 2012; Delcourt e Iori 2018).

Abelisauridae, segundo Bandeira et al, (2018), é o terceiro grupo de vertebrados mais representativo da Bacia de Bauru. Abelisauridae inclui formas robustas, médias a grandes, com crânios relativamente curtos e membros dianteiros reduzidos (Delcourt, 2017, 2018). Possuem dentes estreitos de compressão labial-lingual variável e seção transversal oval, com carena mesial e distal bem desenvolvida (Delcourt et al, 2020). Megaraptora, por outro lado, tem uma representatividade consideravelmente menor na Bacia de Bauru, e sua identificação ainda é questionada por alguns autores (Motta et al, 2016; Porfiri et al, 2018; Delcourt e Iori 2018). Os únicos registros seriam uma vértebra caudal encontrada na Formação SJRP e outra da Formação Uberaba, identificadas como Megaraptora principalmente devido à sua pneumaticidade (Méndez et al, 2012; Martinelli et al, 2013). Megaraptora inclui dinossauros Theropoda de médio a grande porte, com membros dianteiros proporcionalmente grandes e robustos, garras alongadas e um focinho alongado e

estreito (Porfiri et al, 2007; Porfiri et al, 2014). Seus dentes são distinguidos dos Abelisauridae por serem fortemente curvados distalmente (Hendrickx et al, 2020).

Alguns traços de mordida já descritos na literatura, associados a Theropoda, têm muitas semelhanças com os encontrados no LPP-PV-208, o que ajuda a reforçar a identificação de que um dinossauro Theropoda seria o produtor das mordidas aqui encontradas. Em um úmero direito quase completo, encontrado e descrito por Robinson et al, (2015), foram registradas nove marcas de mordidas distribuídas subparalelamente, causadas por arraste dentário de um grande Theropoda. Os autores também afirmam que pode ter ocorrido pelo menos três eventos de mordidas durante a alimentação. Além disso, Jacobsen (1998) também contribuiu para as descrições da interação entre predador/presa. O autor encontrou no osso de um Ceratopsidae mordidas dispostas do mesmo modo, porém este registro apresenta traços mais profundos que se relacionam com Theropoda de grande porte. Em comparação com nossos registros, os traços são mais superficiais causados por um animal de menor porte, mas o subparalelismo é mantido representado pelo mesmo grupo de predadores.

O tamanho e a forma dos traços de mordida, em combinação com a observação de traços produzidos por animais atuais podem auxiliar a identificar a afinidade do produtor de traços fósseis (Mikuláš et al, 2006).

*Varanus komodoensis* (dragão de komodo) é um grupo que conserva a zifodontia em sua dentição (D'Amore e Blumensehine, 2009, 2012). Assim, se verificara uma condição análoga à encontrada em dinossauros Theropoda. Baseado nisso, os autores acreditam que ambos podem possuir algumas práticas alimentares similares, que resultam em agrupamentos subparalelos.

A distinção entre Abelisauridae e Megaraptora, por outro lado, é mais difícil, já que traços de mordidas produzidos conclusivamente por Megaraptora ainda não foram descritos. No entanto, seria de esperar que, uma vez que eles possuem dentes mais curvados, Megaraptora deixaria mais traços da carena mesial. Como este não é o caso no material aqui descrito, é mais plausível que o icnoproductor tenha sido um Abelisauridae. Além disso, os traços de LPP-PV-208 compartilham muitas semelhanças com as descritas por Rogers et al, (2003), o que reforçaria um icnoproductor com afinidades à Abelisauridae.

### 6.3. Observações sobre o distanciamento dentário

A distância entre os dentes pode ajudar a indicar o tamanho do icnoprodutor e também dar mais pistas sobre sua possível afinidade filogenética (Rogers et al, 2003; Brown et al, 2021). No entanto, o espaçamento entre os dentes pode variar de diversas maneiras: de acordo com o táxon representado, com o grau de desgaste nas coroas dentárias, que afetam o tamanho dos dentes, com pequenas mudanças na angulação da cabeça do icnoprodutor, que poderiam alterar o espaçamento entre os traços individuais, e por isso é necessária cautela (Hone e Chure 2018). No caso aqui relatado, não há material craniano de Theropoda descrito para a Formação SJRP que permita a comparação direta do distanciamento interdentário. Os únicos materiais cranianos de Theropoda descritos para a Bacia de Bauru são o fragmento de maxila de Abelisauridae da Formação PP (Azevedo et al, 2013; Delcourt e Grillo 2018) e a maxila e dentário parciais de Unenlagiinae da Formação Marília (Brum et al, 2021a). A maxila de Abelisauridae tem uma coroa completamente preservada e 5 alvéolos. Pelas proporções, o espécime representa uma forma de Abelisauridae maior que *Skorpiovenator* e *Majungasaurus*. A distância interdentária do espécime seria entre 2 e 3 cm, o que equivale ao encontrado aqui. Por outro lado, o material de Unenlagiinae descrito por Brum et al, (2021a) tem uma distância interdentária de cerca de 1 cm, e os dentes carecem de serrilhas, sendo de uma forma interpretada como piscívora.

Como mencionado, é problemático tentar identificar a afinidade filogenética do icnoprodutor por meio da distância entre os traços. Por exemplo, é difícil identificar com exatidão quais dentes do predador que gerou os traços entraram em contato com a superfície óssea. Hone e Chure (2018) observam que traços de alimentação de Theropoda geralmente podem ser atribuídos aos dentes pré-maxilares, pois estes fornecem maior controle do alimento durante a alimentação. No entanto, a alta distância interdentária encontrada nos traços de mordida de LPP-PV-208 pode indicar que foram produzidos por dentes maxilares, já que a distância entre estes é geralmente maior (Smith, 2007). É provável que dentes maxilares, com menor grau de curvatura, foram os responsáveis pelos registros encontrados em LPP-PV-208, pois ao se tratar de um comportamento necrofágico o animal predador não necessitaria de um grande esforço para a alimentação.

Como já mencionado, pequenas mudanças na angulação da cabeça durante a mordida podem modificar o distanciamento dos traços. O distanciamento entre os traços 1 e 3 e os traços 7 e 9, podem ser um reflexo dessa condição. Irregularidades na linha dentária poderiam ocorrer à medida que os terópodes perdessem alguns

dentes e/ou novos dentes estivessem crescendo. Por essa razão, não se pode descartar que as características aqui descritas foram produzidas por dentes pré-maxilares, nem fazer uma inferência filogenética e/ou de tamanho segura do icnoprodutor baseada apenas nisso.

#### **6.4. Comportamento do icnoprodutor**

Foi possível determinar que pelo menos seis ou sete eventos diferentes de mordidas deixaram vestígios em LPP-PV-208 (Figura 3). Não é possível, no entanto, determinar a ordem em que ocorreram, mas provavelmente foram gerados pelo mesmo icnoprodutor, uma vez que compartilham características semelhantes, como comprimento, profundidade, curvatura, distância e/ou, preservação das carenas serrilhadas, o que permite a sua associação.

Pelo menos dois dos traços descritos (2 e 3) evidenciam uma interrupção no contato do dente com a superfície óssea durante sua formação. No caso do traço 2, isso pode refletir 1) uma mudança na pressão da mordida ao longo do arrasto do dente na superfície óssea, 2) um movimento da cabeça do predador durante a mordida, 3) o encontro de resistência por algum tecido mole ligado ao osso durante o arrasto do dente, ou 4) o movimento da presa enquanto ela se defendia e tentava escapar do predador. Neste caso, as três primeiras hipóteses são mais plausíveis, considerando a localização anatômica das mordidas.

O traço 2 apresenta uma curvatura sigmoide, o que pode indicar que a interrupção foi causada pelo movimento da cabeça do predador. Além disso, há uma variação na profundidade e largura do traço, que pode ser causada tanto pela variação da pressão da mordida quanto pelo movimento da cabeça. No caso do traço 3, a interrupção pode ser explicada simplesmente pela transição do contato dentário do lado da costela para a superfície externa dela.

As curvaturas dos traços 2 e 6 (Figuras 4b, Figura 5a,c,e,i) sugerem que eles provavelmente foram formados por um movimento medial-caudal da cabeça do icnoprodutor. Nesse movimento, a mandíbula e os dentes do carnívoro estão posicionados perpendicularmente ao corpo da presa. O animal então move sua cabeça lateralmente, em seguida, em direção caudal, retornando a cabeça para uma posição perpendicular à carcaça. Esse movimento ajuda a rasgar a carne e/ou a pele da presa (D'Amore e Blumenshine 2009). Além disso, a superficialidade dos traços 2 e 6 indica que os dentes estariam mais distantes do osso durante a mordida.

Os outros vestígios encontrados no LPP-PV-208 não apresentam curvatura, ou seja, são retos ou praticamente retos. O simples ato de "puxar" a carne durante a mordida é capaz de gerar traços retos ou aglomerados de traços subparalelos (Hone e Chure 2018). D'Amore e Blumenschine (2009) descreveram duas hipóteses para a produção de traços agrupados paralelos ou subparalelos. A primeira hipótese envolve a posição sequencial dos dentes em uma determinada linha dentária (mandibular e/ou maxilar), que ao entrar em contato com uma superfície óssea durante um movimento de mordida, resulta em traços paralelos. A segunda está relacionada com a produção de traços a partir de mordidas repetidas no mesmo local para a alimentação. O traço 4, por sua vez, evidencia que a cabeça do icnoprodutor estava em um ângulo diferente da superfície da costela quando a mordida foi realizada, talvez inclinada lateralmente ou frontalmente, ou que o icnoprodutor mudou o ângulo da cabeça durante a mordida (D'Amore e Blumenschine 2012). Acreditamos que o traço 4 foi feito pelo contato da carena distal do dente em contato com a superfície óssea, associada à inclinação da cabeça durante a mordida. A raspagem sutil da carena denticulada observada em uma das bordas deste traço ajuda a apoiar essa afirmação. Além disso, o ângulo do traço 4 em relação ao eixo longitudinal da costela é bem diferente dos outros, aproximadamente 80°, enquanto o ângulo dos outros traços varia majoritariamente entre 50 e 60°.

Ao contrário dos traços 1 e 3, a maioria dos traços localizados distalmente no espécime têm bordas lisas. Os icnoprodutores podem gerar diferentes traços dependendo de vários fatores (D'Amore e Blumenschine 2009, 2012). No caso do traço 4, a morfologia lisa de suas bordas pode ser explicada pelo arrasto do dente alinhado às fibras ósseas (Figura 4b,e,d e Figura 5a,b,d,e,f). No entanto, o ângulo e a força aplicados à mordida, além das características do osso, entre outros, também podem gerar variação na morfologia da borda (Muñiz et al, 2020). As bordas lisas dos traços 8 e 9 podem representar uma simples variação tafonômica, devido a diferentes plasticidades óssea em resposta a uma força de mordida determinada, ou podem significar que esses traços sofreram alguma regeneração. Para afirmar que houve regeneração seria necessário realizar uma análise histológica. Se essas lesões foram submetidas à regeneração, elas foram necessariamente infligidas em um evento anterior ao dos traços 1 e 3, que não mostram nenhum sinal de recuperação do tecido ósseo. Esta observação seria interessante, pois poderia demonstrar que esta região anatômica era comumente explorada como um ponto vulnerável por predadores.

Segundo Filippi e Bellardini (2021), seria possível diferenciar entre traços de mordida produzidos por predação e necrofagia. De acordo com esses autores, os traços de necrofagia geralmente incluem concentrações de traços de dentes carnívoros em partes específicas de certos ossos e são frequentemente associados a algum grau de desarticulação de elementos esqueléticos.

A condição do espécime aqui descrito indica que ele foi enterrado e fossilizado quando já fragmentado e desarticulado. No entanto, levando-se em conta o ambiente sedimentar da Formação SJRP (fluvial de canais entrelaçados), a desarticulação e fragmentação poderia ser explicada simplesmente pelo transporte hídrico. Esta é uma condição comum em fósseis da unidade. Agora, como os traços descritos aqui são superficiais, alguns não mostram nenhuma evidência de regeneração, e não há sinais de que a presa resistiu ao comportamento do criador de mordidas, interpretamos que eles provavelmente originaram *post mortem*, de um comportamento necrofágico.

### **6.5. Implicações paleoecológicas**

A palaeofauna da Formação SJRP tem sido estudada de forma mais ampla nas últimas décadas e registros de vários organismos foram recentemente descritos. Isso aumentou muito nossa compreensão sobre a palaeofauna da Bacia de Bauru e da sua estratigrafia. Embora a relação trófica entre Abelisauridae e Sauropoda já tenha sido previamente inferida para a bacia (e.g., Kellner et al, 2006; Godoy et al, 2014), as evidências aqui apresentadas confirmam essa interação e também acrescentam detalhes sobre como essa interação ocorreu. Considerando os registros de Theropoda já descritos para a formação SJRP, Abelisauridae, juntamente com Megaraptora, seriam os principais predadores da unidade, enquanto Itasuchidae e dinossauros Maniraptora seriam predadores intermediários neste ecossistema. Titanossauros ocupavam os nichos de herbívoros médios e grandes, enquanto os pequenos Notosuchia ocupavam o nicho de herbívoros/onívoros menores. Anfíbios, quelônios, peixes e invertebrados seriam consumidores primários e secundários e plantas terrestres e aquáticas estariam na base deste ecossistema. Até agora, registros de dinossauros Ornithischia não foram encontrados na bacia, mesmo após décadas de exploração. Isso torna a estrutura deste ecossistema diferente de qualquer outra localidade fóssil do mundo.

A Figura 6 representa uma teia trófica da unidade, com base nos registros encontrados até agora, destacando a relação trófica específica relatada aqui.

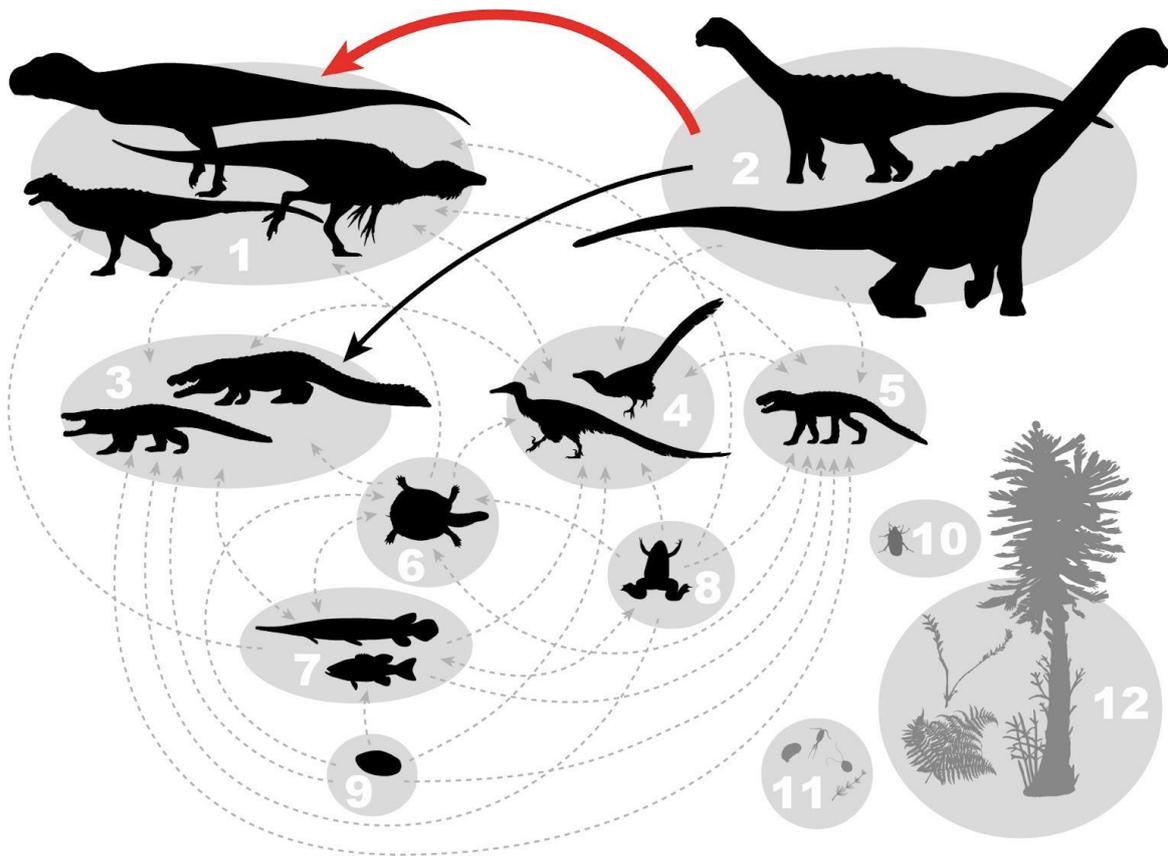


Figura 7. Reconstrução da teia trófica da formação SJRP. A seta vermelha sólida indica a relação descrita neste artigo. 1. Abelisauridae e Megaraptora; 2. Titanosauriformes; 3. Itasuchidae; 4. Maniraptora; 5. Notosuchia; 6. Chelonia; 7. Peixes; 8. Anura; 9. Moluscos; 10. Invertebrados terrestres; 11. Zooplâncton de água doce e algas; 12. Plantas terrestres. Em cinza estão os grupos de organismos que seriam a base desse ecossistema, alguns ainda não representados por fósseis corporais.

## 7. CONCLUSÃO

O espécime LPP-PV-208 é uma costela fragmentária de um dinossauro Titanosauria indeterminado com uma série de traços de dentes produzidos por um incoprodutor com dentição zifodonte. Os traços têm características que permitem associá-los com as icnoespécies *Linichnus serratus*, *Linichnus bromleyi* e *Knethichnus parallelum* e refletem um provável comportamento necrofágico de um Abelisauridae de médio a grande porte.

O material descrito revela detalhes do comportamento alimentar de Abelisauridae para a Bacia de Bauru e evidencia a relação direta entre dois clados de dinossauro presentes na Formação SJRP, muitas vezes interpretados como predador

e presa, mas que não tinham evidências conclusivas de interação formalmente descritas.

Este é o primeiro registro formalmente descrito de *Linichnus* e *Knethichnus* para o Brasil, embora material semelhante já tenha sido mencionado na literatura. Isso soma-se ao conhecimento de traços de mordidas fósseis do Brasil e amplia o registro de Mordichnia do Gondwana.

Finalmente, Abelisauridae, juntamente com Megaraptora, ocuparam o topo da cadeia alimentar nos ambientes pretéritos da Formação SJRP, enquanto os titanossauros ocupavam os nichos de herbívoros de médio e grande porte. Até agora, dinossauros Ornithischia não foram encontrados neste contexto, mesmo após décadas de exploração. Isto torna Bacia de Bauru um palaeoecossistema único do Cretáceo Superior.



Figura 8. Representação da interação descrita neste trabalho. Arte: Saulo Daniel Ferreira Pontes

## 8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alves, Y.M., Machado, L.P., Bergqvist, L.P., Brito, P.M., 2013. Redescription of two lungfish (Sarcopterygii: Dipnoi) tooth plates from the late Cretaceous Bauru group, Brazil. **Cretaceous Research**, 40, 243-250.
- Alves, Y.M., Bergqvist, L.P., Brito, P.M., 2019. The dorsal and pectoral fin spines of catfishes (Ostariophysi: Siluriformes) from the Bauru Group (Late Cretaceous), Brazil: A comparative and critical analysis. **Journal of South American Earth Sciences**, 92, 32-40.
- Andrade, M.B., Bertini, R.J., 2008. A new Sphagesaurus (Mesoeucrocodylia: Notosuchia) from the Upper Cretaceous of Monte Alto City (Bauru Group, Brazil), and a revision of the Sphagesauridae. **Historical Biology** 20:101–136 DOI 10.1080/08912960701642949.
- Araújo-Júnior, H.I., Marinho, T.S., 2013. Taphonomy of a *Baurusuchus* (Crocodyliformes, Baurusuchidae) from the Adamantina Formation (Upper Cretaceous, Bauru Basin), Brazil: implications for preservational modes, time resolution and paleoecology. **Journal of South American Earth Sciences**, 47, 90-99.
- Araújo-Júnior, H.I., Barbosa, F.H.S., Silva, L.H.M., 2017. Overlapping paleoichnology, paleoecology and taphonomy: analysis of tooth traces in a late Pleistocene-early Holocene megafaunal assemblage of Brazil and description of a new ichnotaxon in hard substrate. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**. 468:122–128. doi:10.1016/j.palaeo.2016.12.007.
- Arid, F.M., Vizotto, L.D., 1966. Um quelônio fóssil de São José do Rio Preto. *Ciência Cult.* 18, 422e428.
- Arid, F.M., Vizotto, L.D., 1971. *Antarctosaurus brasiliensis*, um novo saurópode do Cretáceo Superior do Brasil. **XXV Congresso Brasileiro de Geologia**, São Paulo, pp. 297–305.
- Aureliano, T., Nascimento, C.S.I., Fernandes, M.A., Ricardi-Branco, F., Ghilardi, A.M., 2021a. Blood parasites and acute osteomyelitis in a non-avian dinosaur (Sauropoda, Titanosauria) from the Upper Cretaceous Adamantina Formation, Bauru Basin, Southeast Brazil. **Cretaceous Research**, 118, 104672. DOI: 10.1016/j.cretres.2020.104672.

- Aureliano, T., Ghilardi, A.M., Navarro, B.A., Fernandes, M.A., Ricardi-Branco, F., Wedel, M.J., 2021b. Exquisite air sac histological traces in a hyperpneumatized nanoid sauropod dinosaur from South America. **Scientific reports**, 11(1), 1-9.
- Avilla, L.S., Fernandes, R., Ramos, D.F.B., 2004. Bite marks on a crocodylomorph from the Upper Cretaceous of Brazil: Evidence of social behavior?. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 24(4), 971–973. DOI: 10.1671/0272-4634.
- Azevedo, R.P.F., Simbras, F.M., Furtado, M.R., Candeiro, C.R.A., Bergqvist, L.P., 2013. First Brazilian carcharodontosaurid and other new theropod dinosaur fossils from the Campanian–Maastrichtian Presidente Prudente Formation, São Paulo State, southeastern Brazil. **Cretaceous Research**, 40, 131-142.
- Baez, A.M., Perí, S., 1989. *Baurubatrachus pricei*, nov. gen. et sp., un anuro del Cretácico Superior de Minas Gerais, Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 61, 447–458.
- Báez, A.M., Gómez, R.O., Ribeiro, L.C.B., Martinelli, A.G., Teixeira, V.P.A., Ferraz, M. L. F., 2012. The diverse Cretaceous neobatrachian fauna of South America: *Uberabatrachus carvalhoi*, a new frog from the Maastrichtian Marília Formation, Minas Gerais, Brazil. **Gondwana Research**. 22, 1141–1150. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2012.02.021>.
- Bandeira, K.L., 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**, 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**, 44(1), 25–54. DOI: 10.1007/s41513-018-0048-4.
- Batezelli, A., Perinotto, J. A. J., Etchebehere, M. L. C., Fulfaro, V. J., Saad, A. R., 1999 Redefinição litoestratigráfica da unidade Araçatuba e da sua extensão regional na Bacia Bauru, Estado de São Paulo, Brasil. **Boletim do 5º Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil**, Serra Negra, 1999, UNESP- Campus de Rio Claro/SP, pp. 195-200.
- Batezelli, A., 2003. Análise da Sedimentação Cretácea no Triângulo Mineiro e sua Correlação com Áreas Adjacentes. Tese de Doutorado, Inst. Geociências e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista, 183 p.

- Batezelli A., Saad A.R., Etchebehere, M.L.C., Perinotto J.A.J., Fulfaro V.J., 2003. Análise Estratigráfica Aplicada À Formação Araçatuba (Grupo Bauru – Ks) no Centro-Oeste do Estado de São Paulo. **Geociências**, 22:05-19 (ed. Especial).
- Batezelli, A., Gomes, N.S., Perinotto, J.A.D.J., 2005. Petrografia E Evolução Diagenética Dos Arenitos Da Porção Norte E Nordeste Da Bacia Bauru (Cretáceo Superior), **Revista Brasileira de Geociências**, 35(3), p. 311–322. doi: 10.25249/0375-7536.2005353311322.
- Benton, M.J., 2004. Origin and relationships of dinosaurs. In: Weishampel DB, Dodson P, Osmólska H (Eds.). **The Dinosauria**. 2nd ed. Berkley: University of California Press. p 7–20.
- Bertels, A., 1972. Ostracodos de agua dulce del miembro inferior de la Formación Huantraicó (Maastrichtiano inferior), Prov. del Neuquén, Rep. Argentina. **Ameghiniana**, IX (2): 173-178.
- Bertini, R.J., Marshall, L.G., Gayet, M., Brito, P., 1993. Vertebrate faunas from the Adamantina and Marília formations (Upper Bauru Group, Late Cretaceous, Brazil) in their stratigraphic and paleobiogeographic context. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Abhandlungen**.188, 71–101.
- Bertini, R.J., 1996. Evidence of Abelisauridae (Carnosauria: Saurischia) from the Late Cretaceous of the Paraná Basin. **Boletim do 4º Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil** (Vol. 267, p. 271).
- Bertling, M., Braddy, R., Bromley, R.G., Demathieu, G., Genise, J., Mikuláš, R., Nielsen, J., Nielsen, K., Rindsberg, A., Schlirf, M., Uchman, A., 2006. Names for trace fossils: A uniform approach. **Lethaia**, 39: 265–286.
- Boyd, C.A., Drumheller, S.K., Gates, T.A., 2013. Crocodyliform feeding traces on juvenile ornithischian dinosaurs from the Upper Cretaceous (Campanian) Kaiparowits Formation, Utah. **PloS one**, 8(2), e57605.
- Bradshaw., M.A. 1981. Paeoenvironmental interpretations and systematics of Devonian trace fossils from the Taylor Group (lower Beacon Supergroup), Antarctica. New Zealand **Journal of Geology and Geophysics**, 24:615-652.
- Brito, P.M., Nava, W.R., Martinelli, A.G., 2017. A new fossil Amiidae (Holostei: Halecomorphi) from the upper cretaceous Adamantina Formation, southeastern Brazil, with comments on western Gondwana amiids. **Cretaceous Research**, 77, 39-43.

- Brown, C.M., Tanke, D.H., Hone, D.W.E., 2021. Rare evidence for 'gnawing-like' behavior in a small-bodied theropod dinosaur. **PeerJ**, 9, e11557. DOI: 10.7717/peerj.11557.
- 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**, 60, 287–296. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2015.11.013>.
- Brum, A.S., Machado, E.B., Almeida C.D., Kellner, A.W.A., 2018. Description of uncommon pneumatic structures of a noasaurid (Theropoda, Dinosauria) cervical vertebra from the Bauru Group (Upper Cretaceous), Brazil. **Cretaceous Research**, 85, 193-206.
- Brum, A.S., Pêgas, R.V., Bandeira, K.L., Souza, L.G., Campos, D.A., Kellner, A.W.A., 2021a. A new unenlagiine (Theropoda, Dromaeosauridae) from the Upper Cretaceous of Brazil. **Papers in Palaeontology**, 7(4), 2075-2099.
- Brum, A.S., Pêgas, R.V., Bandeira, K.L., Souza, L.G., Campos, D. A., Kellner, A.W.A. 2021b. A new unenlagiine (Theropoda, Dromaeosauridae) from the Upper Cretaceous of Brazil. **Papers in Palaeontology** (4): 2075–2099. doi:10.1002/spp2.1375.
- Buatois, L., Mángano, M.G., 2011. Ichnology Organism-substrate Interactions in Space and Time. Cambridge University Press, New York, p. 358.
- Campos, D.A., Suarez, J.M., Riff, D., Kellner, A.W.A., 2001. Short note on a new Baurusuchidae (Crocodyliformes, Metasuchia) from the Upper Cretaceous of Brazil. **Boletim do Museu Nacional**. 57, 1–7.
- Campos, D., Kellner, A., Bertini, R., Santucci, R., 2005. On a titanosaurid (Dinosauria, Sauropoda) vertebral column from the Bauru Group, Late Cretaceous of Brazil. **Arquivos do Museu Nacional**. 63, 565–593.
- Campos, D.A., Oliveira, G.R., Figueiredo, R.G., Riff, D., Azevedo, S.A.K., Carvalho, L.B., Kellner, A.W.A., 2011. On a new peirosaurid crocodyliform from the Upper Cretaceous, Bauru group, southeastern Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**. 83, 317–327. <https://doi.org/10.1590/S0001-37652011000100020>.
- Candeiro, C.R.A., Cau, A., Fanti, F., Nava, W.R., Novas, F. E., 2012a. First evidence of an unenlagiid (Dinosauria, Theropoda, Maniraptora) from the Bauru Group, Brazil. **Cretaceous Research**, 37, 223-226.

- Candeiro, C.R.A., Agnoinin, F., Martinelli, A.G., Buckup, P.A., 2012b. First bird remains from the Upper Cretaceous of the Peirópolis site, Minas Gerais state, Brazil. **Geodiversitas**, 34(3), 617-624.
- Carvalho, I.S., Bertini, R.J., 1999. Mariliasuchus, um novo Crocodylomorpha (Notosuchia) do Cretáceo da Bacia Bauru, Brasil. **Revista Geologia Colombiana**. 24, 83–105.
- Carvalho, I.S., Ribeiro, L.C.B., Avilla, L.S., 2004. Uberabasuchus terrificus sp. nov., a new crocodylomorpha from the Bauru Basin, (Upper Cretaceous), Brazil. **Gondwana Research**. 7, 975–1004.
- Carvalho, I.S., Campos, A.C.A., Nobre, P.H., 2005. *Baurusuchus salgadoensis*, a new Crocodylomorpha from the Bauru Basin (Cretaceous), Brazil. **Gondwana Research**. 8, 11–30. DOI: 10.1016/s1342-937x(05)70259-8.
- Carvalho, I.S., Vasconcellos, F.M., Tavares, S.A.S., 2007. *Montealtosuchus arrudacamposi*, a new peirosaurid crocodile (Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous Adamantina Formation of Brazil. **Zootaxa**, 1607:35–46.
- Carvalho, I.S., Gracioso, D.E., Fernandes, A.C.S., 2009. Uma câmara de coleóptero (Coprinisphaera) do Cretáceo Superior, Bacia Bauru. **Revista Brasileira de Geociências** 39, 679–684. <https://doi.org/10.25249/0375-7536.2009394679684>.
- Carvalho, I.S., Teixeira, V.P.A., Ferraz, M.L.F., Ribeiro, L.C.B., Martinelli, A.G., Neto, F.M., 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** 2871, 19e42.
- 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: 180482. <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.180482>.
- Cotts, L., Pinheiro, A.E.P., Marinho, T.S., Carvalho, I.S., Di Dario, F., 2017. Postcranial skeleton of *Campinasuchus dinizi* (Crocodyliformes, Baurusuchidae) from the Upper Cretaceous of Brazil, with comments on the ontogeny and ecomorphology of the species. **Cretaceous Research** 70, 163–188.
- Currie, P.J., Jacobsen, A.R., 1995. An azhdarchid pterosaur eaten by a velociraptorine theropod. **Canadian Journal of Earth Sciences**, 32(7), 922–925. DOI: 10.1139/e95-077.
- D'Amore, D.C., 2009. A functional explanation for denticulation in theropod dinosaur

- teeth. **The Anatomical Record.** 292, 1297–1314. <https://doi.org/10.1002/ar.20977>.
- D'Amore, D.C., Blumenshine, 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(4), 525–552. DOI: 10.1666/0094-8373-35.4.525.
- D'Amore, D.C., Blumenshine, R.J., 2012. Using striated tooth marks on bone to predict body size in theropod dinosaurs: a model based on feeding observations of *Varanus komodoensis*, the Komodo monitor. **Paleobiology**, 38(1), 79–100. DOI: 10.1666/09079.1.
- Dalman, S.G., Lucas, S.G., 2021. New Evidence for Cannibalism in Tyrannosaurid Dinosaurs From the Upper Cretaceous (Campanian/Maastrichtian) San Juan Basin of New Mexico. **Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science**, 82, 39–56.
- Darlim, G., Carvalho, I. S, Tavares, S.A.S., Langer, M.C., 2021. A new *Pissarrachampsinae* specimen from the Bauru Basin, Brazil, adds data to the understanding of the *Baurusuchidae* (*Mesoeucrocodylia*, *Notosuchia*) distribution in the Late Cretaceous of South America. **Cretaceous Research**, 128, 104969.
- Delcourt, R., 2018. Ceratosaur palaeobiology: new insights on evolution and ecology of the southern rulers. **Scientific Reports**, 8(1), 1-12.
- Delcourt, R., Iori, F.V., 2018. A new *Abelisauridae* (*Dinosauria*: *Theropoda*) from São José do Rio Preto Formation, Upper Cretaceous of Brazil and comments on the Bauru Group fauna. **Historical Biology**, 32(7), 917–924. DOI: 10.1080/08912963.2018.1546700.
- Delcourt, R., Grillo, O.N., 2018. Reassessment of a fragmentary maxilla attributed to *Carcharodontosauridae* from Presidente Prudente Formation, Brazil. **Cretaceous Research**, 84, 515-524. DOI: 10.1016/j.cretres.2017.09.008.
- 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**, 109870. DOI: 10.1016/j.palaeo.2020.109870.

- Delcourt, R., Langer, M.C., 2022. A Small Abelisaurid Caudal Vertebra from the Bauru Basin (Late Cretaceous, Brazil). **Adds Information About the Diversity and Distribution of Theropods in Central South American**. DOI: [doi.org/10.2139/ssrn.4084409](https://doi.org/10.2139/ssrn.4084409).
- Dias-Brito, D., Musacchio, E.A., Castro, J.C., Maranhão, M.S.A.S., Suárez, J.M., Rodrigues, R., 2001. Grupo Bauru: uma unidade continental do Cretáceo no Brasil – concepções baseadas em dados micro-paleontológicos, isotópicos e estratigráficos. **Revue Paléobiol.** Genève 20 (1), 245–304.
- Dominato, V.H., Mothé, D., da Silva, R.C., Avilla, L. dos S., 2011. Evidence of scavenging on remains of the gomphothere *Haplomastodon waringi* (Proboscidea: Mammalia) from the Pleistocene of Brazil: Taphonomic and paleoecological remarks. **Journal of South American Earth Sciences**. 31, 171–177. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2011.01.002>.
- Drumheller, S.K., McHugh, J.B., Kane, M., Riedel, A., D'Amore, D.C., 2020. High frequencies of theropod bite marks provide evidence for feeding, scavenging, and possible cannibalism in a stressed Late Jurassic ecosystem. **PLoS one** 15, 1–19. DOI: [10.1371/journal.pone.0233115](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0233115).
- Ekdale, A.A., 1985. Paleoecology of the Marine Endobenthos. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 50 (1): 63–81.
- Estes, R., Price, L.I., 1973. Iguanid lizard from the Upper Cretaceous of Brazil. **Science** 180, 748–751.
- Fachini, T.S., Onary, S., Palci, A., Lee, M.S.Y., Bronzati, M., Hsiou, A.S., 2020. Cretaceous Blind Snake from Brazil Fills Major Gap in Snake Evolution. **iScience** 23, 101834. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2020.101834>.
- Fernandes, L.A., 1992. A cobertura cretácea suprabasáltica no Estado do Paraná e Pontal do Paranapanema (SP): os Grupos Bauru e Caiuá. 1992. Dissertação (Mestrado em Geociências) Programa de Pós graduação em Geologia, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo. 171 p.
- Fernandes L.A., Coimbra A.M., 1994. O Grupo Caiuá (Ks): Revisão Estratigráfica e Contexto Depositional. **Revista Brasileira de Geociências**, 24:164-176.
- Fernandes, L.A., Coimbra, A.M., 1996. A Bacia Bauru (Cretáceo Superior, Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 68(2), 195-205.
- Fernandes, L.A., 1998. Estratigrafia e evolução geológica da parte oriental da Bacia Bauru (Ks, Brasil). Doctoral Thesis. São Paulo University.

- Fernandes, L.A., Coimbra, A.M., 2000. Revisão estratigráfica da parte oriental da Bacia Bauru (Neocretáceo). **Revista Brasileira de Geociências**, 30(4), 717–728.
- Fernandes, L.A., 2004. Mapa litoestratigráfico da parte oriental da Bacia Bauru (PR, SP, MG), ESCALA 1:1.000.000. **Boletim Paranaense de Geociências**, 55, 53–66.
- Fernandes, L.A., 2006. Caiuá desert sedimentary environments and facies (Caiuá Group, Late Cretaceous, Brazil). In: **Congreso Latinoamericano de Sedimentología**, IV y Reunión Argentina de Sedimentología, vol. XI. Resúmenes, 97.
- Fernandes, A.C., 2006a. Invertebrate ichnofossils from the Adamantina Formation (Bauru Basin, late Cretaceous), Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia** 9, 211–220. <https://doi.org/10.4072/rbp.2006.2.05>.
- Fernandes, L.A., Ribeiro, C. M., 2015. Evolution and palaeoenvironment of the Bauru Basin (Upper Cretaceous, Brazil). **Journal of South American Earth Sciences**, 61, 71–90. DOI: 10.1016/j.jsames.2014.11.007.
- Fernandes, R.O., Iori, F.V., Paschoa, L.S., 2019. Dentes isolados de crocodiliformes da Formação São José do Rio Preto (Bacia Bauru – Cretáceo Superior). **III Simpósio sobre Evolução de Crocodyliformes**. p. 97.
- Filippi, L.S., Bellardini, F., 2021. Feeding traces on postcranial sauropod remains from Bajo de la Carpa Formation (Upper Cretaceous, Santonian), northern Neuquén Basin, Patagonia, Argentina. **Cretaceous Research** 119, 104696. DOI: 10.1016/j.cretres.2020.104696.
- França, M.A.G., Langer, M.C., 2005. A new freshwater turtle (Reptilia, Pleurodira, Podocnemidae) from the Upper Cretaceous (Maastrichtian) of Minas Gerais, Brazil. **Geodiversitas** 27, 391e411.
- Francischini, H., Paes-Neto, V.D., Martinelli, A.G., Pereira, V.P., Marinho, T.S., Teixeira, V.P.A., Ferraz, M.L.F., Soares, M.B., Schultz, C.L., 2016. Invertebrate traces in pseudo-coprolites from the Upper Cretaceous Marília Formation (Bauru Group), Minas Gerais State, Brazil. **Cretaceous Research** 57, 29–39. doi:10.1016/j.cretres.2015.07.016.
- Freitas, J., de Araújo-Júnior, H.I., 2017. Mamíferos fósseis do Quaternário da Gruta Tacho de Ouro, Tocantins, Norte do Brasil: Diversidade, tafonomia e aspectos

- paleoicnológicos e paleoambientais. **Revista Brasileira de Paleontologia**, 20, 203–218. <https://doi.org/10.4072/rbp.2017.2.05>.
- Frey, R.W. 1973. Concepts in the study of biogenic sedimentary structures. **Journal of Sedimentary Petrology**, 43:6-19.
- Gaffney, E.S., Meylan, P.A., Wood, R.C., Simons, E.L., Campos, D.A., 2011. Evolution of the side-necked turtles: the family Podocnemididae. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, 350, 1e237.
- Gayet, M., Brito, P. M., 1989. Ichtyofaune Nouvelle du Crétacé Supérieur du Groupe Bauru (états de São Paulo et Minas Gerais, Brésil). **Geobios**, 22: 841–847.
- Geroto, C.F.C., Bertini, R.J., 2014. New Records of Fossil Vertebrates from the Upper Cretaceous Adamantina Formation (Bauru Group), Southeastern Brazil. **Revista do Instituto Geológico**, 35, 39–56. <https://doi.org/10.5935/0100-929x.20140008>.
- Gil, L.M., Candeiro, C.R.A., 2014. Os Titanossaurídeos (Dinosauria, Sauropoda, Titanosauria) do Neocretáceo do Triângulo Mineiro: registro Fóssil, Distribuição e História Natural. **Biota Amazônia** 4, 80–90. <https://doi.org/10.18561/2179-5746/biotaamazonia.v4n4p80-90>.
- Gil, L.M., Bandeira, K.L.N., Brusatte, S.L., Pereira, P.V.L.G. da C., Kuhn, C.E.S., Souza, A.B., Hirooka, S.S., Candeiro, C.R. dos A., 2020. New records of Titanosauria (Dinosauria: Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Mid-Western Brazil (Mato Grosso). **Journal of South American Earth Sciences** 101, 102596. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102596>.
- Ghilardi, A.M., Fernandes, M.A., 2007. Levantamento preliminar da ocorrência de paleovertebrados da Formação Adamantina, Bacia Bauru (Cretáceo Superior), na região de Ibirá, Estado de São Paulo. **Anais do XX Congresso Brasileiro de Paleontologia**, Búzios, RJ.
- Ghilardi, A.M., 2008. Paleovertebrados da Formação Adamantina (Bacia Bauru, Cretáceo Superior) na região do município de Ibirá (SP). Monografia (Graduação em Ciências Biológicas), Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, SP, 66p.
- Ghilardi, A.M., Fernandes, M.A., 2008a. Novos Materiais de Titanossauros (Saurópoda-Titanosauria) da Formação Adamantina na Região de Ibirá, SP. **Edição Especial VI Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados**, 2008. p. 104-105.

- Ghilardi, A.M.; Fernandes, M.A., 2008b. Materiais de titanossauros (Sauropoda: Saurischia) da Formação Adamantina na região de Ibirá, SP. **XVI Congresso de iniciação Científica da UFSCar**. São Carlos. Resumos.
- Ghilardi, A. M., Fernandes, M. A., 2011. Dentes de Theropoda da Formação Adamantina (Cretáceo Superior, Bacia Bauru) da região do município de Ibirá, São Paulo, Brasil. In: Calvo J. O., Porfiri J., Riga B.G., & dos Santos D. ed. (2011). **Paleontología y Dinosaurios desde América Latina**. EDIUNC. (pp. 115-123).
- Gil, L.M., Candeiro, C.R.A., 2014. Os Titanosaurídeos (Dinosauria, Sauropoda, Titanosauria) do Neocretáceo do Triângulo Mineiro: registro Fóssil, Distribuição e História Natural. **Biota Amazonia**. 4, 80–90. <https://doi.org/10.18561/2179-5746/biotaamazonia.v4n4p80-90>.
- 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**, 9(5), 1–12. DOI: 10.1371/journal.pone.0097138.
- 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** 4, e2075. <http://dx.doi.org/10.7717/peerj.207>.
- Grekofe, N., 1957. Ostracodes du Bassin du Congo. I . Jurassique Supérieur et Cretáce Inférieur du nord du bassin. **Annales Musée Royal Congo Belge**, ser. in-S", Sei. géol. 19: 97 p.
- 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**, 108, 104312.
- Hermanson, G., Iori, F.V., Evers, S.W., Langer, M.C., Ferreira, G.S., 2020. A small podocnemidoid (Pleurodira, Pelomedusoides) from the Late Cretaceous of Brazil, and the innervation and carotid circulation of side-necked turtles. **Pap. Palaeontol.** 6, 329–347. <https://doi.org/10.1002/spp2.1300>.
- Hone, D.W.E., Watabe, M., 2010. New information on scavenging and selective feeding behaviour of tyrannosaurids. **Acta Palaeontologica Polonica**, 55(4), 627–634. DOI: 10.4202/app.2009.0133.

- Hone, D.W.E., Tanke, D.H., Brown, C.M., 2018. Bite marks on the frill of a juvenile *Centrosaurus* from the Late Cretaceous Dinosaur Provincial Park Formation, Alberta, Canada. **PeerJ**, 2018(10), 2013–2018. DOI: 10.7717/peerj.5748.
- Hunt, A.P., Lucas, S.G., 2019. The fossil record of dentalites (bite marks) and their importance. **Geological Society of America**, Abstracts with Programs 51, 1 pp.
- Iori, F.V., Carvalho, I.S., 2009. *Morrinhosuchus luziae*, um novo Crocodylomorpha Notosuchia da Bacia Bauru, Brasil. **Revista Brasileira de Geociências** 39 (4), 717e725.
- Iori, F.V., Carvalho, I.S., Fernandes, M.A., Ghilardi, A.M., 2011. Peirosaurídeos no município de Ibirá, estado de São Paulo (Bacia Bauru, Cretáceo Superior). **Livro de Resumos do XXII Congresso Brasileiro de Paleontologia**, Natal, RN.
- 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** 31: 1255–1264.
- Iori, F.V., Garcia, K.L., 2012. *Barreirosuchus franciscoi*, um novo Crocodylomorpha Trematochampsidae da Bacia Bauru, Brasil. **Revista Brasileira de Geociências**. 42 (2), 397e410. <http://dx.doi.org/10.5327/Z0375-75362012000200013>.
- Iori, F.V., Marinho, S., Silva Junior, J.C.G., Paschoa, L.S., 2017. A paleofauna da formação São José do Rio Preto (Bacia Bauru, Cretáceo Superior). **XXV Congresso Brasileiro de Paleontologia - Boletim de Resumos** 3–5.
- Iori, F.V., Araújo-Júnior, H.I., Tavares, S.A.S., Marinho, T.S., Martinelli, A.G., 2021. New theropod dinosaur from the Late Cretaceous of Brazil improves abelisaurid diversity. **Journal of South American Earth Sciences**, 112, 103551. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103551>.
- Jacobsen, A.R., 1998. Feeding behaviour of carnivorous dinosaurs as determined by tooth marks on dinosaur bones. **Historical Biology**, 13(1), 17–26. DOI: 10.1080/08912969809386569.
- Jacobsen, A.R., Bromley, R.G., 2009. New ichnotaxa based on tooth impressions on dinosaur and whale bones. **Geological Quarterly**, 53(4), 373–382.
- Kellner A.W.A., Azevedo S.A.K. 1999. A new sauropod dinosaur (Titanosauria) from the Late Cretaceous of Brazil. In: Proceedings of the Second Gondwana

- Dinosaur Symposium, Tokyo, **National Science Museum Monographs**, 111-142.
- Kellner, A.W.A., Campos, D.A., Azevedo, S.A.K., Trotta, M.N.F., Henriques, D.D.R., Craik, M.M.T., Silva, H.P., 2006. On a new titanosaur sauropod from the Bauru Group, Late Cretaceous of Brazil. **Boletim do Museu Nacional**, 74, 1–16.
- Kellner, A.W., Figueiredo, R.G., Azevedo, S.A., Campos, D.A., 2011a. A new cretaceous notosuchian (Mesoeucrocodylia) with bizarre dentition from Brazil. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 163(1): 109-115.
- Kellner, A.W., Campos, D.A., Riff, D. Andrade, M.B. 2011b. A new crocodylomorph (Sphagesauridae, Notosuchia) with horn-like tubercles from Brazil. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 163(1): 57-65.
- Kellner, A.W.A., Weinschütz, L.C., Holgado, B., Bantim, R.A.M., Sayão, J.M., 2019. A new toothless pterosaur (Pterodactyloidea) from southern Brazil with insights into the paleoecology of a cretaceous desert, **Anais da Academia Brasileira de Ciências**. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201920190768>.
- Langer, M.C., Martins, N.D.O., Manzig, P.C., Ferreira, G.S., Marsola, J.C.A., Fortes, E., Lima, R., Sant'ana, L.C.F., Vidal, L.S., Lorençato, R.H.S., Ezcurra, M.E., 2019. A new desert-dwelling dinosaur (Theropoda, Noasaurinae) from the Cretaceous of south Brazil. **Scientific Reports**, Rep. 9, 9379 <https://doi.org/10.1038/s41598-019-45306-9>.
- Machado, E.B., Campos, D.D.A., Kellner, A.W.A., 2008. On a theropod scapula (Upper Cretaceous) from the Marília Formation, Bauru Group, Brazil. **Palaontologische Zeitschrift** 82, 308–313. <https://doi.org/10.1007/BF02988897>.
- Machado, E.B., Avilla, L.D.S., Nava, W.R., Campos, D.D.A., Kellner, A.W.A., 2013. A new titanosaur sauropod from the Late Cretaceous of Brazil. **Zootaxa**, 3701(3), 301-321.
- Magalhães-Ribeiro, C.M., Souto, P.R.F., 1999. Fragmentos de cascas de ovos fósseis e coprólitos da Bacia Bauru (KS): aplicação na interpretação paleoambiental. **Boletim do 5º Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil**, p.501-507.
- Magalhães-Ribeiro C.M., Carvalho, I.S., Campos, A.C.A, Arruda. J. T., 2004. Crocodylomorph egg nests from the Adamantina Formation ( Bauru Basin, Late Cretaceous), Brasil: **First International Congress in Ichnology**, Abstract Book, p. 68.

- Magalhães-Ribeiro, C.M.M., Carvalho, I.D.S., Nava, W.R., 2006. Ovos de crocodilomorfos da Formação Araçatuba (Bacia Bauru, Cretáceo Superior), Brasil. Gallo, V.; Brito, P.; Silva, H.M. & Figueiredo, F. (Org.). **Paleontologia de Vertebrados: Grandes Temas e Contribuições Científicas**. Rio de Janeiro, 285-292.
- Manzig, P.C., Kellner, A.W.A., Weinschutz, L.C., Fragoso, C.E., Vega, C.S., Guimaraes, G.B., Godoy, L.C., Liccardo, A., Ricetti, J.H.Z., Moura, C.C., 2014. Discovery of a rare pterosaur Bone Bed in a Cretaceous desert with insights on ontogeny and Behavior of flying reptiles. **PLoS One** 9 (8). <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0100005>.
- Marinho, T.S., Carvalho, I.S., 2009. An armadillo-like sphagesaurid crocodyliform from the Late Cretaceous of Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**. 27, 36–41. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2008.11.005>.
- Marinho, T.S., Iori, F.V., 2011. A large titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) osteoderm with possible bite marks from Ibirá, São Paulo State, Brazil. **Paleontologia: Cenários de Vida, Interciência**, Rio de Janeiro, RJ.
- 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** 44, 104-111. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2013.03.010>.
- Marinho, T.S., Martinelli, A.G., Basilici, G., Soares, M.V.T., Marconato, A., Ribeiro, L.C.B., Iori, F. V., 2022. First Upper Cretaceous notosuchians (Crocodyliformes) from the Uberaba Formation (Bauru Group), southeastern Brazil: Enhancing crocodyliform diversity. **Cretaceous Research** 129. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2021.105000>.
- Martinelli, A.G., Ribeiro, L.C.B., Méndez, A.H., Macedo-Neto, F., Cavellani, C.L.L., Felix, E., 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**, 119(2), 205-214.
- Martinelli, A.G., Marinho, T.S., Iori, F.V., Ribeiro, L.C., 2018. The first *Caipirasuchus* (Mesoeucrocodylia, Notosuchia) from the Late Cretaceous of Minas Gerais, Brazil: new insights on sphagesaurid anatomy and taxonomy. **PeerJ** 6: e5594. <https://doi.org/10.7717/peerj.5594>.

- McLain, M.A., Nelsen, D., Snyder, K., Griffin, C.T., Siviero, B., Brand, L.R., Chadwick, A.V., 2018. Tyrannosaur cannibalism: A case of a tooth-traced tyrannosaurid bone in the Lance Formation (Maastrichtian), Wyoming. **Palaios**, 33(4), 164–173. DOI: 10.2110/palo.2017.076.
- Méndez, A.H., Novas, F.E., Iori, F.V., 2012. First record of Megaraptora (Theropoda, Neovenatoridae) from Brazil. **Comptes Rendus Palevol**, 11(4), 251–256. DOI: 10.1016/j.crpv.2011.12.007.
- Méndez, 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**, 17(1), 23–32. <https://doi.org/10.4072/rbp.2014.1.03>.
- Menegazzo, M.C., Bertini, R.J., Manzini, F.F., 2015. A new turtle from the Upper Cretaceous Bauru Group of Brazil, updated phylogeny and implications for age of the Santo Anastácio Formation. **Journal of South American Earth Sciences**, 58, 18–32. DOI: 10.1016/j.jsames.2014.12.008.
- 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:10.1016/j.marpetgeo.2016.02.027.
- Milani, E.J., França, A.B., Medeiros, R.A., 2007. Rochas geradoras e rochas reservatório da Bacia do Paraná, faixa oriental de afloramentos, Estado do Paraná. **Boletim de Geociências da Petrobras**, Rio de Janeiro, 15(1), 135–162.
- Mikuláš, R., Kadlecová, E., Fejfar, O., Dvořák, Z., 2006. Three new ichnogenera of biting and gnawing traces on reptilian and mammalian bones: a case study from the Miocene of the Czech Republic. **Ichnos**, 13(3), 113–127. DOI: 10.1080/10420940600850729.
- Montefeltro, F.C., Laurini, C.R., Langer, M.C., 2009. Multicusped crocodyliform teeth from the Upper Cretaceous (São José do Rio Preto Formation, Bauru Group) of São Paulo, Brazil. **Cretaceous Research**, 30(5), 1279–1286.
- Motta, M.J., Aranciaga-Rolando, A.M., Rozadilla, S., Agnolín, F.E., Chimento, N.R., Brisson, E. F., Novas, F.E., 2016. New theropod fauna from the Upper Cretaceous (Huincul Formation) of northwestern Patagonia, Argentina. **New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin**, 71, 231–253.

- Müller, A.H., 1962. Zur Ichnologie, Taxiologie und Ökologie Fossiler Tiere, Teil 1. **Freiberger Forschungshefte**, 151: 5–49.
- Muñiz, F., Belaústegui, Z., Toscano, A., Ramirez-Cruzado, S., Gámez Vintaned, J.A., 2020. New ichnospecies of *Linichnus* Jacobsen & Bromley, 2009. **Ichnos**, 27(3), 344-351.
- Nascimento, P.M., Zaher, H., 2010. A new species of *Baurusuchus* (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Upper Cretaceous of Brazil, with the first complete postcranial skeleton described for the family Baurusuchidae. **Papéis Avulsos de Zoologia** 50:323–361 DOI 10.1590/S0031-10492010002100001.
- Nascimento, D.L., Batezelli, A. Ladeira, F.S.B., 2017. Freshwater Decapoda trace fossils in floodplain paleosols of Marília Formation in Minas Gerais state (SE Brazil). **Revista Brasileira de Paleontologia**.
- 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**, 83: 291-299.
- Njau, J.K., Blumenshine, R.J., 2006. A diagnosis of crocodile feeding traces on larger mammal bone, with fossil examples from the Plio-Pleistocene Olduvai Basin, Tanzania. **Journal of Human Evolution**, 50, 142–162. DOI: 10.1016/j.jhevol.2005.08.008.
- Nobre, P. H., Carvalho, I. S., 2006. *Adamantinasuchus navae*: A new Gondwanan Crocodylomorpha (Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil. **Gondwana Research**, 10(3–4), p. 370–378. doi: 10.1016/j.gr.2006.05.008.
- Nobre, P.H., Carvalho, I.S., Vasconcellos, F.P., Nava, W.R., 2007. *Mariliasuchus robustus*, um Novo Crocodylomorpha (Mesoeucrocodylia) da Bacia Bauru, Brasil. **Anuário do Instituto de Geociências - UFRJ** 30–1, 32–43.
- Noto, C.R., Main, D.J., Drumheller, S.K., 2012. Feeding traces and paleobiology of a Cretaceous (Cenomanian) crocodyliform: Example from the Woodbine Formation of Texas. **Palaios**, 27(2), 105–115. DOI: 10.2110/palo.2011.p11-052r.
- Novas, F.E., Carvalho, I.S., Ribeiro, L.C.B., Méndez, A.H., 2008. First abelisaurid bone remains from the Maastrichtian Marília Formation, Bauru basin, Brazil. **Cretaceous Research**, 29(4), 625-635.
- Paes-Neto, V.D., Francischini, H., Martinelli, A.G., Marinho, T.D.S., Ribeiro, L.C.B., Soares, M.B., Schultz, C.L., 2018. Bioerosion traces on titanosaurian sauropod bones from the Upper Cretaceous Marília Formation of Brazil.

- Alcheringa: **An Australasian Journal of Palaeontology**, 42(3), 415-426.  
DOI: 10.1080/03115518.2018.1456561.
- Paschoa, L.S., Martinelli, A.G., Iori, F.V., 2019. Uma escama ctenoide da formação São José do Rio Preto (Bacia Bauru – Cretáceo Superior). **Boletim de Resumos do XXVI Congresso Brasileiro de Paleontologia**, Uberlândia, MG. p.247.
- Paula e Silva, F., Chang, H.K., Caetano-Chang, M.R., 2003. Perfis de referência do Grupo Bauru (k) no estado de São Paulo. São Paulo, UNESP, **Geociências** 22, 21–32. <https://doi.org/10.5902/2179460x42694>.
- Paula e Silva, F., Kiang, C.H., Caetano-Chang, M.R., 2009. Sedimentation of the Cretaceous Bauru Group in São Paulo, Paraná Basin, Brazil. **Journal of South American Earth Sciences** 28, 25–39. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2009.02.008>.
- Pereira, P.V.L.G.C., Bogado, J.P., Ribeiro, T.B., Belfort, L.P., Valais, S., Candeiro, C.R.A., 2021. Dino on the menu: tooth traces in a sauropod epiphysis from the Presidente Prudente Formation (Campanian-Maastrichtian), Bauru Group, Brazil - palaeobiological and palaeoecological implications. **Historical Biology**, DOI: 10.1080/08912963.2021.2000603.
- Peterson, J.E., Henderson, M.D, Scherer, R.P., Vittore, C.P., 2009. Face biting on a juvenile tyrannosaurid and behavioral implications. **Palaios**, 24(11), 780–784. DOI: 10.2110/palo.2009.p09-056r.
- Pinheiro, A.E., Gomes da Costa Pereira, P.V.L., De 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**. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0199984>.
- Pinheiro, A.E.P., Souza, L.G., Bandeira, K.L., Brum, A.S., Pereira, P.V.L.G., Castro, L.O.R., Ramos, R.R.C, Simbras, F.M., 2021. The first notosuchian crocodyliform from the Araçatuba Formation (Bauru Group, Paraná Basin), and diversification of sphagesaurians. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 93.
- Pirrone, C.A., Buatois, L.A., Bromley, R.G., 2014. Ichnotaxobases for bioerosion trace fossils in bones. **Journal of Paleontology**. 88(1):195–203. doi:10.1666/11-058.

- 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** 9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093105>.
- Porfiri, J.D., Santos, D., Calvo, J.O., 2007. New information on *Megaraptor namunhuaiquii* (Theropoda: Tetanurae), Patagonia: considerations on paleoecological aspects. **Arquivos do Museu Nacional**, Rio de Janeiro, 65, 545-550.
- Porfiri, J.D., Novas, F.E., Calvo, J.O., Agnolín, F.L., Ezcurra, M.D., Cerda, I.A., 2014. Juvenile specimen of Megaraptor (Dinosauria, Theropoda) sheds light about tyrannosauroid radiation. **Cretaceous Research**, 51, 35-55.
- Porfiri, J.D., Valieri, R.D.J., Santos, D.D., Lamanna, M.C., 2018. A new megaraptoran theropod dinosaur from the Upper Cretaceous Bajo de la Carpa Formation of northwestern Patagonia. **Cretaceous Research**, 89, 302-319.
- Price, L.I., 1945. A new reptile from the Cretaceous of Brazil. Notas preliminares e estudos, 25. **Departamento Nacional da Produção Mineral**, pp. 1e8.
- Price LI. 1950. On a new crocodylian, Sphagesaurus, from the Cretaceous of the State of São Paulo, Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**. 22(1):77–85.
- Price, L.I., 1953. Os quelônios da Formação Bauru, Cretáceo terrestre do Brasil Meridional. Bol. Departamento Nacional Produção Mineral. 147, 1e36.
- Price, L.I., 1955. Novos crocodilídeos dos arenitos da Série Bauru, Cretáceo do Estado de Minas Gerais. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 27, 487e498.
- Pujos, F., Salas-Gismondi, R., 2020. Predation of the giant Miocene caiman *Purussaurus* on a mylodontid ground sloth in the wetlands of proto-Amaçonia. **Biology Letters**, 16(8), 20200239.
- Rinehart, L.F, Lucas, S.G., Spielmann, J., 2006. Bite marks on tetrapod bones from the Upper Triassic Chinle Group representing a new ichnogenus. **New Mexico Museum of Natural History Science Bulletin**, 37, 160–163.
- Robinson, R.F., Jasinski, S.E., Sullivan, R.M., 2015. Theropod bite marks on dinosaur bones: indications of a scavenger, predator or both?; and their taphonomic implications. **New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin**, 421, 275–282.

- Rogers, R.R., Krause, D.W., Rogers, K.C., 2003: Cannibalism in the Madagascan dinosaur *Majungatholus atopus*. **Nature** 422, 515–518.
- Rothschild, B.M., 2015. Unexpected behavior in the Cretaceous: Tooth-marked bones attributable to tyrannosaur play. **Ethology Ecology and Evolution**, 27(3), 325–334. DOI: 10.1080/03949370.2014.928655.
- Ruiz, J.V., Bronzati, M., Ferreira, G.S., Martins, K.C., Queiroz, M.V., Langer, M.C., Montefeltro, F.C., 2021. A new species of *Caipirasuchus* (Notosuchia, Sphagesauridae) from the Late Cretaceous of Brazil and the evolutionary history of Sphagesauria. **Journal of Systematic Palaeontology**, 19(4), 265-287.
- Salgado, L., Carvalho, I. de S., 2008. Uberabatitan ribeiroi, a new titanosaur from the marília formation (bauru group, upper cretaceous), Minas Gerais, Brazil. **Palaeontology** 51, 881–901. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2008.00781.x>.
- Sampaio, R.M.A., 2016. Neoicnologia Como Ferramenta Para Interpretação de Traços Fósseis da Icnofauna de Aracnídeos da Formação Botucatu (Cretáceo Inferior, Bacia do Paraná). Dissertação (Mestrado - Programa de Pós Graduação em Ecologia e Recursos Naturais), Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, SP. p.55.
- Santos, R.S., 1984. *Lepisosteus cominato* n. sp., da formação Bauru, Estado de São Paulo, Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 56(2), 197-202.
- Santucci, R. M., Bertini, R. J., 2001. Distribuição Paleogeográfica E Biocronológica Dos Titanossauros (Saurischia, Sauropoda) Do Grupo Bauru, Cretáceo Superior Do Sudeste Brasileiro. **Revista Brasileira de Geociências**, 31(3), p. 307–314. doi: 10.25249/0375-7536.2001313307314.
- Santucci, R.M., Bertini, R.J., 2006. A new titanosaur from western São Paulo State, Upper Cretaceous Bauru Group, South-East Brazil. **Palaeontology**, 49(1):59-66.
- Saporta, G., 1872. Paléontologie française ou description des fossiles de la France (commencée par Alcide d'Orbigny et continuée par une réunion de paléontologistes sous la direction d'un comité special). Série 2. **Végétaux. Plantes jurassiques**, 1- 10. Paris, G. Masson, 432.

- Sedorko, D., Francischini, H. 2020. ICNOLOGIA: interações entre organismos e substratos. 1. ed. Curitiba: **Editora CRV**. v. 1. 672p.
- Seilacher, A., 1953. Studien zur Palichnologie. I. Über die Methoden der Palichnologie. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie**, Abhandlungen, 96, 421–452.
- Simões, T.R., Wilner, E., Caldwell, M.W., Weinschütz, L.C., Kellner, A.W.A., 2015. A stem acrodontan lizard in the Cretaceous of Brazil revises early lizard evolution in Gondwana. **Nature Communications**. 6, 1–8. <https://doi.org/10.1038/ncomms9149>.
- Smith, J.B., 2007. Dental morphology and variation in *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 27(S2), 103-126.
- Sperança, M.A., Aquino, F.W.B., Fernandes, M.A., Lopez-Castillo, A., Carneiro, R.L., Pereira-Filho, E.R., 2017. Application of Laser-Induced Breakdown Spectroscopy and Hyperspectral Images for Direct Evaluation of Chemical Elemental Profiles of Coprolites. **Geostandards and Geoanalytical Research**. 41, 273–282. <https://doi.org/10.1111/ggr.12155>.
- Soares, P.C., Landin, P.M.B., Fúlfaro, V.J., Sobreiro Neto, A.F., 1980. Ensaio de caracterização estratigráfica do Cretáceo no estado de São Paulo: Grupo Bauru. **Revista Brasileira de Geociências**, 10(3), 177–185. DOI: 10.25249/0375-7536.1980177185.
- Souza, G.A., Soares, M.B., Weinschütz, L.C., Wilner, E., Lopes, R.T., de Araújo, O.M.O., Kellner, A.W.A., 2021. The first edentulous ceratosaur from South America. **Scientific Reports**. 11, 1–15. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-01312-4>.
- Suárez, J.M., 1969. Um novo quelônio fóssil da Formação Baurú. In: **Congresso brasileiro de geologia**, 23., 1969, Salvador. Comunicações... Salvador: Boletim Especial, Salvador, 1:87-89.
- Tavares, S. A. S., Ricardi Branco, F., Santucci, R. M., 2014. Theropod teeth from the Adamantina Formation (Bauru Group, Upper Cretaceous), Monte Alto, São Paulo, Brazil. **Cretaceous Research**, 50, p. 59–71. doi: 10.1016/j.cretres.2014.03.021.

- Toledo, C.E.V., Bertini, R.J., 2005. Occurrences of the fossil Dipnoiformes in Brazil and its stratigraphic and chronological distributions. **Revista Brasileira de Paleontologia**, 8: 47-56.
- Upchurch, P., Barret, P., 2004. Sauropoda. In: **The Dinosauria**, Weishampel DB, Dodson P, Osmolska H (Eds).
- Vasconcellos, F.M., Carvalho, I.S., 2010. Paleoichnological assemblage associated with *Baurusuchus salgadoensis* remains, a Baurusuchidae Mesoeucrocodylia from the Bauru Basin, Brazil (Late Cretaceous). **New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin**, 51, 227-237.
- Vasconcelos, A.G., Bittencourt, J.S., Auler, A.S., 2019. Mammal tooth traces in a ferruginous cave in southeastern Brazil and their relevance to cave legal protection. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 91, 1–11. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201920180861>.
- Waskow, K., Sander, P.M., 2014. Growth record and histological variation in the dorsal ribs of *Camarasaurus* sp. (Sauropoda). **Journal of Vertebrate Paleontology**, 34(4), 852-869.
- Wilson, J.A., 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: Critique and cladistic analysis. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 136(2), 215–275. DOI: 10.1046/j.1096-3642.2002.00029.x.
- Wisshak, M., Knaust, D., Bertling, M., 2019. Bioerosion ichnotaxa: review and annotated list. **Facies**, 65(2), 1-39. DOI: 10.1007/s10347-019-0561-8.
- Wu, YH., Chiappe, L.M., Bottjer, D.J., 2021. Dental replacement in Mesozoic birds: evidence from newly discovered Brazilian enantiornithines. **Scientific Reports** 11, 19349. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-021-98335-8>.

#### **Anexo I.**

Este anexo representa o artigo publicado no dia 15 de julho de 2022, na revista *Historical Biology* intitulado “Bite traces in a sauropod rib from the Upper Cretaceous São José do Rio Preto Formation (Bauru Basin), Brazil.”

<https://doi.org/10.1080/08912963.2022.2090248>.



# Bite traces in a sauropod rib from the Upper Cretaceous São José do Rio Preto Formation (Bauru Basin), Brazil

Ludimilla F. S. Reis<sup>a</sup>, Aline M. Ghilardi<sup>b</sup> and Marcelo A. Fernandes<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Saúde, UFSCar Laboratório de Paleocologia e Paleocnologia, Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva, Centro de Ciências Biológicas e , São Carlos, Brazil; <sup>b</sup>da Terra, UFRN Departamento de Geologia, Centro de Ciências Exatas e , Natal, Brazil

## ABSTRACT

By studying fossil bite traces, we can reconstruct the behaviour of extinct organisms and better understand past communities, environments, and ecosystems. In this paper, we analyse bite traces on a fragmented sauropod rib from the Upper Cretaceous of the Bauru Basin, southeastern Brazil. The fossil was collected in the Ibirá municipality, São Paulo State, in the strata of the São José do Rio Preto Formation (Santonian–? Maastrichtian). The analysed specimen displays nine tooth drag traces on its external surface, produced by six or seven biting events. The traces consist of shallow linear grooves, with tapered ends and a serrated or smooth edge morphology. They can be classified as *Linichnus serratus*, *Linichnus bromleyi*, and *Knethichnus parallelum* and were produced by an organism with ziphodont dentition, probably an Abelisauridae. This work adds to the knowledge of the Bauru Basin palaeoecology and palaeobiology and expands the record of Mordichnia of Gondwana.

## ARTICLE HISTORY

Received 4 April 2022  
Accepted 13 June 2022

## KEYWORDS

Bioerosion; Theropoda;  
Crocodylomorpha; Ibirá;  
Praedichnia; Mordichnia

## Introduction

Bite traces on bone surfaces can provide important information about ecological relationships in ancient ecosystems. In addition to revealing the past existence of intra and interspecific interactions, they can help, for example, to determine the feeding behaviour of extinct organisms, the manner of prey selection by predators, and can also be used as taphonomic indicators (Jacobsen 1998; D'Amore and Blumenshine 2012; Hone et al. 2018; Drumheller et al. 2020).

Bite traces on dinosaur bones have been found and described in various localities around the world, in strata of different ages, and interpreted as the result of cannibalism (Rogers et al. 2003; McLain et al. 2018; Drumheller et al. 2020; Dalman and Lucas 2021), predation or necrophagy (Currie and Jacobsen 1995; Robinson et al. 2015; Drumheller et al. 2020; Brown et al. 2021), play (Rothschild 2015), intraspecific aggression (Peterson et al. 2009), among others (Brown et al. 2021). Each published paper on the subject enriches our understanding of dinosaur ethology and their past ecological relationships.

Here we describe tooth traces associated with a ziphodont bite maker found on a sauropod rib from the São José do Rio Preto Formation (Upper Cretaceous), Bauru Basin, southeast Brazil. The traces described here confirm a trophic relationship often inferred for this geological context but which had yet no direct evidence formally described. This expands the palaeoecological and palaeobiological understanding of the basin and also adds to the knowledge of the Cretaceous dinosaur communities of western Gondwana.

## Geological context

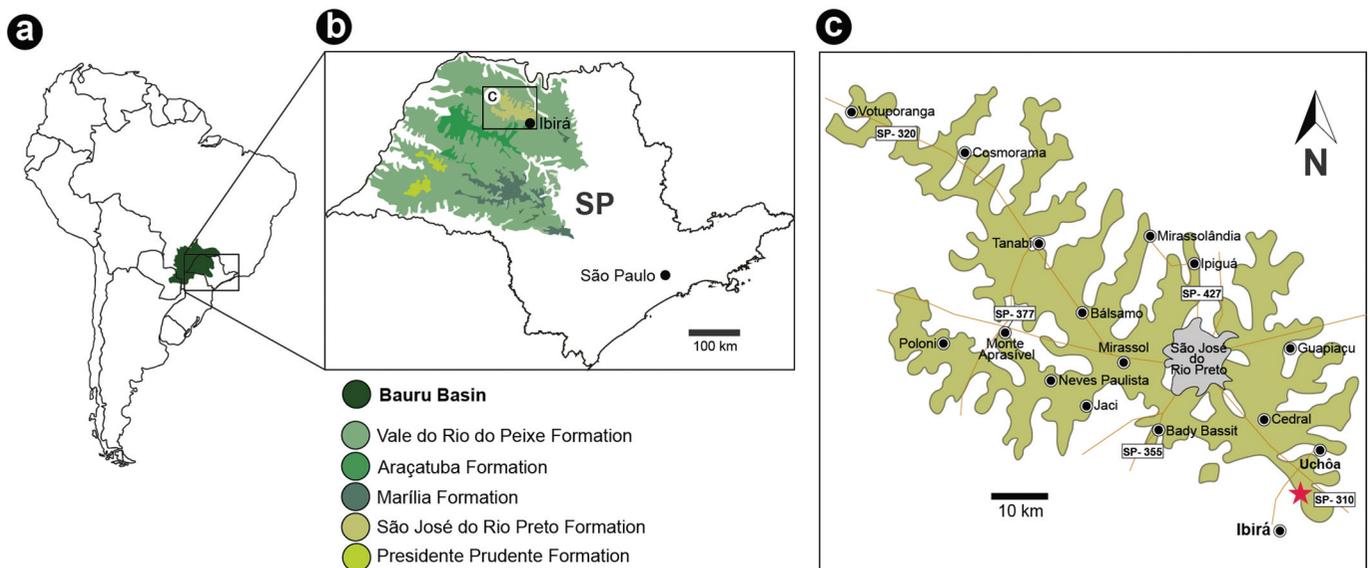
The Bauru Basin has a maximum thickness of 300 metres and an estimated area of 370,000 km<sup>2</sup>, distributed mainly in the western part of the Brazilian states of São Paulo and Minas

Gerais, in southeastern Brazil. In addition, it also extends into the northwestern Paraná State and southern Goiás State (Fernandes and Coimbra 1996) (Figure 1(a)). It is subdivided into two groups, the Caiuá and Bauru, often referred to as chrono-correlated and deposited during the Late Cretaceous (Fernandes and Coimbra 1996, 2000). More recently, however, this view has been challenged and there is currently a lack of consensus on the onset of the basin sedimentation, which may have taken place as early as the Early Cretaceous (Menegazzo et al. 2016; Batezelli 2017).

According to Fernandes and Coimbra (2000) and Fernandes and Ribeiro (2015), the Caiuá Group is essentially aeolian and would be composed of the Rio Paraná, Goio Erê, and Santo Anastácio formations. In turn, the Bauru Group is essentially fluvial and would be composed of the Uberaba, Vale do Rio do Peixe (VRP), Araçatuba, São José do Rio Preto (SJR), Presidente Prudente (PP) and Marília formations. More recently the Marília Formation has been subdivided into Marília and Serra da Galga formations considering differences observed in strata from the northeastern portion of the basin (Soares et al. 2020).

The history of definitions and redefinitions of the Bauru Basin lithostratigraphy is very long and complex and to this day there is no consensus among authors (e.g., Soares et al. 1980, 2020; Suguio 1981; Fernandes and Coimbra 1996, 2000; Batezelli et al. 2003; Paula E Silva et al. 2003, 2005, 2006, 2009; Batezelli 2010; Fernandes and Ribeiro 2015). The proposal by Fernandes and Coimbra (2000), reinforced by Fernandes and Ribeiro (2015), is used here because, in our view, it best describes the lithological differences observed in the Ibirá region.

The SJRP Formation, the focus of the present study, is essentially formed by sandstones, often conglomeratic, accumulated in channel bars and fluvial plains of wide and shallow interbedded systems (Fernandes 2004). This unit belongs to the former Adamantina



**Figure 1.** (a) Location of the Bauru Basin in South America. (b) Outcropping rocks of Bauru Group in São Paulo State. (c) São José do Rio Preto Formation context. The location where the fossil was found is marked by a red star. Modified from Delcourt and Iori (2018)

Formation, proposed by Soares et al. (1980), dismembered by Fernandes and Coimbra (2000), and is present in the highest regions of the São José do Rio Preto municipality, north of the Tietê River in São Paulo state (Fernandes and Coimbra 2000; Fernandes 2004) (Figure 1(b,c)). The estimated age for the SJRP Formation is Santonian or Santonian-Maastrichtian (Dias-Brito et al. 2001; Castro et al. 2018). It would be chronocorrelated with part of the former Marília Formation and its upper portion with the PP Formation (Fernandes and Coimbra 2000; Fernandes 2004; Fernandes and Ribeiro 2015).

The fossil record of the SJRP Formation is abundant but mostly fragmentary, mainly occurring in the conglomeratic strata, where bone fragments and other bioclasts are very common (Fernandes and Coimbra 2000). Its fossil register includes microfossils (Dias-Brito et al. 2001); molluscs (Mezzalira 1974); vertebrate and invertebrate ichnofossils (Fernandes 2006; Souto 2010; Sperança et al. 2017); rhizoliths (Fernandes and Ribeiro 2015); teeth and bones of dinosaurs (Theropoda and Titanosauria) and Crocodyliformes (Arid and Vizotto 1963; Mezzalira 1989; Montefeltro et al. 2009; Iori et al. 2011; Marinho and Iori 2011; Méndez et al. 2014; Delcourt and Iori 2018; Pinheiro et al. 2018; Fernandes et al. 2019; Aureliano et al. 2021a, 2021b); in addition to fish, amphibian and chelonian remains (Mezzalira 1989; Ghilardi and Fernandes 2007; Paschoa et al. 2019; Hermanson et al. 2020). Most of the SJRP Formation fossils are disarticulated and fragmented (Fernandes and Coimbra 2000). For a more extensive listing of the Bauru Group fossils, see Fernandes and Ribeiro (2015) and Menegazzo et al. (2015).

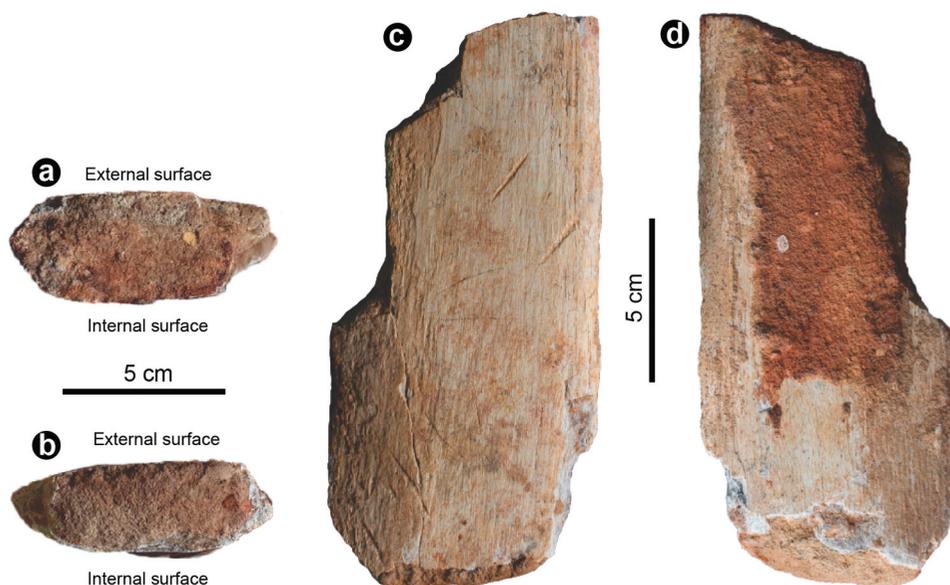
Specifically in the region of the Ibirá municipality, São Paulo State, the source area of the material here described, the fossil record is abundant and known at least since the 1960s (Arid and Vizotto 1963). It mostly consists of teeth and isolated bones of dinosaurs and Crocodyliformes, disarticulated fragments of Testudines carapace, fish scales, coprolites, and isolated anuran bones (Ghilardi and Fernandes 2007; Ghilardi 2008; Montefeltro et al. 2009; Iori and Carvalho 2011; Marinho and Iori 2011; Delcourt and Iori 2018; Paschoa et al. 2019; Fernandes et al. 2019; Aureliano et al. 2021a, 2021b).

### Bite traces in Bauru Basin fossils

One of the first records of bite traces described for the Bauru Basin was presented by Avilla et al. (2004). The authors describe an almost complete articulated tail of a Baurusuchidae (Crocodyliformes) with shallow circular punctures on the osteoderms. The fossil was found in the VRP Formation and the punctures were interpreted as bite traces of another Crocodylomorpha. As the traces show signs of regeneration and the fossil was mostly articulated, the authors interpreted them as the result of social interaction between the organisms involved, probably intraspecific combat.

After that, Kellner et al. (2006) mention and figure bite traces in the holotype material of *Maxakalisaurus topai*, also found in the VRP Formation. From the image available (see Kellner et al. 2006), (Figure 3), it is possible to observe at least three relatively deep oval punctures on a bone fragment, produced by large teeth with some labial-lingual compression. The authors suggest that the traces may be the result of necrophagy by theropod dinosaurs since isolated teeth of these animals were found in the same deposit. Similarly, Machado et al. (2013) also mention and figure the occurrence of several punctures interpreted as possible bite traces on the surface of an ilium fragment of *Brasilotitan nemophagus*, found in the PP Formation. From the image available (Machado et al. 2013, Figure 12) it is possible to observe several shallow circular traces distributed on the surface of the specimen. The authors highlight the need for further examination to confirm its ichnological nature.

Vasconcellos and Carvalho (2010) then, describe and try to interpret bite traces in a study that addresses the palaeoichnological assembly associated with *Baurusuchus salgadoensis* specimens found in the General Salgado municipality area, São Paulo State, VRP Formation. The described traces were identified in the holotype material of *B. salgadoensis* and consist of several circular to elliptical punctures, shallow to deep, located preferentially in the nasal and maxillary bones of the specimen. The authors suggest that this may be evidence of intraspecific competition or attempted predation by theropod dinosaurs. They exclude necrophagy because the traces show signs of regeneration.



**Figure 2.** Specimen LPP-PV-208. (a) Proximal view. (b) Distal view. (c) External surface. (d) Internal surface.

Shortly after, Marinho and Iori (2011) described a large titanosaur osteoderm from the SJRP Formation, found in the Ibirá municipality area, São Paulo state. The authors identified three possible bite traces attributed to a large *Crocodylomorpha* or a theropod dinosaur. They consist of circular to elliptical relatively deep punctures, which led the authors to conjecture about the protective function of osteoderms in titanosaurs.

Furthermore, Araújo-Júnior and Marinho (2013) described bite traces on the pubis of a partially articulated *Baurusuchidae* specimen found in the VRP Formation. The traces consist of several shallow grooves, more or less parallel to each other and perpendicular to the long axis of the bone. The traces were interpreted as the result of scavenging.

More recently, Paes-Neto et al. (2018) described an epiphysis of a sauropod long bone from the Serra da Galga Formation with sub-elliptical punctures interpreted as possible bite traces. The authors, however, did not rule out bioerosion by insects. Finally, PVLGC et al. (2021) described a distal epiphysis of a sauropod fibula from the PP Formation, with several bite traces. These are mostly circular punctures of varying size and depths but some shallow grooves were also described. The authors interpreted the traces as a product of necrophagy by *Itasuchidae* crocodylomorphs.

## Material and methods

The material analysed in this work is a fragmentary rib of an indeterminate sauropod under the register number LPP-PV-208. The specimen is currently housed at the Laboratory of Palaeoecology and Palaeoichnology (LPP) of the Universidade Federal de São Carlos (UFSCar), São Carlos municipality, São Paulo State, Brazil. The fragmentary rib was collected between 2005 and 2010, in the surroundings of Ibirá municipality, western São Paulo State, during one of the field works conducted under the coordination of MAF. The site where the material was collected is located at the coordinates 20°58'39.8 "S and 49°14'15.3"W, and is called "Sítio dos Irmãos Garcia", although also known as "Sítio Vaca Morta".

An analogical pachymeter was used to obtain the trace measures, including length, maximum width, and distance between traces. Measurements were made three times and the mean values were

used as the final results. Some traces are interrupted, so we measured the length of their separate portions, as well as their total length.

We used a Canon EOS model 6D camera, with lenses 50 mm 1.4 and 100 mm 2.8, to acquire images. The specimen was illuminated with a spotlight at approximately 45°, providing better contrast and visualisation of the traces. For the detailed images, we photographed the specimen under the same lighting conditions with an Olympus SZ40 stereomicroscope using 40x magnification. This allowed us to identify features not observed with the naked eye.

The software Adobe Illustrator and Adobe Photoshop were used to make the figures. The contrast and brightness of the images were adjusted, when necessary, to facilitate the visualisation of the traces.

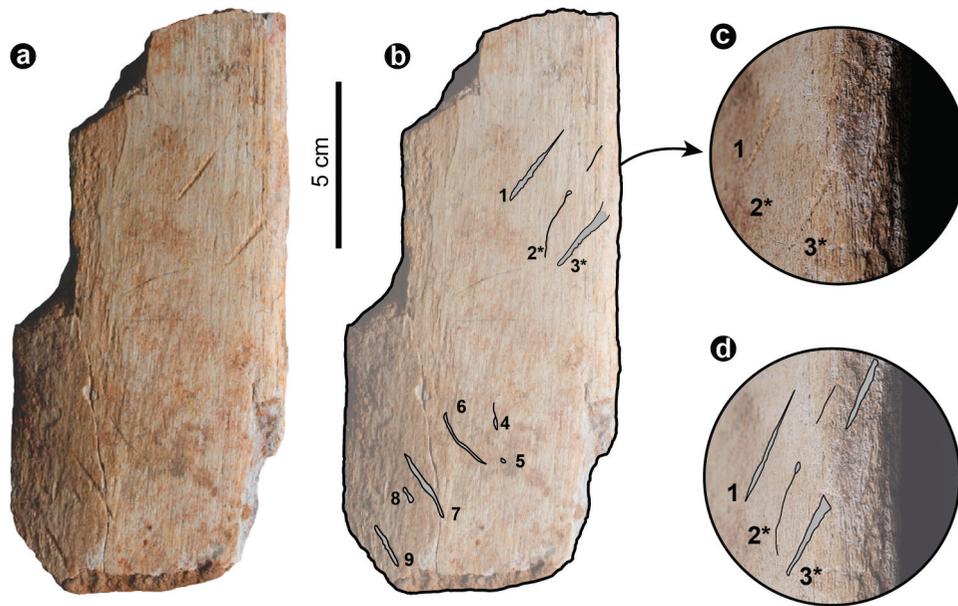
The terminology proposed by Seilacher (1953) was adopted, in which the term 'trace' is used to refer to modifications derived from biological activities, as opposed to the term 'mark'. Furthermore, we used the ichnotaxobases of Pirrone et al. (2014) and the classification of bite traces proposed by Hone and Watabe (2010), where: 'punctures' are deep tooth traces that penetrate the cortex of the bone; 'bite and drag' are traces in which the teeth have been sunk into the surface of the bone, penetrating the cortex and then pulled through it; and 'drag' are traces in which the teeth only touch the surface of the bone, without breaking through the cortex, and are pulled through it, leaving surface grooves.

To classify the curvature of traces, we used the proposal by D'Amore and Blumensehine (2009), and, finally, for ichnotaxonomy, we considered the recent review for bioerosion traces published by Wisshak et al. (2019).

## Results

### Description of the specimen

Specimen LPP-PV-208 (Figure 2) has a length of approximately 18 cm and a maximum width of 8.5 cm. It is a meso-distal fragment of a proximal dorsal rib of a sauropod. This can be stated due to the specimen size and oval distal and proximal D-shaped cross-section (see Waskow and Sander 2014). Furthermore, plank-shaped ribs are typical of Titanosauriformes (Wilson 2002). This is the most probable identification since all sauropods described from the Bauru



**Figure 3.** Bite traces identified on specimen LPP-PV-208. (a) Overview of the external surface of LPP-PV-208. (b) Highlight of the identified bite traces. (c) Detail showing continuity of trace 3 in the lateral side of the specimen. (d) Line drawing of traces observed in c. The traces indicated with "\*" are composite.

Basin so far belong to this clade (e.g., Machado et al. 2013; Bandeira et al. 2016). Moreover, only Titanosauriformes survived until the latest Cretaceous (Upchurch and Barret 2004).

### Description of the traces

On the external surface of the analysed specimen, we could identify at least 9 linear shallow grooves, interpreted as tooth traces (Figures 2(c) and Figure 3). They do not penetrate the cortex of the bone, therefore are considered here as drag traces. They were likely produced between six or seven distinct biting events. As there is still sediment adhered to about  $\frac{2}{3}$  of the inner part of the specimen (Figure 2(d)), it was not possible to analyse the presence of traces in this region. However, in the exposed inner area no recognisable traces were found. There are also some linear and irregular marks on the external surface of the specimen, which may be interpreted as trampling marks or post-diagenetic features. These were not considered or described in this study.

In the proximal part of the external surface of the specimen, we identified three bite traces (traces 1, 2, and 3), all positioned diagonally (between  $50^\circ$  and  $85^\circ$ ) to the longitudinal axis of the specimen. These traces can be seen in Figure 3 and Figure 4 and their respective measurements are shown in Table 1. They are described below.

**Trace 1** – a straight shallow groove (drag trace), with tapered, V-shaped, ends, 19.66 mm long and 1.75 mm wide (Figure 4(a,d)). It is positioned at  $55^\circ$  to the longitudinal axis of the specimen and has a serrated morphology, associated with the rupture of superficial bone fibres during tooth dragging. It is also possible to observe a positive relief in one of the borders, a feature associated with the plastic deformation of bone fibres by the pressure of the tooth against the bone surface during contact.

**Trace 2** – a curved superficial groove (drag trace), divided into two parts, evidencing an interruption in the tooth contact with the bone surface during its formation (Figure 4(a,e)). It is sigmoid-shaped, very superficial, consisting only of a thin drag line on the bone surface. Its angle to the longitudinal axis of the specimen

varies from  $60$  to  $85^\circ$ , with a curvature between  $45$  and  $90^\circ$ . The longest part of the trace measures 20.18 mm in length and presents variable depth and width, whereas the shortest part of the trace, located closer to the rib border, measures 7.59 mm in length. The total length of the trace (including its interruption) is 39.96 mm.

**Trace 3** – a rectilinear shallow groove (drag trace), divided into two parts, extending from the lateral portion of the rib to its external surface (Figure 4(a,b,f)). Its total length is 49.70 mm and it has V-shaped tapering ends. This trace is positioned at  $55^\circ$  to the longitudinal axis of the specimen, has a similar depth to trace 1, and also has a serrated morphology. Its maximum width is approximately 1.95 mm. This compound trace is shortly interrupted near the edge of the rib. Its shortest part is located at the lateral surface of the specimen, while the longest is on the external surface of the rib, parallel to trace 1.

Traces 1 and 3 are straight, parallel to each other, have serrated edges, and similar depths. Trace 2, on the other hand, is at a different angle and displays a sigmoid curvature, denoting a movement of the head of the bite maker during its formation. We interpret that traces 1 and 3 were produced during the same bite event, whereas trace 2 would have been generated in a different one.

According to the way the bone fibres were ruptured and deformed in traces 1 and 3 (see Figure 4(b)), it is also possible to state that these traces were produced from the proximal outer portion of the rib, distally to its centre.

In the distal portion of the external surface of specimen LPP-PV-208, we identified six additional bite traces (traces 4, 5, 6, 7, 8, and 9), all positioned diagonally to the longest axis of the specimen, between  $40^\circ$  and  $80^\circ$ . These traces can be seen in Figure 3 and Figure 4 and their respective measurements are gathered in Table 1. They are described below.

**Trace 4** – a short shallow linear groove (drag trace) with V-shaped tapering ends (Figure 4(c,g)). Its length is 8.35 mm and its maximum width is 1.10 mm. One of its edges is smooth and the other has evidence of scraping of the tooth serrated carinae, extending for 1.10 mm, at an angle of  $40^\circ$  to the main axis of the trace.



**Figure 4.** Traces 1 to 9. (a) Overview of the proximal part of the specimen LPP-PV-208. (b) Detail of trace 3, showing the serrated borders. (c) Overview of the distal part of the specimen LPP-PV-208. (d-l) Traces 1 to 9, respectively. The traces indicated with "\*" are composite.

**Table 1.** Total length, maximum width, angle, and morphology of the traces identified in specimen LPP-PV-208. The traces indicated with "\*" are composite.

Traces	1	2*	3*	4	5	6	7	8	9
Total length (mm)	19.66	39.96	49.70	8.35	2.42	20.16	23.10	4.64	15.27
Maximum Width (mm)	1.75	-	1.95	1.10	1.04	0.67	1.42	1.10	1.45
Angle	50°	50°	60° to 85°	80°		40° to 80°	55°	60°	55°
Edges	Serrated	Smooth	Serrated	Smooth	Smooth	Mostly Smooth	Smooth	Smoothly Serrated	Smoothly Serrated

**Trace 5** – a very short shallow linear groove (drag trace), about 2.42 mm in length and 1.04 mm in maximum width (Figure 4(c,h)), with V-shaped tapering ends. It is positioned at 55° to the longitudinal axis of the specimen and has smooth edges.

**Trace 6** – a curved linear groove (drag trace), with 20.16 mm in length and 0.67 mm in maximum width, with V-shaped tapering ends (Figure 4(c,i)). Its axis varies between 40 and 80° to the longitudinal axis of the specimen, with curvature between 45 and 90°. Its edges are mostly smooth, but serrations can be observed on its distal part.

**Table 2.** Distance between traces produced during the same bite.

Traces	1–3	7–9
Distance (mm)	22.99	19.59

**Trace 7** – a linear groove (drag trace), with a length of 23.10 mm and a maximum width of 1.42 mm, practically straight, with its main axis at approximately 55° to the longitudinal axis of the specimen and V-shaped tapering ends (Figure 4(c,j)). This trace is deeper when compared to traces 4, 5, 6, and 8. Its edges are smooth.

**Trace 8** – a very short groove (drag trace), with V-shaped tapered ends, a length of 4.64 mm, a maximum width of 1.10 mm, and smoothly serrated edges (Figure 4(c,k)). It is also possible to observe that one of the borders is in positive relief, denoting the plastic deformation of the superficial bone fibres, due to the pressure of the tooth on the bone surface.

**Trace 9** – a linear groove (drag trace), 15.27 mm long, with a maximum width of 1.45 mm and V-shaped tapering ends. This trace is practically straight and has smoothly serrated edges (Figure 4(c,l)). Its main axis is at approximately 55° to the longitudinal axis of the specimen and its depth is similar to that of trace 6.

Since traces 7 and 9 are very similar in morphology and have coinciding angles, we consider they were produced during the same biting event. Traces 4 and 5, in turn, would have been produced in independent biting events and traces 6 and 8 do not allow us to interpret whether they belong to unique or independent biting events. Thus, this set of six traces, located in the most distal portion of the specimen, would have been generated between 4 and 5 distinct biting events.

### Inter-trace spacing

The distances between traces interpreted as having been produced during the same bite are shown in Table 2.

## Discussion

### Ichnotaxonomical comparisons

The traces described here can be classified as belonging to the ichnofamily Machichnidae (Wisshak et al. 2019), which includes ‘punctures to grooves, both of somewhat irregular outline, often in sets, in bone’. This ichnofamily is associated with the ethological category of Praedichnia (i.e., predation or scavenging traces; Ekdale 1985), subcategory Mordichnia (bite traces on bones; Müller 1962), and includes the ichnogenera (*Knethichnus* Jacobsen and Bromley 2009, *Linichnus* Jacobsen and Bromley 2009, *Machichnus* Mikuláš et al. 2006, *Mandaodonites* Cruickshank 1986, and *Nihilichnus*; Mikuláš, Kadlecová, Fejfar and Dvorák 2006). Besides these, other ichnogenera associated with bite traces were described, such as ‘*Heterodontichnites*’ (Rinehart et al. 2006) and ‘*Brutalichnus*’ (Mikuláš et al. 2006), however, the former was considered a junior synonym of *Mandaodonites* and the latter *nomen nudum* (Wisshak et al. 2019).

*Nihilichnus* includes ‘roughly triangular, circular or ovoid holes or external pits, occurring solitarily or in groups, which may show recurring patterns’ and *Mandaodonites* includes ‘perforations of a dentition composed of conical teeth of various sizes, producing a sigmoid curve when printed on resistant substrates’. *Nihilichnus* characterises very well the traces figured and/or described by Avilla et al. (2004), Kellner et al. (2006), Vasconcellos and Carvalho

(2010), Marinho and Iori (2011), Machado et al. (2013), PVLGC et al. (2021) and even Paes-Neto et al. (2018), but not the traces presented here.

*Machichnus* in turn, is characterised by ‘shallow serial, parallel or subparallel grooves’, arcuate in cross-section. This ichnogenus represents gnawing traces, which mainly affect the edges of the substrate. Although the traces described here consist of linear grooves, they are not serial nor arcuate in cross-section. Similarly, they also differ from the gnawing furrows recently described by Brown et al. (2021).

The traces described here, however, share the same characteristics of (*Linichnus* Jacobsen and Bromley 2009), including (*Linichnus serratus* Jacobsen and Bromley 2009 and *Linichnus bromleyi*; Muñiz et al. 2020), and are therefore classified as such. The diagnosis of *L. serratus* is ‘single elongated groove of biogenic origin on skeletal material (e.g., bones, teeth). The groove, U- or V-shaped in transverse section, may only affect the surface of the bone, or bone-fibres may be cut through, recurved, or broken within the groove. The groove has a serrated morphology’. Traces 1 and 3 fit well in this description. The other traces, however, do not. Jacobsen and Bromley (2009) already observed that there could be a variation within *Linichnus* but only recently Muñiz et al. (2020) formalised the description of a second ichnospecies: *L. bromleyi*. The diagnosis of *L. bromleyi* is ‘*Linichnus* with a non-serrated edge’, which describes well traces 2 and 4–9.

Besides the ichnogenus *Linichnus*, trace 4 also presents a feature similar to (*Knethichnus parallelum* Jacobsen and Bromley 2009), whose diagnosis consists of ‘scraping structures in which serration traces extend as parallel grooves leading in some cases away from an initial groove’. Although subtle, it is possible to perceive a short dragging of the tooth serrated carina on the left margin of this trace.

Compared to the bite traces already described for the Bauru Basin, the traces presented here share some similarities to those of Araújo-Júnior and Marinho (2013), which are also dragging traces, probably *L. bromleyi*. Since the authors do not describe details of the morphology of the grooves, it is not possible to know for sure whether they have a serrated morphology. From the image (Figure 4 of Araújo-Júnior and Marinho 2013) it is only possible to recognise that they do not have tapered ends, which is different from what we observe here. Moreover, they also occur in a greater density (at least 50 linear traces were identified in an area of a few cm<sup>2</sup>), most have a curvature between 45 and 90° and some intersect each other, which evidences a different generating behaviour (perhaps gnawing?), and/or a distinct trace maker.

### Identity of the bite maker

As the traces are relatively narrow (especially trace 2) and have tapered, V-shaped, ends, we can interpret a bite maker with very pointed teeth and/or teeth with a high degree of labial-lingual compression. In addition, the scraping trace of the carinae observed in trace 4 indicates that it had teeth with serrated carinae. The trace maker would therefore have a ziphodont dentition. Ziphodont dentition is characterised by long rows of relatively uniform, distally curved, labio-lingually compressed teeth with serrations present or absent (Benton 2004; D’Amore and Blumenshine 2009).

In the Bauru Basin, there are two groups of predators and potential bite makers that could have produced the traces observed in LPP-PV-208: theropod dinosaurs, including Abelisauridae, Megaraptora, and Coelurosauria; and Crocodyliformes, including large Notosuchia and Itasuchidae (e.g., Carvalho et al. 2005; Iori et al. 2011; Méndez et al. 2012; Delcourt and Grillo 2014; Delcourt

and Iori 2018; Pinheiro et al. 2018). Each of these groups has specific dental features and different stratigraphic occurrences, which allows us to try to determine the probable responsible for the described traces.

According to Bandeira et al. (2018), Baurusuchidae (Notosuchia) is the second-best represented tetrapod clade in the Bauru Basin, with several species already found. All members of this group share a tall and robust skull, with heterodont ziphodont dentition, serrated carinae, and a reduction in the number of teeth (Carvalho et al. 2005). To date, however, no records of Baurusuchidae have been described in the SJRP Formation. Moreover, records of bites possibly attributed to Baurusuchidae have already been described by Avilla et al. (2004) and Vasconcellos and Carvalho (2010), and these have a distinct pattern from what is observed here.

The only record of Notosuchia from the SJRP Formation includes small omnivorous forms, with multicusped teeth (Montefeltro et al. 2009), probably related to 'advanced notosuchians' (Marinho et al. 2022). It is possible to discard them as bite makers by their size and also by the peculiar characteristics of their teeth (i.e., bulbous low crowns, slightly transversely flattened, apically opened with accessory cusps and discrete smooth carinae).

Although there are no records of Baurusuchidae and other large Notosuchia in the SJRP Formation, there is abundant evidence of other faunivorous Crocodyliformes, such as the Itasuchidae. These include semi-aquatic forms, represented locally by *Roxochamps* and *Pepesuchus*. The dentition of Itasuchidae shows some labial-lingual compression, but very incipient. The teeth of *Roxochamps* have obtuse tips (Pinheiro et al. 2018), which can exclude them as potential trace makers. *Pepesuchus*, on the other hand, has relatively pointed teeth, but like *Roxochamps* has a 'crocodyloid occlusion' (Pinheiro et al. 2018), which would make it difficult to produce the traces presented here. In this way, we could also exclude them as potential trace makers. In addition, PVLGC et al. (2021) describe bite traces attributed to Itasuchidae, including punctures and possible drag traces, which are very different from the ones described here. Moreover, feeding traits of Crocodyliformes generally include circular or ovoid puncture marks, shallow or deep, associated or not with grooves. This is closely linked to the group's differentiated feeding behaviour, especially, their way of manipulating food (e.g., Njau and Blumenschine 2006; Noto et al. 2012; Boyd et al. 2013; Pujos and Salas-Gismondi 2020).

Based on the current evidence, we could exclude the hypothesis that the traces found in LPP-PV-208 would have been produced by Crocodyliformes from the Bauru Basin. This leads us to the second group of possible bite makers, the theropod dinosaurs. Isolated teeth of theropod dinosaurs are very common in the fossil record of the SJRP Formation and the variety of morphotypes indicates the presence of different groups of these organisms (Ghilardi and Fernandes 2011; Delcourt et al. 2020). In the Ibirá region, bone remains of possible Megaraptora and Abelisauridae have already been found (Méndez et al. 2012; Delcourt and Iori 2018), as well as teeth attributed to Maniraptora indet. and Unenlagiinae (Ghilardi and Fernandes 2011). The teeth of Unenlagiinae described so far do not have serrated carinae, which alone would exclude them as potential bite makers. Furthermore, the size of the teeth attributed to them is not compatible with the traces observed in LPP-PV-208. The teeth of Maniraptora indet. are also too small, making Abelisauridae and Megaraptora the most likely bite makers. The species of Abelisauridae known from the Ibirá region, *Thanos simonattoi*, was a medium-sized Abelisauridae, about 5.5 m long, whereas the possible Megaraptora collected in the same region would have a slightly larger size (Méndez et al. 2012; Delcourt and Iori 2018).

Abelisauridae, according to Bandeira et al. (2018), is the third most representative vertebrate group in the Bauru Basin. Abelisauridae includes robust, medium to large forms with relatively short skulls and reduced forelimbs (Bonaparte 1991; Sampson and Witmer 2007; Ruiz et al. 2011; Delcourt 2018). They have narrow teeth of variable labial-lingual compression and oval cross-section, with well-developed mesial and distal serrated carinae (Smith 2007; Delcourt et al. 2020). Megaraptora, on the other hand, have considerably smaller representativeness in the Bauru Basin, and its identification is still questioned by some authors (Motta et al. 2016; Delcourt and Iori 2018; Porfiri et al. 2018). The only records would be a caudal vertebra found in the SJRP Formation and another from the Uberaba Formation, identified as Megaraptora mainly due to its pneumaticity (Méndez et al. 2012; Martinelli et al. 2013). Megaraptora includes medium to large theropods, with proportionally large and robust forelimbs, elongated claws, and an elongated and narrow snout (Porfiri et al. 2007, 2014). Their teeth are distinguished from those of the Abelisauridae for being strongly recurved distally (Hendrickx et al. 2020).

Some bite traces already described in the literature, associated with theropods, have many similarities with those found in LPP-PV-208, which helps to reinforce the identification of a theropod bite maker (e.g., Rogers et al. 2003; Rivera-Silva et al. 2012; Robinson et al. 2015; Augustin et al. 2020). The distinction between Abelisauridae and Megaraptora, on the other hand, is more difficult, as bite traces conclusively produced by Megaraptora have not yet been described. However, one would expect that, since they possess more distally curved teeth, Megaraptora would leave more mesial carinae scarring traces. As this is not the case in the material here described, we conclude that the bite maker would most likely be an Abelisauridae. Furthermore, the traces seen in LPP-PV-208 share many similarities with that described by Rogers et al. (2003), which would reinforce a bite maker with Abelisauridae affinities.

### Remarks on intertooth distance

The distance between teeth can help indicate the size of the bite maker and also give more clues about its possible phylogenetic affinity (e.g., Rogers et al. 2003; Brown et al. 2021). However, the spacing between the teeth can vary in many ways, so caution is needed (Hone and Chure 2018).

In the case reported here, there is no theropod cranial material from the SJRP Formation that allows direct comparison of intertooth distance. The only Theropoda cranial materials described for the Bauru Basin are the fragment of Abelisauridae maxilla from the PP Formation (Azevedo et al. 2013; Delcourt and Grillo 2018) and the partials maxilla and dentary of Unenlagiinae from the Marília Formation (Brum et al. 2021). The Abelisauridae maxilla has a completely preserved crown and 5 alveoli. By the proportions, the specimen represents a form of Abelisauridae larger than *Skorpiovenator* and *Majungasaurus*. The interdental distance of the specimen would be between 2 and 3 cm, which is equivalent to what is found here. Conversely, the material of Unenlagiinae described by Brum et al. (2021) has an interdental distance of about 1 cm, and the teeth lack serrations, being of a probable piscivorous form.

The PP Formation is chronocorrelated with the SJRP Formation. They were continuous in the past, only formed in different environmental contexts (Fernandes and Ribeiro 2015). It is possible that the same large theropod taxon is present in both units, as the Crocodyliformes *Pepesuchus*, found in both (Campos et al. 2011; Iori and Carvalho 2011).

As mentioned, it is problematic to try to identify the bite maker phylogenetic affinity by means of intertooth distance. For example, it is difficult to identify which teeth of the trace maker have contacted the bone surface. Hone and Chure (2018) note that feeding traces of theropods can generally be attributed to premaxillary teeth, as these provide greater control while feeding. However, the high intertooth distance found in LPP-PV-208 bite traces may indicate that they were produced either by maxillary or dentary teeth, as the distance between these is usually greater (e.g., Smith 2007). Distinct degrees of tooth wear and different phases of tooth eruption can affect the distance between traces left on a surface, which results in an overestimated intertooth distance value. Also, changes in head angulation are capable of altering the spacing between traces, which can lead the intertooth distance to be underestimated (Hone and Chure 2018). The difference in inter-trace distance between traces 1 and 3 and traces 7 and 9 may be a reflection of the second case but the first problem is more complex. Theropods continually lost their teeth and could grow new ones. Thus, irregularities in the tooth line could occur as the theropod lost some teeth and/or new teeth were growing. For this reason, we cannot rule out that the features described here were produced by premaxillary teeth, nor can we make a secure phylogenetic and/or size inference of the bite maker based solely on that.

### **Bite maker behaviour**

It was possible to determine that at least six or seven different biting events left traces in LPP-PV-208. It is not possible, however, to determine the order in which they occurred but they were probably generated by the same bite maker since they share similarities and are very close together.

At least two of the described traces (2 and 3) evidence an interruption in the contact of the tooth with the bone surface during its formation. In the case of trace 2, this may reflect 1) a change in bite pressure along the tooth drag on the bone surface, 2) a movement of the predator's head during the bite, 3) the encounter of resistance by some tissue soft attached to the bone during the tooth drag, or 4) the movement of the prey as it defends itself and tries to escape from the predator. We sustain that, in this case, the first three hypotheses are more plausible, considering the anatomical location of the bites. Trace 2 presents a sigmoid curvature, which may indicate that the interruption was caused by the head movement of the predator. Also, there is a variation in the trace depth and width, which can be caused either by variation in bite pressure or also by head movement. In the case of trace 3, the interruption can be explained simply by the transition of the tooth contact from the side of the rib to the external surface of it.

The curvatures of traces 2 and 6 suggest that they were probably formed by a medial-caudal movement of the head of the bite maker. In this movement, the jaw and teeth of the carnivore are positioned perpendicular to the body of the prey. The animal then moves its head laterally, then caudally, returning the head to a perpendicular position to the carcass. This movement helps to tear the flesh and/or skin of the prey (D'Amore and Blumenshine 2009). Also, the superficiality of traces 2 and 6 indicates that the teeth would have been further away from the bone during incidental contact.

The other traces found in LPP-PV-208 do not present curvature, i.e., they are straight or practically straight. The simple act of "pulling" the meat for defleshing during biting is capable of generating straight tooth traces or clusters of subparallel traces (Hone and Chure 2018). The subparallel trace clustering pattern involves the production of traces by teeth of the same tooth line (mandibular and/or maxillary) during the same bite event (D'Amore and

Blumenshine 2009). As already argued, this would likely be the case for traces 1 and 3 and traces 7 and 9.

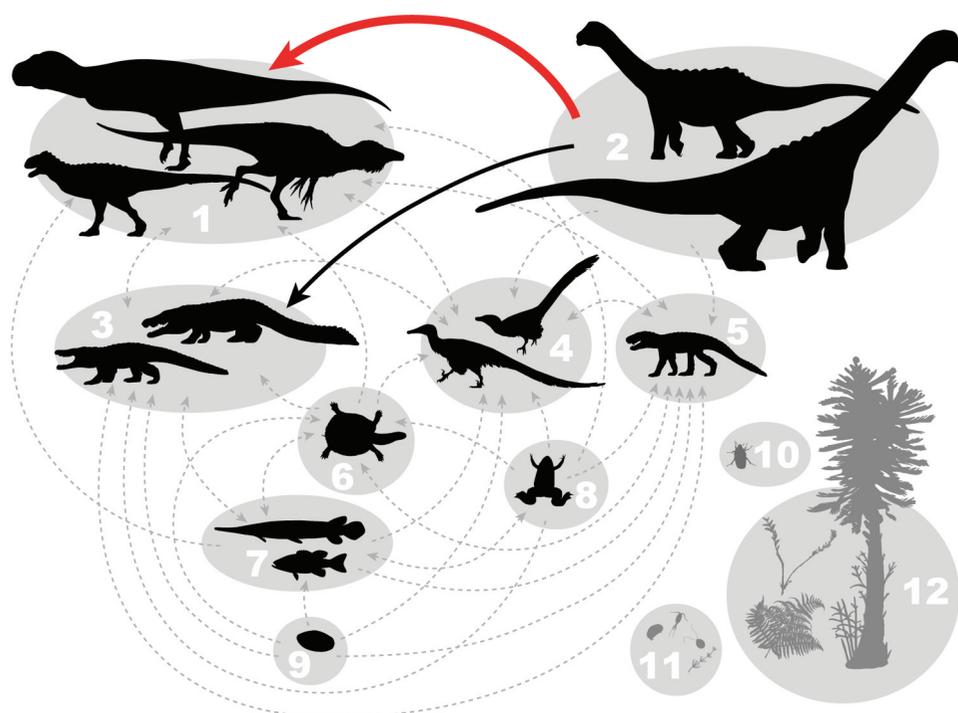
Trace 4, in its turn, evidence that the head of the bite maker was at a different angle to the rib surface when the bite was taken, perhaps laterally and/or frontally included, or that the trace maker changed the angle of the head during the bite (see D'Amore and Blumenshine 2012). The subtle scraping of the serrated carinae observed on one edge of this trace help support this assertion. Furthermore, the angle of trace 4 to the longitudinal axis of the rib is quite different from the others, approximately 80°, while the angle of the other traces varies mainly between 50 and 60°.

Unlike traces 1 and 3, most traces located distally in the specimen have smooth edges. Bite makers can generate different traces depending on several factors (see D'Amore and Blumenshine 2009; D'Amore and Blumenshine 2012). In the case of trace 4, its smooth morphology can be explained by the dragging of the tooth aligned to the bone fibres. Nonetheless, the angle and force applied to the bite, besides the characteristics of the bone, among others, can also generate variation in the edge morphology (Muñiz et al. 2020). It is particularly notable that traces 8 and 9 have edges with smooth serrations. This could be a simple taphonomic variation, due to different bone plasticity in response to a determinate biting force, for example, or it could mean that these wounds have undergone some regeneration. To affirm that there was regeneration it would be necessary to carry out a histological analysis. If these injuries have undergone regeneration, they were necessarily inflicted in an earlier event than traces 1 and 3, which do not show any signs of bone tissue recovery. This observation would be interesting as it could demonstrate that this anatomical region was commonly exploited as a vulnerable spot by the predator.

According to Filippi and Bellardini (2021), it would be possible to differentiate between bite traces produced by predation and necrophagy. According to these authors, necrophagy traces generally include concentrations of carnivore teeth traces on specific parts of certain bones and are often associated with some degree of disarticulation of skeletal elements. The condition of the specimen described here indicates that it was buried and fossilised when already fragmented and disarticulated. However, taking into account the sedimentary environment of the SJRP Formation (fluvial of interlaced channels), the disarticulation and fragmentation could be explained simply by hydric transportation. This is a common condition in fossils of the unit. Now, as the traces described here are superficial, some show no evidence of regeneration, and there are no signs that the prey resisted the bite maker behaviour, we interpret that they most likely originated *post mortem*, from a necrophagic behaviour. It is possible that the trace maker was responsible for taking down the sauropod but this cannot be stated based on the pieces of evidence available here.

### **Palaeoecological implications**

The palaeofauna of the SJRP Formation has been more broadly studied in the last decades and records of several organisms have been recently described. This has greatly increased our understanding of the Bauru Basin palaeofauna and stratigraphy. Although the trophic relationship between Abelisauridae and Sauropoda has already been previously inferred for the basin (e.g., Kellner et al. 2006; Godoy et al. 2014), the evidence presented here confirms this interaction and also adds details on how this interaction occurred. Considering the already known record for the SJRP Formation,



**Figure 5.** Reconstruction of the SJRP Formation trophic web. The solid red arrow indicates the direct relationship described in this paper. 1. Abelisauridae and Megaraptora; 2. Titanosauriformes; 3. Itasuchidae; 4. Maniraptora; 5. Notosuchia; 6. Chelonia; 7. Fishes; 8. Anura; 9. Molluscs; 10. Terrestrial invertebrates; 11. Freshwater zooplankton and algae; 12. Terrestrial plants. In grey are the group of organisms that would be the base of this ecosystem, some not yet represented by body fossils.

Abelisauridae, along with Megaraptora, would be the top predators of the unit, while Itasuchidae and maniraptoran dinosaurs would be intermediate predators in this ecosystem. Titanosauriformes occupied the medium and large herbivore niches, while small Notosuchia occupied the niche of smaller herbivores/omnivores. Amphibians, chelonians, fishes, and invertebrates would be the primary to tertiary consumers and terrestrial and aquatic plants would be at the base of this ecosystem. So far records of ornithischian dinosaurs have not been found in the basin, even after decades of exploration. This makes the structure of this ecosystem different from any other fossil locality in the world.

Figure 5 represents a trophic web of the unit, based on the records found so far, highlighting the specific trophic relationship reported here.

#### Remarks on Bauru Basin's tooth traces previously described

Most of the works published so far on bite traces from the Bauru Basin do not adopt an ichnotaxonomic approach, only the papers by Paes-Neto et al. (2018) and PVLGC et al. (2021). Furthermore, in the case of Kellner et al. (2006) and Machado et al. (2013), the traces are only shortly mentioned, as the papers have other objectives that do not include the description of tooth traces.

It is possible, however, based on the images and descriptions provided by previous authors, to make the ichnotaxonomic identification of some of the bite traces mentioned or described so far. As previously stated, the traces described by Avilla et al. (2004), Kellner et al. (2006), Vasconcellos and Carvalho (2010), Marinho and Iori (2011), and Machado et al. (2013) have characteristics that allow us to associate them to ichnogenus *Nihilichnus*. Nevertheless, the traits presented by Kellner et al. (2006) and Machado et al. (2013) should first be better analysed to confirm their ichnological origin.

Regarding the putative bite traces presented by Paes-Neto et al. (2018), their attempted association with “*Brutalichnus*” should now be disregarded. We agree with Wisshak et al. (2019) that the ichnogenus should be considered *nomen nudum*. Nevertheless, the traces described by Paes-Neto et al. (2018) present some features similar to *Nihilichnus*, and if its Praedichnia nature is confirmed, it should be associated with it. We agree with the authors, however, in their interpretation that the traces may actually be the result of invertebrate bioerosion. Furthermore, it is also possible that they are the product of dissolution. Therefore, specific analyses, such as computed tomography or palaeohistological thin sections, would be necessary to confirm its ichnological nature.

PVLGC et al. (2021), in turn, assume that the traces they described present similarities with *Nihilichnus*, but conclude that the traces would be attributed to *Mandaodonites* based on their age. We disagree with PVLGC et al. (2021), first, because the traces presented by them do not have the diagnostic sigmoid curvature of *Mandaodonites*, and second, because the occurrence of fossil traces should not be limited by time. The same fossil traces can be produced by organisms of distinct biological affinities over geological time and this is why fossil traces usually have a broad stratigraphic range: because they reflect behaviours rather than specific groups of organisms (Buatois and Mángano 2011). Thus, we consider that the stratigraphic occurrence is not a good justification for disregarding the association to *Nihilichnus* and suggest that they should be recognised as this ichnogenus.

As for the bite traces described by Araújo-Júnior and Marinho (2013), these present similarities to *Linichnus bromleyi*, however, as already pointed out, the available description and images are not sufficient to identify all the diagnostic features and, therefore, the material should be reanalysed and redescribed.

The ichnological approach and especially the ichnotaxonomical identification is important to systematise palaeoichnological knowledge. It facilitates comparisons with other fossil deposits and should be maintained in future work.

## Conclusions

The specimen LPP-PV-208 is a fragmentary rib of a Titanosauriformes indet. with a series of tooth traces produced by a bite maker with ziphodont dentition. The traces have characteristics that allow associating them with the ichnospecies *Linichnus serratus*, *Linichnus bromleyi*, and *Knethichnus parallelum* and reflect a probable necrophagic behaviour of a medium to large-sized Abelisauridae.

The material described reveals more information of the feeding behaviour of a probable Abelisauridae from the Bauru Basin and evidences of the direct relationship between two dinosaur clades present in the SJRP Formation, often interpreted as predator and prey but which had no conclusive evidence of interaction formally described.

This is the first formally described record of *Linichnus* and *Knethichnus* for Brazil, although similar material was already mentioned in literature. This adds to the knowledge of fossil bite traces from Brazil and expands the Mordichnia record of Gondwana.

We suggest that more attention should be given to fossil bite traces and strongly encourage future descriptions to adopt an ichnological approach for a better systematisation of ichnological knowledge.

Finally, Abelisauridae, along with Megaraptora, occupied the top of the food chain in the ancient SJRP Formation palaeoecosystem, while Titanosauriformes occupied the medium to large herbivore niches. So far ornithischian dinosaurs have not been found in this context, even after decades of exploration. This makes the Bauru Basin a unique late Cretaceous palaeoecosystem.

## Acknowledgments

We are grateful to Ms. Dáfni L. Bruno and Gabriel Leandro Gomes for their help with the photographs and figures. Also, to Prof. Dr. Pedro V. Buck, Dr. Jorge F. Moura de Jesus, and Dr. Sandra Tavares for making suggestions on a previous version of this manuscript, as well as to the reviewers Dr. Agustín Martinelli and Dr. Rafael Delcourt for their helpful insights. Finally, we are grateful to Prof. Dr. Jane Piton Serra Sanches and Prof. Dr. Mireile Reis dos Santos for their support, availability, and loan of materials.

## Disclosure statement

No potential conflict of interest was reported by the author(s).

## Funding

The first author of this paper received financial support from the Coordination for the Improvement of Higher Education Personnel (CAPES 001).

## ORCID

Aline M. Ghilardi  <http://orcid.org/0000-0001-9136-0236>

## References

- Araújo-Júnior HI, Marinho TS. 2013. Taphonomy of a *Baurusuchus* (Crocodyliformes, Baurusuchidae) from the Adamantina Formation (Upper Cretaceous, Bauru Basin), Brazil: implications for preservational modes, time resolution and paleoecology. *J South Am Earth Sci.* 47:90–99. doi:10.1016/j.jsames.2013.07.006.
- Arid FM, Vizotto LD. 1963. Sobre vertebrados fósseis no município de Ibirá, São Paulo. *Ciência e Cult, São Paulo.* 15(3):181–182.
- Augustin FJ, Matzke AT, Maisch MW, Pfretzschner HU. 2020. A theropod dinosaur feeding site from the Upper Jurassic of the Junggar Basin, NW China. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol.* 560:109999. doi:10.1016/j.palaeo.2020.109999.
- Aureliano T, Nascimento CSI, Fernandes MA, Ricardi-Branco F, and Ghilardi AM. 2021a. Blood parasites and acute osteomyelitis in a non-avian dinosaur (Sauropoda, Titanosauria) from the Upper Cretaceous Adamantina Formation, Bauru Basin, Southeast Brazil. *Cretaceous Res.* 118:104672. doi:10.1016/j.cretres.2020.104672.
- Aureliano T, Ghilardi AM, Navarro BA, Fernandes MA, Ricardi-Branco F, and Wedel MJ. 2021b. Exquisite air sac histological traces in a hyperpneumatized nanoid sauropod dinosaur from South America. *Sci Rep.* 11(1):1–9. doi:10.1038/s41598-021-03689-8.
- Avilla LS, Fernandes R, Ramos DFB. 2004. Bite marks on a crocodylomorph from the Upper Cretaceous of Brazil: evidence of social behavior? *J Vertebr Paleontol.* 24(4):971–973. doi:10.1671/0272-4634(2004)024[0971:BMOACF]2.0.CO;2.
- Azevedo RPF, Simbras FM, Furtado MR, Candeiro CRA, Bergqvist LP. 2013. First Brazilian carcharodontosaurid and other new theropod dinosaur fossils from the Campanian–Maastrichtian Presidente Prudente Formation, São Paulo State, southeastern Brazil. *Cretaceous Res.* 40:131–142. doi:10.1016/j.cretres.2012.06.004.
- Bandeira KL, Simbras FM, Machado EB, Campos DA, Oliveira GR, Kellner AWA. 2016. A new giant titanosauria (Dinosauria: Sauropoda) from the Late Cretaceous Bauru Group, Brazil. *PloS one.* 11(10):e0163373. doi:10.1371/journal.pone.0163373.
- Bandeira KL, Brum AS, Pêgas RV, Cidade GM, Holgado B, Cidade A, Souza RG. 2018. The Baurusuchidae vs Theropoda record in the Bauru Group (Upper Cretaceous, Brazil): a taphonomic perspective. *J Iberian Geol.* 44(1):25–54. doi:10.1007/s41513-018-0048-4.
- Batezelli A, Saad AR, Etchebehere MLC, Perinotto JAJ, Fulfaro VJ. 2003. Análise Estratigráfica Aplicada à Formação Araçatuba (Grupo Bauru–KS) no Centro-Oeste do Estado de São Paulo. *Geociências.* 22:5–19.
- Batezelli A. 2010. Arcabouço tectono-estratigráfico e evolução das bacias Caiuá e Bauru no Sudeste Brasileiro. *Revista Brasileira de Geociências.* 40 (2):265–285. doi:10.25249/0375-7536.2010402265285.
- Batezelli A. 2017. Continental systems tracts of the Brazilian Cretaceous Bauru Basin and their relationship with the tectonic and climatic evolution of South America. *Basin Res.* 29:1–25. doi:10.1111/bre.12128.
- Benton MJ. 2004. Origin and relationships of dinosaurs. In: Weishampel DB, Dodson P, Osmólska H, editors. *The Dinosauria*. 2nd ed. Berkeley: University of California Press; p. 7–20.
- Bonaparte JF. 1991. The gondwanan theropod families Abelisauridae and Noasauridae. *Hist Biol.* 5(1):1–25. doi:10.1080/10292389109380385.
- Boyd CA, Drumheller SK, Gates TA. 2013. Crocodyliform feeding traces on juvenile ornithischian dinosaurs from the Upper Cretaceous (Campanian) Kaiparowits Formation, Utah. *PloS one.* 8(2):e57605. doi:10.1371/journal.pone.0057605.
- Brown CM, Tanke DH, Hone DWE. 2021. Rare evidence for ‘gnawing-like’ behavior in a small-bodied theropod dinosaur. *Peer J.* 9:e11557. doi:10.7717/peerj.11557.
- Brum AS, Pegas RV, Bandeira KL, Souza, LG, Campos DA, and Kellner AW. 2021. A new unenlagiine (Theropoda, Dromaeosauridae) from the Upper Cretaceous of Brazil. *Papers in Palaeontology,* 7(4):2075–2099.
- Buatois LA, and Mángano MG. 2011. Ichnology: organism–substrate interactions in space and time. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Campos DA, Oliveira GR, Figueiredo RG, Riff D, Azevedo SA, Carvalho LB, Kellner AWA. 2011. On a new peirosaurid crocodyliform from the Upper Cretaceous, Bauru Group, southeastern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências.* 83(1):317–327. doi:10.1590/S0001-37652011000100020.
- Carvalho IS, Campos ACA, Nobre PH. 2005. *Baurusuchus salgadoensis*, a new Crocodylomorpha from the Bauru Basin (Cretaceous), Brazil. *Gondwana Res.* 8(1):11–30. doi:10.1016/s1342-937x(05)70259-8.
- Castro MC, Goin FJ, Ortiz-Jaureguizar E, Vieytes EC, Tsukui K, Ramezani R, Batezelli A, Marsola JCA, Langer MC. 2018. A Late Cretaceous mammal from Brazil and the first radioisotopic age for the Bauru Group. *R Soc Open Sci.* 5 (5):1–10. doi:10.1098/rsos.180482.
- Cruickshank AI 1986. Archosaur predation on an east African Middle Triassic dicynodont. *Palaeontology.* 29(2):415–422.
- Currie PJ, Jacobsen AR. 1995. An azhdarchid pterosaur eaten by a velociraptorine theropod. *Can J Earth Sci.* 32(7):922–925. doi:10.1139/e95-077.
- D’Amore DC, Blumenshine RJ. 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(4):525–552. doi:10.1666/0094-8373-35.4.525.

- D'Amore DC, Blumenshine RJ. 2012. Using striated tooth marks on bone to predict body size in theropod dinosaurs: a model based on feeding observations of *Varanus komodoensis*, the Komodo monitor. *Paleobiology*. 38 (1):79–100. doi:10.1666/09079.1.
- Dalman SG, Lucas SG. 2021. New evidence for cannibalism in tyrannosaurid dinosaurs From the Upper Cretaceous (Campanian/Maastrichtian) San Juan Basin of New Mexico. *Bull New Mex Mus Nat Hist Sci*. 82:39–56.
- Delcourt R, Grillo ON. 2014. On maniraptoran material (Dinosauria: Theropoda) from Vale do Rio do Peixe Formation, Bauru Group, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*. 17(3):307–316. doi:10.4072/rbp.2014.3.03.
- Delcourt R. 2018. Ceratosaur palaeobiology: new insights on evolution and ecology of the southern rulers. *Sci Rep*. 8(1):1–12. doi:10.1038/s41598-018-28154-x.
- Delcourt R, Iori FV. 2018. A new Abelisauridae (Dinosauria: Theropoda) from São José do Rio Preto Formation, Upper Cretaceous of Brazil and comments on the Bauru Group fauna. *Hist Biol*. 32(7):917–924. doi:10.1080/08912963.2018.1546700.
- Delcourt R, Grillo ON. 2018. Reassessment of a fragmentary maxilla attributed to Carcharodontosauridae from Presidente Prudente Formation, Brazil. *Cretaceous Res*. 84:515–524. doi:10.1016/j.cretres.2017.09.008.
- Delcourt R, Brillhante NS, Grillo ON, Ghilardi AM, Augusta BG, 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. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*. 556:109870. doi:10.1016/j.palaeo.2020.109870.
- Dias-Brito D, Musacchio EA, Castro JC, Msas M, Suárez JM, Rodrigues R. 2001. Grupo Bauru: Uma unidade continental do Cretáceo no Brasil - Conceções baseadas em dados micropaleontológicos, isotópicos e estratigráfico. *Rev Paleobiol*. 20(1):245–304.
- Drumheller SK, McHugh JB, Kane M, Riedel A, D'Amore DC. 2020. High frequencies of theropod bite marks provide evidence for feeding, scavenging, and possible cannibalism in a stressed Late Jurassic ecosystem. *PLoS one*. 15:1–19. doi:10.1371/journal.pone.0233115.
- Ekdale AA. 1985. Paleoecology of the Marine Endobenthos. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*. 50(1):63–81. doi:10.1016/S0031-0182(85)80006-7.
- Fernandes LA, Coimbra AM. 1996. A Bacia Bauru (Cretáceo Superior, Brasil). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 68(2):195–205.
- Fernandes LA, Coimbra AM. 2000. Revisão estratigráfica da parte oriental da bacia bauru (Neocretáceo). *Revista Brasileira de Geociências*. 30(4):717–728. doi:10.25249/0375-7536.2000304717728.
- Fernandes LA. 2004. Mapa litoestratigráfico da parte oriental da Bacia Bauru (PR,SP,MG), ESCALA 1:1.000.000. *Boletim Paranaense de Geociências*. 55:53–66. doi:10.5380/geo.v55i0.4283.
- Fernandes AC. 2006. Invertebrate ichnofossils from the Adamantina Formation (Bauru Basin, late Cretaceous). *Brazil Revista Brasileira de Paleontologia*. 9 (2):211–220. doi:10.4072/rbp.2006.2.05.
- Fernandes LA, Ribeiro CM. 2015. Evolution and palaeoenvironment of the Bauru Basin (Upper Cretaceous, Brazil). *J South Am Earth Sci*. 61:71–90. doi:10.1016/j.jsames.2014.11.007.
- Fernandes RO, Iori FV, and Paschoa LS. 2019. Dentes isolados de crocodili-formes da Formação São José do Rio Preto (Bacia Bauru - Cretáceo Superior) In: *Anais do XXVI Congresso Brasileiro de Paleontologia*. Uberlândia, MG: Sociedade Brasileira de Paleontologia. p. 97.
- Filippi LS, Bellardini F. 2021. Feeding traces on postcranial sauropod remains from Bajo de la Carpa Formation (Upper Cretaceous, Santonian), northern Neuquén Basin, Patagonia, Argentina. *Cretaceous Res*. 119:104696. doi:10.1016/j.cretres.2020.104696.
- Ghilardi AM, and Fernandes MA. 2007. Levantamento preliminar da ocorrência de paleovertebrados da Formação Adamantina, Bacia Bauru (Cretáceo Superior), na região de Ibirá, Estado de São Paulo. In: *Anais do XX Congresso Brasileiro de Paleontologia*. Búzios (RJ): SBP 2.
- Ghilardi AM. 2008. Paleovertebrados da Formação Adamantina (Bacia Bauru, Cretáceo Superior) na região do município de Ibirá (SP). *Monografia (Graduação em Ciências Biológicas)*. São Carlos (SP): Universidade Federal de São Carlos; p. 66.
- Ghilardi AM, and Fernandes MA. 2011. Dentes de Theropoda da Formação Adamantina (Cretáceo Superior, Bacia Bauru) da região do município de Ibirá, São Paulo, Brasil. In: Calvo JO, Porfiri JD, Riga BG, editors. *Paleontologia y Dinosaurios desde America Latina*. Mendoza, Argentina: Editorial de la Universidad Nacional de Cuyo - EDIUNC; p. 115–123.
- Godoy PL, Montefeltro FC, Norell MA, Langer MC. 2014. An additional baurusuchid from the Cretaceous of Brazil with evidence of interspecific predation among Crocodyliformes. *PLoS one*. 9(5):1–12. doi:10.1371/journal.pone.0097138.
- Hendrickx C, Tschopp E, Ezcurra MD. 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 Res*. 108:104312. doi:10.1016/j.cretres.2019.104312.
- Hermanson G, Iori FV, Evers SW, Langer MC, Ferreira GS. 2020. A small podocnemidoid (Pleurodira, Pelomedusoides) from the Late Cretaceous of Brazil, and the innervation and carotid circulation of side-necked turtles. *Pap Palaeontol*. 6(2):329–347. doi:10.1002/spp2.1300.
- Hone DWE, Watabe M. 2010. New information on scavenging and selective feeding behaviour of tyrannosaurids. *Acta Palaeontol Polonica*. 55 (4):627–634. doi:10.4202/app.2009.0133.
- Hone DWE, Tanke DH, Brown CM. 2018. Bite marks on the frill of a juvenile Centrosaurus from the Late Cretaceous Dinosaur Provincial Park Formation, Alberta, Canada. *PeerJ*. 2018(10):2013–2018.
- Hone DWE, Chure DJ. 2018. Difficulties in assigning trace makers from theropodan bite marks: an example from a young diplodocoid sauropod. *Lethaia*. 51(3):456–466. doi:10.1111/let.12267.
- Iori FV, Carvalho IS, Fernandes MA, Ghilardi AM. 2011. Peirosaurídeos no município de Ibirá, estado de São Paulo (Bacia Bauru, Cretáceo Superior). In: *Livro de Resumos do XXII Congresso Brasileiro de Paleontologia*. Natal (RN). 736–738.
- Jacobsen AR. 1998. Feeding behaviour of carnivorous dinosaurs as determined by tooth marks on dinosaur bones. *Hist Biol*. 13(1):17–26. doi:10.1080/08912969809386569.
- Jacobsen AR, Bromley RG. 2009. New ichnotaxa based on tooth impressions on dinosaur and whale bones. *Geol Q*. 53(4):373–382.
- Kellner AWA, Campos DA, Azevedo SAK, Trotta MNF, Henriques DDR, Craik MMT, Silva HP. 2006. On a new titanosaur sauropod from the Bauru Group, Late Cretaceous of Brazil. *Bol Do Museu Nacional*. 74:1–16.
- Machado EB, Avilla LDS, Nava WR, Campos DDA, Kellner AWA. 2013. A new titanosaur sauropod from the Late Cretaceous of Brazil. *Zootaxa*. 3701 (3):301–321. doi:10.11646/zootaxa.3701.3.1.
- Marinho TS, and Iori FV. 2011. A large titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) osteoderm with possible bite marks from Ibirá, São Paulo State, Brazil. In: *Carvalho IS, Srivastava NK, Strohschoen O, Lana Jr CC editors. Paleontologia: Cenários de Vida*. Rio de Janeiro (RJ): Interciência. p. 367–377.
- Marinho TS, Martinelli AG, Basili G, Soares MVT, Marconato A, Ribeiro LC, Iori FV. 2022. First Upper Cretaceous notosuchians (Crocodyliformes) from the Uberaba Formation (Bauru Group), southeastern Brazil: enhancing crocodyliform diversity. *Cretaceous Res*. 129:105000. doi:10.1016/j.cretres.2021.105000.
- Martinelli AG, Ribeiro LCB, Méndez AH, Macedo-Neto F, Cavellani CLL, Felix E, Teixeira VPA. 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*. 119(2):205–214.
- McLain MA, Nelsen D, Snyder K, Griffin CT, Siviero B, Brand LR, Chadwick AV. 2018. Tyrannosaur cannibalism: a case of a tooth-traced tyrannosaurid bone in the Lance Formation (Maastrichtian, Wyoming Palaios). 33(4):164–173. doi:10.2110/palo.2017.076.
- Méndez AH, Novas FE, Iori FV. 2012. First record of Megaraptora (Theropoda, Neovenatoridae) from Brazil. *C R - Palevol*. 11(4):251–256. doi:10.1016/j.crpv.2011.12.007.
- Méndez AH, Novas FE, Iori FV. 2014. New record of abelisauroid theropods from the Bauru Group (Upper Cretaceous), São Paulo State, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*. 17(1):23–32. doi:10.4072/rbp.2014.1.03.
- Menegazzo MC, Bertini RJ, Manzini FF. 2015. A new turtle from the Upper Cretaceous Bauru Group of Brazil, updated phylogeny and implications for age of the Santo Anastácio Formation. *J South Am Earth Sci*. 58:18–32. doi:10.1016/j.jsames.2014.12.008.
- Menegazzo MC, Catuneanu O, Chang HK. 2016. The South American retroarc foreland system: the development of the Bauru Basin in the back-bulge province. *Mar Pet Geol*. 73:131–156.
- Mezzalana S. 1974. Contribuição ao conhecimento da estratigrafia e paleontologia do Arenito Bauru. S. Paulo, Instituto Geográfico e Geológico (Boletim 51). 163p.
- Mezzalana S. 1989. Os fósseis do Estado de São Paulo. Instituto Geológico, Série Pesquisa 1. 155.
- Mikuláš R, Kadlecová E, Fejfar O, Dvořák Z. 2006. Three new ichnogenera of biting and gnawing traces on reptilian and mammalian bones: a case study from the Miocene of the Czech Republic. *Ichnos*. 13(3):113–127. doi:10.1080/10420940600850729.
- Montefeltro FC, Laurini CR, Langer MC. 2009. Multicusped crocodyliform teeth from the Upper Cretaceous (São José do Rio Preto Formation, Bauru Group) of São Paulo, Brazil. *Cretaceous Res*. 30(5):1279–1286. doi:10.1016/j.cretres.2009.07.003.

- Motta MJ, Aranciaga-Rolando AM, Rozadilla S, Agnolín FE, Chimento NR, Brisson Egli F, Novas FE. 2016. New theropod fauna from the Upper Cretaceous (Huincul Formation) of northwestern Patagonia, Argentina. *New Mexico Mus Nat Hist Sci Bull.* 71:231–253.
- Müller AH. 1962. Zur Ichnologie, Taxilogie und Ökologie Fossiler Tiere, Teil 1. *Freiberg Forschungsh.* 151:5–49.
- Muñiz F, Belaústegui Z, Toscano A, Ramirez-Cruzado S, Gámez Vintaned JA. 2020. New ichnospecies of *Linichnus* Jacobsen & Bromley, 2009. *Ichnos.* 27(3):344–351. doi:10.1080/10420940.2020.1744585.
- Njau JK, Blumenschine RJ. 2006. A diagnosis of crocodile feeding traces on larger mammal bone, with fossil examples from the Plio-Pleistocene Olduvai Basin, Tanzania. *J Hum Evol.* 50(2):142–162. doi:10.1016/j.jhevol.2005.08.008.
- Noto CR, Main DJ, Drumheller SK. 2012. Feeding traces and paleobiology of a Cretaceous (Cenomanian) crocodyliform: example from the Woodbine Formation of Texas. *Palaios.* 27(2):105–115. doi:10.2110/palo.2011.p11-052r.
- Paes-Neto VD, Francischini H, Martinelli AG, Marinho TDS, Ribeiro LCB, Soares MB, Schultz CL. 2018. Bioerosion traces on titanosaurian sauro-pod bones from the Upper Cretaceous Marília Formation of Brazil. *Alcheringa Australas J Palaeontol.* 42(3):415–426. doi:10.1080/03115518.2018.1456561.
- Paschoa LS, Martinelli AG, and Iori FV. 2019. Uma escama ctenoide da formação São José do Rio Preto (Bacia Bauru – cretáceo Superior). In: *Boletim de Resumos do XXVI Congresso Brasileiro de Paleontologia. Uberlândia (MG): Sociedade Brasileira de Paleontologia*; p. 247.
- Paula E Silva F, Kiang CH, Caetano-Chang MR. 2003. Perfis de Referência do Grupo Bauru (K) no Estado de São Paulo. *Geociências.* 22(special):21–32.
- Paula E Silva F, Kiang CH, Caetano-Chang MR. 2005. Estratigrafia de subsuperfície do Grupo Bauru (K) no Estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Geociências.* 35(1):77–88. doi:10.25249/0375-7536.20053517788.
- Paula E Silva F, Kiang CH, Caetano-Chang MR, Stradioto MR. 2006. Sucessão Sedimentar do Grupo Bauru na Região de Pirapozinho (SP). *Geociências.* 25:17–26.
- Paula E Silva F, Kiang CH, Caetano-Chang MR. 2009. Sedimentation of the Cretaceous Bauru Group in São Paulo, Paraná Basin, Brazil. *J South Am Earth Sci.* 28(1):25–39. doi:10.1016/j.jsames.2009.02.008.
- Peterson JE, Henderson MD, Scherer RP, Vittore CP. 2009. Face biting on a juvenile tyrannosaurid and behavioral implications. *Palaios.* 24(11):780–784. doi:10.2110/palo.2009.p09-056r.
- Pinheiro AEP, PVLGC P, de Souza LG, Brum A, Lopes RT, Machado AS, Bergqvist LP, Simbras F. 2018. Reassessment of the enigmatic crocodyliform “*Goniopholis*” paulistanus Roxo, 1936: historical approach, systematic, and description by new materials. *PLoS One.* 13(8):e0199984. doi:10.1371/journal.pone.0199984.
- Pirrone CA, Buatois LA, Bromley RG. 2014. Ichnotaxobases for bioerosion trace fossils in bones. *J Paleontol.* 88(1):195–203. doi:10.1666/11-058.
- Porfiri JD, Santos D, Calvo JO. 2007. New information on *Megaraptor namunhuaiquii* (Theropoda: Tetanurae), Patagonia: considerations on paleoecological aspects. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro.* 65:545–550.
- Porfiri JD, Novas FE, Calvo JO, Agnolín FL, Ezcurra MD, Cerda IA. 2014. Juvenile specimen of *Megaraptor* (Dinosauria, Theropoda) sheds light about tyrannosaurid radiation. *Cretaceous Res.* 51:35–55. doi:10.1016/j.cretres.2014.04.007.
- Porfiri JD, Valieri RDJ, Santos DD, Lamanna MC. 2018. A new megaraptoran theropod dinosaur from the Upper Cretaceous Bajo de la Carpa Formation of northwestern Patagonia. *Cretaceous Res.* 89:302–319. doi:10.1016/j.cretres.2018.03.014.
- Pujos F, Salas-Gismondi R. 2020. Predation of the giant Miocene caiman *Purussaurus* on a mylodontid ground sloth in the wetlands of proto-Amazonia. *Biol Lett.* 16(8):20200239. doi:10.1098/rsbl.2020.0239.
- PVLGC P, Bogado JP, Ribeiro TB, Belfort LP, Valais S, Candeiro CRA. 2021. Dino on the menu: tooth traces in a sauropod epiphysis from the Presidente Prudente Formation (Campanian-Maastrichtian), Bauru Group, Brazil - palaeobiological and palaeoecological implications. *Hist Biol.* 1–10.
- Rinehart LF, Lucas SG, Spielmann J. 2006. Bite marks on tetrapod bones from the Upper Triassic Chinle Group representing a new ichnogenus. *New Mexico Mus Nat Hist Sci Bull.* 37:160–163.
- Rivera-Sylva HE, Hone DW, Dodson P. 2012. Bite marks of a large theropod on an hadrosaur limb bone from Coahuila, Mexico. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana.* 64(1):157–161. doi:10.18268/BSGM2012v64n1a11.
- Robinson RF, Jasinski SE, Sullivan RM. 2015. Theropod bite marks on dinosaur bones: indications of a scavenger, predator or both? and their taphonomic implications. *New Mexico Mus Nat Hist Sci Bull.* 421:275–282.
- Rogers RR, Krause DW, Curry Rogers K. 2003. Cannibalism in the Madagascan dinosaur *Majungatholus atopus*. *Nature.* 422(6931):515–518. doi:10.1038/nature01532.
- Rothschild BM. 2015. Unexpected behavior in the Cretaceous: tooth-marked bones attributable to tyrannosaur play. *Ethol Ecol Evol.* 27(3):325–334. doi:10.1080/03949370.2014.928655.
- Ruiz J, Torices A, Serrano H, Lopez V. 2011. The hand structure of *Carnotaurus sastrei* (Theropoda, Abelisauridae): implications for hand diversity and evolution in abelisaurids. *Palaeontology.* 54(6):1271–1277. doi:10.1111/j.1475-4983.2011.01091.x.
- Sampson SD, Witmer LM. 2007. Craniofacial anatomy of *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the late Cretaceous of Madagascar. *J Vertebr Paleontol.* 27(S2):32–104. doi:10.1671/0272-4634(2007)27[32:CAOMCT]2.0.CO;2.
- Seilacher A. 1953. Studien zur Palichnologie. I. Über die Methoden der Palichnologie. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen.* 96:421–452.
- Smith JB. 2007. Dental morphology and variation in *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. *J Vertebr Paleontol.* 27(S2):103–126. doi:10.1671/0272-4634(2007)27[103:DMAVIM]2.0.CO;2.
- Soares PC, Landin PMB, Fúlfaro VJ, Sobreiro Neto AF. 1980. Ensaio de caracterização estratigráfica do Cretáceo no estado de São Paulo: Grupo Bauru. *Revista Brasileira de Geociências.* 10(3):177–185. doi:10.25249/0375-7536.1980177185.
- Soares MVT, Basílico G, Marinho T, Martinelli AG, Marconato A, Mountney NP, Colombara L, Mesquita AF, Vasques JK, Abrantes-Junior FR, et al. 2020. Sedimentology of a distributive fluvial system: the Serra da Galga Formation, a new lithostratigraphic unit (Upper Cretaceous, Bauru Basin, Brazil). *Geol J.* 56(2):951–975. doi:10.1002/gj.3987.
- Souto PDF. 2010. Crocodylomorph coprolites from the Bauru Basin, upper Cretaceous, Brazil. *New Mexico Mus Nat Hist Sci Bull.* 51:201–208.
- Sperança MA, de Aquino FWB, Fernandes MA, Lopez-Castillo A, Carneiro RL, Pereira-Filho ER. 2017. Application of laser-induced breakdown spectroscopy and hyperspectral images for direct evaluation of chemical elemental profiles of coprolites. *Geostand Geoanal Res.* 41(2):273–282. doi:10.1111/ggr.12155.
- Suguio K. 1981. Fatores paleoambientais e paleoclimáticos e subdivisão estratigráfica do Grupo Bauru. In: *Coletânea de Trabalhos e Debates. São Paulo (SP, Brazil): SBG*; p. 15–26.
- Upchurch P, Barret P. 2004. Sauropoda. In: *Weishampel D, Dodson P, Osmolska H, editors. The Dinosauria. California, US: University of California Press.*
- Vasconcellos FM, Carvalho IS. 2010. Paleoichnological assemblage associated with *Baurusuchus salgadoensis* remains, a Baurusuchidae Mesoeucrocodylia from the Bauru Basin, Brazil (Late Cretaceous). *New Mexico Mus Nat Hist Sci Bull.* 51:227–237.
- Waskow K, Sander PM. 2014. Growth record and histological variation in the dorsal ribs of *Camarasaurus* sp. (Sauropoda). *J Vertebr Paleontol.* 34(4):852–869. doi:10.1080/02724634.2014.840645.
- Wilson JA. 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. *Zool J Linn Soc.* 136(2):215–275. doi:10.1046/j.1096-3642.2002.00029.x.
- Wisshak M, Knaust D, Bertling M. 2019. Bioerosion ichnotaxa: review and annotated list. *Facies.* 65(2):1–39.