

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO  
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

Descrição de novos espécimes de Tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea), com comentários na filogenia do grupo, suas relações internas, e a influência de elementos cervicais

Bruno Cavalcanti Vila Nova de Albuquerque

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como parte das exigências para a obtenção do título de Doutor em Ciências, Área: BIOLOGIA COMPARADA

Ribeirão Preto - SP

2014

Universidade de São Paulo  
Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto  
Departamento de Biologia  
Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada

Descrição de novos espécimes de Tapejaridae (Pterosauria,  
Pterodactyloidea), com comentários na filogenia do grupo, suas relações  
internas, e a influência de elementos cervicais

Tese apresentada ao programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada da  
Universidade de São Paulo, como parte dos requisitos necessários para a obtenção do  
título de Doutor em Ciências.

Aluno: Bruno Cavalcanti Vila Nova de Albuquerque

Orientador: Prof. Dr. Max Cardoso Langer

Co-orientador: Prof. Dr. Alexander Wilhelm Armin Kellner

Ribeirão Preto / 2014

*“(..) and if I ever claim to be a wise man, it surely means that I don’t know (..)”*

**Carry on my Wayward Son**, letras do guitarrista da banda Kansas, Kerry Livgren

## **Agradecimentos**

Um trabalho como este não teria sido realizado sem a ajuda de tantos que, de uma forma ou de outra, me incentivaram a continuar em frente, e com suas opiniões e personalidades, deram nova luz ao meu trabalho:

- Ao Prof. Dr. Max Langer, ou, como eu gosto de chamar, "chefinho", por ter me recebido de braços abertos, e me dado uma oportunidade no laboratório. Sem a sua boa vontade, companhia e conselhos, esse trabalho não estaria pronto.
- Ao Prof. Dr. Alexander Kellner, ou melhor, Alex, pela ajuda desde o mestrado em todas as coisas "pterossáuricas". Foi um pouco mais de 6 anos ouvindo "tem que melhorar Bruno!", mas chegamos.
- A Prof. Dra. Juliana Sayão, a minha querida Juju, para quem palavras não são suficientes! Sem você, nada disso estaria acontecendo! Eu nunca vou conseguir agradecer o suficiente.
- Aos colegas de profissão Fabiana Costa, Felipe Pinheiro, Renan Bantim e Taissa Rodrigues, por todas as discussões e opiniões sobre pterossauros.
- Aos amigos que, desde antes de eu sequer decidir entrar na paleontologia, sempre me apoiaram e me incentivaram. Thiago Leite, Gabriela Coutinho, Alberto Lima, Frederico Rolim, Iris Tébeká, Marco Ramos, Pedro Nicolás e Vinícius Santiago, muito obrigado pela paciência e determinação!
- Aos amigos da faculdade, Artur Fonseca, Bruno Rafael, Carolina Machado, Daniela Moura, Joana Braga, João Batista, Laura Leal, Liliane Dantas, Mirela D'Arc e Rômulo Maciel, quem diria que chegaríamos tão longe, não? Foi, sem dúvida, uma jornada excelente, a qual não teria acontecido sem vocês!
- Aos amigos de Ribeirão Preto, por terem me recebido de braços abertos, e feito esses 4 anos passarem tão rápido! Para vocês, agradecimentos nunca serão suficientes! Ariane Sasso, Livia Ciabati, Rute Abdo, Samuel Petrazzo, Saulo Carlucci, Veronica Slobodian, obrigado por esses anos divertidos.
- Aos amigos espalhados pelo Brasil, Beatriz Santos, Diana Lopes, Eduardo Arake, Gabriel Kipper e Helena Spiritus, que graças a internet, me fizeram companhia madrugada adentro, e sempre estarem presentes nas várias vezes em que eu precisei virar a noite acordado, por motivos diversos!

- A todos companheiros do laboratório de paleontologia, por criarem um ambiente tão agradável e divertido para se trabalhar, onde os dias e semanas passavam sem eu nem notar! Agradeço especialmente a Estevan Eltink, Felipe Montefeltro, Gabriel Ferreira, Júlio Marsola, Marco Aurélio, Mario Bronzatti, e Pedro Godoy, pelos comentários, discussões, campos, cafés e brincadeiras, que fazem falta sempre! Agradeço bastante a Maíra Massarani, pelos desenhos dos indivíduos, detalhadamente representados neste volume.
- Ao setor de Paleovertebrados do Museu Nacional/UFRJ por sempre me receber calorosamente nas várias vezes em que eu estive visitando a coleção, e usando as dependências do Museu. Um abraço para Deise Dias Rego Rodrigues e Lílian Cruz, por me deixarem acessar a coleção como se eu fosse um aluno do Museu de verdade! Um tapinha nas costas especial para Maurílio Oliveira, pela reconstrução de AMNH 22562 em vida que ilustra este volume.
- Aos amigos e colegas do Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada da USP, pelas disciplinas, companhia e idéias. Em especial ao Grupo de Discussão em Sistemática Filogenética, composto também pelos alunos da Pós-Graduação em Entomologia da USP, que serviu para abrir a minha mente de formas que eu nem imaginava, me mostrando o que é realmente fazer uma pós-graduação.
- Aos meus pais e meu irmão, por sempre me apoiarem e nunca duvidarem da minha escolha profissional. Sem o suporte de uma família compreensiva, eu tenho plena convicção que não teria sequer começado essa empreitada, quanto mais terminado!
- Ao CNPq, por financiar este projeto, através da minha bolsa de doutorado, com o edital de Capacitação em Taxonomia (Projeto 562077/2010-3).
- Aos curadores das instituições que eu visitei ao longo desses 4 anos, por me darem acesso a todo e qualquer material que eu precisei ver (algumas vezes materiais não-descritos!), e sempre me receberam tão bem. Em especial aos responsáveis pelas coleções do AMNH, Dr. Mark Norell IVPP, Dr. Xiaolin Wang e SMNK, Dr. Ebehard Frey.
- A todo mundo que, em maior ou menor grau, me ajudou e me incentivou na execução deste trabalho (o que não foi pouca gente!), tantas pessoas que eu não poderia colocar o nome de todos aqui neste texto. Para vocês, meus sinceros agradecimentos.

## **Resumo**

Tapejaridae é um grupo de pterossauros conhecido de alguns depósitos fossilíferos pelo globo, com novas espécies sendo descritas nos últimos anos. O grupo possui duas linhagens distintas reconhecidas, Tapejarinae e Thalassodrominae. Os tapejaríneos são caracterizados por um rostro mais curto e uma crista do pré-maxilar mais desenvolvida anteriormente, com espécies tanto brasileiras como chinesas. Já os thalassodromíneos possuem um rostro mais alongado e a crista do pré-maxilar mais desenvolvida anteriormente, sendo composto apenas por espécies do Brasil. Todos os holótipos thalassodromíneos, *Thalassdromeus sethi*, *Tupuxuara leonardii*, *Tupuxuara longicristatus* e *Tupuxuara deliradamus* são compostos por partes cranianas e apenas elementos fragmentários do pós-crânio de thalassodromíneos são conhecidos na literatura. Neste volume é apresentado o primeiro registro de um crânio com vértebras cervicais associadas referenciado ao grupo. AMNH 22562 é definido como um *Tupuxuara sp.*, e a estrutura geral do palato de Thalassodrominae é determinada como similar a de *Caupedactylus*, um tapejaríneo basal. Neste volume também são descritos dois espécimes compostos de séries cervicais de Thalassodrominae, AMNH 22568 e MN 4728-V e uma série cervical de Tapejarinae, AMNH 24445. Estas descrições são utilizadas para estabelecer os padrões anatômicos das duas linhagens de Tapejaridae e levantar critérios diagnósticos para identificar os dois padrões de vértebras cervicais. Com esses dados, a anatomia cervical de Azhdarchoidea e a sua distribuição nos clados deste grupo são discutidas. A influência da anatomia cervical, bem como o tendenciamento causado pelo excesso de caracteres cranianos na filogenia de Azhdarchoidea são discutidos, e apontados métodos para suavizar o problema.

## **Palavras-chave:**

Tapejaridae; Pterosauria; Vértebras cervicais; Formação Romualdo; Bacia do Araripe

## **Abstract**

Tapejaridae is a well known pterosaur group found in some fossil deposits around the world, with new species described in recent years. The group has two distinct lineages recognized, Tapejarinae and Thalassodrominae. The tapejarines are characterized by a short rostrum and a anteriorly developed sagittal premaxillary crest, with brazilian and chinese species. The thalassodromines have a longer rostrum and the premaxillary crest posteriorly developed, with only brazilian species. All thalassodromines holotypes, *halassdromeus sethi*, *Tupuxuara leonardii*, *Tupuxuara longicristatus* and *Tupuxuara deliradamus* are composed of skull parts, and only fragmentary post-cranial elements are known in the literature. Within this volume is presented the first record of a thalassodromine skull with associated cervical vertebrae. AMNH 22562 is diagnosed as *Tupuxuara sp.* and the Thalassodrominae palate structure is stated as similar to *Caupedactylus*, a basal Tapejarinae. It is also described two specimens of Thalassodrominae composed of cervical series, AMNH 22568 and MN 4728-V and a cervical series of Tapejarinae, AMNH 24445. These descriptions are used to establish the anatomical pattern observed in both Tapejaridae lineage and state diagnostic criteria to identify the two cervical vertebrae patterns. With this information, the cervical anatomy of Azhdarchoidea and its distribution within the group clades were discussed. The cervical anatomy influence, as the bias caused by an excess of cranial characters in the Azhdarchoidea phylogeny are discussed, and some methods to mitigate the problem are pointed.

## **Keywords:**

Tapejaridae; Pterosauria; Cervical vertebrae; Romualdo Formation; Araripe Basin

## **Sumário**

I Resumo	
II Abstract	
III Sumário	
IV Lista de Abreviações	
V Lista de Figuras	
1. Embasamento Teórico:	01
1.1 Pterosauria	01
1.1.1 A Filogenia de Pterosauria	04
1.1.2 A Posição Filogenética de Tapejaridae	06
1.1.3 Vértébras Cervicais e Anatomia do esqueleto axial de Tapejaridae	08
1.2: A Bacia do Araripe	10
1.2.1 Contexto Geológico	10
1.2.2 A Paleontologia do Araripe	12
1.2.3 Pterossauros do Araripe	15
2. Justificativa e Objetivos	17
2.1 Justificativa	17
2.2 Objetivos	17
3. Materiais e Métodos	18
3.1 Preparação dos Exemplares	18
3.2 Descrição e Comparação	18
3.3 Análise Filogenética	19
3.4 Comentários sobre a filogenia do Grupo	19
4. Descrição de Novos Espécimes (Paleontologia Sistemática)	20
4.1 AMNH 22562	20
4.2 AMNH 22568	30
4.4 MN 4728-V	36
4.3 AMNH 24445	39



5. Discussão	43
5.1 Análise Filogenética de AMNH 22562	43
5.2 Comparações das vértebras cervicais de Tapejaridae	50
5.3 Evolução das vértebras cervicais de tapejarídeos, azhdarchídeos, e chaoyangopterídeos - Azhdarchoidea	52
5.4 Considerações sobre a filogenia de Azhdarchoidea (Tapejarinae, Thalassodrominae, Chaoyangopterinae e Azhdarchidae)	55
6. Conclusões	61
7. Referências	62
8. Anexos	73
8.1 5.4.1 Breves comentários sobre a taxonomia de Azhdarchoidea utilizados neste volume	73
8.2 Medidas morfométricas dos indivíduos estudados	87
A AMNH 22568	
B AMNH 24445	
C MN 4728-V	
8.3 Fotos de espécimes adicionais utilizados ao longo da discussão	88
8.4 Estados dos caracteres de AMNH 22562 utilizando a matriz de Wang et al. 2012	92
8.5 Lista de caracteres utilizados na análise filogenética	92

## ***Lista de Abreviações***

### *Abreviações Institucionais*

AMNH: American Museum of Natural History - Nova Iorque, EUA

IMCF: Iwaki Coal and Fossil Museum - Iwaki, Japão

IVPP: Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology - Pequim, China

MN: Museu Nacional / Universidade Federal do Rio de Janeiro - Rio de Janeiro, Brasil

SMNK: Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe - Karlsruhe, Alemanha

### *Abreviações Anatômicas:*

CRÂNIO:

ang - angular

art - articular

bo - basioccipital

cch - coana confluyente

bs - basisfenóide

d - dentário

ec - ectopterigóide

ex - exoccipital

f - frontal

fcr - crista do frontal

fm - foramen magnum

fol - foramen lacrimale

ipo - abertura interpterigóide

j - jugal

la - lacrimal

laap - processo anterior do lacrimal.

ls - laterosfenóide

ltf - fenestra temporal inferior

m - maxila

n - nasal

naof - fenestra nasoantorbital

oc - côndilo occipital

op - opistótico

or - órbita

p - parietal

pcf - fenestra cranial posterior (ou abertura cranio-quadrado para alguns autores)

pcr - crista parietal

pl - palatino

pm - pré-maxila

po - pós-orbital

popr - processo do pós-orbital

pof - pós-frontal

pplf - fenestra pós-palatina

prf - pré-frontal

pro - proótico

prid - elevação palatal

prra - processus lacrimalis

prn - processus nasalis

ptf - fenestra pós-temporal

pty - pterigóide

q - quadrado

qj - quadrado-jugal

san - surangular

soc - supraoccipital

socr - crista supraoccipital

sor - supraorbital

sq - esquamosal

sstf - fenestra subtemporal secundária

stf - fenestra subtemporal  
utf - fenestra temporal superior  
vo - vomer

nc: canal neural  
ns: espinho neural

#### PÓS-CRÂNIO:

co: cótilo  
con: côndilo  
hyp: hipapófise

pf: forâmen pneumático  
poex: pós-exapófise  
poz: pós-zigapófise  
prz: pré-zigapófise

## Lista de Figuras

<b>Figura 1:</b> Esquema publicado por Collini (1784) referente ao primeiro pterossauro figurado na literatura. (Retirado de Wellnhofer, 2008).	02
<b>Figura 2:</b> Diferentes crânios de pterossauros, mostrando a variação de cristas e dentição. (retirado de Wellnhofer, 1991.)	03
<b>Figura 3:</b> Localização global dos cinco <i>fossilagerstätten</i> de pterossauros. (1) Formação Niobrara; (2) Grupo Santana; (3) Bacia de Solnhofen; (4) Cambridge Greensand; (5) Grupo Jehol.	04
<b>Figura 4:</b> Cladograma de Pterosauria indicando os ramos onde as espécies brasileiras são alocadas. (1) Nyctosauridae; (2) Anhangueridae; (3) Tapejaridae. (Modificado de Wang et al., 2012).	05
<b>Figura 05:</b> Esquema simplificado das propostas filogenéticas de A) Kellner (2003); B) Martill e Naish (2006); C) Pinheiro et al. (2011). 1) Tapejaridae. 2) Azhdarchidae. Roxo: Dsungaripteridae. Verde: Azhdarchidae. Azul: Thalassodrominae. Vermelho: Tapejarinae. Laranja: Chaoyangoterinae.	08
<b>Figura 6:</b> (A) Mapa de localização da Bacia Sedimentar do Araripe, com destaque para os afloramentos encontrados na Chapada. (B) Coluna estratigráfica com sequência deposicional e idade das camadas da Bacia. (C) Reconstrução em sequência da abertura do Atlântico Sul, com a bacia marcada (asterisco), mostrando a influência marinha na deposição da Bacia. Imagem modificada de Sayão et al. (no prelo).	11
<b>Figura 7:</b> (A) partes preservadas de AMNH 22562, representadas em um Thalassodrominae genérico. (B) Porção preservada do crânio de AMNH 22562 em vista lateral esquerda. (C) reconstrução do indivíduo em vida (escala 3 cm).	21
<b>Figura 8:</b> Porção posterior do crânio de AMNH 22562 em vista lateral esquerda, mostrando as estruturas preservadas (escala 3 cm).	22
<b>Figura 9:</b> AMNH 22562 em vista ventral, mostrando a região palatal e estruturas (escala 3 cm).	25
<b>Figura 10:</b> AMNH 22562 em vista ventral, mostrando a região occipital e estruturas (escala 3 cm).	26
<b>Figura 11:</b> Porção preservada da mandíbula de AMNH 22562. A) vista lateral direita. B) vista dorsal (superior). Escala 30 mm.	28
<b>Figura 12:</b> AMNH 22562 em vista lateral direita, mostrando as cervicais em sequência, descansando sobre a crista sagital.	29
<b>Figura 13:</b> Porção distal do rádio e ulna esquerdos. Escala 10 mm.	30
<b>Figura 14:</b> Série cervical de AMNH 22568 em vista lateral direita. Escala 50 mm.	32
<b>Figure 15:</b> AMNH 22568 cervical V em vista ventral. Escala 30 mm.	33
<b>Figure 16:</b> AMNH 22568 cervical V em vista lateral esquerda. Note os três forâmens laterais. Escala 30 mm.	33

<b>Figure 17:</b> AMNH 22568 cervical VI (A) em vista anterior, e (B) vista posterior. Escala 30 mm.	34
<b>Figure 18:</b> AMNH 2258 cervical VIII em vista anterior, mostrando um espinho neural bem desenvolvido e um centro reduzido. Escala 30 mm.	36
<b>Figure 19:</b> AMNH 22568 cervical IX em vista posterior, evidenciando a ausência de forâmens pneumáticos adjacentes. Escala 30 mm.	36
<b>Figure 20:</b> MN 4728-V, série cervical em vista lateral esquerda. Escala 10 mm.	38
<b>Figure 21:</b> MN 4728-V cervical V, com o espinho neural parcialmente preservado. Escala 10 mm.	38
<b>Figure 22:</b> MN 4728-V cervical VII em (A) vista lateral, mostrando a porção preservada, reduzida a apenas a região anterior. (B) e (C), vista anterior da mesma região. A superfície côncava do cótilo está quase completamente preservada. Escala 10 mm.	39
<b>Figure 23:</b> AMNH 24445 série cervical em vista lateral esquerda. Escala 10 mm.	40
<b>Figure 24:</b> AMNH 24445 cervical IV em vista lateral esquerda. Note as pré-zigapófises bem preservadas, mostrando uma projeção articular extensa, mais oblíqua do que as pós-zigapófises. Escala 10 mm.	41
<b>Figure 25:</b> AMNH 24445 cervical V em vista anterior. Note o terceiro forâmen pneumático acima do canal neural. Escala 10 mm.	41
<b>Figure 26:</b> AMNH 24445 cervical VI em vista lateral direita. Note o forâmen pneumático lateral. Escala 10 mm.	42
<b>Figura 27:</b> A) Árvore consenso mostrando a posição de AMNH 22652 em relação a Azhdarchidae. B) Consenso estrito de A, mostrando a politomia originada a partir da inclusão de AMNH 22562.	44
<b>Figura 28:</b> Palato de diferentes Thalassodrominae, mostrando as variações de cada espécie. A) <i>Thalassodromeus sethi</i> (holótipo). B) <i>Tupuxuara leonardii</i> (espécime de IWAK). C) AMNH 22562. Imagens fora de escala, mostrando os indivíduos no mesmo tamanho.	47
<b>Figura 29:</b> Comparação esquemática de crânios referidos a Thalassodrominae, segundo Witton (2009). (A) e (B) <i>Tupuxuara deliradamus</i> . (C) e (D) <i>Tupuxuara leonardii</i> . (E) <i>Thalassodromeus sethi</i> . (F) AMNH 22562, um <i>Tupuxuara</i> . Note a margem postero-dorsal da fenestra nasoantorbital mais aberta de A e B ( <i>Tupuxuara deliradamus</i> ) comparada as margens côncavas de C, D ( <i>Tupuxuara leonardii</i> ) e E ( <i>Thalassodromeus sethi</i> ). Os ângulos apresentados mostram os graus entre a barra do jugal e o quadrado. Também note a região lacrimal relativamente mais pronunciada (seta) dos crânios maiores de <i>Tupuxuara</i> (B e C) comparados aos crânios menores do mesmo gênero (A e D). A) SMNK PAL	48

6410; B) KPMNH DL 84; C) IMCF 1052; D) SMNK PAL 4330; E) reconstrução do holótipo por Kellner e Campos (2002); F) AMNH 22562.

**Figura 30:** Extremidade posterior da mandíbula, mostrando as diferenças entre a articulação com o crânio. A) AMNH 22562. B) *Thalassodromeus sethi* (holótipo). C) *Tupuxuara leonardii* (espécime de IWAK). Imagens fora de escala. 49

**Figura 31:** Reprodução da porção posterior de *Pteranodon* (A lateral; e B medial) e *Thalassodromeus* (C lateral; e D medial). Em *Pteranodon*, o angular é reduzido, e o dentário eleva-se dorsalmente. Em *Thalassodromeus*, ocorre o inverso, com o articular e o dentário rebaixando-se ventralmente. (A e B modificado de Bennett 2001.) 50

**Figure 32:** Cervical de tapejarídeos, mostrando a superfície ventral plana de Thalassodrominae (A) e a côncava de Tapejarinae (B). 52

**Figura 33:** Árvore de consenso de maioria resultante da matriz de Andres e Ji (2008), focando os grupos estudados neste volume. A) análise com todos os caracteres. B) análise apenas com caracteres cranianos. C) análise apenas com caracteres de pós-crânio. 57

**Figura 34:** Árvore de consenso de maioria resultante da matriz de Wang et al. (2009), focando os grupos estudados neste volume. A) análise com todos os caracteres. B) análise apenas com caracteres cranianos. C) análise apenas com caracteres de pós-crânio. 58

**Figura 35:** Árvore de consenso de maioria resultante da matriz de matriz de Lü et al. (2010), focando os grupos estudados neste volume. A) análise com todos os caracteres. B) análise apenas com caracteres cranianos. C) análise apenas com caracteres de pós-crânio. 58

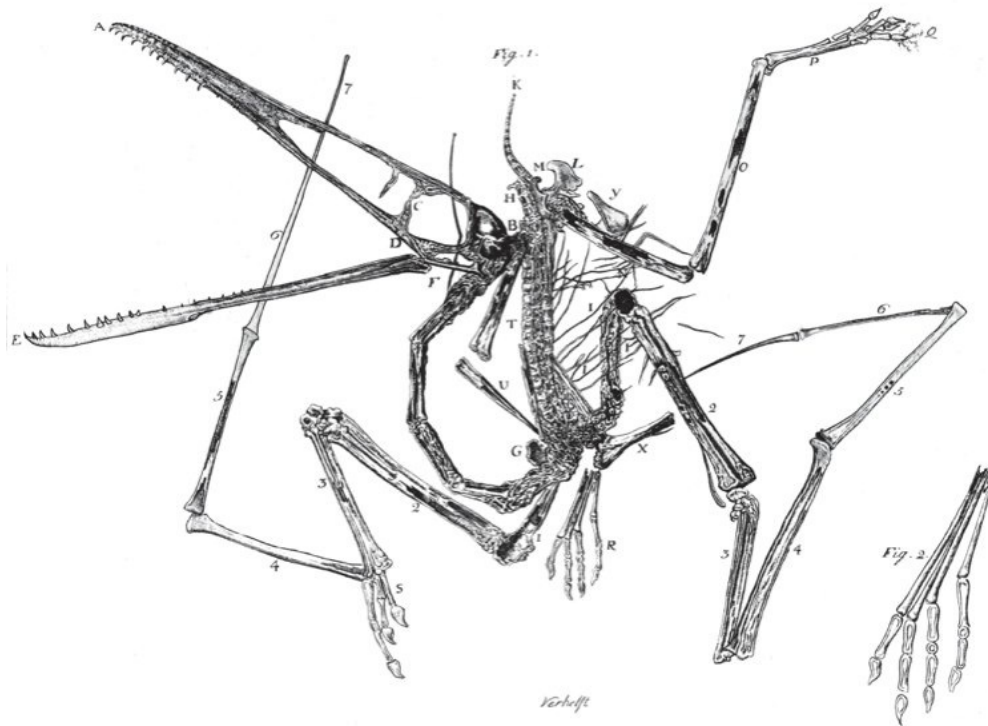
**Figura 36:** Consenso de maioria das árvores mais parcimoniosas obtidas ao se retirar os caracteres relacionados ao alongamento do rosto nas matrizes utilizadas no estudo (A, B, e C). 59

## 1. Embasamento Teórico

### 1.1 Pterosauria

Os pterossauros são um grupo totalmente extinto de arcossauros voadores, que viveu ao longo da Era Mesozóica. Desde os mais antigos pterossauros conhecidos, estes animais já apresentavam um esqueleto especializado para o voo (Wellnhofer 2008; Butler et al. 2009). Tendo sido os primeiros vertebrados a desenvolver um voo ativo (Wellnhofer 1991, 1996; Kellner 2006). Ao longo de sua história evolutiva foi um grupo bastante diverso, ocupando diferentes nichos, apresentando características corporais distintas e ampla distribuição temporal e geográfica (ver Barrett et al. 2008 para comentários sobre a distribuição espaço-temporal do grupo). As formas mais antigas conhecidas de pterossauros vem do Triássico (andar Noriano) da Europa, em especial da região que engloba o norte da Itália, Áustria e Suíça (Dalla Vecchia 2003). Na passagem do Jurássico para o Cretáceo o grupo já havia se dispersado para todas as regiões do globo (Barrett et al. 2008). Até a sua extinção, no limite Cretáceo-Paleógeno o grupo se diversificou em pouco mais de uma centena de espécies distintas conhecidas até o momento (Bennett 1996; Barrett et al. 2008; Wellnhofer 2008). Trata-se de um grupo de arcossauros bem representado no registro fóssil brasileiro, com exemplares de importância global oriundos da Bacia do Araripe, no interior do Nordeste (Maisey 1991; Kellner 2006), e mais recentemente também na Bacia do Paraná (Manzig et al. 2014).

O primeiro fóssil de pterossauro foi encontrado na Bacia de Solnhofen, na Alemanha (Fig. 2). Estudado inicialmente por Collini (1784), este autor sugeriu que o fóssil se tratava de um animal novo, de hábitos anfíbios, desconhecido para a Ciência. Cuvier (1801), analisando os desenhos feitos por Collini, suspeitou da verdadeira natureza do espécime, tratando-o como um réptil voador. Posteriormente ele criou o termo *Pterodactyle*, ao descrever o primeiro pterossauro propriamente dito, *Pterodactylus antiquus* (Cuvier 1809). Tal interpretação não foi amplamente aceita de imediato e alguns pesquisadores chegaram a cogitar que o fóssil representaria um grupo extinto de morcegos, ou mesmo uma forma de transição entre mamíferos e aves (para mais detalhes dessas interpretações ver os livros-textos: Wellnhofer 1991; Kellner 2006). A medida em que novos fósseis foram sendo descobertos, a interpretação de Cuvier mostrou-se correta, e atualmente não há dúvidas sobre a afinidade reptiliana do grupo, (Wellnhofer 2008).

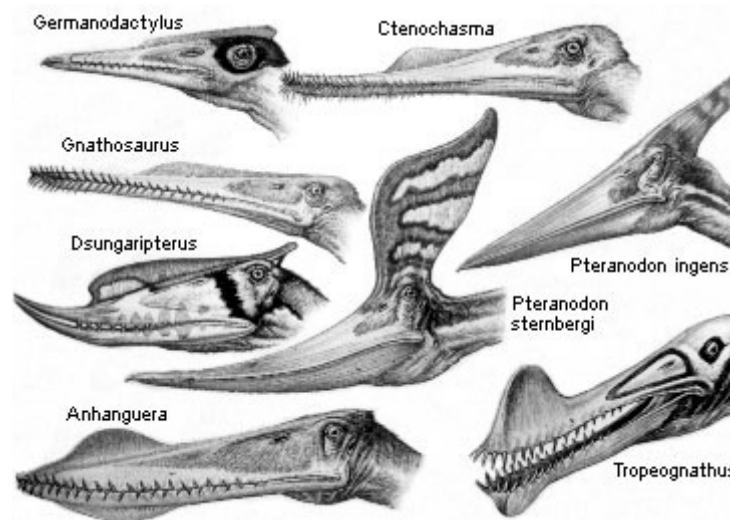


**Figura 1:** Esquema publicado por Collini (1784) referente ao primeiro pterossauro descrito na literatura (retirado de Wellnhofer 2008).

Apesar de terem ocupado todo o globo ao longo de 150 milhões de anos, diversificando-se em muitas espécies, algumas características relacionadas ao voo ativo são encontradas nos esqueletos de todos os pterossauros, das formas mais basais às mais derivadas (Wild 1978; Bennett 1993). As asas sustentadas pelas falanges do dígito IV, dos membros anteriores extremamente alongados, eram capazes de manter um vôo ativo, graças a músculos bem desenvolvidos e amplas superfícies ósseas para sua inserção (Bennett 1997). Os ossos alares eram ocos e de parede fina, reduzindo bastante o peso do animal, o que facilitaria o vôo (Butler et al. 2009). Os ossos das cinturas escapular e pélvica são fusionados nos grupos mais derivados, auxiliando na inserção muscular e movimentação das asas (Bennett 2001). Dentre os clados mais derivados, podemos encontrar exemplos extremos de experimentação anatômico-estrutural, como *Quetzalcoatlus northropi* Lawson 1975, o maior animal voador que já existiu, com abertura alar de 12 metros (Lawson 1975), bem como o animal com a maior estrutura craniana (proporcional ao corpo), *Tupandactylus imperator* Campos e Kellner 1997, um pterossauro com uma grande crista sagital estendida por todo o crânio para além da região posterior do crânio (Campos e Kellner 1997). Com tais inovações evolutivas, algumas

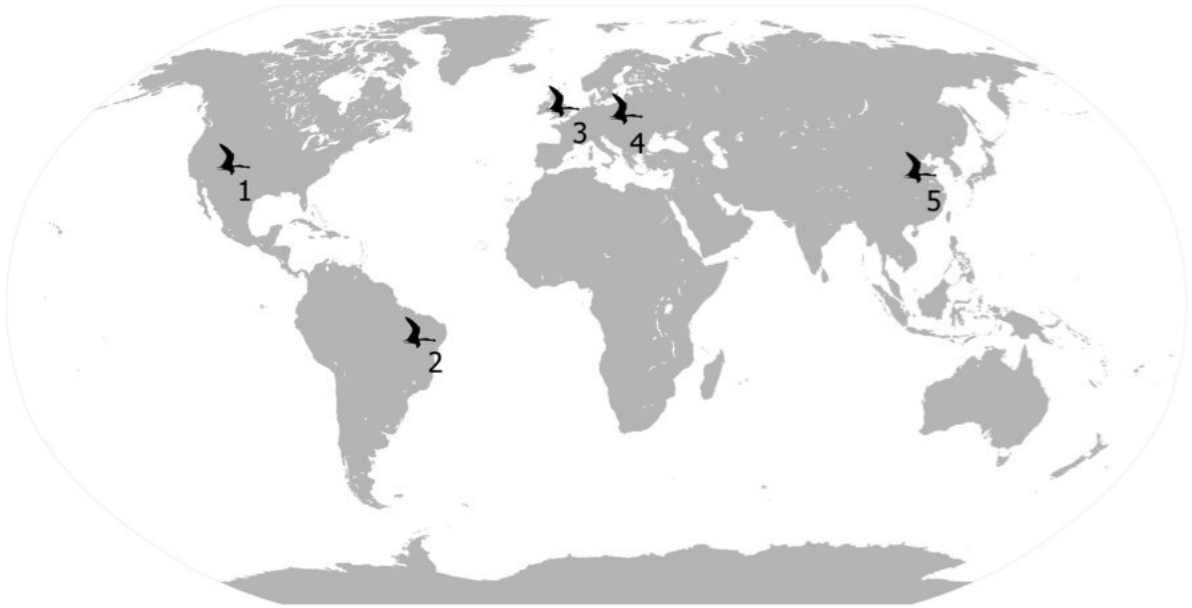


representando estruturas anatômicas únicas, Pterosauria trata-se de um grupo bastante relevante para estudos de cunho evolutivo.



**Figura 2:** Diferentes crânios de pterossauros, mostrando a variação de cristas e dentição. (retirado de Wellnhofer 1991.)

Contudo, essa diversidade de pterossauros é considerada tendenciosa (Butler et al. 2009, 2011). Apesar da distribuição global apresentada pelos pterossauros, os registros estão concentrados principalmente em cinco depósitos sedimentares que correspondem a cerca de 90% de todos os fósseis encontrados. Estes *fossilagerstätten* (Fig. 3) correspondem a Bacia de Solnhofen, na Alemanha (idade Titoniana, Jurássico Superior); ao Grupo Jehol, na China (Idade Aptiana, Cretáceo Inferior); ao Cambridge Greensand, na Inglaterra (Idade Cenomaniana, Cretáceo Superior); a Formação Niobrara, nos EUA (idade Santoniana, Cretáceo Superior); e ao Grupo Santana, no Brasil (Idade Aptiana-Albiana, Cretáceo Inferior) (Kellner 1994; Wang et al. 2005). As demais ocorrências são, em grande maioria, fragmentadas e incompletas (Barrett et al. 2008). Alguns desses depósitos são conhecidos há centenas de anos, enquanto outros apresentaram registros de pterossauros apenas a poucas décadas (Wellnhofer 2008; Wang et al. 2014). Muitas das espécies conhecidas são compostas por apenas um indivíduo, boa parte das vezes incompleto (e.g. Rodrigues e Kellner 2013). Essa dificuldade em encontrar espécimes suficientemente completos causa alguns problemas em certos aspectos de estudos do grupo, por exemplo nas abordagens filogenéticas (Andres e Myers 2013).

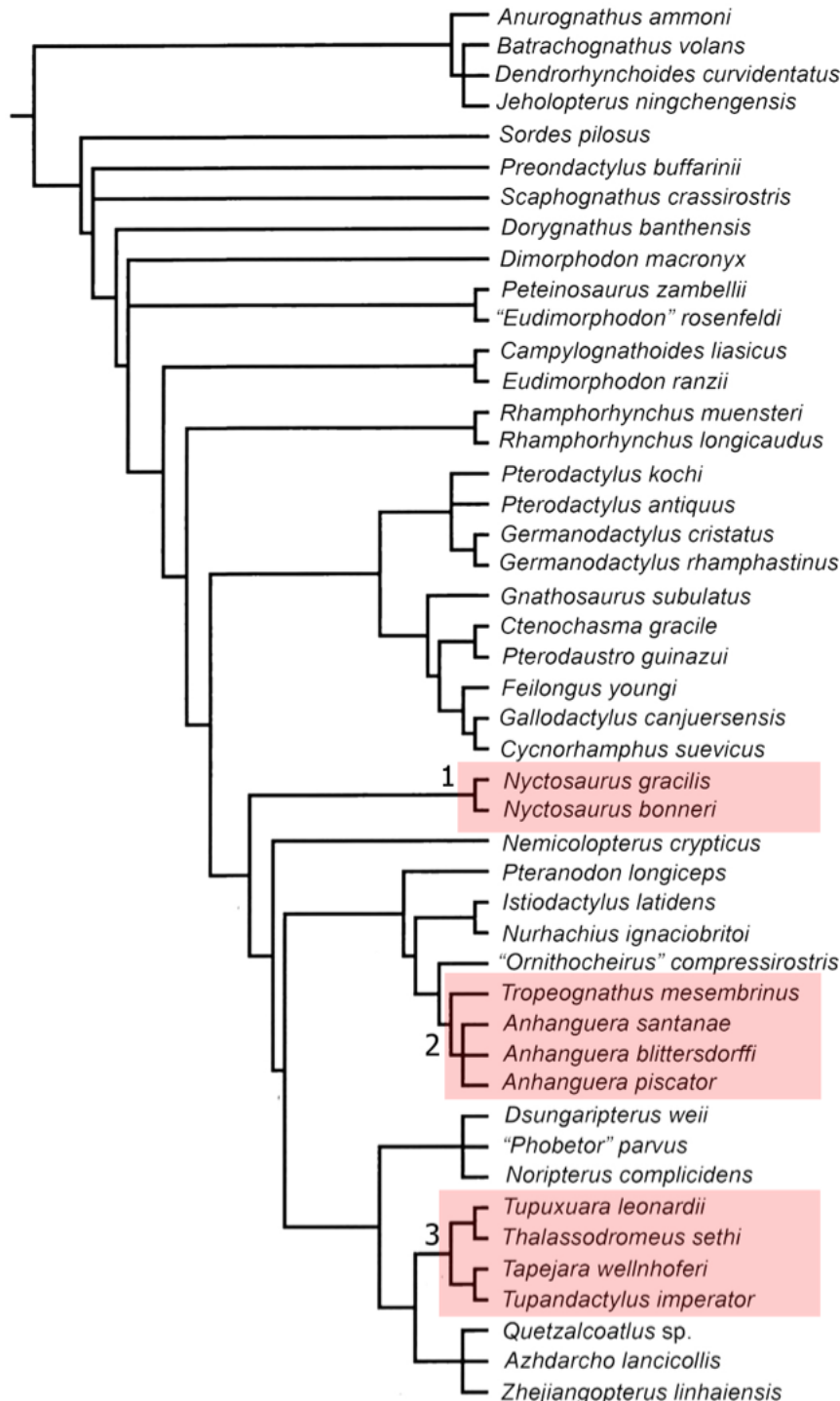


**Figura 3:** Localização global dos cinco *fossilagerstätten* de pterossauros. (1) Formação Niobrara; (2) Grupo Santana; (3) Bacia de Solnhofen; (4) Cambridge Greensand; (5) Grupo Jehol.

### 1.1.1 A Filogenia de Pterosauria

Embora algumas inter-relações sejam controversas (situações específicas podem ser vistas em Kellner 2003; Unwin 2003; Rodrigues e Kellner 2013; Andres et al. 2014; Vila Nova et al. 2014), filogenias de Pterosauria vêm sendo sugeridas ao longo dos anos (e.g. Kellner 2003; Unwin 2003; Andres e Ji 2008). Em relação aos clados encontrados, seus subgrupos internos e suas relações de parentesco, no presente volume, iremos seguir as definições filogenéticas de táxons propostas por Kellner (2003) e atualizada em trabalhos posteriores (e.g. Campos e Kellner 2007; Wang et al. 2008; 2010; Rodrigues e Kellner 2013), exceto quando a nomenclatura não se mostrar suficiente. As diferentes propostas filogenéticas exigem o estabelecimento de tais critérios para que o estudo seja didático e compreensível. Um grupo parafilético, comumente chamado “não-pterodactyloides” ou “rhamphorhyncoides” em textos mais antigos, é usualmente utilizado para se referir as formas mais antigas de pterossauros, surgidas no final do período Triássico e extintas no Jurássico médio (Wellnhofer 1991; Kellner 2003; Wellnhofer 2008; Dalla Vecchia 2009; Andres 2012). Esse grupo inclui animais de porte pequeno e cauda longa, quando comparado aos indivíduos do clado Pterodactyloidea (*sensu* Kellner 2003).

Já o clado Pterodactyloidea é definido por nove sinapomorfias (Kellner 2003; Wang et al. 2008) e é dividida em dois grandes grupos: Archaeopterodactyloidea e Dsungaripteroidea (segundo Kellner 2003; mas veja Lü et al. 2010 e Andres et al. 2014 para filogenias conflitantes).



**Figura 4:** Cladograma de Pterosauria indicando os ramos onde as espécies brasileiras são alocadas. (1) Nyctosauridae; (2) Anhangueridae; (3) Tapejaridae. (Modificado de Wang et al. 2012).

O grupo Archaeopterodactyloidea (Fig. 3), corresponde ao conjunto de táxons mais basais dentre os Pterodactyloidea (formado por *Pterodactylus* + *Germanodactylus* e um clado composto por Gallodactylidae + Ctenochasmatidae). Já no clado Dsungaripteroidea (com Nyctosauridae ocupando a posição mais basal, seguido por Pteranodontoidea e Azhdarchoidea) são incluídos os maiores e mais recentes pterossauros conhecidos. Neste contexto, as formas brasileiras são referidas aos clados Anhangueria, Nyctosauridae (Pteranodontoidea) e Tapejaridae (Azhdarchoidea) (Price 1953; Kellner e Tomida 2000; Kellner 2003; Elias et al. 2007; Wang et al. 2008; Sayão et al. 2012; Rodrigues e Kellner 2013).

### 1.1.2 A Posição Filogenética de Tapejaridae

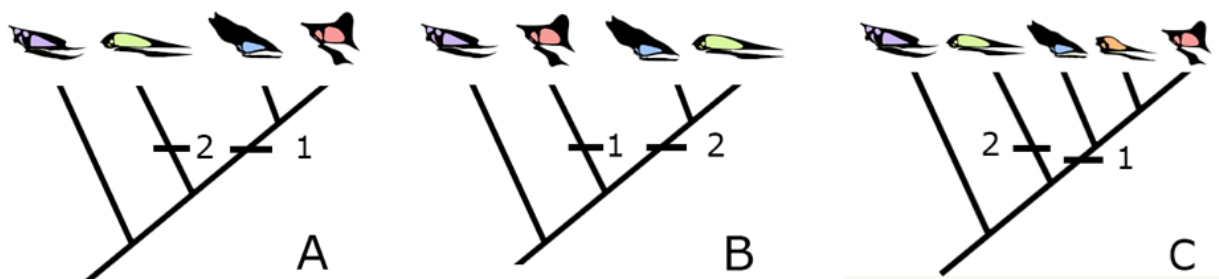
A diversidade de pterossauros com cristas da Bacia do Araripe é reconhecida na literatura (e.g. Kellner 2006). Mas essa diversidade não é totalmente compreendida, com novas espécies sendo descritas com certa frequência (Witton 2008; 2009; Kellner 2013; Bantim et al. 2014; Headden e Campos 2014). Nesta diversidade, os tapejarídeos, pterossauros sem dentes caracterizados por fortes cristas ósseas cranianas, são conhecidos desde a descrição de *Tupuxuara longicristatus* (Kellner e Campos 1988). O grupo foi formalmente definido como uma família um ano depois, com a descrição de *Tapejara wellnhoferi* (Kellner 1989) e como um clado na análise de Kellner (2003). A diagnose inicial do grupo foi definida como “pterossauros sem dentes com uma crista sagital grande na parte anterior do crânio se estendendo para trás; fenestra nasopreorbital muito grande, que ocupa quase a metade do crânio em vista lateral; rostró inclinado para baixo.” (Kellner 1989). Ela foi complementada posteriormente com uma definição filogenética (Kellner 2003), e uma nova diagnose, proposta por Kellner (2004): “início da crista sagital pré-maxilar na porção anterior da pré-maxila, se estendendo posteriormente após a região occipital; grande fenestra nasoanterior orbital alcançando mais de 45% do comprimento entre a pré-maxila e o esquamosal; processo lacrimal do jugal fino; órbita pequena com um distinto formato piriforme com a porção inferior estreita; e um largo tubérculo na margem ventro-posterior do coracóide”. Essa nova diagnose continua sendo utilizada em trabalhos recentes, sem novas modificações (Kellner e Campos 2007; Pinheiro et al. 2011; Vullo et al. 2012; Manzig et al. 2014).

Posteriormente, o grupo teve a identificação de duas linhagens distintas, Tapejarinae e Thalassodrominae (Kellner e Campos 2007). Os tapejaríneos são diagnosticados como “pterossauros tapejarídeos com a extremidade rostral voltada para baixo; porção óssea da crista pré-maxilar que se estende acima da fenestra nasoantorbital é baixa; extensão posterior da crista cranial baixa; e órbita posicionada em um nível levemente abaixo da margem dorsal da fenestra nasoantorbital”, e são compostos tanto de espécies brasileiras como chinesas (Kellner e Campos 2007; Pinheiro et al. 2011; Manzig et al. 2014). Os thalassodromíneos são descritos como “pterossauros tapejarídeos que possuem uma fenestra nasoantorbital muito alta, com a porção óssea da crista sagital começando na parte anterior do crânio e direcionada posteriormente, maior do que em outros pterossauros” (Kellner e Campos 2007). O grupo é composto, até agora, apenas por espécies do Brasil.

Quando Kellner e Campos (2007) definiram Thalassodrominae, o grupo incluía três táxons: *Thalassodromeus sethi*, *Tupuxuara longicristatus* e *Tupuxuara leonardii*, todos conhecidos apenas por elementos cranianos (Kellner e Campos 1988; 1994; 2002). Posteriormente uma nova espécie associada ao grupo, *Tupuxuara deliradamus*, foi descrita também baseada em material craniano (Witton 2009). Além disso, os azhdarchídeos brasileiros *Lacusovagus magnificens* e *Bangela oberlii*, também são baseados apenas em elementos cranianos (Witton 2008; Headden e Campos 2014). Até a presente data, as autapomorfias de todas essas espécies citadas são baseadas em características cranianas, com poucas descrições do pós-crânio de thalassodromíneos (Aires et al. 2014; Vila Nova et al. em prep.). Essa raridade de registros pós-cranianos também é observada, mas em menor escala, nos tapejaríneos. Tal panorama traz dificuldades em obter caracteres filogenéticos não-cranianos para comparar as duas linhagens em detalhes.

A existência da linhagem dos tapejarídeos é reconhecida na literatura, e a sua posição filogenética dentro de Pterodactyloidea é geralmente tratada, de forma consensual, como grupo irmão de Azhdarchidae, ambos inclusos no clado Azhdarchoidea (Kellner 2003, 2004; Unwin e Martill 2007). Entretanto, o conceito de Tapejaridae varia entre os autores, gerando mudanças em ritmo constante sobre as relações entre as espécies que compõem este grupo (Kellner 2003; Unwin 2003; Martill e Naish 2006; Kellner e Campos 2007; Unwin e Martill 2007; Witton 2009; Pinheiro et al. 2011). Alguns autores consideram *Tupuxuara* mais próximo a Azhdarchidae do que a *Tapejara*, colocando a linhagem Thalassodrominae (*sensu* Kellner e Campos 2007) como grupo

irmão de Azhdarchidae e, portanto, não pertencente a Tapejaridae (Unwin 2003; Martill e Naish 2006; Lü et al. 2008). Para tornar a situação mais complexa, há um outro clado de pterossauros sem dentes, denominado inicialmente Chaoyangopteridae. Quando proposto, ele foi considerado como um membro dos Azhdarchoidea, mas a sua relação com *Tapejara*, *Tupuxuara* e Azhdarchidae não pôde ser determinada (Lü et al. 2008). Andres e Ji (2008) consideraram *Chaoyangopterus* e táxons relacionados como próximos a Azhdarchidae, uma conclusão também apontada por Wang et al. (2012). Porém, Pinheiro et al. (2011) sugeriu que os chaoyangopterídeos fazem parte de Tapejaridae, incluindo-o como grupo-irmão da linhagem Tapejarinae, e renomeou o clado para Chaoyangopterinae. Assim, na literatura, os tapejarídeos variam de apenas *Tapejara* (Martill e Naish 2006), um clado com tapejaríneos e thalassodromíneos (Kellner e Campos 2007), ou um clado incluindo até chaoyangopteríneos (Pinheiro et al. 2011). Um resumo de como cada trabalho agrupa essas 4 linhagens (Azhdarchidae, Tapejarinae, Thalassodrominae, e Chaoyangopterinae) pode ser visto na figura 05. Para manter a objetividade e clareza do trabalho, exceto quando afirmado o oposto, nós iremos usar Tapejaridae *sensu* Kellner e Campos (2007) ao longo do texto (Cladograma A da Figura 5).



**Figura 05:** Esquema simplificado das propostas filogenéticas de A) Kellner (2003); B) Martill e Naish (2006); C) Pinheiro et al. (2011). 1) Tapejaridae. 2) Azhdarchidae. Roxo: Dsungaripteridae. Verde: Azhdarchidae. Azul: Thalassodrominae. Vermelho: Tapejarinae. Laranja: Chaoyangopterinae.

### 1.1.3 Vértébras Cervicais e Anatomia do esqueleto axial de Tapejaridae

As vértebras cervicais de pterossauros são matéria de debates desde o começo do século passado, quando Williston (1903) e Eaton (1904) discordaram sobre o número de elementos presentes no pescoço de *Pteranodon*. Várias morfologias distintas foram reconhecidas (e.g. Wellnhofer 1978; Wild 1984), mas poucos caracteres foram realmente

utilizados em análises cladísticas. O primeiro pesquisador a utilizá-los foi Howse (1986), ao reconhecer duas categorias diferentes de vértebras cervicais de pterodactilóides e sugerir que elas poderiam representar unidades naturais (Howse 1986). Posteriormente, Bennett (1994) na sua detalhada revisão sistemática de *Pteranodon*, para diagnosticar os Eupterodactyloidea, utilizou os seguintes caracteres cervicais: cervicais com exapófises, espinhos neurais altos e forâmens pneumáticos laterais ao canal neural (Bennett 1994). Os trabalhos de Kellner (2003) e Unwin (2003) sobre filogenia de pterossauros propuseram caracteres similares em relação a anatomia das cervicais, os quais foram reutilizados em trabalhos posteriores (e.g. Wang et al. 2009; Lü et al. 2010).

Ao longo da filogenia do grupo, morfótipos diferentes podem ser observados, alguns específicos para certos clados, outros mais dispersos (e.g. Bennet 2001; Andres e Ji 2008). Por exemplo, espinhos neurais altos e centro curto estão presentes tanto em *Pteranodon* (Bennett 2001) quanto em Anhangueridae (Kellner e Tomida 2000). O alongamento das vértebras e redução do espinho neural é comumente observado nos pterodactilóides mais derivados (e.g. Andres e Ji 2008; Wang et al. 2009; Lü et al. 2010), sendo utilizado para identificar os azhdarchídeos (Nesov 1984; Padian 1986; Andres e Ji 2008; Averianov 2010), mas também é visto em menor grau em alguns ctenochasmatídeos (Andres e Ji 2008). A presença e distribuição de pós-exapófises entre os clados também é complexa, com alguns autores sugerindo uma origem independente em alguns táxons (Andres e Ji 2008). Assim, a evolução do pescoço entre os pterossauros ainda é pouco entendida, com poucos estudos endereçados à sua anatomia, diversidade, e função (veja Witton 2010 e Averianov 2013 para mais comentários sobre reconstruções do pescoço e sua biomecânica).

Descrições detalhadas de vértebras cervicais, como as realizadas para *Anhanguera* (Wellnhofer 1991b; Kellner e Tomida 2000), *Pteranodon* (Bennett 2001) e *Azhdarcho* (Averianov 2010), são limitadas para Tapejaridae. Poucos tapejarídeos com um pescoço completo foram descritos, a grande maioria sendo de indivíduos de pequeno porte do Grupo Jehol da China (e.g. Wang e Zhou 2003; Liu et al. 2014). Com relação a elementos cervicais descritos na literatura, há apenas um espécime tentativamente referido a Thalassodrominae. Ele consiste das vértebras cervicais VII, VIII e IX de um indivíduo recentemente estudado (Aires et al. 2014). Para os Tapejarinae, Eck et al. (2011) descreveram duas vértebras meso-cervicais da Formação Romualdo, e mais recentemente Liu et al. (2014) descreveram um pescoço quase completo da Formação Jiufotang. Aparentemente, essas duas linhagens de pterossauros tinham uma anatomia

cervical diferente entre si (Aires et al. 2014; Liu et al. 2014), o que se confirmado, poderia trazer mais informação filogenética para estudos sobre os tapejarídeos.

## 1.2 A Bacia do Araripe:

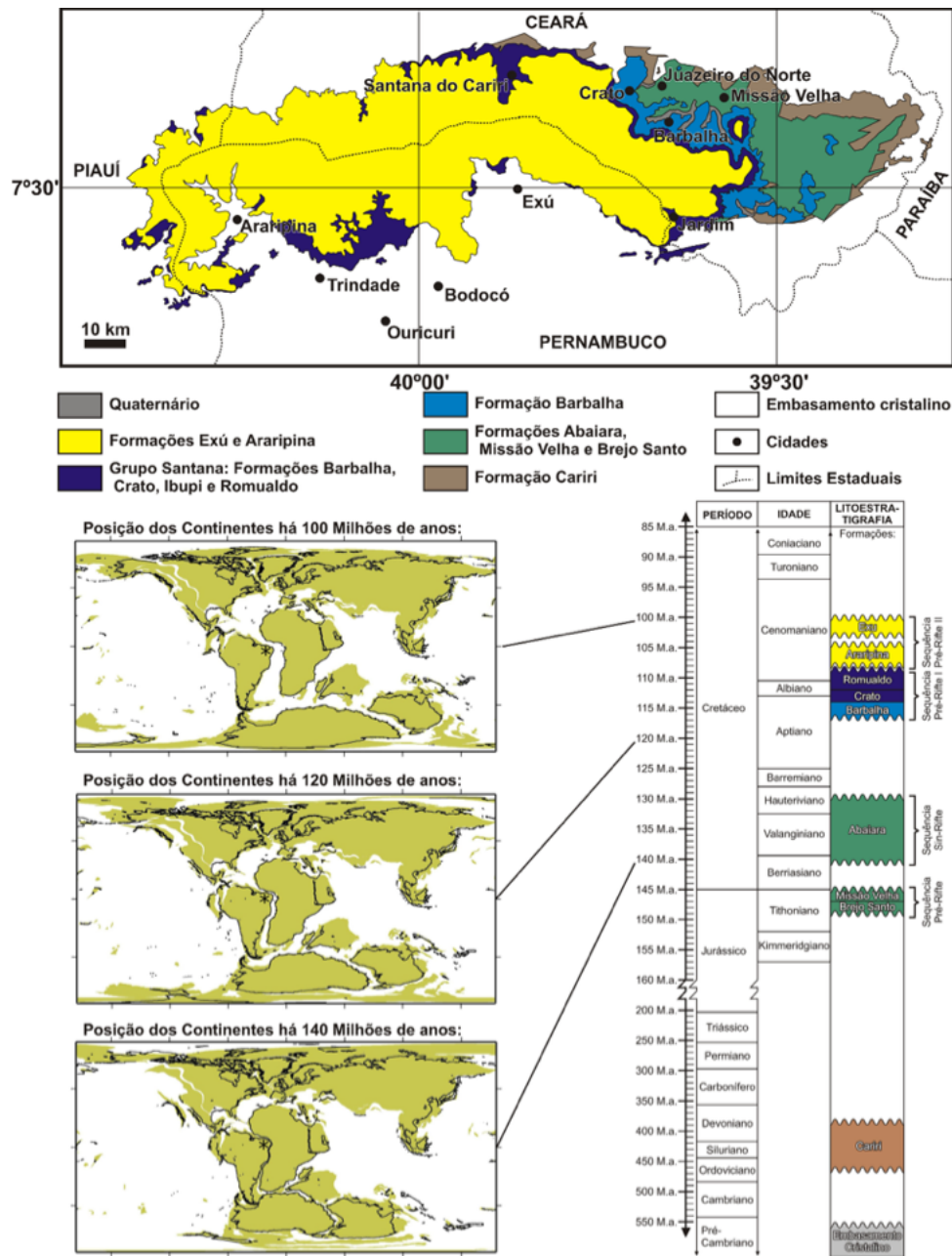
Os fósseis estudados neste volume são originários da Bacia do Araripe, uma bacia sedimentar localizada no Nordeste do país, sempre associada a Chapada do Araripe, uma parte significativa da bacia soerguida nos últimos milhões de anos (Assine 2007). Variando de plantas, microfósseis, pequenos invertebrados a grandes dinossauros, os fósseis do Araripe são reconhecidos pela grande quantidade, diversidade, e excepcional preservação (e.g. Maisey 1991; Martill et al. 2007). As camadas sedimentares aflorantes na Chapada do Araripe recebem especial atenção de pesquisadores por serem consideradas depósitos fossilíferos com qualidades especiais, chamados de *Fóssil-Lagerstätte*. A Bacia do Araripe é um dos poucos lugares do mundo onde são encontradas unidades tanto *Konservat-Lagerstätten* (*lagerstätten* de conservação, com fósseis de excepcional preservação algumas vezes com partes moles observáveis) como *Konzentrat-Lagerstätten* (*lagerstätten* de concentração, com grandes quantidades de fósseis), respectivamente as formações Crato e Romualdo. Ambas unidades mostram um registro detalhado da fauna e flora do início do Cretáceo, entre 100 e 125 milhões de anos atrás (Sayão et al. *no prelo*).

### 1.2.1 Contexto Geológico

A Bacia do Araripe é a mais extensa das bacias sedimentares do interior do Nordeste brasileiro e a que apresenta a história geológica mais complexa (veja a figura 06 para uma identificação da bacia). Encontra-se implantada em terrenos pré-cambrianos (com mais de 540 milhões de anos) da zona Transversal da Província Borborema, a sul de uma grande falha geológica que cruza o estado da Paraíba, o Lineamento de Patos (Assine 2007). Está intimamente ligada a separação dos continentes Sul Americano e Africano, e a abertura do oceano Atlântico Sul (Valença et al. 2003). Os ciclos de deposição da bacia (e formação das camadas sedimentares) estão associados aos mecanismos tectônicos de separação das placas sul-americana e africana. São: o pré-rifte - estágio anterior à separação (até cerca de 145 milhões de anos atrás), o sin-rifte - estágio simultâneo ao esforço de fragmentação dos blocos continentais (cerca de 140 a 110 milhões de anos atrás) e o pós-rifte - estágio posterior a esta fragmentação (a partir de 110 milhões de anos atrás - Assine 2007).



A Bacia é composta de duas sub-bacias: Cariri e Feira Nova, que se estendem a Leste além dos limites atuais da Chapada, ocupando a depressão do Vale do Cariri, onde afloram unidades das sequências paleozóica, pré-rifte e rifte (Assine 2007).



**Figura 6:** (A) Mapa de localização da Bacia Sedimentar do Araripe, com destaque para os afloramentos encontrados na Chapada. (B) Coluna estratigráfica com sequência deposicional e idade das camadas da Bacia. (C) Reconstrução em sequência da abertura do Atlântico Sul, com a bacia marcada ( asterisco ), mostrando a influência marinha na deposição da Bacia. Imagem modificada de Sayão et al. (no prelo).

A partir do contexto geológico exposto, algumas formações se destacam do ponto de vista paleontológico. A Formação Missão Velha, por exemplo, apesar de possuir registros de vertebrados, principalmente peixes (Brito et al. 1994), é mais conhecida pelos diversos troncos fósseis, sendo considerada do Período Jurássico Superior (Assine 2007). As camadas mais fossilíferas da região, no entanto, pertencem ao Grupo Santana (*sensu* Valença et al. 2003). Elas devem a origem do seu nome a uma descrição inicial de Small (1913) com o nome de “calcário de Sant’ana”, referente às camadas laminadas da atual Formação Crato (para detalhes, veja Kellner et al. 2013). Segundo a classificação sedimentar seguida neste volume, tal unidade geológica é composta por três sub-unidades: as formações Crato, Ipubi e Romualdo (Valença et al. 2003).

A Formação Crato, de idade Aptiana (Assine 2007), é explorada como fonte de calcário para a construção civil da região, tendo grande importância comercial. Inúmeros fósseis são encontrados durante a lavra, exibindo alto grau de preservação, sendo considerada uma *Konservat-Lagerstätten* (Martill et al. 2007). Com sucessivas camadas de calcário laminado, originada de um sistema lacustre hipersalino e raso, de águas calmas, esta formação apresenta uma assembleia fossilífera composta de plantas, artrópodes, peixes, anuros, crocodilomorfos, lagartos, tartarugas e pterossauros, além da presença de penas indicarem aves ou mesmo dinossauros não-avianos (Carvalho e Santos 2005; Unwin 2007; Sayão et al. 2011).

A Formação Romualdo (idade Aptiana-Albiana, segundo Assine, 2007) é um dos *fossilagerstätten* mais conhecidos do mundo, apresentando uma extensa história de descobertas (e.g. Maisey 1991; Carvalho e Santos 2005; Martill et al. 2007). É composta por camadas intercaladas de folhelhos, margas e calcários. Localmente recebem nomes populares (por exemplo, “Ovos de Peixe”, “Lajeta”, e “Lajeiro do Peixe”) devido à população ser responsável pela maioria dos achados paleontológicos durante a lavra da terra (e.g. Fara et al. 2005; Vila Nova et al. 2011; Bantim et al. 2014b).

Do ponto de vista paleogeográfico, as sessões mais inferiores da Formação Romualdo, sugerem a ocorrência de uma pequena transgressão marinha. Sucessivamente, nas camadas mais superiores da Formação ao longo do Albiano, a área sofreu uma invasão oceânica mais importante e duradoura, registrada por outros depósitos marinhos. Essa sequência é interpretada como um lago ou um golfo, uma parte de um complexo sistema originado pela separação da América do Sul da África (Valença et al. 2003).

### 1.2.2 A Paleontologia da Bacia do Araripe

As concreções calcárias típicas da Formação Romualdo, contendo na grande maioria fósseis de peixes, são conhecidas desde o século XIX, com as descrições de “peixes petrificados” de João da Silva Feijó (1800), em carta ao governador da capitania do Ceará. Posteriormente, von Spix e von Martius (1828-31), dois naturalistas a quem são creditados a primeira citação científica das concreções do Araripe, coletaram fósseis que foram enviados ao Museu de Munique (Fernandes et al. 2013). É desse depósito que o primeiro fóssil brasileiro foi ilustrado (Kellner 1998). Ao longo de dez anos (1833-1844), Agassiz e Gardner descreveram novos táxons para o Araripe e criaram a base da paleoictiologia da região. Porém, foi a partir da descrição do crocodilomorfo *Araripesuchus gomesii* Price 1959, que a presença de tetrápodes foi confirmada, e rapidamente expandida na Bacia do Araripe (Price 1959). Desde então, a quantidade de fósseis do grupo encontrada na região tem aumentado significativamente, elevando ainda mais a importância dessa conhecida unidade geológica (veja Maisey 1991 para um glossário de alguns dos principais fósseis descritos para a região).

Foi na década de 80 que os achados fósseis se intensificaram na região do Araripe, como consequência das descobertas cada vez mais frequentes na Formação Crato. Foram descritos diversos artrópodes, como novos gêneros de Blatoidea (baratas e similares), efemerópteros, ortópteros (grilos e gafanhotos), homópteros (cigarras), lepidópteros (borboletas e mariposas), neurópteros, e escorpiões, além de penas e anuros (veja Martill et al. 2007 para uma revisão sobre a fauna de invertebrados fósseis da região). Vários estudos foram efetuados também na Formação Romualdo, assinalando restos vegetais carbonizados, ostracodes, peixes e coprólitos em camadas de folhelhos pirobetuminosos (Fara et al. 2005; Lima et al. 2012). Foram descritos um caranguejo e um novo crocodilomorfo, além de novas espécies de pterossauros e vegetais (Carvalho e Santos 2005).

Dentre as principais particularidades dos fósseis do Araripe estão a preservação de organismos contendo partes moles e a grande quantidade de fósseis encontrados. Dentre os estudos possíveis de serem realizados devido a estas características, pode-se citar como exemplo a determinação da cadeia alimentar da ictiofauna, com base na análise do conteúdo estomacal e da faringe de peixes da Formação Romualdo (Maisey 1994). Foram reconhecidos três grupos tróficos principais: predadores com dentes, espécies sem dentes e filtradores de material em suspensão (Maisey 1994). Outros estudos identificaram a presença de componentes internos das membranas alares de pterossauros (Kellner 1996), fibras musculares em dinossauros (Kellner 1999) e mais

recentemente fluidos corporais de lagartos preservados junto com os ossos fossilizados (Simões 2012).

Os fósseis de peixes são bem mais abundantes do que os de tetrápodes, tanto na Formação Crato quanto na Romualdo, sendo objeto de incontáveis estudos (e.g. Gallo e Brito 2004). Os tetrápodes fósseis do Araripe estão representados basicamente por quatro grupos: os anuros (Lissamphibia) e os lagartos (Squamata), encontrados apenas nos calcários laminados da Formação Crato; os Testudines e os arcossauros, estão presentes nas três formações que compõem o Grupo Santana (Crato, Ipubi e Romualdo). Além desses, podemos encontrar também registros de penas isoladas na Formação Crato (Kellner et al. 1991; Oliveira et al. 2011; Sayão et al. 2011).

Os anuros e lagartos são raros, mas seus fósseis geralmente são articulados e bastante completos, podendo apresentar tecidos moles (Leal e Brito 2006; Simões 2012). A fauna de anuros fósseis se destaca por conter os primeiros registros do grupo de anuros predominantes hoje, os neobatrachios, também conhecidos como “sapos modernos”, que representam 96% dos anuros atuais (Baez et al. 2009). No Araripe, estavam representados por diversos exemplares de três espécies: *Arariphrynus placidoi*, *Eurycephalella alcinae* e *Cratia gracilis* (Baez et al. 2009). Os lagartos possuem uma diversidade mais reduzida, com apenas três espécies conhecidas: *Olindalacerta brasiliensis*, *Tijubina ponteii* e *Calanguban alamos* (Bonfim-Júnior e Marques 1997; Evans 2003; Simões 2012; Simões et al. 2014).

Os Testudines estão representados na Bacia do Araripe por cinco espécies, todas descritas originalmente para a Formação Romualdo, com algumas posteriormente identificadas na Formação Crato (Oliveira e Romano 2007; Romano et al. 2013). Foram descritas quatro espécies de tartarugas Pleurodira, grupo caracterizado pelo pescoço longo e casco achatado dorsoventralmente: *Araripemys barretoii* Price 1973 (Araripemydidae), *Cearachelys placidoi* (Bothremydidae), *Brasilemys josai* (Podocnemidoidea) e *Euraxemys essweini* (Euraxemydidae) (Romano et al. 2013). Além dessas também foi registrado na Formação Romualdo a única espécie de Cryptodira descrita, até o momento, para o Mesozoico brasileiro, *Santanachelys gaffneyi* Hirayama 1998.

O grupo dos Archosauria compõe o registro de tetrápodes mais diversos e bem representados da Bacia, com espécimes bem preservados de crocodilomorfos, alguns dinossauros, algumas penas isoladas, e uma grande diversidade de pterossauros. O primeiro registro de um tetrápode da Bacia do Araripe foi do crocodilomorfo notossuquídeo *Araripesuchus gomesii* Price 1959, originário da Formação Romualdo

(Maisey 1991). Outros espécimes de crocódilomorfos para a região são raros, representando apenas mais duas espécies, o também notossuquídeo *Caririsuchus camposi* e neossuquídeo *Susisuchus anatoceps* (e.g. Riff et al. 2012).

O grupo dos Dinosauria possui um registro marginalmente superior, com quatro espécies de terópodes da Formação Romualdo descritas e uma ocorrência de um dinossauro terópode na Formação Ipubi recentemente mencionada (Kellner e Campos 2000; Silva et al. 2013). Apesar de não haver, até o momento, nenhum esqueleto completo registrado, seus fósseis são extremamente bem preservados. O primeiro registro desse grupo veio da publicação quase simultânea das espécies de espinosaurídeos *Angaturama limai* e *Irritator challengeri* (Kellner e Campos 1996; Martill et al. 1996; Machado e Kellner 2005). Além destes, o compsognatídeo *Mirischia asymmetrica* conhecido apenas pela pélvis e membros inferiores incompletos, compôs o primeiro registro deste grupo de dinossauros no Brasil. Por último, destaca-se o terópode *Santanaraptor placidus*, com partes moles (músculos e vasos sanguíneos) preservados (Kellner 1996; Kellner e Campos 1998). Recentemente foi feita a menção a um membro posterior de um espinossaurídeo basal encontrado nos folhelhos escuros da Formação Ipubi (Silva et al. 2013).

As penas fósseis estão restritas à Formação Crato onde são encontrados registros isolados, principalmente de penas de contorno, que estão associadas a regulação térmica e recobrem o corpo dos animais (Sayão et al. 2011). São cerca de 20 exemplares conhecidos até o momento, correspondendo a semiplumas, plumas e plúmulas. Além dessas é conhecida uma única pena assimétrica, curiosamente a primeira a ter sido registrada para esses depósitos (Sayão et al. 2011). A maior questão envolvendo as penas fósseis é associá-las a algum grupo de animais, um problema que ainda não está solucionado, mesmo tendo-se passado 25 anos desde a primeira descoberta (Martins-Neto e Kellner, 1988; Sayão et al. 2011).

### **1.2.3 Pterossauros da Bacia do Araripe**

O grupo de arcossauros fósseis melhor representado no Araripe é o dos pterossauros (Kellner 2006). Desde a descoberta de *Araripesaurus castilhoi* Price 1971, mais de 350 espécimes foram encontrados, pertencentes a 26 espécies preservadas nas Formações Crato e Romualdo (Unwin 2008; Witton 2013), com uma ocorrência ainda não confirmada para a Formação Exú (Martill 2008). Estes pertencem basicamente a dois grupos distintos, os Anhangueridae (dentados) e Tapejaridae (sem dentes), apesar de existirem controvérsias se outros grupos também são encontrados na região (Veldmeijer

2005; Martill e Naish 2006; Witton 2009; Headden e Campos 2014). Destacam-se indivíduos preservados em três dimensões sem distorções (p.ex. *Anhanguera piscator* e *Tapejara wellnhoferi*), a fossilização de tecidos moles e marcas de vasos sanguíneos em cristas sagitais (p.ex. *Tupandactylus imperator* e *Thalassodromeus sethi*) e a presença de grandes cristas cranianas (p.ex. *Tupandactylus navigans*, *Tropeognathus mesembrinus*) (Campos e Kellner 1997; Kellner e Tomida 2000; Kellner e Campos 2002).

Apesar de serem primariamente descritos para o Araripe, ambos os grupos possuíam uma maior distribuição (Sayão et al. 2012). Tanto os Anhangueridae quanto Tapejaridae possuíam padrões anatômicos próprios (Vila Nova e Sayão 2012), uma indicação de hábitos diferenciados. A descrição contínua de novas espécies (Kellner e Tomida 2000; Kellner e Campos 2002; Witton 2008, 2009; Headden e Campos 2014), bem como discussões e investigações sobre a filogenia e relações do grupo (e.g. Kellner 2003; Unwin 2003) mostram como os indivíduos deste grupo encontrados nos depósitos da Bacia do Araripe são importantes. Fósseis do Araripe já foram usados em estudos de locomoção (Costa 2014), voo (Habib 2008), morfometria (Vila Nova e Sayão 2012; Bantim et al. 2014a), biogeográficos (Sayão et al. 2012) e de paleohistologia (Sayão 2003; Steel 2008; Kellner et al. 2013), constituindo uma fonte de informação de fundamental importância para os estudos de pterossauros.

## **2. Justificativa e Objetivos**

### **2.1 Justificativa**

As dificuldades de classificação dos tapejarídeos são acentuadas pela natureza altamente fragmentada do registro fóssil do grupo, com a grande maioria dos espécimes sendo conhecidos apenas com base em material craniano (Kellner e Campos 1988, 1994, 2002; Kellner 1989, 2013; Witton 2008, 2009; Headden e Campos 2014). Apesar de certo consenso quanto à sua posição dentro de Pterosauria, os debates quanto ao possível parafiletismo de Tapejaridae abordados na introdução deste volume persistem (e.g. Unwin, 2003; Kellner, 2004), sendo que táxons tradicionalmente relacionados a este clado poderiam ser mais próximos de outros grupos (Martill e Naish, 2006; Witton, 2009). Esta situação pode ser resultante de um viés dos estudos filogenéticos de Pterosauria, que tendem a análises abrangentes, com poucos táxons terminais representando Tapejaridae (Kellner, 2003; Unwin, 2003). Os trabalhos mais recentes seguiram essa tendência, não incluindo uma amostra significativa de tapejarídeos (Andres e Ji 2008; Wang et al. 2009,;2012; Lü et al. 2010).

Diante deste cenário, é evidente a necessidade da descrição de novos espécimes, principalmente aqueles que apresentam regiões anatômicas desconhecidas do grupo. O presente volume traz a descrição de novos indivíduos de Tapejaridae, com um enfoque em características pós-cranianas, para levantar traços anatômicos que possam prover sinal filogenético e auxiliar na problemática cladística em questão.

### **2.2 Objetivos**

- Descrever a anatomia craniana e vertebral de 4 espécimes de Tapejaridae: AMNH 22562, AMNH 22568, AMNH 24445 e MN 4728-V e comparar com outros Tapejaridae conhecidos.
- Determinar novos caracteres filogenéticos para Tapejaridae.
- Comentar sobre os agrupamentos de Tapejaridae, suas relações, e possíveis grupos monofiléticos observáveis.

### 3. Material e Métodos

Neste trabalho foram utilizados quatro espécimes de Tapejaridae, AMNH 22562, AMNH 22568, AMNH 24445 e MN 4728-V. O trabalho foi dividido em quatro etapas: preparação dos exemplares, descrição e comparação, posicionamento filogenético de AMNH 22562, e observações sobre a filogenia do grupo, conforme descritas a seguir.

#### 3.1 Preparação dos Exemplares

A preparação é uma importante parte do trabalho paleontológico, que consiste na remoção do sedimento que recobre o fóssil. Busca-se proteger o espécime, ao mesmo tempo em que se expõe o máximo de características possíveis. AMNH 22562 e AMNH 22568 foram preparados mecanicamente, utilizando a metodologia resumida em May et al. (1994) e Silva e Kellner (2006). Para isso utilizou-se as instalações do Laboratório de Paleontologia da FFFCLRP/USP, assim como seus equipamentos. A retirada da rocha matriz se deu com o auxílio de martelo pneumático ligado a um sistema de ar comprimido. A cada nova exposição dos ossos fossilizados, a área era coberta com resina metacrílica (Paralóide B-52), diluída em acetona.

Os indivíduos AMNH 24445 e MN 4728-V já encontravam-se preparados e isolados, não sendo necessário maior tratamento a estes espécimes.

#### 3.2 Descrição e Comparação

Após a preparação, todos os espécimes foram fotografados, medidos e descritos. Em seguida foram feitas comparações com outros exemplares descritos na literatura, bem como indivíduos inéditos, não-descritos. Em especial, foram utilizados as seguintes espécies para comparação: *Tapejara wellnhoferi*, *Thalassodromeus sethi*, *Tupuxuara leonardii*, *Tupuxuara longicristatus*, *Sinopterus dongi*, *Chaoyangopterus sp*, *Azhdarcho lancicollis*; além destes, foram utilizados também indivíduos sem identificação a nível genérico, a saber: AMNH 22567; IVPP V 13397, 14190, 14191, 14593, 16059; SMNK PAL 1137.



### **3.3 Análise filogenética**

Com a descrição finalizada, o espécime AMNH 22562 foi posicionado na matriz filogenética publicada por Wang et al. (2012). Trata-se de uma versão mais recente e atualizada da matriz primeiramente publicada por Kellner (2003). Foram também utilizados os caracteres adicionais propostos por Pinheiro et al. (2011), Headden e Campos (2014), e alguns caracteres inéditos, sugeridos neste volume. Além de serem os bancos de dados mais atualizados, essas matrizes foram escolhidas por apresentarem caracteres cranianos e não-cranianos, e englobarem indivíduos de diversas idades e regiões do globo.

A matriz foi analisada no programa TNT v1.0 (*Tree Analysis Using New Technology*), utilizando-se o método de busca heurística (Goloboff et al. 2009). Para a reamostragem, foram empregados os métodos de *bootstrap* e *jackknife*, com 1000 réplicas para cada um. Calculou-se o Índice de Bremer para determinar o grau de sustentabilidade dos ramos obtidos, bem como os índices de consistência e retenção para as árvores mais parcimoniosas.

### **3.4 Levantamento de novos caracteres filogenéticos**

Após o posicionamento de AMNH 22562, pode-se observar que alguns traços anatômicos observados em todos os indivíduos analisados não estavam abordados na filogenia. Assim, sugerimos novos caracteres filogenéticos, prioritariamente relacionados as vértebras cervicais, com comentários sobre suas possíveis influências e distribuição.

## 4. Descrição e Comparação de Novos Espécimes (Paleontologia Sistemática)

Nesta seção, são descritos 4 novos espécimes de pterossauros, AMNH 22562, 22568, 24445 e MN 4728-V. Em cada sub-seção, é descrito um indivíduo, suas feições anatômicas, e são feitos comentários sobre suas afinidades taxonômicas. As descrições seguem a nomenclatura anatômica utilizada em Kellner e Tomida (2000).

### 4.1 AMNH 22562

PALEONTOLOGIA SISTEMÁTICA

PTEROSAURIA Kaup 1834

PTERODACTYLOIDEA Plieninger 1901

AZHDARCHOIDEA Nesso 1984

TAPEJARIDAE Kellner 1989

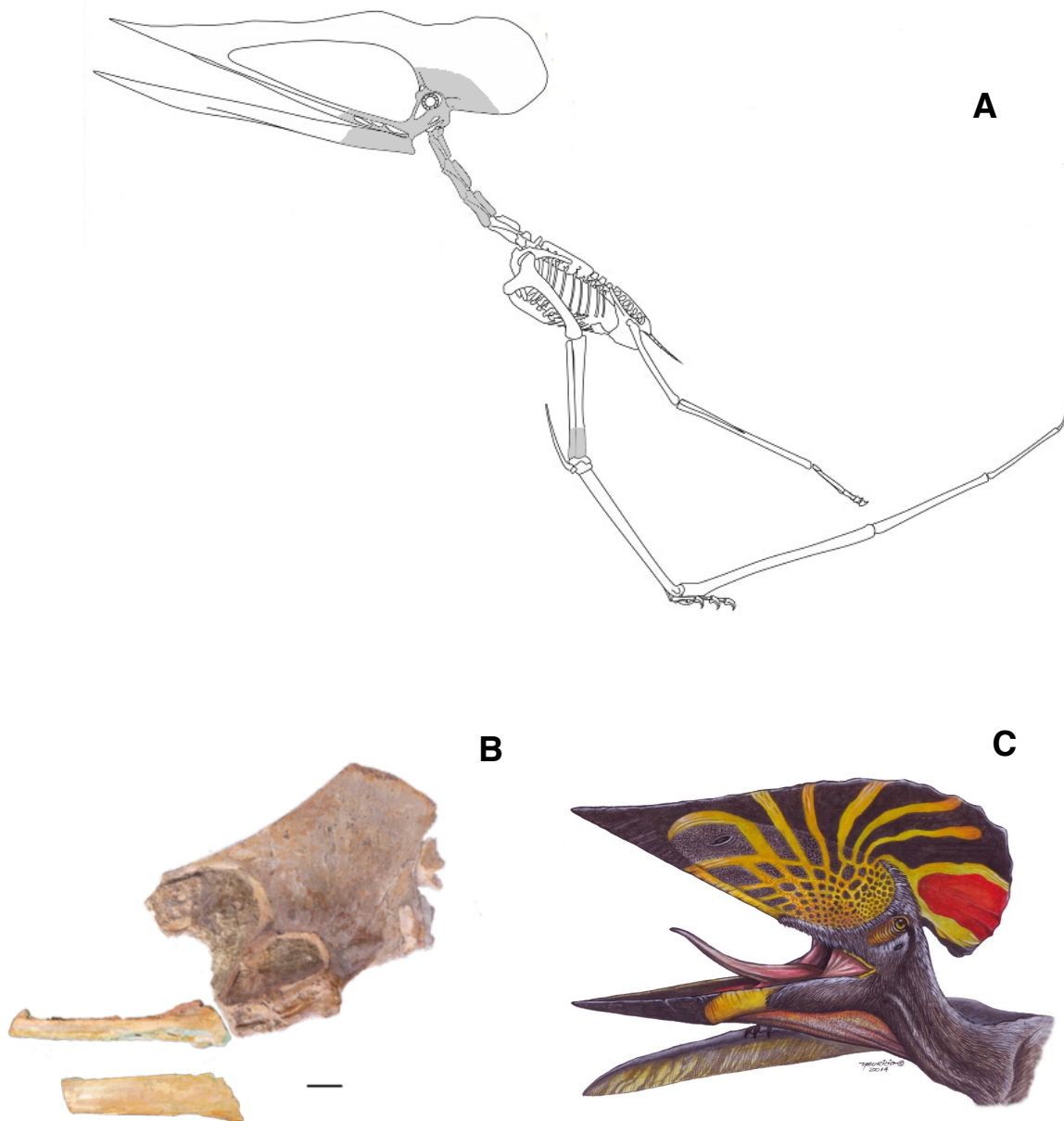
THALASSODROMINAE Kellner & Campos 2007

*Tupuxuara sp.* Kellner & Campos 1988

DESCRIÇÃO E COMPARAÇÃO

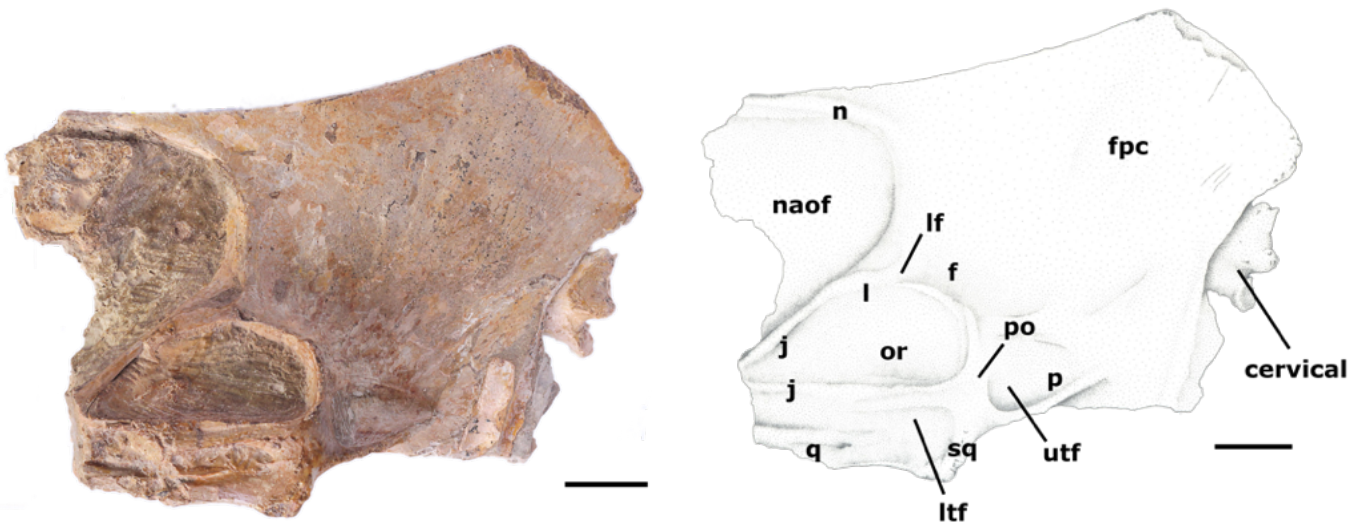
#### Generalidades

AMNH 22562 é composto pela região posterior do crânio, porção média do palato, região posterior da mandíbula, vértebras cervicais, e um fragmento do rádio e da ulna, preservados em uma concreção calcária. A mandíbula estava articulada com a porção craniana, sendo separada durante a preparação. As vértebras cervicais preservadas estavam articuladas entre si, mas não em posição anatômica relativa ao crânio, descansando sobre o lado direito da crista craniana. O fragmento distal do rádio e ulna esquerdos estavam sobre o lado esquerdo da porção fronto-parietal da crista sagital.



**Figura 7:** (A) Esquema de um Thalassodrominae genérico com as partes preservadas em AMNH 22562 marcadas em cinza. (B) Porção preservada do crânio de AMNH 22562 em vista lateral esquerda. (C) Reconstrução em vida de AMNH 22562 (escala 3 cm).

## Crânio



**Figura 8:** Porção posterior do crânio de AMNH 22562 em vista lateral esquerda, mostrando as estruturas preservadas (escala 3 cm).

O comprimento observável do crânio chega a 291.32 mm, da extremidade preservada do rostro até a margem posterior do esquamosal, desconsiderando os 151.77mm da crista fronto-parietal. A altura pode ser medida com mais precisão, do topo da fenestra nasoantorbital (naof) até a base do quadrado, alcançando 141.61 mm. Apesar do crânio não estar completo, tentativamente estima-se um valor rostral (RV - veja Kellner 2010 para uma discussão sobre o cálculo deste índice) em torno de 9, baseando-se no comprimento da reconstrução do crânio, embora este valor deva ser visto com cautela.

Similar ao observado em outro tapejarídeos e em azhdarchídeos, a órbita é piriforme, com a margem dorsal arredondada e ampla, e a porção ventral estreita. Além disso, esta abertura está localizada abaixo do limite dorsal da fenestra nasoantorbital (Kellner e Langston 1996; Cai e Wei 1994; Unwin e Lü 1997; Wang e Zhou 2002; Kellner e Campos 2007; Andres e Ji 2008; Kellner 2013).

A fenestra nasoantorbital é a maior abertura craniana (comprimento estimado > 150 mm; altura = 98.91 mm), com cerca de 40% do comprimento estimado do crânio (pm-sq). A margem posterior é reta, e não há uma extensão dorsal à órbita, contrário ao observado em Chaoyangopteridae (Lü et al. 2008). Essa abertura é muito similar ao padrão observado em outros tapejarídeos.

Os pré-maxilares não estão preservados. Apenas a porção posterior da fenestra nasoantorbital está preservada, mas os seus limites anterior e superior não podem ser

observados. Já os maxilares estão mal preservados, tendo apenas uma pequena porção abaixo da fenestra, associados ao palato. A porção mais rostral é direcionada anteriormente, sem a presença de uma curvatura, similar ao observado em *Thalassodromeus* e *Tupuxuara* (Kellner e Campos 2002, 2007). Ela é diferente do padrão voltado para baixo visto em *Tupandactylus*, *Tapejara* e *Europejara* (Kellner 2004; Vullo et al. 2012), sendo também distinta de *Caupedactylus* que possui uma terminação com uma curvatura mais suave (Kellner 2013).

O nasal é um osso pequeno, com sua porção anterior se estendendo levemente acima da fenestra nasoantorbital. Forma também o limite posterior da fenestra nasoantorbital (naof). Este osso está completamente fusionado com o frontal.

O frontal é um osso grande e forma a maior parte da bem desenvolvida crista sagital. A crista se estende posteriormente para cima, apresentando os seus limites desgastados. O limite dorsal é abrupto, formando uma superfície achatada, rugosa. Aparentemente, a crista foi quebrada nesta região, antes da área de contato do frontal com a pré-maxila, a qual se estende posteriormente, formando o limite superior da fenestra nasoantorbital (naof) em outros tapejarídeos (e.g. Kellner e Wellnhofer 1991; Kellner 2013). Não é possível identificar se alguma porção do pré-maxilar está preservado na porção fusionada com o frontal. Pinheiro et al. (2011) utilizaram a fusão do pré-maxilar com o frontal como um caráter filogenético, enquanto Martill e Naish (2006) afirmaram que tal característica era ontogenética, sendo fusionada em todos os outros tapejarídeos. Em AMNH 22562 todos os elementos cranianos estão fusionados, de modo que este espécime não pode contribuir com essa questão.

O parietal é bastante reduzido, porém é evidente, formando o limite inferior da crista fronto-parietal, como em *Thalassodromeus* e *Caupedactylus*. Vários sulcos podem ser vistos na superfície da crista, consistentes com a interpretação de canais vasculares, uma idéia seguida aqui (Kellner e Campos 2002; Kellner 2013). Algumas das impressões mais evidentes estão na base do parietal, próximas a órbita.

O lacrimal é um osso bastante fino, formando o limite superior da órbita. Ele está um pouco deslocado da posição onde é usualmente visto em outros tapejarídeos, um pouco mais oblíquo do que vertical. Há um pequeno forâmen lacrimal na porção superior do osso, uma estrutura similar é observada em *Thalassodromeus* e comentada por Witton (2009) como difundida entre os Thalassodrominae.

O pós-orbital é muito fino, delimitando posteriormente a órbita. Os seus limites com o frontal e o parietal são indistinguíveis, e nenhuma sutura pode ser vista.

O jugal é um osso fino, parcialmente preservado. Ele apresenta uma anatomia similar a de outros tapejarídeos, formando o limite anterior da órbita e o posterior da fenestra nasoantorbital. O jugal possui um processo lacrimal que se estende posteriormente formando um ângulo de 130°, similar ao observado em *Thalassodromeus* e *Tupuxuara*.

O limite do quadrado com o quadrado-jugal não pode ser visto, porém não é possível determinar se isso se deve ao quadrado-jugal ser reduzido, ou à má preservação desta região. O quadrado de AMNH 22562 é um osso alongado e tem uma superfície de articulação larga, com dois côndilos bem desenvolvidos que formam uma articulação helicoidal com a mandíbula, um traço comum em pterossauros mais derivados. O quadrado é inclinado posteriormente formando um ângulo de cerca de 150° em relação a base da fenestra nasoantorbital, maior do que na maioria dos outros tapejarídeos (*Tupuxuara leonardii* ~130°; *Thalassodromeus sethi* ~125°; *Tapejara wellnhoferi* ~140°; *Tupandactylus imperator* ~145°; *Caupedactylus yaba* ~150°).

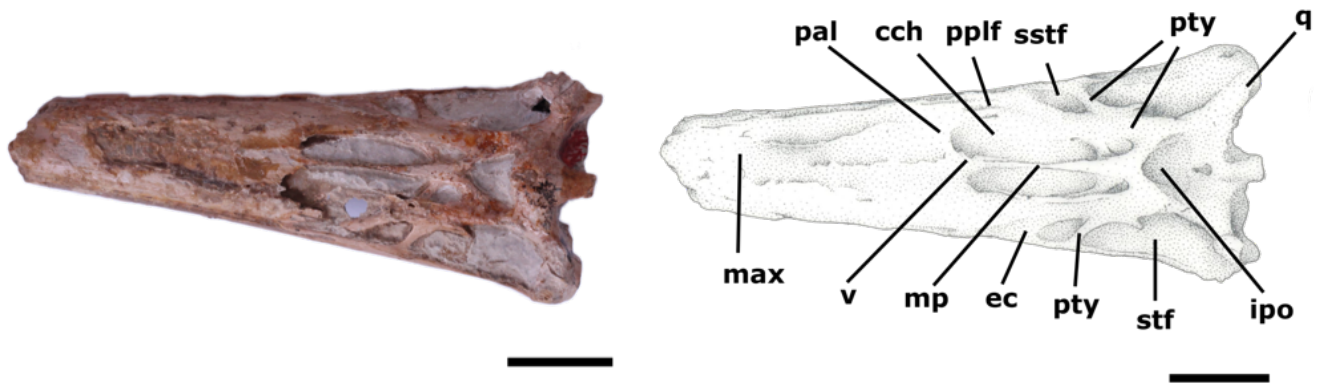
O esquamosal está bastante erodido, e não foi totalmente preservado, mas pode-se ver que ele forma um ângulo quase reto no limite posterior da órbita. É um osso robusto, com finas projeções anterior e dorsal.

## **Região Palatal**

Não há uma coana confluyente (cch). O vômer (v) separa as duas aberturas, sendo ambas alongadas, formadas pelos palatinos e pelo processo mediano dos pterigóides. As aberturas estão bem delimitadas e são as segundas maiores em vista palatal.

A fenestra pós-palatina (pplf) é alongada (eixo principal = 11.71 mm; largura máxima ~ 1 mm), em formato de fenda, similar a observada em *Caupedactylus*. Uma fenestra sub-temporal (stf), de formato oval, também está presente, acompanhada de uma fenestra secundária (sstf). Em *Tapejara wellnhoferi*, *Tupuxuara leonardii* e *Thalassodromeus sethi*, a fenestra pós-palatina (pplf) é mais larga, e não tem formato de fenda (Kellner 2013). Adicionalmente, há outra fenestra, menor, posicionada posteriormente a coana, próxima a linha média do crânio. Segundo Kellner (2013) essa

abertura corresponde a fenestra pterigóide (*fenestra pterygoidalis*) ou abertura interpterigóide (ipo) e é formada maioritariamente pelo pterigóide, exceto pela borda medial, que é formada pelo ectopterigóide.



**Figura 9:** AMNH 22562 em vista ventral, mostrando a região palatal e estruturas (escala 3 cm).

O processo lateral do pterigóide é bem desenvolvido, dividindo completamente a fenestra subtemporal (stf) em duas aberturas. Aqui foi seguida a proposta de Kellner (2013), que denomina a abertura mais anterior de fenestra subtemporal secundária (sstf). Tal estrutura é observada em *Tupuxuara leonardii*, *Caupedactylus ybaka* e em alguns não-pterodactylóides (e.g. *Rhamphorhynchus*; Wellnhofer 1975). Uma fenestra adicional, denominada fenestra do pterigóide (ipo), pode ser vista lateralmente ao processo medial do pterigóide.

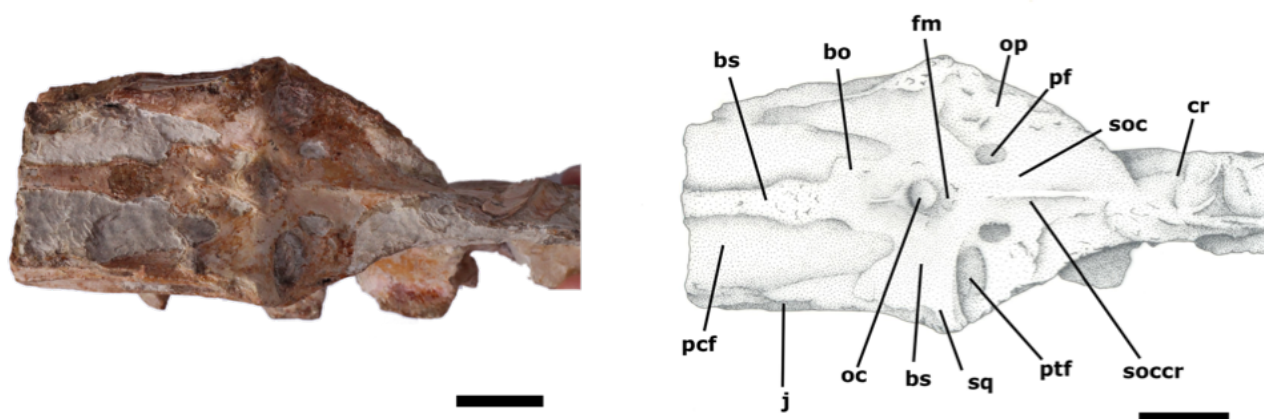
Os palatinos (pal) formam a porção mais anterior do palato, fusionados com os maxilares. O palatino direito é extremamente fino, provavelmente danificado durante a fossilização. Na porção preservada dos palatinos, não há uma crista palatal, contrário ao observado em *Tupuxuara* e *Thalassodromeus* (Kellner e Campos 2007). Também não há nenhuma expansão do palato próxima a margem anterior da fenestra nasoantorbital, diferente do observado em *Tapejara wellnhoferi*, *Sinopterus dongi* e "*Huaxiapterus*" *corollatus* (Kellner 2013).

O pterigóide (pt) tem um processo mediano expandido (mp) chegando até o vômer. Ele aparenta alcançar a porção posterior do palato, uma condição proposta por Pinheiro e Schultz (2012) para *Tupuxuara*.

Os ectopterigóides (ec) são ossos alongados, conectando os pterigóides aos maxilares. Eles formam uma pequena abertura ao chegarem no maxilar, a fenestra pós-palatina (pplf). Essa abertura é completamente separada das fenestras subtemporal (stf) e subtemporal secundária (sstf), sendo a sua presença dispersa nos demais tapejarídeos. Segundo Pinheiro e Schultz (2012), em *Thalassodromeus*, os ectopterigóides não contatam os processos mediais dos pterigóides. Porém, mesmo no holótipo de *Thalassodromeus*, assim como em *Tupuxuara* e AMNH 22562 é observada uma condição diferente, com os ectopterigóides alcançando o processo medial do pterigóide.

Os vômers (v) são reduzidos, muito finos, alcançando o processo mediano dos pterigóides. Eles formam a conexão com o maxilar através da coana, dividindo a abertura em duas, uma característica não observada em muitos pterodactilóides. Talvez isso se deva ao fato do vômer se extremamente fino e frágil, podendo ser perdido durante a preparação, ou mesmo não se preservando, o que parece ser a maioria dos casos.

### Região Occipital



**Figura 10:** AMNH 22562 em vista ventral, mostrando a região occipital e estruturas. Escala 3 cm.

Essa região está completamente fusionada sendo quase impossível definir seus limites ósseos. Desta forma, serão descritos os complexos ósseos e estruturas, ao invés dos ossos individualizados (Figura 10).

A abertura cranio-quadrado, ou fenestra cranial posterior (pcf), é a maior das aberturas na região occipital, se iniciando ainda na porção palatal. O basioccipital a divide em duas aberturas grandes e alongadas.



Dois forâmens pneumáticos (pf) e duas fenestras pós-temporais (ptf) podem ser vistas na região occipital. Elas são aberturas pequenas, na porção posterior do palato. A porção mais posterior da região occipital é formada pelo supraoccipital (soc), um osso grande e bem desenvolvido. Ele forma o limite posterior do foramen magno (fm) e os limites laterais de dois forâmens pneumáticos grandes, comumente observados em pterodactyloides (Kellner e Tomida 2000; Bennett 2001). Uma elevação mediana leve se estende a partir do foramen magno, aumentando em tamanho no sentido dorsal até formar a base da crista parietal.

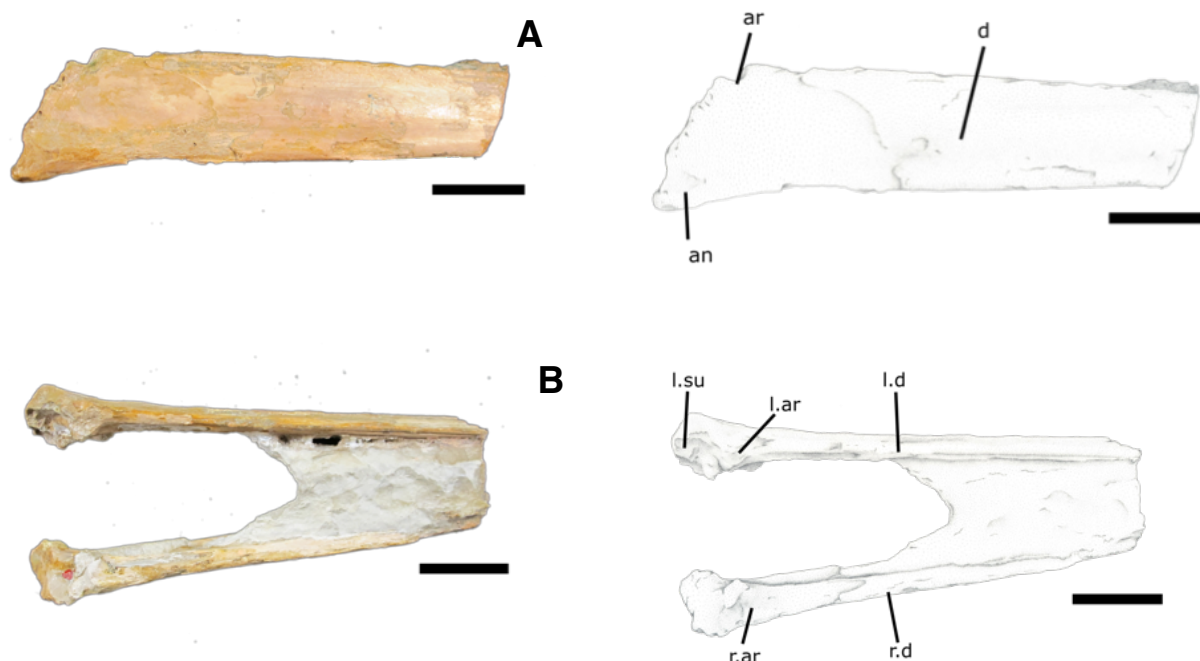
O côndilo occipital (oc) é formado pelo exoccipital e pelo opistóico firmemente fusionados, sendo impossível individualizar os ossos.

O basioccipital (bo) e o basisfenóide (bs) estão fusionados formando uma pequena placa óssea na porção ventral do côndilo occipital. O basioccipital forma uma pequena elevação diretamente anterior ao côndilo occipital (oc), enquanto o basisfenóide se estende antero-ventralmente a partir do basioccipital, contactando os pterigóides e formando a margem ventral das aberturas cranio-quadradas. A sutura entre os ossos não pode ser observada, e não é claro o limite entre o basioccipital e o basisfenóide.

## **Mandíbula**

Somente a porção caudal da mandíbula está preservada (Figura 11). O seu comprimento preservado é de 147.96 mm, sendo sugerido aqui um comprimento reconstruído de 300 mm, com base em comparação com outros *tupuxuaras*.

Como tipicamente visto em pterodactylóides, o dentário (d) é um osso bastante alongado, formando a maior parte da mandíbula. A sua porção rostral não está preservada, não permitindo a visualização da típica sínfise típica dos tapejarídeos. Apenas uma porção limitada do ramo mandibular está preservado, que parece ser muito similar a mesma região em *Thalassodromeus*. É possível que a porção mais rostral seja igualmente semelhante, como em outros tapejarídeos, onde um sulco limitado por bordas elevadas baixas, mas evidentes, aparece para formar um sistema interconectado com a arcada superior. A margem dorsal do dentário é grossa, enquanto a margem ventral é bastante fina, formando uma lâmina afiada. Internalmente a fossa Meckeliana é oval, com o eixo maior direcionado antero-posteriormente.



**Figura 11:** Porção preservada da mandíbula de AMNH 22562. A) vista lateral direita. B) vista dorsal (superior). Escala 30 mm.

Não há evidência da sutura de ambos os angulares (an), outra indicação do estado ontogenético avançado de AMNH 22562. Os angulares corresponderiam a porção mais posterior da mandíbula em ambos os lados, localizados na base dorsal do dentário.

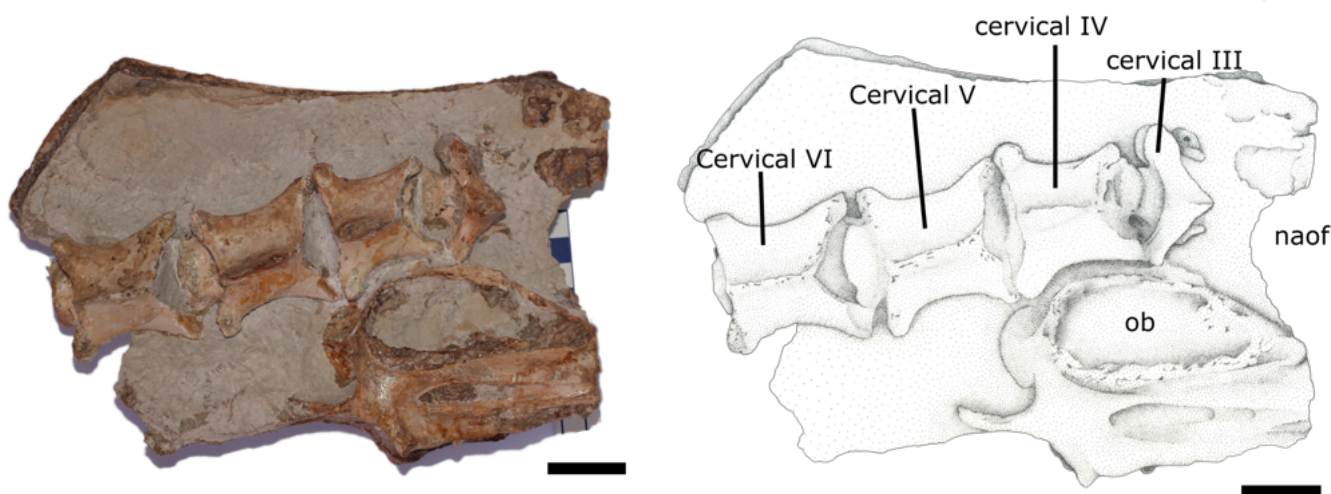
O articular é uma pequena depressão na porção posterior da mandíbula que promove a articulação com o crânio. Ambos encontram-se firmemente fusionados com o dentário e nenhuma sutura pode ser vista.

### Esqueleto Axial

Existem quatro vértebras cervicais preservadas, todas articuladas entre si, porém não preservadas em posição anatômica. A série encontra-se apoiada no lado direito da crista sagital, impedindo a sua remoção pois poderia danificar a crista. Assim, as vértebras cervicais foram mantidas nesta posição. A vértebra cervical III é reduzida, uma característica comum entre os pterodactylóides. As vértebras cervicais IV a VI, porém, mostram aproximadamente o dobro do tamanho da terceira. A quarta, quinta e sexta vértebras são um pouco alongadas, mas não tanto quanto nos tapejaríneos (Vila Nova et al. in prep). Elas são mais robustas e quadradas, com uma razão comprimento vs largura próximo a 1.

A vértebra cervical III pode ser facilmente identificada pelo centro pequeno e espinho neural alto. Os forâmens adjacentes (veja a seção 5.1 deste volume para

comentários sobre a nomenclatura dos forâmens cervicais de pterodactylóides) são bem desenvolvidos e evidentes, enquanto os foramen laterais são quase inexistentes. As pós-zigapófises são grandes, maior do que nas outras cervicais preservadas.



**Figura 12:** AMNH 22562 em vista lateral direita, mostrando as cervicais em sequência, descansando sobre a crista sagital. Escala 3 cm.

Em vista anterior, a vértebra cervical IV possui dois forâmens adjacentes, localizados nas laterais do canal neural. Seu espinho neural é maior do que nas vértebras cervicais subsequentes, mas não tão largo quanto o espinho neural da vértebra cervical III. As pós-zigapófises estão abaixo do nível da mesma estrutura da terceira vértebra cervical, mas em uma posição similar as outras vértebras meso-cervicais.

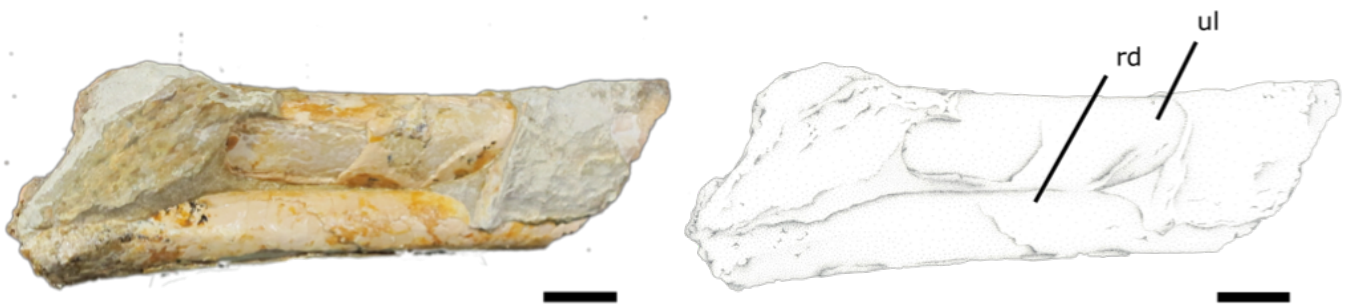
As pós-zigapófises da vértebra cervical V são tão desenvolvidas quanto as da vértebra cervical IV e a superfície de articulação obliqua é facilmente reconhecida. As superfícies articulares das pré-zigapófises também são obliquas, mas devido a posição da vértebra cervical IV, são de difícil visualização. Conforme sugerido por Vila Nova et al. (in prep), essa configuração deveria impedir o pescoço de dobrar, e reduzir a liberdade de movimento - provavelmente uma característica associada com os grandes crânios típicos dos thalassodromíneos.

A vértebra cervical VI é a última preservada, sua porção posterior está quase livre da matriz sedimentar. Três forâmens adjacentes podem ser vistos em vista posterior, um em cada lado do canal neural e um acima. Esse parece ser o padrão para todas as vértebras meso-cervicais de Thalassodrominae. A superfície articular do côndilo é bastante desenvolvida, sendo provavelmente a articulação principal com a vértebra cervical VII. Apesar disso, as pós-exapófises são desenvolvidas, com áreas articulares

distintas. É possível ver que o espinho neural não é tão grande quanto o das outras vértebras cervicais, mesmo este estando um pouco fragmentado, ainda é o menor dos preservados nesta série.

### Esqueleto apendicular

Foi preservado apenas o fragmento distal do rádio e ulna esquerdos, que estavam repousando sobre o lado esquerdo da crista fronto-parietal (Figura 13). Os ossos são fortes, mas um pouco reduzidos em relação ao tamanho do crânio. Em outros tapejarídeos, esses ossos são comparativamente menores do que os de outros pterodactilódies (e.g. Kellner e Tomida 2000). AMNH 22562 aparenta possuir a mesma estrutura alar e tamanhos de elementos apendiculares comuns aos tapejarídeos (Vila Nova e Sayão 2012), com o diâmetro do rádio maior do que a metade do diâmetro da ulna comumente observado em outros Azhdarchoidea (Kellner 2003).



**Figura 13:** Porção distal do rádio e ulna esquerdos, em vista ventral. Escala 10 mm.

### 4.2 AMNH 22568

PALEONTOLOGIA SISTEMÁTICA

PTEROSAURIA Kaup 1834

PTERODACTYLOIDEA Plieninger 1901

AZHDARCHOIDEA Nesson 1984

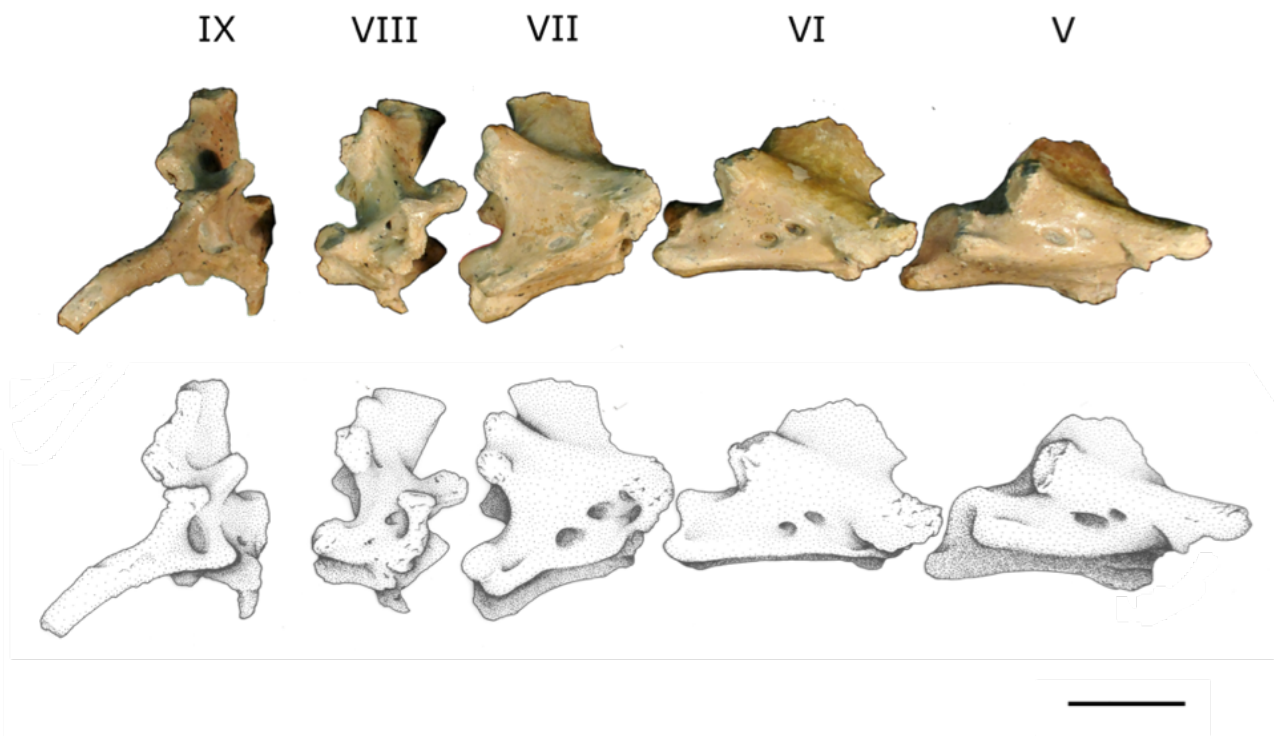
TAPEJARIDAE Kellner 1989

THALASSODROMINAE Kellner & Campos 2007

Gênero e espécie indet 1

### Descrição e comparação

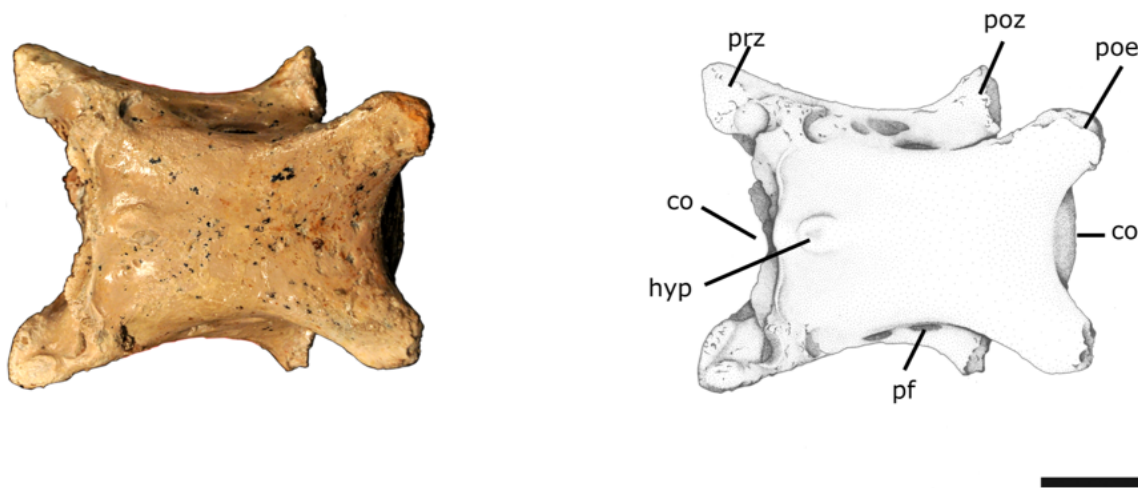
AMNH 22568 consiste de cinco vértebras cervicais, preservadas ainda articuladas. Como comumente observado em espécimes da Formação Romualdo, nenhuma das cervicais apresenta distorções (Figura 14). Elas são interpretadas como as vértebras de V a IX, baseando-se em comparações com outras séries cervicais (e.g. Howse 1986; Wellnhofer 1991b; Kellner e Tomida 2000; Bennett 2001; Aires et al. 2014). Podem ser associadas a Thalassodrominae, devido ao tamanho grande, a presença de um espinho neural em forma de machado, pós-exapófises bastante pronunciadas e uma hipapófise reduzida. As meso-cervicais preservadas (V, VI e VII) são elementos alongados, com comprimento cerca de duas vezes a largura no ponto mais fino (veja tabela 02 com os dados morfométricos do espécime). Como o usual para azhdarcóides derivados, podem ser vistas articulações exapofisais bem desenvolvidas, indicando um grau de movimentação limitada para o pescoço (Averianov 2010). As cervicais VIII e IX são bastante “dorsalizadas”, uma condição vista em pterodactilóides (Bennett 2001; Aires et al. 2014). A fórmula de tamanho para as vértebras preservadas é  $V > VI > VII > VIII > IX$ . Em todas as vértebras as porções não-articulares das pré- e pós-zigapófises estão espalmadas, formando um ângulo de cerca de  $60^\circ$  em relação ao plano sagital quando observadas em vista dorsal. As pós-zigapófises estão posicionadas em um nível mais dorsal em relação as pré-zigapófises. As hipófises são pequenas e não se projetam ventralmente além da superfície pré-exapofiseal. Os espinhos neurais são relativamente longos e robustos, aumentando em tamanho, em direção as vértebras mais posteriores. O canal neural é flanqueado em ambos os lados por um forâmen pequeno, circular, visto tanto anterior quanto posteriormente, conforme descrito por Aires et al. (2014) para thalassodromíneos. As vértebras V, VI e VII também possuem um grande forâmen pneumático acima do canal neural, cruzando a vértebra no sentido antero-posterior.



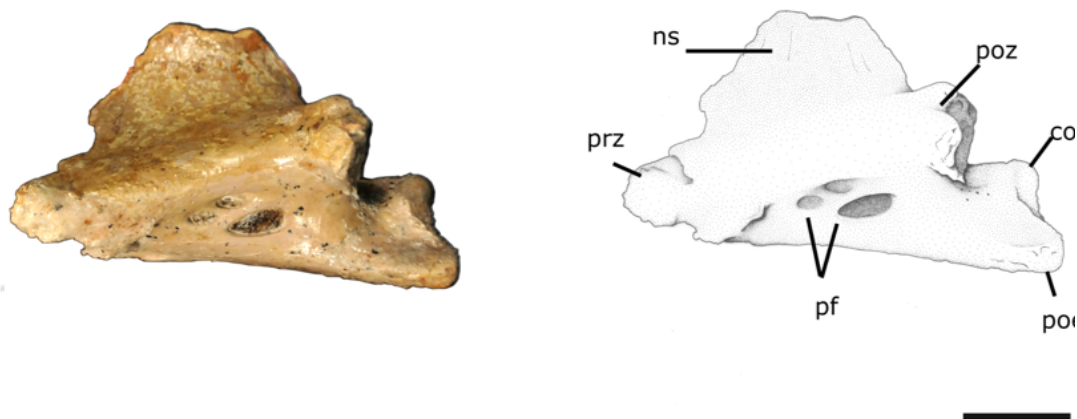
**Figura 14:** Série cervical de AMNH 22568 em vista lateral direita. Escala 50 mm.

A razão estimada entre o comprimento da cervical V (da concavidade do cótilo até a convexidade do côndilo) e a largura (no centro neural) é um pouco acima de 1. As pré-zigapófises são alongadas, e divergem anteriormente, com superfícies articulares ovais, levemente convexas antero-dorsalmente. Os tubérculos pré-zigapofiseais emergem das faces mediais côncavas das pré-zigapófises. O centro procéfalo tem um cótilo ovóide transversal, que é quase três vezes mais largo do que alto. A extremidade anterior da hipapófise é bem preservada, apresentando uma concavidade alongada latero-medialmente, como vista em outros tapejarídeos (Eck et al. 2011; Aires et al. 2014). A superfície ventral da cervical V é quase reta, com a hipapófise formando uma pequena elevação na porção anterior (Figura 15). Diferente do observado nas demais vértebras da série, a cervical V possui três forâmens pneumáticos laterais no lado esquerdo do centro, um a mais do que o conhecido em outras meso-cervicais de *Thalassodrominae* (Figura 16). Considerando que nenhuma série cervical completa de thalassodromíneo é conhecida, não é certo se esta condição é uma característica geral do grupo, ou um traço específico deste indivíduo. O espinho neural é bem desenvolvido em formato de machado, diferindo do de *Azhdarchidae* (um grupo próximo) e de *Anhangueridae* (um

grupo que também é encontrado na região do Araripe). Ele começa no nível do cótilo articular e se expande posteriormente até o começo das pós-zigapófises. O ponto mais alto do espinho neural é na porção mediana da vértebra. As pós-exapófises são as maiores superfícies articulares da vértebra. A constrição lateral máxima da cervical V é próximo ao centro, um pouco em direção a extremidade anterior. As superfícies das articulações pós-zigapofiseais são orientadas obliquamente. O côndilo está mais alto do que o canal neural, e tem uma margem dorsal convexa. Ele é bastante desenvolvido, elevando as pós-zigapófises acima da altura das pré-zigapófises. A margem ventral do centro é convexa entre as pós-exapófises; a seção transversal completa do meio da cervical provavelmente era subcircular, e levemente mais larga do que alta.

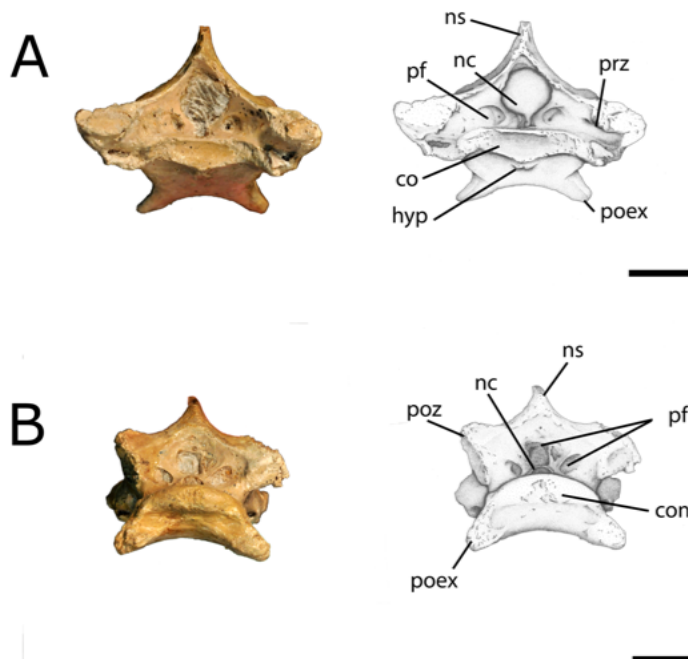


**Figure 15:** AMNH 22568 cervical V em vista ventral. Escala 30 mm.



**Figure 16:** AMNH 22568 cervical V em vista lateral esquerda. Note os três forâmens laterais. Escala 30 mm.

A vértebra cervical VI é muito similar a V. A principal diferença é a presença de dois forâmens pneumáticos em ambos os lados do centro cervical, uma característica interpretada aqui como sendo comum a todos os thalassodromíneos. Assim como na vértebra cervical V, a VI possui um canal pneumático grande acima do canal neural, de modo que quatro aberturas são vistas tanto anterior quanto posteriormente (Figura 17). O espinho neural é bem desenvolvido, com uma pequena projeção na porção anterior, claramente formando uma aparência de machado. Essa projeção não é vista na vértebra V, provavelmente devido a má-preservação. Em vista ventral a vértebra cervical VI difere da V por uma superfície levemente mais côncava e um côndilo em posição inferior as pós-zigapófises. As pós-exapófises formam um ângulo mais aberto em relação ao centro do que as mesmas estruturas na vértebra cervical V. Ambas as vértebras possuem pós-exapófises de tamanho similar, mas o deslocamento das pós-zigapófises em relação as pré-zigapófises é mais notável na vértebra cervical VI. Além disso, a hipapófise é mais evidente nesta vértebra do que em qualquer outra da série, mas isso não chega a alterar a superfície ventral plana da vértebra. Assim como na vértebra cervical V, a constrição lateral máxima da vértebra cervical VI é próxima ao meio, um pouco em direção a extremidade anterior.



**Figure 17:** AMNH 22568 cervical VI (A) em vista anterior, e (B) vista posterior. Escala 30 mm.

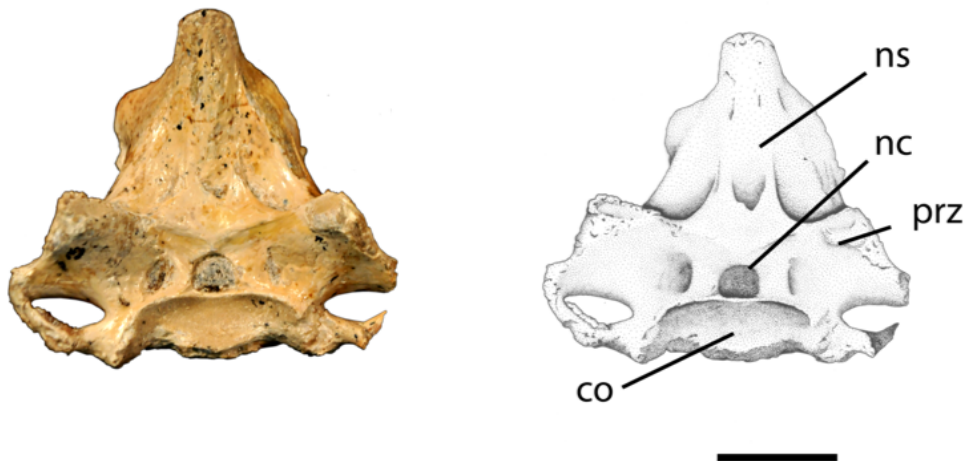


A vértebra cervical VII é a última da série meso-cervical, e tem quase a metade do comprimento dos dois elementos precedentes (veja a tabela 02 com medidas de cada cervical nos anexos). O seu formato geral é bastante similar a cervical VII descrita por Aires et al. (2014), possivelmente pertencente ao mesmo táxon, ou a um proximamente relacionado. O espinho neural é o mais desenvolvido dentre todas as vértebras meso-cervicais. Ele é direcionado posteriormente, possuindo uma base larga. A porção distal está incompleta, e o tamanho completo do espinho é incerto, porém parece possuir pelo menos a mesma altura do que o centro. A distância entre as pós-zigapófises e as pós-exapófises é maior do que em qualquer outra meso-cervical, sugerindo que a articulação posterior da cervical VII era mais flexível do que nas outras vértebras. Aqui é bastante evidente a presença de dois forâmens pneumáticos em ambos os lados do centro. Esta vértebra também tem um *foramen transversarium* bastante desenvolvido, abaixo de cada pré-zigapófise, que não foi observado nos elementos anteriores.

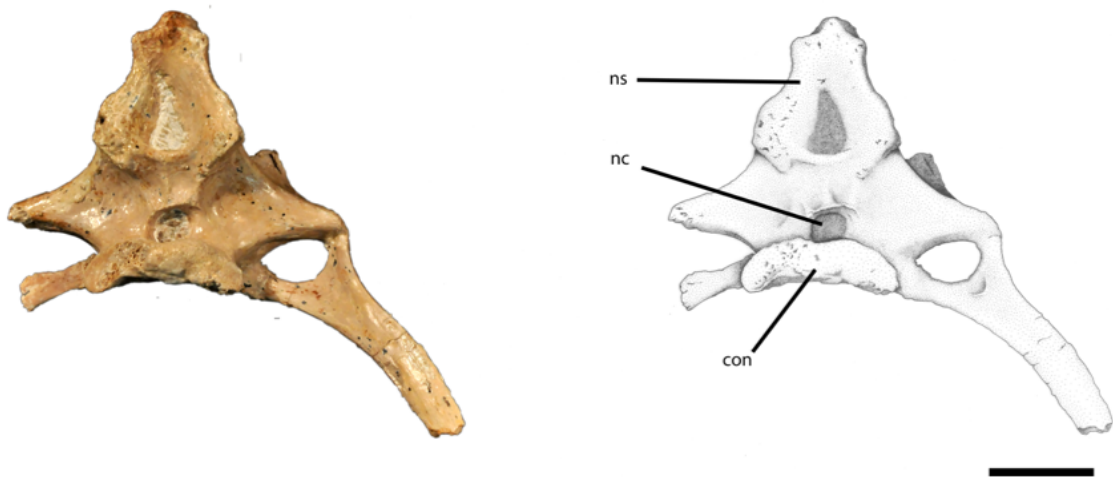
A vértebra cervical VIII é bastante dorsalizada, um traço apontado tanto em *Pteranodon* (Bennett 2001) quanto *Azhdarcho* (Averianov 2010). Ela possui um espinho neural grande (responsável por pelo menos 60% da altura da vértebra) e um centro comparativamente pequeno (Figura 18). A superfície caudal do espinho neural é alta, com um formato triangular, e uma leve depressão no centro. O centro é bastante compacto, com uma razão entre a largura e a altura um pouco abaixo a 1. O ápice do espinho neural estava um pouco erodido, sugerindo uma razão ainda menor. Ainda assim, existem dois forâmens pneumáticos laterais em cada lado do centro, assim como um adjacente em cada lado do canal neural. Contrário aos elementos meso-cervicais, as superfícies articulares mais desenvolvidas da cervical VIII são o cótilo e o côndilo, e as pós-exapófises são praticamente inexistentes. As pré- e pós-zigapófises, porém, ainda estão presentes, formando uma parte significativa, mas não a maioria, das articulações. O processo transversal é posicionado anteriormente, no mesmo plano que as pós-zigapófises. Os forâmens pneumáticos adjacentes são maiores do que o canal neural em vista posterior, porém menores em vista anterior.

Assim como o elemento anterior, a vértebra cervical IX é bastante dorsalizada, com cerca de um terço do comprimento antero-posterior das vértebras V ou VI. Similar a vértebra cervical VIII ela possui um centro vertebral curto e um espinho neural comparativamente alto. Além disso, a superfície caudal do espinho neural é elevada, triangular, e com uma depressão ainda mais evidente no centro. Em vista anterior, um pequeno forâmen pneumático encontra-se em cada lado do canal neural, mas não são observados em vista posterior (Figura 19). Os processos transversos são mais

desenvolvidos do que na cervical VIII. A costela direita ainda encontra-se conectada a vértebra, formando uma grande abertura delimitada pelo *processus transversus* e pelo *tuberculum costae*. As pré- e pós-zigapófises são muito curtas, sem serem evidentes, como nas vértebras meso-cervicais. Isso sugere que esta vértebra poderia ter maior grau de mobilidade do que as anteriores.



**Figure 18:** AMNH 2258 cervical VIII em vista anterior, mostrando um espinho neural bem desenvolvido e um centro reduzido. Escala 30 mm.



**Figure 19:** AMNH 22568 cervical IX em vista posterior, evidenciando a ausência de forâmens pneumáticos adjacentes. Escala 30 mm.

#### 4.3 MN 4728-V

PALEONTOLOGIA SISTEMÁTICA  
PTEROSAURIA Kaup 1834  
PTERODACTYLOIDEA Plieninger 1901  
AZHDARCHOIDEA Nesso 1984  
TAPEJARIDAE Kellner 1989  
THALASSODROMINAE Kellner & Campos 2007

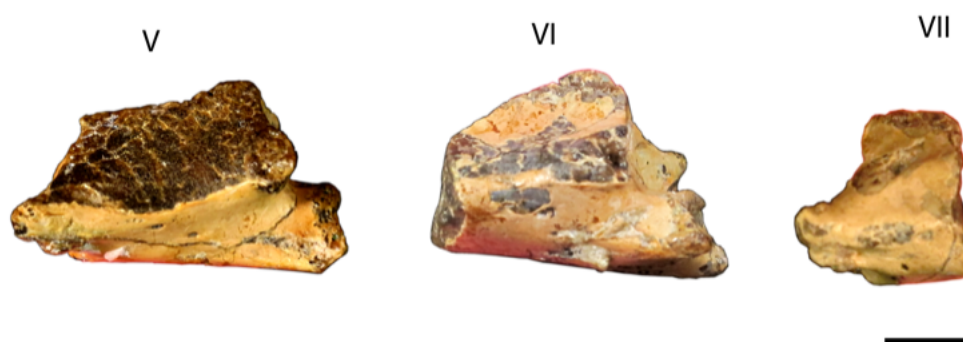
Gênero e espécie indet 2

### **Descrição e comparação**

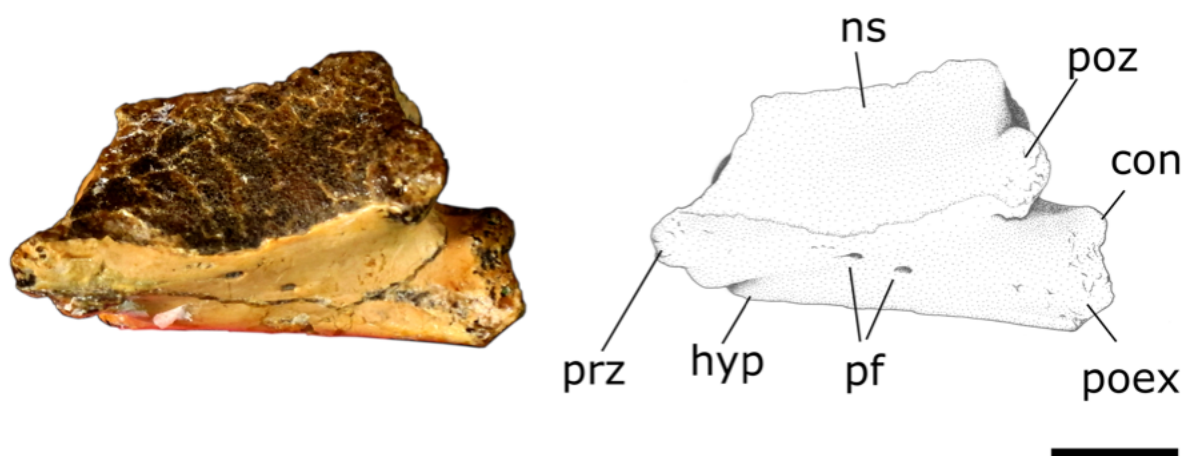
MN4728-V compreende uma pequena porção da região occipital do crânio, fragmentos de ambas as asas, e três vértebras cervicais. Aqui será dado enfoque na série cervical, pois os demais elementos anatômicos não trazem novidades ao tema endereçado. Apesar do tamanho pequeno, MN 4728-V corresponde a um Thalassodrominae (Figura 20), similar a AMNH 22562 e AMNH 22568. Os ossos alares preservados possuem os carpos não-fusionados, indicando que se trata de um indivíduo jovem. Comparações com outras cervicais já descritas indicam que as preservadas em MN 4728-V provavelmente correspondem as vértebras V-VII. A razão comprimento/largura é maior do que a de AMNH 24445 (1.8, versus 2.3; o comprimento é medido do meio da concavidade do cótilo até o meio da convexidade do côndilo; a largura é medida na porção medial do centro vertebral), e mais próxima da razão de AMNH 22568 (1.5). As vértebras cervicais V e VI possuem dois pequenos forâmens pneumáticos na vista lateral do centro e um espinho neural bem desenvolvido. Essas características sugerem que MN 4728-V e AMNH 22568 são mais próximos entre si do que de AMNH 24445. Os elementos cranianos associados as vértebras cervicais descritas por Eck et al. (2011) não deixam dúvidas de que elas pertencem a um pterossauro tapejaríneo. Apesar de possuir um tamanho semelhante ao das vértebras descritas por Eck et al. (2011), MN 4728-V apresenta muitas diferenças em relação as vértebras cervicais conhecidas de tapejaríneos. As meso-cervicais de *Tapejara wellnhoferi* apresentam hipapófises mais desenvolvidas, e pós-zigapófises menos pronunciadas. Eck et al. (2011) identificaram um único forâmen na vista lateral do centro, enquanto MN 4728-V possui dois.

A vértebra cervical V possui pré- e pós-zigapófises menores quando comparadas com as de AMNH 24445. O centro é bem desenvolvido, tão grande no sentido antero-posterior quando o espinho neural e os processos articulares. Isso é mais parecido com a condição de AMNH 22562 e AMNH 22568 do que a de AMNH 24445, apesar da grande

diferença de tamanho entre as séries. A presença de dois forâmens pneumáticos, pequenos, porém evidentes, em vista lateral do centro é usada aqui como uma indicação de que este espécime é mais próximo a AMNH 22568 (Figura 21).



**Figure 20:** MN 4728-V, série cervical em vista lateral esquerda. Escala 10 mm.

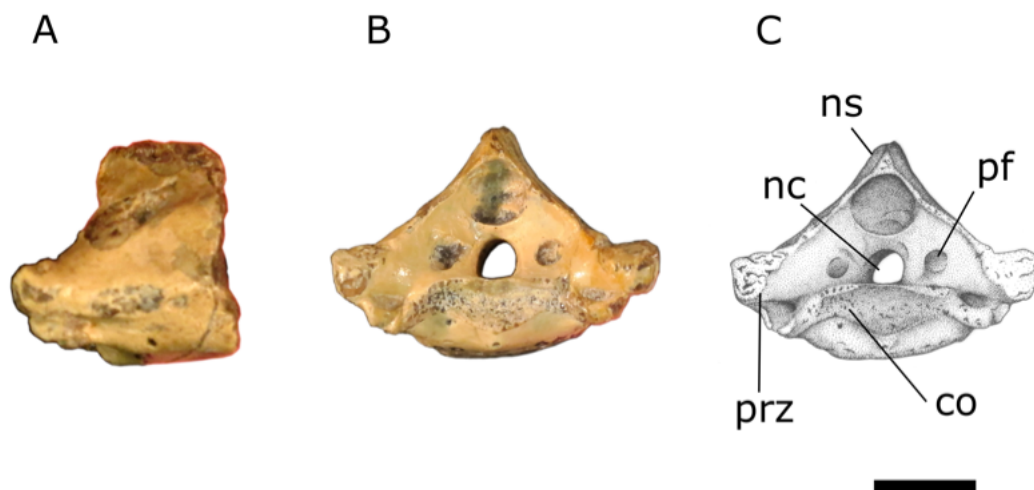


**Figure 21:** MN 4728-V vértebra cervical V, com o espinho neural parcialmente preservado. Escala 10 mm.

A vértebra cervical VI é quase idêntica a anterior, e o seu espinho neural está melhor preservado. Possui um centro bastante robusto, apesar da porção anterior não estar totalmente preservada. Tanto a superfície do cótilo quanto as pré-zigapófises foram destruídas, provavelmente por erosão. A superfície articular do côndilo está bem preservada e as pós-zigapófises indicam que o grau de movimento desta vértebra era maior do que no AMNH 24445. Além disso, contrário ao observado na cervical VI de AMNH 24445, a mesma vértebra de MN 4728-V possui três forâmens pneumáticos adjacentes ao canal neural em vista posterior, um de cada lado e um acima do canal.

Apenas a porção anterior da vértebra cervical VII está preservada, com a superfície do cótilo quase intacta (Figura 22). As pré-zigapófises estão presentes mas a superfície

articular delas foi erodida. As pré-zigapófises possuem a mesma morfologia observada na cervical VI, indicando um grau de movimento similar. Em vista anterior (Figura 22B, C), a cervical VII possui apenas dois forâmens pneumáticos adjacentes ao canal neural, um em cada lado. Porém, há uma depressão acima do canal, quase formando outro forâmen.



**Figure 22:** MN 4728-V vértebra cervical VII em (A) vista lateral, mostrando a porção preservada, reduzida a apenas a região anterior. (B) e (C), vista anterior da mesma região. A superfície côncava do cótilo está quase completamente preservada. Escala 10 mm.

#### 4.4 AMNH 24445

##### PALEONTOLOGIA SISTEMÁTICA

PTEROSAURIA Kaup 1834

PTERODACTYLOIDEA Plieninger 1901

AZHDARCHOIDEA Nesson 1984

TAPEJARIDAE Kellner 1989

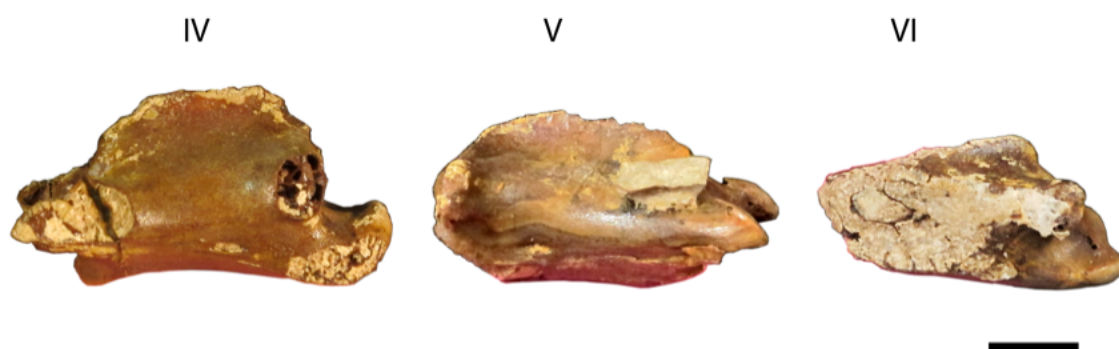
TAPEJARINAE Kellner & Campos 2007

*Tapejara cf. Tapejara wellnhoferi* Kellner 1989

##### Descrição e comparação

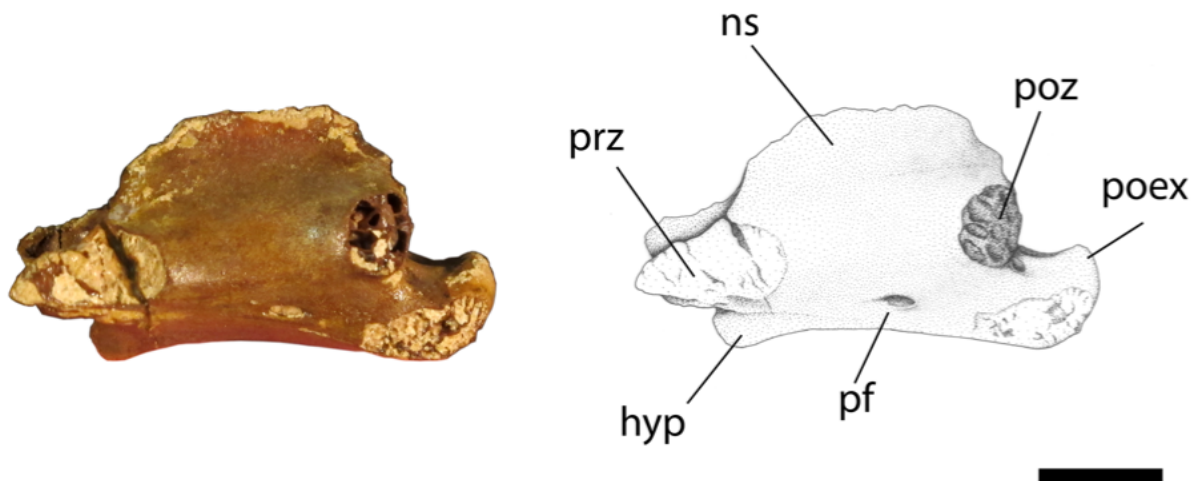
AMNH 24445 compreende três vértebras cervicais de um pterossauro pequeno (Figura 23). São atribuídas a Tapejarinae devido ao tamanho pequeno, seu perfil alongado, um espinho neural baixo em forma de machado e pós-zigapófises bem

desenvolvidas. Baseando-se na comparação com AMNH 22568 são provavelmente, as vértebras cervicais IV-VI. As vértebras estão completamente preservadas, sendo quase do mesmo tamanho. Kellner (1995) definiu a fórmula de comprimento cervical para *Tupuxuara* (um thalassodromíneo) como  $III < IV = V > VI > VII$ , a qual parece se aplicar também para AMNH 24445. Comparando com as cervicais descritas por Eck et al. (2011), não há nenhuma diferença anatômica ou de tamanho significativa entre ambos os espécimes, portanto AMNH 24445 é tentativamente atribuído à *Tapejara wellnhoferi*.



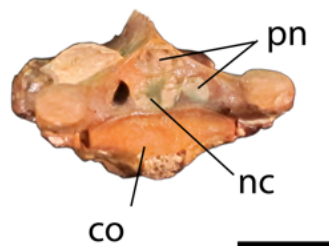
**Figure 23:** AMNH 24445 série cervical em vista lateral esquerda. Escala 10 mm.

O espinho neural da vértebra cervical IV está quebrado na base, seu comprimento compreende da porção anterior do centro até a margem posterior, na base das pós-zigapófises. Isso difere do espinho neural baixo, quase inexistente de *Azhdarchidae*, conforme apresentado por *Azhdarcho* (Averianov 2010) ou *Phosphatodraco* (Pereda-Superbiola et al. 2003), bem como do padrão observado em *Chaoyangopterinae* (visto em IVPP 14069, um *Chaoyangopterus* ainda não descrito). As pós-zigapófises são muito desenvolvidas, com articulações orientadas dorsalmente. A extremidade anterior do centro está parcialmente erodida, o que impossibilita a observação da concavidade articular do cótilo. Entretanto as pré-zigapófises estão bem preservadas, exibindo uma extensiva projeção articular, mais oblíqua do que a das pós-zigapófises (Figura 24). Um forâmen lateral pode ser visto em cada lado da porção posterior do centro um pouco próximo ao côndilo, em uma posição similar a observada nas cervicais descritas por Eck et al. (2011). A mesma condição também é vista nas outras duas vértebras. Todas as cervicais também compartilham um côndilo bem desenvolvido, aumentando a mobilidade do pescoço, com as pós-exapófises se estendendo abaixo da superfície articular.



**Figure 24:** AMNH 24445 vértebra cervical IV em vista lateral esquerda. Note as pré-zigapófises bem preservadas, mostrando uma projeção articular extensa, mais oblíqua do que as pós-zigapófises. Escala 10 mm.

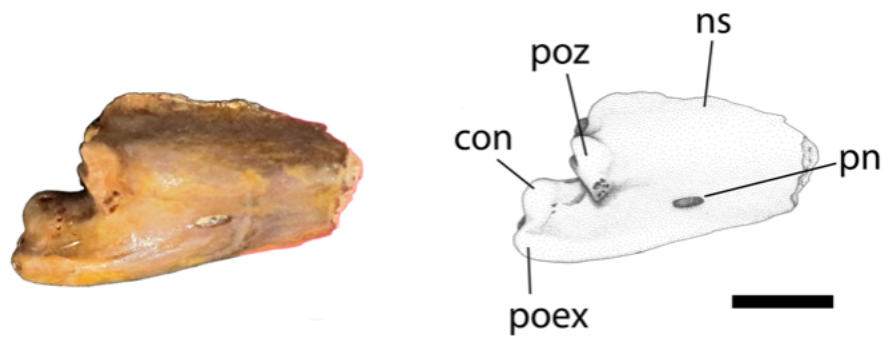
A cervical V é bastante similar a cervical IV, com diferenças basicamente devido a erosão de algumas estruturas, tal qual o espinho neural e o côndilo. As pré- e pós-zigapófises são menores e menos projetadas, sugerindo uma articulação não tão limitada como a da vértebra IV. A cervical V é a única da série que possui um terceiro forâmen pneumático acima do canal neural, observável em vista posterior (Figura 25). As outras vértebras possuem apenas dois forâmens, um de cada lado do canal neural. Esse padrão difere do observado em AMNH 22568, o qual possui três forâmens pneumáticos ao redor do canal neural nas vértebras V-VII.



**Figure 25:** AMNH 24445 vértebra cervical V em vista anterior. Note o terceiro forâmen pneumático acima do canal neural. Escala 10 mm.

Apenas a porção posterior da sexta vértebra está preservada (Figura 26). O seu côndilo é o mais desenvolvido e as pós-zigapófises são menores do que nas cervicais

anteriores. A cervical VI também possui um forâmen pneumático lateral na porção posterior do centro, em uma posição similar ao encontrado nas vértebras IV e V. Também é possível ver uma pequena base de um espinho neural, aumentando a similaridade com as outras vértebras da série. O lado esquerdo está melhor preservado, porém o centro encontra-se bastante erodido.



**Figure 26:** AMNH 24445 vértebra cervical VI em vista lateral direita. Note o forâmen pneumático lateral. Escala 10 mm.



## 5. Discussão

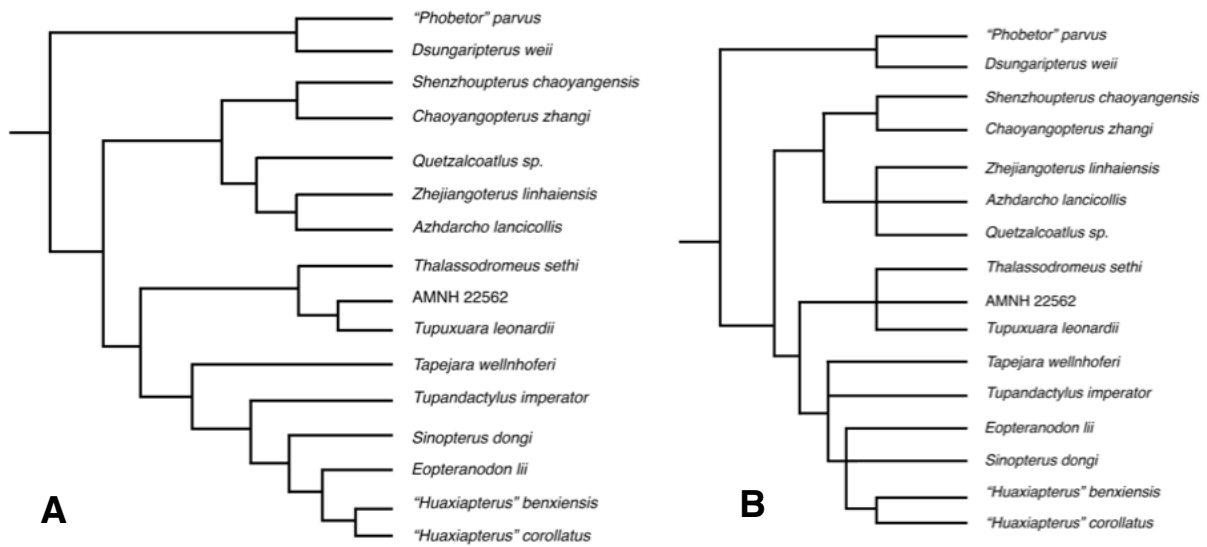
Esta seção é dividida em 4 tópicos diferentes, mas complementares. Inicialmente, são discutidos os resultados obtidos a partir de uma análise filogenética da matriz utilizada por Wang et al. (2012), com a inclusão do espécime AMNH 22562 (5.1 Análise Filogenética de AMNH 22562), e quais novas informações este indivíduo traz aos thalassodromíneos. É dada especial atenção a presença de vértebras cervicais associadas ao crânio, e ao palato bem preservado, uma vez que esta região é pouco conhecida em *Tupuxuara* e *Thalassodromeus*. Em seguida, as vértebras cervicais de Tapejaridae são comparadas entre si, com comentários referentes a anatomia da região no grupo (5.2 Comparações das vértebras cervicais de Tapejaridae) e as diferenças encontradas entre as duas linhagens do clado. Posteriormente, os resultados e conclusões desses dois tópicos são combinados, com comentários sobre os padrões anatômicos observados no pescoço de tapejarídeos, azhdarchídeos e chaoyangopterídeos (5.3 Evolução das vértebras cervicais de Azhdarchoidea), sendo levantados possíveis caracteres filogenéticos, a serem utilizados em análises futuras. Por último, as informações são compiladas em um único tópico, com comentários sobre as propostas filogenéticas publicadas para Azhdarchoidea (5.4 Considerações sobre a filogenia de Tapejarinae, Thalassodrominae, Chaoyangopterinae e Azhdarchidae). Em um subtópico do item 5.4, as espécies de azhdarchóides referidos neste volume são listadas, com comentários sobre o holótipo e o estado taxonômico dos táxons em questão (5.4.1 Breves comentários sobre a taxonomia de Azhdarchoidea).

### 5.1 Análise Filogenética de AMNH 22562

Utilizando a matriz atualizada de Wang et al. (2012), a análise filogenética descrita no tópico 3.3 encontrou 3 árvores igualmente parcimoniosas, com 219 passos (melhor escore atingido 10.000 vezes em 10.000; índice de consistência 0.695; índice de retenção 0.824). A busca agrupou AMNH 22562 em um clado juntamente com *Thalassodromeus* e *Tupuxuara*, sustentado pela mudança de estado nos caracteres 25 (1->2) e 35 (2->1). AMNH 22562 é individualizado apenas por uma reversão (estado 1->0) do caráter 68. Porém, tal autapomorfia é vista aqui com cautela, uma vez que baseia-se na anatomia cervical, desconhecida para os holótipos de *Thalassodromeus* e *Tupuxuara*. É possível que ambos indivíduos possuam o mesmo estado para este caráter. Assim, AMNH 22562

não difere de *Tupuxuara* em nenhuma característica observável para ambos táxons na matriz utilizada.

Neste contexto, é interessante ressaltar que nas árvores mais parcimoniosas, Chaoyangopterinae foi agrupado como grupo-irmão de Azhdarchidae, fora de Tapejaridae. Thalassodrominae foi agrupado como grupo irmão de Tapejarinae, contrário ao resultado encontrado por Pinheiro et al. (2011) (Figura 27).



**Figura 27:** Inclusão de AMNH 22562 na matriz de Wang et al. (2012). A) Árvore de consenso de maioria mostrando a posição de AMNH 22562. B) Consenso estrito.

Como discutido anteriormente, alguns autores questionam o posicionamento filogenético de Thalassodrominae, argumentando que estes seriam mais proximamente relacionados a Azhdarchidae do que a Tapejarinae, tornando Tapejaridae um grupo parafilético (Unwin e Lü 1997; Unwin 2003; Lü et al. 2006; Martill e Naish 2006). Ao descrever *Tupuxuara deliradamus*, Witton (2009) converte o nome do clado Thalassodrominae para Thalassodromidae, por considerar válida a proposta de Tapejaridae parafilético. Não restam dúvidas que, não importando a fonte, é reconhecido um grupo de pterossauros composto por *Thalassodromeus* + *Tupuxuara*.

Neste grupo, *Tupuxuara* foi inicialmente descrito com base em um material bastante fragmentado (Kellner e Campos 1988; 1994), no entanto, atualmente possui vários espécimes referidos (Unwin e Lü 1997; Unwin 2003; Lü et al. 2006; Martil e Naish 2006; Witton 2008; 2009). Ainda assim, nem todos podem ser comparados entre si, uma vez que *T. longicristatus* e *T. deliradamus* não possuem materiais da mesma região

anatômica (Kellner e Campos 1988; Witton 2009). Desde a sua descrição inicial, o gênero sempre foi conhecido pela sua morfologia palatal convexa e presença de quilha palatal (Kellner e Campos 1988; 1994; 2007; Pinheiro e Schultz 2012). Das espécies descritas atualmente, Kellner (2013) considera *T. deliradamus* como *nomen dubium*. De acordo com o autor, o holótipo e único espécime conhecido não possui características informativas. Além disso, o fato de *T. deliradamus* e *T. longicristatus* não possuírem regiões comparáveis torna possível que *T. deliradamus* seja um indivíduo da espécie mais antiga. Isso, aliado a falta de consenso sobre os caracteres diagnósticos tornam a espécie um táxon problemático.

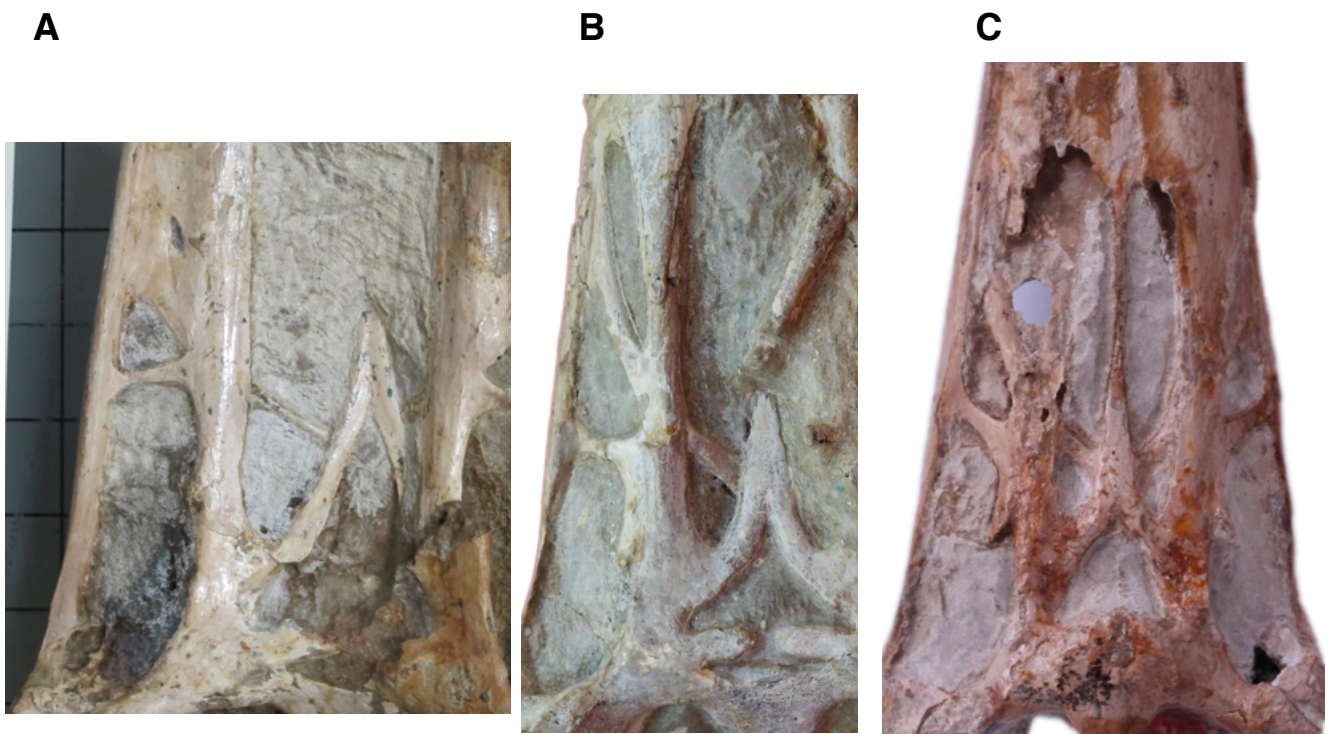
*Thalassodromeus* é um gênero monoespecífico, incluindo indivíduos maiores e mais robustos do que *Tupuxuara*. Martill e Naish (2006) não consideram as características diagnósticas como válidas, e classificam o holótipo como um indivíduo mais maduro e portanto, sinônimo júnior de *Tupuxuara longicristatus*. Kellner e Campos (2007) e Pinheiro e Schultz (2012) consideram o gênero válido, sendo diagnosticado por características relacionadas ao palato e a crista sagital.

O valor rostral (RV - veja Kellner 2010 para uma discussão sobre o cálculo desta medida) de AMNH 22562 (7,3) o coloca bem próximo de *Thalassodromeus* (8,1?), e *Tupuxuara* (7,41?), porém levemente afastado de *Azhdarcho* (11?) e *Chaoyangopterus* (10,72) (valores aproximados). Esta medida é menor nos tapejarídeos, e ainda mais reduzida nos tapejaríneos (por exemplo, 5,1 em *Tapejara wellnhoferi*), uma consequência do rosto reduzido desta linhagem de pterossauros. Um estudo mais aprofundado, similar ao realizado por Vila Nova e Sayão (2012) para os elementos alares de Tapejaridae e Anhangueria poderá determinar categorias mais precisas para estes diferentes grupos. Embora os valores acima citados tenham sido calculados com base em reconstruções e medidas aproximadas, os padrões observados demonstram prováveis categorias nas quais esses clados de pterossauros podem ser enquadrados.

A existência de uma elevação ventral em forma de quilha no palato é uma característica controversa dentro de Azhdarchoidea. Martill e Naish (2006) comentam que tal caráter aparentemente surgiu independentemente várias vezes em Pterodactyloidea, presente em Ornithocheiridae, *Dsungaripterus*, Lonchodectidae, *Gnathosaurus* e Azhdarchoidea (Nessov 1984; Bennett 1994, 2001; Unwin 2001; 2003), e nos táxons que o possuem, há ocorrências de que variação de comprimento e tamanho (Martill e Naish 2006, pág 931). Kellner e Campos (2007) usam esta estrutura para diferenciar as duas espécies de *Tupuxuara* conhecidas no momento da publicação, *T. longicristatus* e *T.*

*leonardii*. Já Averianov (2010, pág 271) cita que alguns espécimes de *Azhdarcho* possuem, em graus variados, uma elevação mediana (o espécime ZIN PH 117/44 possui uma elevação forte; ZIN PH 85/44 possui uma elevação suave; ZIN PO 3471 não possui elevação). Caso a condição variável de *Azhdarcho* seja confirmada em *Tupuxuara*, a diagnose de *T. longicristatus* e *T. leonardii* deve ser revista. Ainda não temos indivíduos suficientes para determinar se a presença e desenvolvimento da quilha palatal seria ontogeneticamente controlada, ou uma simples variação entre indivíduos.

O palato dos pterodactylóides é uma estrutura ainda pouco conhecida, com algumas controvérsias devido a interpretações distintas, resultante da fusão de ossos, sendo endereçado em alguns trabalhos recentes (Ösi et al. 2005; Pinheiro e Schultz 2012; Kellner 2013). Em *Thalassodrominae*, tal estrutura aparenta ter uma diversidade plástica, com cada espécie possuindo um padrão diferenciado, com características próprias (Figura 28). Em AMNH 22562, a projeção lateral (maxilar) dos pterigóides é direcionada mais rostralmente, em uma configuração similar a de *Tupuxuara leonardii* (de acordo com o espécime do Museu de Iwaki, Japão - IMCF 1052). Isso torna a morfologia da fenestra sub-temporal secundária (sstf) mais ovóide, semi-piriforme, similar a de *Caupedactylus*, tentativamente classificado como um tapejaríneo basal. Em *Thalassodromeus*, a mesma projeção é voltada caudalmente. Isso torna a fenestra sub-temporal secundária (sstf) mais triangular, e menos alongada. O ectopterigóide de AMNH 22562 é mais desenvolvido, formando uma fenestra pós-palatina (pplf) extremamente fina e alongada, similar a de *Caupedactylus*. Em *Tupuxuara leonardii*, a mesma abertura, apesar de igualmente alongada, é mais larga, com um ectopterigóide não tão grosso. *Thalassodromeus sethi* possui a menor fenestra pós-palatina (pplf) dentre os thalassodromíneos, quase vestigial. Embora menor, o formato da fenestra pós-palatina de *T. sethi* é mais circular, não tão estreito e alongado quanto a de AMNH 22562, *Tupuxuara leonardii* e *Caupedactylus*. Essa redução no tamanho da fenestra pós-palatina não pode ser explicada por escalonamento alométrico dos componentes ósseos, uma vez que o próprio formato da fenestra é modificado. Aqui, tal estrutura é considerada como mais uma variação entre *Thalassodromeus* e *Tupuxuara*, confirmando tratar-se de duas espécies diferentes.

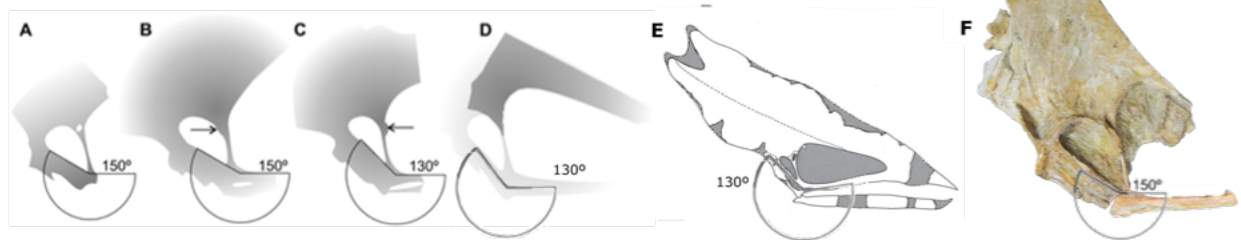


**Figura 28:** Palato de diferentes Thalassodrominae, mostrando as variações de cada espécie. A) *Thalassodromeus sethi* (holótipo). B) *Tupuxuara leonardii* (espécime de IWAK). C) AMNH 22562. Imagens fora de escala, mostrando os indivíduos no mesmo tamanho.

A região occipital do grupo também não possui um padrão claro, e variações inter-específicas podem ser observadas. A razão comprimento / largura da fenestra cranial posterior (ou abertura cranio-quadrado - cqo - para alguns autores) varia entre as espécies, com AMNH 22562 (2,85) possuindo uma abertura bem mais alongada do que *Tupuxuara* e *Thalassodromeus*. *Thalassodromeus* possui dois forâmens abaixo do côndilo occipital, ausentes tanto em AMNH 22562 quanto em *Tupuxuara*. Além desses, o holótipo de *Thalassodromeus* apresenta dois forâmens pequenos entre o forâmen magno (fm) e a base da crista parietal, ausentes em AMNH 22562. Por fim, em *Thalassodromeus* as fenestras pós-temporal (ptf) são alongadas, enquanto em AMNH 22562 tal estrutura é mais redonda, com os eixos longitudinais e latitudinais similares.

Witton (2009) na descrição de *Tupuxuara deliradamus* comenta sobre a região occipital dos thalassodromíneos, levantando algumas características aqui discutidas (Figura 29). Utilizando-se de alguns espécimes conhecidos na literatura, Witton (2009)

comenta sobre a inclinação da margem postero-dorsal da fenestra nasoantorbital. Em *Thalassodromeus*, pode-se observar uma menor inclinação na margem postero-dorsal da fenestra nasoantorbital e da base da órbita, formando ângulos de cerca de 100° e 130°, respectivamente. Em AMNH 22562, tal região é mais inclinada, chegando a um ângulo de 110° na margem postero-dorsal da NAOF e 150° na órbita (Figura 28).



**Figura 29:** Comparação esquemática de crânios referidos a Thalassodrominae, segundo Witton (2009). (A) e (B) *Tupuxuara deliradamus*. (C) e (D) *Tupuxuara leonardii*. (E) *Thalassodromeus sethi*. (F) AMNH 22562, um *Tupuxuara* indet. Note a margem postero-dorsal da fenestra nasoantorbital mais aberta de A e B (*Tupuxuara deliradamus*) comparada as margens côncavas de C, D (*Tupuxuara leonardii*) e E (*Thalassodromeus sethi*). Os ângulos apresentados mostram os graus entre a barra do jugal e o quadrado. Também note a região lacrimal relativamente mais pronunciada (seta) dos crânios maiores de *Tupuxuara* (B e C) comparados aos crânios menores do mesmo gênero (A e D). A) SMNK PAL 6410; B) KPMNH DL 84; C) IMCF 1052; D) SMNK PAL 4330; E) reconstrução do holótipo por Kellner e Campos (2002); F) AMNH 22562.

Witton (2009) comenta sobre a presença de um forâmen lacrimal no holótipo de *Tupuxuara deliradamus* (SMNK PAL 6410) e a sua ausência no parátipo (KPMNH DL 84), sem entrar em maiores detalhes. AMNH 22562 também possui um forâmen lacrimal, em uma posição idêntica ao de SMNK PAL 6410. Uma vez que o status de *T. deliradamus* como espécie válida é controverso (Pinheiro 2014), tal estrutura é aqui vista com cautela. Se *T. deliradamus* for confirmada como uma espécie válida, a presença do forâmen lacrimal seria uma autapomorfia, colocando AMNH 22562 como uma espécime deste táxon.

Segundo Witton (2009), tanto KPMNH DL 84 quanto IMCF 1052 possuem tamanhos similares a espécimes de *T. leonardii* (IMCF 1052 e SMNK PAL 4330, respectivamente), sugerindo que as diferenças entre esses dois morfótipos de crânio provavelmente não podem ser atribuídas a influências ontogenéticas. Além disso, o crânio

desses espécimes aparentemente representa duas morfologias distintas, sem variações intermediárias: 1) margem posterior da fenestra nasoantorbital curva; quadrado com um ângulo aberto; órbita elevada; 2) margem posterior da fenestra nasoantorbital reta; quadrado reclinado, com um ângulo menor; órbita mais baixa. A ausência de continuidade morfológica parece indicar que esses crânios não são variações da mesma espécie e, conseqüentemente, não há muito sentido em posicionar KPMNH DL 84 e SMNK PAL 6410 como *T. leonardii* (Witton 2009).

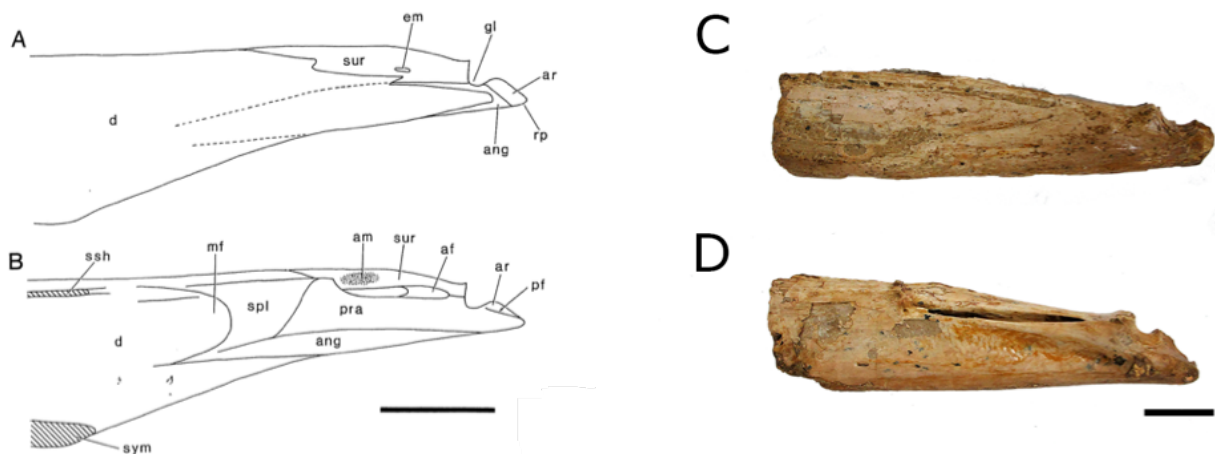
O único thalassodromíneo com a articulação da mandíbula com o crânio preservada e descrita, embora brevemente, é *Thalassodromeus sethi* (Kellner e Campos 2002). Nele, o dentário e o articular se achatam posteriormente, diminuindo a altura dorso-ventral e aumentando a largura lateromedial. Esta estrutura torna a região posterior do dentário mais ampla para a inserção de músculos, ampliando a capacidade de sustentação da mandíbula, e a força muscular. O achatamento dorso-ventral do dentário modifica a articulação com o crânio, deixando-a plana, na face dorsal da mandíbula. Em AMNH 22562 (e provavelmente outros *Tupuxuara*) o limite posterior da mandíbula é achatado lateralmente, modificando a articulação da mandíbula com o crânio para um formato mais verticalizado (Figura 30). Se tal configuração for confirmada em outros espécimes de *Tupuxuara*, seria uma indicação de que esses gêneros possuíam uma anatomia mandibular diferenciada entre si, provavelmente relativa a diferentes hábitos alimentares entre *Tupuxuara* e *Thalassodromeus*.



**Figura 30:** Extremidade posterior da mandíbula, mostrando as diferenças entre a articulação com o crânio. A) AMNH 22562. B) *Thalassodromeus sethi* (holótipo). C) *Tupuxuara leonardii* (espécime de Iwaki). Imagens fora de escala.

Apesar da grande quantidade de fragmentos cranianos de Azhdarchidae conhecidos (Averianov 2014), nenhum apresenta a articulação mandibular preservada, dificultando a comparação desta linhagem de pterossauros sem dentes com rostro

alongado com *Thalassodrominae*. Uma terceira linhagem, embora não tão filogeneticamente próxima, apresenta uma boa quantidade de fósseis conhecidos e descritos, facilitando o entendimento desta estrutura. Ambos os padrões observados nos dois gêneros de thalassodromíneos são diferentes do conhecido para *Pteranodon*, onde, apesar de haver um achatamento dorso-ventral da extremidade posterior da mandíbula, tal característica se dá por uma redução do angular e do dentário, com uma elevação da porção ventral (Bennett 2001), enquanto que em *Thalassodromeus* ocorre a redução do articular, com uma depressão da porção dorsal (Figura 31). A mandíbula de *Pteranodon*, porém, é mais grácil do que a de *Thalassodromeus*, sendo mais estreita, e com ossos não tão robustos.



**Figura 31:** Reprodução da porção posterior de *Pteranodon* (A lateral; e B medial) e *Thalassodromeus* (C lateral; e D medial). Em *Pteranodon*, o angular é reduzido, e o dentário eleva-se dorsalmente. Em *Thalassodromeus*, ocorre o inverso, com o articular e o dentário rebaixando-se ventralmente. (A e B modificado de Bennett 2001.)

## 5.2 Comparações das vértebras cervicais de Tapejaridae

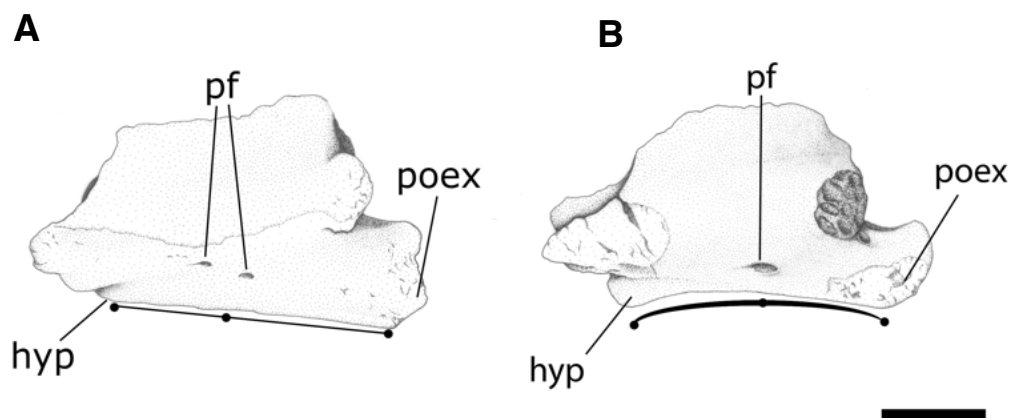
Vértebras cervicais de tapejarídeos são um tanto raras no registro fóssil, especialmente procedentes de depósitos brasileiros formados durante o Cretáceo Inferior (Eck et al. 2011; Aires et al. 2014; Liu et al. 2014). Dentre as conhecidas, a maioria é de táxons de tamanho pequeno, com apenas um indivíduo de grande porte descrito (Aires et al. 2014), e séries completas são reportadas apenas para os táxons chineses (Wang e Zhou 2003; Liu et al. 2014). Entretanto, um número considerável de tapejarídeos de pequeno porte descritos, mesmo que não completos (Wellnhofer e Kellner 1991; Wang e Zhou 2003; Lü et al. 2006; Eck et al. 2011; Liu et al. 2014) permite comparações com as



vértebras cervicais descritas aqui. A presença de forâmens pneumáticos na superfície lateral do centro vertebral de tapejarídeos já foi reportada anteriormente (e.g. Eck et al. 2011), e Averianov (2010) usou a ausência de tais estruturas como uma característica diagnóstica de *Azhdarcho*, mas essa questão nunca foi abordada em detalhe. Entre os espécimes de tapejarídeos com séries cervicais parcialmente preservadas, o holótipo de *Sinopterus dongi* as possui bastante compactadas e em vista ventral, dificultando a observação de possíveis forâmens laterais (Wang e Zhou 2003; Vila Nova, obs. pessoal). Entretanto, outro espécime, IVPP V 14190 (veja fotos no anexo), está em melhores condições, e apesar do esmagamento, as cervicais VI e VII estão expostas em vista lateral esquerda. A última delas possui um pequeno forâmen na região posterior do centro, na mesma posição vista na cervical VI de AMNH 24445 e em uma das meso-cervicais de *Tapejara wellnhoferi* (SMNK PAL 1137 - Eck et al. 2011). Também, IVPP V 14593, um *Huaxiapterus sp.* fragmentário, possui uma cervical VI parcial exposta em vista lateral esquerda, com uma depressão, provavelmente homóloga, na mesma posição onde um forâmen é visto na cervical VI de AMNH 24445. A presença de um forâmen já foi utilizada como um dos traços diagnósticos para alguns grupos de pterossauros (Kellner 2003; Unwin 2003; Andres e Ji 2008). Eck et al. (2011) define que alguns membros de Tapejaridae não possuem aberturas pneumáticas laterais nas cervicais, e que a presença desses elementos deveria ser utilizada para diagnosticar apenas *Tapejara wellnhoferi*. Entretanto, aqui é demonstrado que esses forâmens são mais amplamente distribuídos dentro do grupo do que previamente imaginado, e podem ser considerados diagnósticos para todos os Tapejaridae. Por critérios de clareza, os forâmens pneumáticos ao redor do canal neural serão aqui referidos como “forâmens adjacentes”, e aqueles na superfície lateral do centro vertebral simplesmente como “forâmens laterais”. Assim, propõe-se que os Thalassodrominae tipicamente possuíam dois forâmens laterais, enquanto os Tapejarinae apenas um forâmen lateral.

Os espinhos neurais de AMNH 22568 tendem a ficar mais robustos em direção a extremidade posterior do pescoço. Isso permite identificar o primeiro elemento cervical de SMNK PAL 1137 (figuras 4f-j de Eck et al. 2011 - veja fotos no anexo 8.3 deste volume) como provavelmente à vértebra cervical III ou IV, enquanto o segundo elemento (figuras 4k-o de Eck et al. 2011) deve corresponder à vértebra VI. Em AMNH 22568, o espinho neural da vértebra cervical VI está restrito ao centro, conforme visto em IVPP V 14190, apesar das diferenças de tamanho. Entretanto, a vértebra cervical VII de IVPP 14190 é mais similar a vértebra cervical V de AMNH 24445.

As superfícies articulares das vértebras (pré-, pós-zigapófises, hipapófises, e exapófises) são bem desenvolvidas nos quatro espécimes descritos aqui, um traço já observado em *Azhdarchoidea* (Unwin 2003; Averianov 2010). Em relação as duas linhagens de Tapejaridae, apesar de aumentar em tamanho em direção a extremidade posterior em ambos os grupos, as hipapófises dos tapejaríneos são mais pronunciadas do que a dos thalassodromíneos. Esse desenvolvimento cria um perfil ventral em vista lateral diferente para as duas linhagens (Figura 32). Em ambos os grupos as pós-exapófises são as estruturas mais ventrais. Mas Tapejarinae possui uma superfície ventral côncava, com as pós-exapófises e a hipapófise sendo os limites da curvatura, com a porção média do centro no meio da concavidade. Thalassodrominae por outro lado possui a superfície ventral plana, com a hipapófise na porção mais alta de uma linha oblíqua. O aumento de tamanho das hipapófises em direção a extremidade posterior das séries alcança a maior expressão na vértebra cervical VII. Esse aumento é observado em *Anhanguera santanae* (Wellnhofer 1991b) e *Pteranodon* (Bennett 2001) e parece ser uma tendência em todos os pterodactilóides com pescoço alongado. Similar ao observado nas cervicais de *Bakonydraco* descritas por Ösi et al. (2005), as superfícies articulares das pré- e pós-zigapófises não são paralelas nas vértebras descritas aqui. Esta característica é mais evidente em MN 4728-V do que qualquer um dos demais espécimes, mas parece estar presente em todos os tapejarídeos. Enquanto as superfícies articulares das pré-zigapófises encontram-se quase dorsais, as das pós-zigapófises encontram-se postero-ventrais, algo também observado nas cervicais de *Azhdarchidae* (Company et al. 1999; Pereda-Suberbiola et al. 2003). Esse padrão, aliado com as pós-exapófises alongadas posteriormente, deveriam prevenir a dobra das séries cervicais para baixo, reduzindo a movimentação do pescoço, conforme inferido para *Azhdarcho* (Averianov 2013).



**Figure 32:** Vértebras cervicais de tapejarídeos, mostrando a superfície ventral plana de Thalassodrominae (A) e a côncava de Tapejarinae (B).

### 5.3 Evolução das vértebras cervicais de tapejarídeos, azhdarchídeos, e chaoyangopterídeos - Azhdarchoidea.

É evidente que os espécimes descritos aqui caem em dois padrões diferentes de vértebras cervicais, um contendo AMNH 22562, AMNH 22568 e MN 4728-V, e outro contendo AMNH 24445. Todos são, entretanto, mais semelhantes entre si do que as vértebras cervicais de Anhangueria, um grupo comumente encontrado nos mesmos estratos da Bacia do Araripe (Vila Nova e Sayão 2012; Rodrigues e Kellner 2013), e Azhdarchidae, o grupo-irmão de Tapejaridae (*sensu* Kellner 2003). Assim, não há dúvidas de que os espécimes descritos aqui pertencem a tapejarídeos.

As relações filogenéticas de Tapejaridae tem sido o foco de debates, com a maioria dos autores favorecendo uma relação próxima a Azhdarchidae (e.g. Kellner 2003; Wang et al. 2005, 2009, 2012; Andres e Ji 2008; Pinheiro et al. 2011; Andres et al. 2014), enquanto outros consideram *Tupuxuara* mais próximo a Azhdarchidae do que a *Tapejara* (e.g. Unwin 2003, Martill e Naish 2006; Lü et al. 2008). Este assunto é ainda mais complexo, já que outro clado de pterossauros sem dentes, Chaoyangopteridae, quando proposto foi considerado um membro de Azhdarchoidea, mas as suas relações com *Tapejara*, *Tupuxuara* e Azhdarchidae não foram determinadas (Lü et al. 2008). Andres e Ji (2008) consideram *Chaoyangopterus* e táxons relacionados como próximos a Azhdarchidae, uma conclusão também suportada por Wang et al. (2012). Porém Pinheiro et al. (2011) sugeriram que os chaoyangopterídeos eram parte de Tapejaridae. Esta seção da discussão irá focar nas similaridades e diferenças anatômicas das vértebras cervicais destes grupos, já que comentários sobre a filogenia e relações serão abordados posteriormente.

AMNH 22568 demonstra que os thalassodromíneos de grande porte possuíam um espinho neural forte, similar ao observado em menor grau nos tapejaríneos, e contrário a condição quase ausente de azhdarchídeos. IVPP V 16059, um espécime não descrito de *Chaoyangopterus sp.*, possui as cinco vértebras meso-cervicais preservadas. Nele, as vértebras encontram-se melhor preservadas do que no holótipo de *Chaoyangopterus* (Wang e Zhou 2003), mostrando que as vértebras cervicais deste gênero são ainda mais alongadas do que previamente sugerido. As vértebras IV e V estão expostas em vista lateral esquerda, mostrando longas pré-zigapófises, pós-exapófises bem pronunciadas, e pós-zigapófises evidentes. As cervicais de IVPP V 16059 também possuem espinhos neurais baixos, restritos a porção posterior da vértebra, e nenhum forâmen pneumático na superfície lateral do centro. Essas características combinam com as cervicais de

Azhdarchidae, as quais possuem um espinho neural bastante reduzido e separado em duas cristas baixas confinadas as extremidades anterior e posterior do arco neural (Nesov 1984; Howse 1986; Averianov 2010).

*Eoazhdarcho* difere dos tapejarídeos (incluindo *Tapejara*, *Tupuxuara* e *Sinopterus*) em vários outros caracteres, mas neste tópico será focado apenas aqueles relacionados as vértebras cervicais. A razão comprimento/largura das vértebras meso-cervicais é de aproximadamente 3.5 em *Eoazhdarcho*, mas aproximadamente 1.0 em *Tupuxuara* (um perfil quase quadrado em vista dorsal). As cervicais de *Tapejara* são similares, mas um pouco mais alongadas do que as de *Tupuxuara* (Lü e Ji 2005; Eck et al. 2011). Essas razões são similares as de MN 4728-V (cervicais V e VI) e AMNH 22568 (cervical VII). *Eoazhdarcho* é um membro de Azhdarchidae, um grupo caracterizado por vértebras do pescoço extremamente alongadas (Nesov 1984; Padian 1984, 1986; Howse 1986; Wellnhofer 1991; Padian et al. 1995; Kellner 2003; Ösi et al. 2005). Apesar de serem um pouco alongadas, as vértebras cervicais de *Tapejara* definitivamente não são tão alongadas como as dos azhdarchídeos.

Em todas as meso-cervicais descritas aqui, as pré-zigapófises se projetam anteriormente ao cótilo, e as pós-zigapófises não se projetam posteriormente ao côndilo, como também visto em *Azhdarcho* (Averianov 2010). Porém, *Azhdarcho* possui as pré-zigapófises e as pós-zigapófises no mesmo nível, enquanto que os espécimes descritos aqui possuem as pré-zigapófises no mesmo nível em que as pós-exapófises, com as pós-zigapófises acima das mesmas. Essa também parece ser a condição de *Chaoyangopterus* (Wang e Zhou 2003; Vila Nova, obs. pessoal). Além disso, contrário ao apontado por Averianov (2010) para *Azhdarcho*, nos espécimes descritos aqui os forâmens pneumáticos adjacentes são sub-iguais em tamanho em relação ao canal neural. Eles são distintamente menores em *Azhdarcho* quando comparados ao tamanho das faces anterior e posterior da vértebra, embora o desenvolvimento dos forâmens pneumáticos adjacentes nas cervicais de Azhdarchidae seja relacionado ao tamanho das mesmas (Godfrey e Currie 2005; Averianov 2010).

O tamanho relativo das vértebras cervicais de *Azhdarcho* é o mesmo do observado em pterodactilóides de pescoço curto: I+II < III < IV < V > VI > VII > VIII > IX (Averianov 2010). A mesma fórmula de comprimento cervical provavelmente era característica para todos os azhdarchídeos (Steel et al. 1997; Pereda-Suberbiola et al. 2003), assim como para outros pterodactilóides com vértebras cervicais que não tivessem uma isometria pós-axial (Bennett 2001). Isso difere um pouco do padrão observado por Kellner (1995) e parcialmente observado em AMNH 24445: III < IV = V > VI > VII. Ainda não é possível

determinar se a diferença de tamanho da cervical IV para a V possui sinal filogenético, ou é mera variação estocástica.

Análises cladísticas de pterossauros incluindo azhdarquídeos, tapejaríneos, thalassodromíneos, e chaoyangopterídeos têm consistentemente agrupados todos em um único clado, Azhdarchoidea (Kellner 1995, 1996, 2003, 2004; Unwin 1995, 2003; Unwin and Lü 1997; Wang et al. 2005; Lü et al. 2006). É importante notar que certas características cranianas já foram sugeridas como associadas ao modo de alimentação, influenciando inclusive o pescoço (Ösi et al. 2005). Assim, é possível que os hábitos alimentares poderiam afetar a anatomia das cervicais, e do pescoço desses animais. A anatomia cervical discutida até agora confirma essas análises, mas não consegue expandi-las. Como exemplo, pode-se citar a inclinação postero-dorsal da superfície dorsal da parte anterior da sínfise mandibular dos azhdarquídeos, bem como o perfil relativamente profundo da mandíbula (conforme visto em *Quetzalcoatlus*, *Zhejiangopterus* e *Azhdarcho*), já interpretados como convergentes com alguns tapejarídeos (Unwin 2003; Lü et al. 2006) hoje classificados como thalassodromíneos. Se tal hipótese for confirmada, é possível que mais estruturas também apresentem convergências entre os dois grupos.

#### **5.4 Considerações sobre a filogenia de Azhdarchoidea (Tapejarinae, Thalassodrominae, Chaoyangopterinae e Azhdarchidae).**

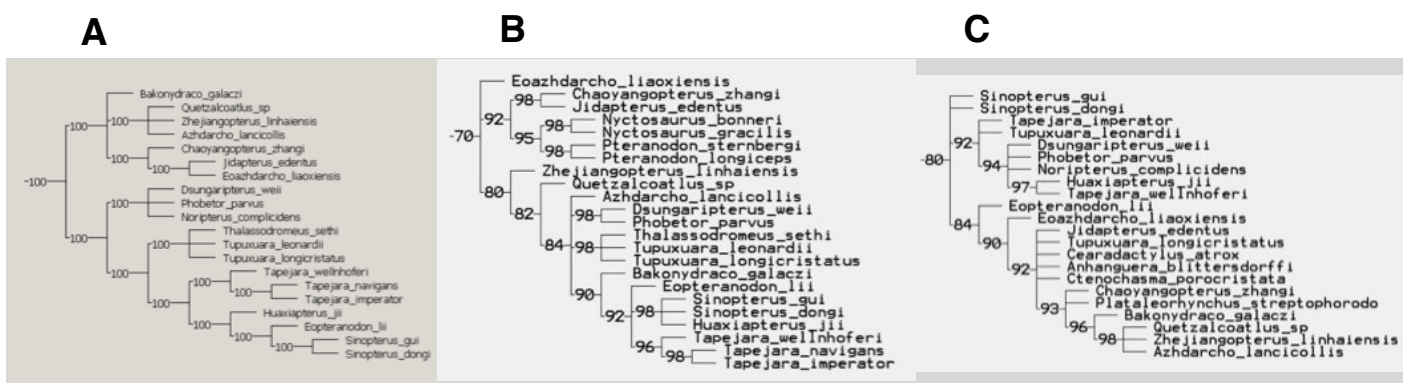
Em parte, a dificuldade de resolução nas análises de Azhdarchoidea pode ser vinculada a um tendenciamento dos banco de dados. Além da problemática já conhecida da limitação de fósseis de pterossauros a poucos *fossilagerstätten* (Barrett et al. 2008; Andres 2012), o grupo apresenta um elevado número de espécimes incompletos, com uma parte considerável dos táxons impossíveis de serem comparados anatomicamente. É reconhecido que esta incompletude do registro pode tendenciar os caracteres filogenéticos (Burroughs 2013). Nas matrizes filogenéticas publicadas nos últimos 15 anos, vemos que os caracteres cranianos ocupam um lugar de destaque, perfazendo em média metade dos caracteres utilizados (variando de 41% na matriz de Unwin 2003 até 54% na matriz de Andres et al. 2014). Com isso, indivíduos que não possuem essa região anatômica preservada, ou cuja anatomia craniana seja homoplasticamente similar a outras formas são de difícil resolução. Tal exacerbação de uma região específica da anatomia em estudos filogenéticos pode resultar em redundância de resultados, ou árvores presas a uma mesma topologia (Joyce e Sterli 2012). Na literatura de vertebrados fósseis já foi apontado que informações cranianas e de pós-crânio nem sempre irão

prover hipóteses filogenéticas complementares e congruentes (Burroughs 2013), o que pode acarretar filogenias conflitantes dependendo de qual região anatômica for focada em um estudo. Esta situação pode ser evidenciada ao se observar a estrutura craniana das diferentes linhagens de azhdarcóides. Nos pterossauros tapejaríneos, como *Tapejara*, *Tupandactylus*, e *Sinopterus*, o rosto é reduzido, e a crista craniana se expande anteriormente, diminuindo em altura posteriormente (Wang e Zhou 2002; Kellner 2004b). Porém, o reverso é visto tanto em thalassodromíneos quanto azhdarchídeos (Bakhurina e Unwin 1995; Kellner e Campos 2002; Kellner 2004b; Averianov 2010). É possível de que tal anatomia esteja relacionada com o hábito alimentar (Martill e Naish 2006; Witton 2013). Se este for o caso, a convergência anatômica carregaria um sinal filogenético fraco, mas uniria essas duas linhagens sem estas serem necessariamente as mais próximas entre si, caso caracteres ligados ao alongamento do crânio forem os únicos considerados. Ao se retirar os caracteres cranianos das análises, não só reduzimos o suporte de vários ramos, colapsando alguns, como até mesmo obtemos árvores diferentes das conhecidas (Figuras 33-35). Assim, fica claro que cada um desse conjunto de caracteres pode diminuir a resolução da filogenia, se forem os únicos considerados na análise.

Isso pode ser observado ao se realizar um teste simples, realizado previamente com tartarugas (Joyce e Sterli 2012; Burroughs 2013). Utilizando três banco de dados publicados - Andres e Ji (2008), Wang et al. (2009) e Lü et al. (2010), denominados respectivamente de matrizes A, B, e C (a matriz A possui 60 caracteres cranianos, de um total de 111; a matriz B possui 51, de 89 caracteres; a matriz C possui 62 de 117 caracteres). Ao se analisar tais matrizes excluindo-se partes dos caracteres (#1: matriz com todos os caracteres. #2: matriz só com caracteres cranianos. #3: matriz sem caracteres cranianos), os resultados mostram um maior tendenciamento para agrupamentos incongruentes com os obtidos com evidência total. Quando se analisam essas matrizes sem caracteres cranianos, os agrupamentos dentro de Azhdarchoidea apresentam índices de consistência e retenção maiores, uma vez que o tendenciamento filogenético deles não é levado em conta. Comparações dos índices de consistência (CI) e retenção (RI) entre as árvores criadas com os mesmos táxons, mas matrizes diferentes, já foram utilizadas para determinar se um conjunto de caracteres é melhor do que outro (Archie 1989; Burroughs 2013). Índices de consistência variam de 0 a 1, com 0 sendo um banco de dados com todos os caracteres homoplásticos, e 1 sendo um banco de dados sem homoplasias. O consenso geral em relação a comparações de CI é que se um conjunto de dados tiver um CI mais próximo a 1, ele é considerado mais congruente do

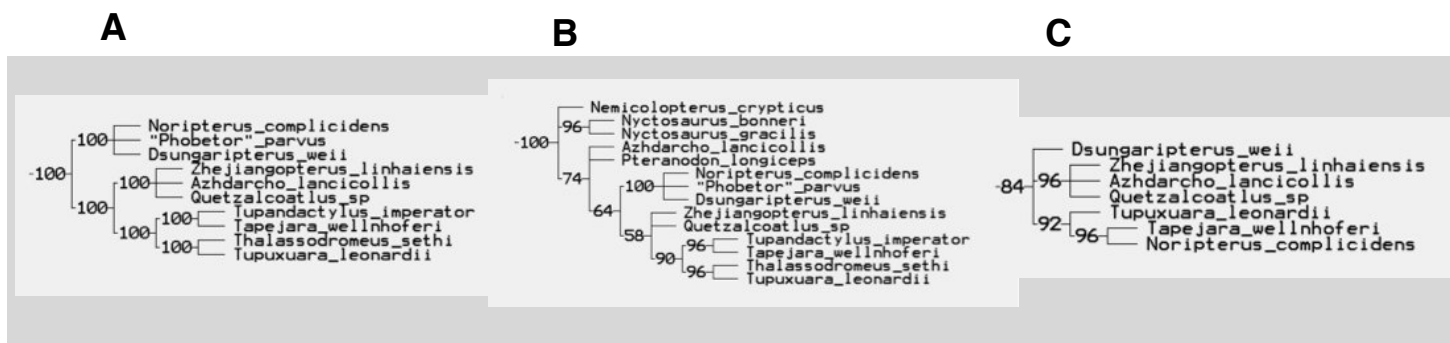
que um conjunto de dados com o CI menor (Kraus 1988). O mesmo pode ser dito do índice de retenção. Este índice mede a quantidade de sinapomorfias esperadas de um banco de dados que é mantido como sinapomorfias no cladograma, e também varia de 0 a 1 (Goloboff et al. 2008). Neste contexto, os CI e RI das matrizes craniana e de pós-crânio são comparados aqui, para as três matrizes utilizadas neste exemplo.

O banco de dados apresentado por Andres e Ji (2008) possui índices medianos, com CI = 0.486, e RI = 0.808 (Figura 33). Porém, ao utilizarmos o mesmo banco de dados, retirando os caracteres referentes ao crânio, vemos um pequeno aumento nestes índices (CI = 0.511; RI = 0.830), indicando uma maior congruência entre os caracteres. É importante observar que as árvores parcimoniosas obtidas em A2 possuem ramos diferentes das obtidas em A1. Chaoyangopterinae, posicionado como grupo irmão de Azhdarchidae na matriz A1, é posicionado em Pteranodontoidea junto a *Pteranodon* e *Nyctosaurus* em A2, um agrupamento nunca recuperado em nenhuma análise prévia. Em A3 são observadas várias politomias, denotando a baixa resolução das árvores. Na literatura, abordagens filogenéticas com caracteres variados sempre são favorecidas em detrimento a bancos de dados específicos (e.g. Earnisse e Kluge 1993; Rieppel 2009; O’Leary et al. 2013), uma vez que matrizes mais completas tendem a representar com maior fidelidade a história evolutiva de um grupo (Earnisse e Kluge 1993). É interessante notar que o mesmo é visto ao utilizarmos apenas dados do pós-crânio (CI = 0.515; RI = 0.825), e que é a união dos dois conjuntos de dados que diminui os índices. Isto provavelmente é uma indicação que o crânio e o pós-crânio dos pterossauros contam histórias evolutivas levemente diferentes, e que uma abordagem mais holística seja necessária para entender as divergências encontradas no grupo.



**Figura 33:** Árvore de consenso de maioria resultante da análise da matriz de Andres e Ji (2008), focando os grupos estudados neste volume. A) análise com todos os caracteres. B) análise apenas com caracteres cranianos. C) análise apenas com caracteres de pós-crânio.

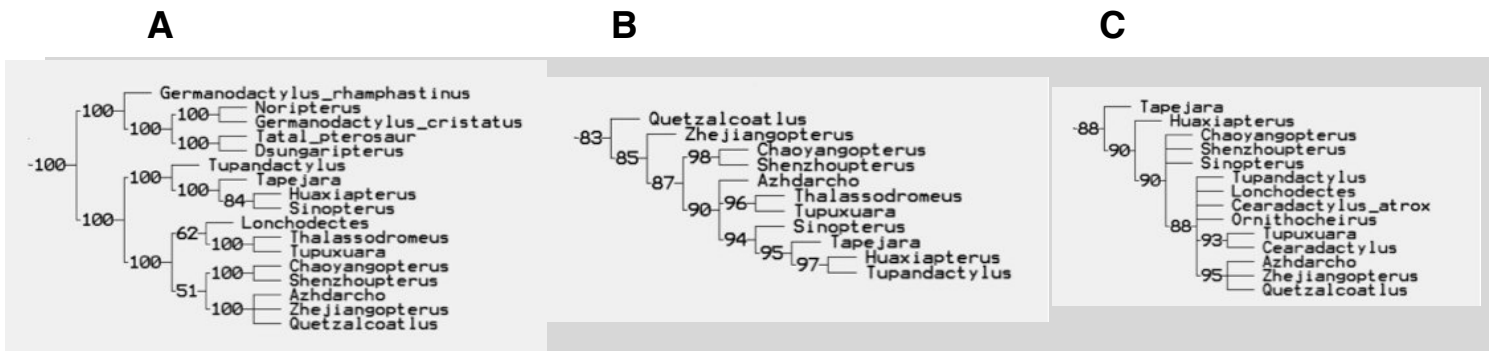
Ao analisarmos o banco de dados de Wang et al. (2009), temos uma situação similar (Figura 34). Com um CI = 0.678; RI = 0.880, o conjunto completo já é bastante robusto. Porém, ao se analisar apenas os caracteres cranianos, esses valores ficam ainda maiores (CI = 0.765; RI = 0.908). Ao contrário da matriz A, porém, os índices apresentam uma redução quando apenas os caracteres de pós-crânio são considerados (CI = 0.631; RI = 0.875). Ao observamos as modificações vistas nos ramos (Figura 34B-C), vemos que o ramo definido como Azhdarchoidea muda completamente de acordo com o grupo de caracteres utilizado. B2 coloca *Pteranodon*, um Pteranodontoidea, em uma politomia com *Azhdarcho* na base de Azhdarchoidea, uma vez que os caracteres de pós-crânio são ignorados. B3 agrupa *Noriopteris* e *Tapejara*, posicionando *Tupuxuara* e *Thalassodromeus* fora de Azhdarchoidea. Estas modificações indicam que a congruência filogenética de um sub-conjunto de caracteres pode tender a análise, resultando em árvores mais bem resolvidas e com um maior grau de sustentação, mas sem necessariamente condizerem com a história evolutiva do grupo.



**Figura 34:** Árvore de consenso de maioria resultante da análise da matriz de Wang et al. (2009), focando os grupos estudados neste volume. A) análise com todos os caracteres. B) análise apenas com caracteres cranianos. C) análise apenas com caracteres de pós-crânio.

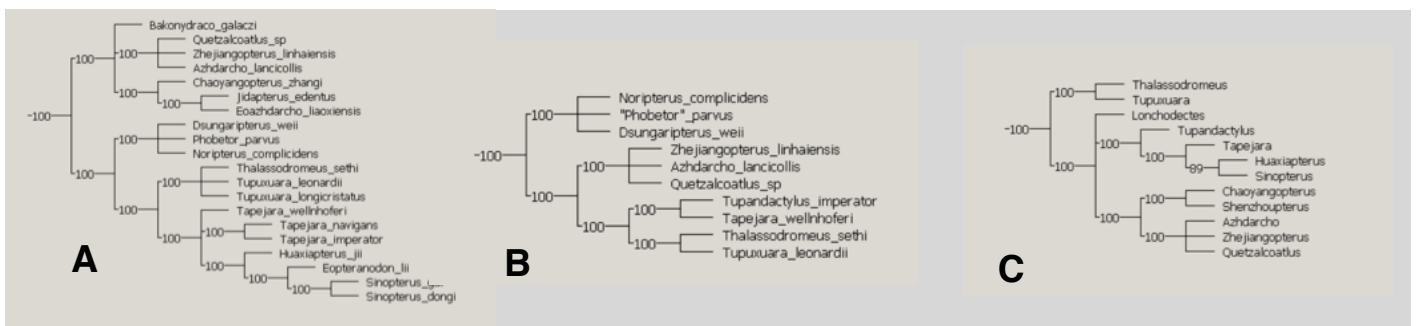
A última das matrizes analisadas, utilizada por Lü et al. (2010), mostra que este padrão se repete em todos os bancos de dados de pterossauros (Figura 35). Os índices de congruência dos resultados tendem a aumentar (CI = 0.434; RI = 0.798) quando usamos apenas caracteres cranianos (CI = 0.500; RI = 0.837), reduzindo um pouco quando focamos apenas no pós-crânio (CI = 0.419; RI = 0.795), como observado na matriz B. Esses dados apontam que, teoricamente, o sinal filogenético recuperado com caracteres cranianos é mais congruente, e, portanto, mais seguro. O que vemos, é uma menor congruência entre a filogenia recuperada para o crânio, e a filogenia recuperada para o indivíduo completo, com alguns ramos e indivíduos trocando de lugar, conforme já comentado para os demais banco de dados (Figuras 33A-B; 34A-B; 35A-B).





**Figura 35:** Árvore de consenso de maioria resultante da análise da matriz de matriz de Lü et al. (2010), focando os grupos estudados neste volume. A) análise com todos os caracteres. B) análise apenas com caracteres cranianos. C) análise apenas com caracteres de pós-crânio.

Recentemente, Joyce e Sterli (2012) sugeriram que, na filogenia de Testudines, a inclusão ou não de um táxon, mesmo bastante incompleto, tem uma influência maior do que a de um caráter duvidoso ou mal determinado. Aparentemente, essa suposição também é verdadeira com pterossauros. Árvores diferentes são obtidas (Figura 36) ao retirarmos os caracteres relacionados ao prolongamento do pré-maxilar (caracteres 1 e 4 de A; caracteres 3 e 7 de B; caráter 6 de C), uma característica algumas vezes dita como convergente e problemática. Esses resultados diferentes não deveriam acontecer com a exclusão de um simples caráter em uma árvore bem sustentada (Rieppel e Kearney 2002; Joyce e Sterli 2012).



**Figura 36:** Consenso de maioria das árvores mais parcimoniosas obtidas ao se retirar os caracteres relacionados ao alongamento do rosto nas matrizes utilizadas no estudo (A, B, e C).

Os resultados de Burroughs (2013) suportaram a idéia de que caracteres cranianos e do pós-crânio não podem ser utilizados independentemente para derivar hipóteses

filogenéticas congruentes. Isto também pode ser observado aqui, uma vez que caracteres de crânio e de pós-crânio resultam em filogenias algumas vezes conflitantes para pterossauros. Por essas duas regiões anatômicas refletirem a mesma história evolutiva, o questionamento lógico é se é sensato combinar as partições, ou se uma região anatômica é melhor para estimar a filogenia do que a outra. Burroughs (2013) conclui que o uso indiscriminado ou a preferência por uma região anatômica em relação a outra não é justificada. Apesar de em menor escala, pode-se observar algo similar com pterossauros, com essas regiões anatômicas trazendo histórias evolutivas levemente diferentes, com grupos recuperados não condizentes com agrupamentos naturais. Assim, ao se utilizar apenas caracteres cranianos, deve-se agir com cautela, uma vez que podemos não estar recuperando a real filogenia dos azhdarchóides, mesmo que estes caracteres sejam os únicos observáveis nos fósseis conhecidos.

Esta divergência entre crânio e pós-crânio pode ser observado em Headden e Campos (2014), que utilizam caracteres da extremidade rostral do maxilar, e fazem comparações com o holótipo de *Vectidraco* descrito por Naish et al. (2013), um material totalmente baseado na cintura pélvica. Não há qualquer embasamento para uma discussão nesta esfera, pois não são estruturas homólogas, ou mesmo que carregam um sinal filogenético similar.

## 6. Comentários Finais

Neste volume foi discutido algumas características anatômicas das vértebras cervicais de thalassodromíneos e tapejaríneos, a sua distribuição dentro de um grupo mais amplo, Azhdarchoidea, e a influência desta região anatômica no estudo da filogenia do clado. Para isto, foi-se descrito também AMNH 22562, um *Tupuxuara sp.* que apresentava uma série cervical associada ao crânio preservada. Comparações de AMNH 22562 com outros indivíduos conhecidos mostrou que o palato de Thalassodrominae é mais parecido com o de Tapejarinae do que previamente pressuposto. A descrição de AMNH 22568, AMNH 24445 e MN 4728-V permitiu também a observação de novos caracteres diagnósticos para as vértebras cervicais de Thalassodrominae e Tapejarinae. As vértebras cervicais de Thalassodrominae agora podem ser diagnosticadas pela presença de dois forâmens pneumáticos laterais, uma razão comprimento / largura menor do que 2, e um perfil ventral linear em vista lateral, com a hipapófise mais alta do que a porção medial do centro. As vértebras cervicais de Tapejarinae podem ser diagnosticadas pela presença de apenas um forâmen pneumático lateral, uma razão comprimento / largura maior do que 2 (mas não tão grande quanto em Azhdarchidae), e um perfil ventral côncavo em vista lateral, com a hipapófise abaixo da porção medial do centro vertebral. Novos estudos irão analisar o sinal filogenético dessas e de outras estruturas. Nós acreditamos que apenas análises mais detalhadas e a definição de novos caracteres irão ajudar a resolver os problemas filogenéticos relacionados ao complexo Azhdarchoidea.

Análises cladísticas de pterossauros incluindo azhdarchídeos, tapejaríneos, thalassodromíneos, e chaoyangopterídeos têm consistentemente agrupado eles em um único clado, Azhdarchoidea (Kellner 1995, 1996, 2003, 2004; Unwin 1995, 2003; Unwin and Lü 1997; Wang et al. 2005; Lü et al. 2006). A anatomia cervical discutida aqui confirma estas análises, mas não pode aprofunda-las mais. Foram descritas aqui as vértebras cervicais de quatro tapejarídeos distintos, trazendo novas informações cervicais que pode diferenciar thalassodromíneos de tapejaríneos, e ainda mais de outros azhdarchóides. Na literatura, algumas estruturas de azhdarchídeos são interpretadas como convergentes com tapejarídeos, por exemplo a inclinação posterodorsal da superfície dorsal da parte anterior da sínfise mandibular, e o perfil relativamente profundo da mandíbula (veja os descritos para *Quetzalcoatlus*, *Zhejiangopterus* e *Azhdarcho* - Unwin 2003; Lü et al. 2006). Essas características cranianas poderiam refletir o hábito alimentar (Ösi et al. 2005). Neste caso, as similaridades das vértebras cervicais de

Tapejaridae e Azhdarchidae poderiam também estar correlacionadas com um hábito alimentar parecido.

Um breve comentário sobre tendenciamento em análises filogenéticas, e a influência da região craniana e do pós-crânio nas matrizes trouxe um pouco de informação para o estudo de pterossauros. Aqui foi visto que as regiões anatômicas possuem sinais filogenéticos levemente distintos, e os índices de congruência obtidos nas análises individualizadas é maior do que os obtidos com análises englobando todos os caracteres.

## 7. Referências:

- Aires, A.S.S.; Kellner, A.W.A.; Müller, R.T.; Da Silva, L.R.; Pacheco, C.P.; Dias-da-Silva, S.** 2014. New postcranial elements of the Thalassodrominae (Pterodactyloidea, Tapejaridae) from the Romualdo Formation (Aptian-Albian), Santana Group, Araripe Basin, Brazil. *Palaeontology*, 57(2): 343–355.
- Amorim, D. S.** 2002. Fundamentos de Sistemática Filogenética. Ribeirão Preto, *Holos Editora*. 156pp.
- Andres, B.** 2012 - The early evolutionary history and adaptive radiation of the Pterosauria. *Acta Geologica Sinica*, 86(6): 1356-1365.
- Andres, B. e Ji, Q.** 2008. A new pterosaur from the Liaoning Province of China, the phylogeny of the Pterodactyloidea, and convergence in their cervical vertebrae. *Palaeontology* 51(2):453–469.
- Andres, B. e Myers, T. S.** 2013. Lone Star Pterosaurs. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 103: 383-398.
- Andres, B.; Clark, J.; Xu, X.** 2014. The earliest pterodactyloid and the origin of the group. *Current Biology*, 24(9): 1-6.
- Assine, M.L.** 2007 - Bacia do Araripe. *Boletim de Geociências (Petrobras)*, 15(2): 371-389.
- Arambourg, C.** 1959. *Titanopteryx philadelphiae* nov. gen., nov. sp. Ptérosaurien géant. *Notes Mém. Moyen-Orient*, 7: 229–234
- Archie, J.W.** 1988. Homoplasy excess ratios: New indices for measuring levels of homoplasy in phylogenetic systematics and a critique of the consistency index. *Systematic Zoology*, 38: 253-269.

**Averianov, A.O.** 2010. The osteology of *Azhdarcho lancicollis* Nesso, 1984 (Pterosauria, Azhdarchidae) from the Late Cretaceous of Uzbekistan. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, 314(3): 264–317.

**Averianov, A.O.** 2013. Reconstruction of the neck of *Azhdarcho lancicollis* and lifestyle of azhdarchids (Pterosauria, Azhdarchidae). *Paleontological Journal*, 47(2): 203–209.

**Averianov, A. O.** 2014. Review of taxonomy, geographic distribution, and paleoenvironments of Azhdarchidae (Pterosauria). *ZooKeys*, 432: 1-107.

**Báez, A.M.; Moura, G.J.B.; Gomez, R.O.** 2009. Anurans from the Lower Cretaceous Crato Formation of northeastern Brazil implications for the early divergence of neobatrachians. *Cretaceous Research*, 30: 829–846.

**Bakhurina, N.N. e Unwin, D.M.** 1995. A survey of pterosaurs from the Jurassic and Cretaceous of the former Soviet Union and Mongolia. *Historical Biology*, 10: 197-245.

**Barrett, P.M.; Butler, R.J.; Edwards, N.P.; Milner, A.R.** 2008. Pterosaur distribution in time and space: an atlas. *Zitteliana B*, 28: 61 - 107.

**Bantim R.A.M.; Saraiva, A.A.F.; Sayão, J.M.** 2014. Skull variation and the shape of the sagittal premaxillary crest in anhanguerid pterosaurs (Pterosauria, Pterodactyloidea) from the Araripe Basin, Northeast Brazil. *Historical Biology* (online): 1-10.

**Bantim, R.A.M.; Saraiva, A.A.F.; Oliveira, G.R.; Sayão, J.M.** 2014b. A new toothed pterosaur (Pterodactyloidea: Anhangueridae) from the Early Cretaceous Romualdo Formation, NE Brazil. *Zootaxa*, 3869(3): 201-223.

**Bennett, S.C.** 1993. The ontogeny of Pteranodon and other pterosaurs. *Paleobiology*, 19:92-106.

**Bennett, S.C.** 1994. Taxonomy and systematics of the Late Cretaceous pterosaur Pteranodon (Pterosauria, Pterodactyloidea). *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 169: 1-70.

**Bennett, S.C.** 1996. The phylogenetic position of the Pterosauria within the Archosauromorpha. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 118: 261–308.

**Bennett, S.C.** 1997. The arboreal leaping theory of the origin of pterosaur flight. *Historical Biology*, 12: 265-290.

**Bennett, S.C.** 2001. The osteology and functional morphology of the Late Cretaceous pterosaur *Pteranodon*. *Palaeontographica Abt. A*, 260:1–112.

**Bernardes-de-Oliveira, M.E.C.; Dilcher, D.; Barreto, A.M.F.; Branco, F.R.; Mohr, B.; Fernandes, M.C.C.** 2003. La Flora del Miembro Crato, Formación Santana, Cretácico Temprano de la Cuenca de Araripe, Noreste del Brasil. *In: 10º Congreso Geológico Chileno, Concepción. Actas.*

**Beurlen, K.** 1962. Geologia da Chapada do Araripe. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 34:365–370.

**Brito Neves, B.B.** 1990. A Bacia do Araripe no contexto geotectônico regional. *Atas do 1º Simpósio sobre a Bacia do Araripe e bacias interiores do Nordeste*: 21–33.

**Butler R.J.; Barrett, P.M.; Nowbath, S.; Upchurch, P.** 2009. Estimating the effects of sampling biases on pterosaur diversity patterns: implications for hypotheses of bird/ pterosaur competitive replacement. *Paleobiology*, 35: 432–446.

**Butler, R.J.; Brusatte, S.L.; Andres, B.; Benson, R.B.J.** 2011. How do geological sampling biases affect studies of morphological evolution in deep time? A case study of pterosaur (Reptilia: Archosauria) disparity. *Evolution*, (online): 1-16.

**Burroughs, R.W.** 2013. Fossils, Phylogeny, and Anatomical Regions: Insights Exemplified Through Turtles. University of Texas, Dissertação de Mestrado, 313p.

**Cai, Z. e Wei, F.** 1994. On a new pterosaur (*Zhejiangopterus linhaiensis* gen et sp nov.) from Upper Cretaceous in Linhai, Zhejiang, China. *Vertebrata Pal Asiatica*, 32(3): 181–94.

**Campos, D.A. e Kellner, A.W.A.** 1997. Short note on the first occurrence of Tapejaridae in the Crato Member (Aptian), Santana Formation, Araripe Basin, Northeastern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 69: 83-87.

**Carvalho, M.S.S. e Santos, M.E.C.M.** 2005. Histórico das pesquisas paleontológicas na bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Anuário do Instituto de Geociências*, 28(1): 15-34.

**Collini, C.A.** 1784. Sur quelques Zoolithes du Cabinet d'Histoire naturelle de S. A. S. E. Palatine & de Bavière, à Mannheim. *Acta Theodoro-Palatinae Mannheim*, 5 Pars Physica, 58–103 pp.

**Company, J.; Ruiz-Omeñaca, J.I.; Pereda-Suberbiola, X.** 1999. A long-necked pterosaur (Pterodactyloidea, Azhdarchidae) from the Upper Cretaceous of Valencia, Spain. *Geologie en Mijnbouw*, 78:319–333.

**Costa, F.R.** 2014. A new appraisal on the phylogenetic relationships of the Pterosauria (Reptilia). Universidade Federal do Rio de Janeiro, Tese de Doutorado.

**Costa, F.R.; Sayão, J.M.; Kellner, A.W.A.** 2014. New pterosaur material from the Upper Jurassic of Tendaguru (Tanzania), Africa. *Historical Biology*, (online):1-10.

**Cuvier, G.** 1801. Extrait d'un Ouvrage sur les Espèces de Quadrupèdes don't on a les ossemens dans l'intérieur de la Terre. *Journal de Physique, Chimie, et d'Histoire Naturelle de l'Institut National*, 52: 253–267.

**Cuvier, G.** 1809. Mémoire sur le squelette fossile d'un Reptil volant des environs d'Aichstedt, que quelques naturalistes ont pris pour un oiseau, et dont nous formons un genre de Sauriens, sous le nom de Ptero-Dactyle. *Annales du Musée d'Histoire naturelle*, 13: 424.

**Dalla Vecchia, F.M.** 2003. New morphological observations on Triassic pterosaurs. In Buffetaut, E. e Mazin, J.M. (eds.). *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*. London, Geological Society Special Publications 217:23–43.



**Dalla Vecchia**, F.M. 2009. The first Italian specimen of *Austriadactylus cryostatus* (Diapsida, Pterosauria) from the Norian (Upper Triassic) of the Carnic Prealps. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 115(3): 291-304.

**Dong**, Z.M.; **Sun**, Y.W.; **Wu**, S.Y. 2003. [On a new pterosaur from the Early Cretaceous of Chaoyang Basin, western Liaoning, China]. *Global Geology*, 22: 1–7 [em Chinês].

**Duarte**, L. 1985. Vegetais fósseis da Chapada do Araripe, Brasil. *Coletânea de Trabalhos Paleontológicos, DNPM*, 27: 585-617.

**Earnisse**, D.J. e **Kluge**, A.G. 1993. Taxonomic congruence versus total evidence, and amniote phylogeny inferred from fossils, molecules, and morphology. *Mol Biol Evol*, 10(6): 1170-95.

**Eaton**, G.F. 1910. Osteology of *Pteranodon*. *Memoirs of the Connecticut Academy of Arts and Sciences*, 2: 1–38.

**Eck**, K.; **Elgin**, R.A.; **Frey**, E. 2011. On the osteology of *Tapejara wellnhoferi* Kellner 1989 and the first occurrence of a multiple specimen assemblage from the Santana Formation, Araripe Basin, NE-Brazil. *Swiss J Palaeontol*, 130(2):277–296.

**Elias**, F.A.; **Bertini**, R.J.; **Medeiros**, M.A. 2007. Pterosaur teeth from the Laje do Coringa, middle Cretaceous, São Luiz-Grajaú basin, Maranhão state, Northern-Northeastern Brazil. *Revista Brasileira de Geociências*, 37(2): 1 - 9.

**Elgin**, R.A.; **Campos**, H.B.N. 2011. A new specimen of the azhdarchoid pterosaur *Tapejara wellnhoferi*. *Historical Biology*, 24: 586–591.

**Fanti**, F.; **Cau**, A.; **Hassine**, M.; **Contessi**, M. 2013. A new sauropod dinosaur from the Early Cretaceous of Tunisia with extreme avian-like pneumatization. *Nature Communications*, 4: 2080.

**Fara**, E.; **Saraiva**, A.A.F.; **Campos**, D.A.; **Moreira**, J.K.R.; **Siebra**, D.C.; **Kellner**, A.W.A. 2005. Controlled excavations in the Romualdo Member of the Santana Formation (Early

Cretaceous, Araripe Basin, northeastern Brazil): stratigraphic, palaeoenvironmental and palaeoecological implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 218: 145-161.

**Fernandes**, A.C.S.; **Faria**, F.; **Antunes**, M.T. 2013. Manuel Aires de Casal, o beemote de Jó e o registro das ocorrências fossilíferas brasileiras no início do século XIX. *Filosofia e História da Biologia*, 8(2): 133-150.

**Frey**, E. e **Martill**, D.M. 1996. A reappraisal of *Arambourgiania* (Pterosauria, Pterodactyloidea): One of the world's largest flying animals. *N.Jb.Geol.Paläont.Abh.*, 199(2): 221-247.

**Frey**, E.; **Martill**, D.M.; **Buchy**, M. 2003. A new crested ornithocheirid from the Lower Cretaceous of northeastern Brazil and the unusual death for an unusual pterosaur. In: Buffetaut, E. & Mazin, J.M. (Eds.), *Evolution and Paleobiology of Pterosaurs*. Geological Society Special Publications, Londres, 55–63.

**Friis**, E.M.; **Crane**, P.R.; **Pedersen**, K.R. 2011. The Early Flowers and Angiosperm Evolution. *Cambridge University Press*, UK.

**Gallo**, V. e **Brito**, P.M. 2004. An overview of Brazilian semionotids. In: G. Arratia & A. Tintori (eds.), *Mesozoic Fishes 3 – Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 253-264.

**Godfrey**, S.J. e **Currie**, P.J. 2005. Pterosaurs. In: P. J. Currie and E. B. Koppelhus (Eds.). *Dinosaur Provincial Park: A Spectacular Ancient Ecosystem Revealed*. Bloomington, Indianapolis, Indiana University Press:292–311.

**Goloboff**, P.; **Farris**, A.J.S.; **Nixon**, K.C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24: 774–786.

**Habib**, M. 2008. Comparative evidence for quadrupedal launch in pterosaurs. *Zitteliana B*, 28: 161-168.

**Headden**, J.A. e **Campos**, H.B.N. 2014. An unusual edentulous pterosaur from the Early Cretaceous Romualdo Formation of Brazil. *Historical Biology*, (online): 1-13.

**Howse**, S.C.B. 1986. On the cervical vertebrae of the Pterodactyloidea (Reptilia: Archosauria). *Zoological Journal of the Linnean Society* 88:307–328.

**Joyce**, W.G. e **Sterli**, J. 2012. Congruence, non-homology, and the phylogeny of basal turtles. *Acta Zoologica (Stockholm)*, 93: 149–159.

**Kraus**, F. 1988. An empirical evaluation of the use of the ontogeny polarization criterion in phylogenetic inference. *Systematic Zoology*, 37: 106-141.

**Kellner**, A.W.A. 1989. A new edentate pterosaur of the Lower Cretaceous from the Araripe Basin, northeast Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 61: 439-446

**Kellner**, A.W.A. 1995. Remarks on pterosaur taphonomy and paleoecology. *Acta Geologica Leopoldensia*, 39(1): 175–189.

**Kellner**, A.W.A. 1996. Fossilized Theropod Soft Tissue. *Nature* 379: 32–32.

**Kellner**, A.W.A. 1999. Short note on a new dinosaur (Theropoda, Coelurosauria) from the Santana Formation (Romualdo Member, Albian), northeastern Brazil. *Boletim do Museu Nacional*, 49: 1-8.

**Kellner**, A.W.A. 2003. Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group. In Buffetaut E, Mazin JM (eds.). *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*. London, Geological Society Special Publications 217:105–137.

**Kellner**, A.W.A. 2004. New information on the Tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea) and discussion of the relationships of this clade. *Ameghiniana*, 41: 521–534.

**Kellner**, A.W.A. 2004b. The ankle structure of two pterodactyloid pterosaurs from the Santana Formation (Lower Cretaceous), Brazil. *Bulletin American Museum Of Natural History*, 285: 25-35.

**Kellner, A.W.A.** 2006. Pterossauros — Os Senhores do Céu do Brasil. *Vieira and Lent Press*, Rio de Janeiro, 176pp.

**Kellner, A.W.A.** 2010. Comments on the Pteranodontidae (Pterosauria, Pterodactyloidea) with the description of two new species. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 82(4): 1063–1084.

**Kellner, A.W.A.** 2013. A new unusual tapejarid (Pterosauria, Pterodactyloidea) from the Early Cretaceous Romualdo Formation, Araripe Basin, Brazil. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 103: 1-13.

**Kellner, A.W.A.** e **Campos, D.A.** 1988. Sobre um novo Pterossauro com crista sagital da Bacia do Araripe, Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil. *Anais da Academia Brasileira Ciências*, 60: 459 - 469.

**Kellner, A.W.A.** e **Campos, D.A.** 1994. A new species of *Tupuxuara* (Pterosauria, Tapejaridae) from the Early Cretaceous of Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 66: 467–473.

**Kellner, A.W.A.** e **Campos, D.A.** 1996. First Early Cretaceous theropod dinosaur from Brazil with comments on Spinosauridae. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 199(2): 151–166.

**Kellner, A.W.A.** e **Campos, D.A.** 2000. Brief Review of Dinosaur Studies and Perspectives in Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 72 (4): 509 - 539.

**Kellner, A.W.A.** e **Campos, D.A.** 2002. The function of the cranial crest and jaws of a unique Pterosaur from the Early Cretaceous of Brazil. *Science*, 297 (5580): 289 - 294.

**Kellner, A.W.A.** e **Campos, D.A.** 2007. Short note on the ingroup relationships of the Tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea). *Boletim do Museu Nacional*, 75: 1–14.

**Kellner, A.W.A.; Campos, D.A.; Sayão, J.M.; Saraiva, A.A.F.; Rodrigues, T.; Oliveira, G.; Cruz, L.A.; Costa, F.R.; Silva, H.P.; Ferreira, J.S.** 2013. The largest flying reptile from

Gondwana: a new specimen of *Tropeognathus* cf. *T. mesembrinus* Wellnhofer, 1987 (Pterodactyloidea, Anhangueridae) and other large pterosaurs from the Romualdo Formation, Lower Cretaceous, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 85(1): 113–135.

**Kellner, A.W.A. e Langston, W.** 1996. Cranial remains of *Quetzalcoatlus* (Pterosauria, Azhdarchidae) from Late Cretaceous sediments of Big Bend National Park, Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16: 222–231.

**Kellner, A.W.A. e Tomida, Y.** 2000. Description of a new species of Anhangueridae (Pterodactyloidea) with comments on the pterosaur fauna from the Santana Formation (Aptian-Albian), northeastern Brazil. *National Science Museum Monographs*, Tokyo 17, 135 pp.

**Lawson, D.A.** 1975. Pterosaur from the Latest Cretaceous of West Texas: Discovery of the Largest Flying Creature. *Science*, 187(4180): 947 - 951.

**Leal, M.E.C e Brito, P.M.** 2006. Anura do Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. In: Gallo, V.; Brito, P.M.; Silva, H.M.; Figueiredo, F.J. (Eds.). *Paleontologia de Vertebrados – grandes temas e contribuições científicas*. Rio de Janeiro: Interciência, 145-152.

**Li, J.; Lü, J.; Zhang, B.** 2003. A new Lower Cretaceous sinopterid pterosaur from the Western Liaoning, China. *Acta Palaeontologica Sinica*, 42(3): 442-447.

**Lima, F.J.** 2013. Taxonomia e posicionamento estratigráfico de vegetais fósseis da Formação Romualdo, Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Pernambuco. Pernambuco. 75p.

**Lima, F.J.; Saraiva, A.A.F.; Sayão, J.M.** 2012. Revisão da paleoflora das formações Missão Velha, Crato e Romualdo, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Estudos Geológicos*, 22 (1): 99–115.

**Liu, D.X.; Zhou, C.F.; Wang, J.Q.; Li, W.G.; Wei, Q.W.** 2014. New data on the cervical morphology of the Chinese Tapejaridae. *Historical Biology*, online: 1-9.

**Lü, J. e Ji, Q.** 2005. New azhdarchid pterosaur from the Early Cretaceous of western Liaoning. *Acta Geologica Sinica*, 79(3): 301–307.

**Lü, J. e Ji, Q.** 2006. Preliminary results of a phylogenetic analysis of the pterosaurs from western Liaoning and surrounding area. *Journal of the Paleontological Society of Korea*, 22(1): 239-261.

#### Lü e Ji 2006b

**Lü, J. e Yuan, C.** 2005. New Tapejarid Pterosaur from Western Liaoning, China. *Acta Geologica Sinica*, 79(4): 453-45.

**Lü, J.C. e Zhang, B.K.** 2005. New pterodactyloid pterosaur from the Yixian Formation of western Liaoning. *Geological Review*, 51(4): 458–462.

**Lü, J.; Jin, X.; Unwin, D.M.; Zhao, L.; Azuma, Y.; Ji, Q.** 2006. A new species of *Huaxiapterus* (Pterosauria: Pterodactyloidea) from the Lower Cretaceous of Western Liaoning, China, with comments on the systematics of Tapejarid pterosaurs. *Acta Geologica Sinica*, 80(3):315–326.

**Lü, J.; Gao, Y.; Xing, L.; Li, Z.; Ji, Q.** 2007. A new species of *Huaxiapterus* (Pterosauria: Tapejaridae) from the Early Cretaceous of Western Liaoning, China. *Acta Geologica Sinica*, 81(5): 683-687.

**Lü, J.; Unwin, D.M.; Xu, L.; Zhang, X.** 2008. A new azhdarchoid pterosaur from the Lower Cretaceous of China and its implications for pterosaur phylogeny and evolution. *Naturwissenschaften*, 95: 891–898.

**Lü, J.; Unwin, D.M.; Jin, X.; Liu, Y.; Ji, Q.** 2010. Evidence for modular evolution in a long-tailed pterosaur with a pterodactyloid skull. *Proceedings of the Royal Society B*, 277: 383–389.

**Maisey**, J.G. 1991. Santana Fossils: An Illustrated Atlas. T.F.C. Neptune, Publications, New Jersey, USA. 459p.

**Maisey**, J.G. 1994. Predator-prey relationships and trophic level reconstruction in a fossil fish community. *Environmental Biology of Fishes*, 40: 1-22.

**Martill**, D.M. 2007. The age of the Cretaceous Santana Formation fossil Konservat Lagerstätte of northeast Brazil: a historical review and an appraisal of the biochronostratigraphic utility of its palaeobiota. *Cretaceous Research*, 28: 895 – 920.

**Martill**, D.M. 2008. First pterosaur remains from the Exu Formation (Cretaceous) of the Araripe Basin, Brazil. *Zitteliana*, B, 28: 243-248.

**Martill**, D.M. e **Naish**, D. 2006. Cranial crest development in the Azhdarchoid Pterosaur *Tupuxuara*, with a review of the genus and tapejarid monophyly. *Palaeontology*, 49: 925–941.

**Martill**, D.M.; **Cruickshank**, A.R.I.; **Frey**, E.; **Small**, P.G.; **Clarke**, M. 1996. A new crested maniraptoran dinosaur from Santana Formation (Lower Cretaceous) of Brazil. *Journal of Geological Society*, 153: 5 – 8.

**Martill**, D.M.; **Bechly**, G.; **Loveridge**, R.F. 2007. The Crato Fossil Beds of Brazil – Window into an Ancient World. *Cambridge University Press*, UK.

**Martins-Neto**, R.G. e **Kellner**, A.W.A. 1988. Primeiro registro de pena na Formação Santana (Cretáceo Inferior), Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 60: 61 – 68.

**May**, P.; **Reser**, P.; **Leiggi**, P. 1994 - Macrovertebrates preparation. In *Vertebrates paleontological techniques, volume I*. Editores Leiggi, P e May, P. Cambridge University Press. pp 113 – 128.

**Nessov**, LA. 1984. Upper Cretaceous pterosaurs and birds from Central Asia. *Paleontologicheskii Zhurnal*, 1984(1): 47–57.

**Nessov, L.A.; Kaznyshkina, L.F.; Cherepanov, G.O.** 1987 [Dinosaurs, crocodiles, and other archosaurs of Late Mesozoic of Middle Asia and their place in ecosystems]. In: Kruchinina NV, Modzalevskaya TL (Eds) [*Theoretical and Applied Aspects of Modern Paleontology Abstracts of Reports of XXXIII Session of the All-Union Paleontological Society*]. Vsesoyuznoe Paleontologicheskoe Obshchestvo, Leningrad, 46–47.

**Naish, D.; Simpson, M.; Dyke, G.** 2013. A new small-bodied azhdarchoid pterosaur from the Lower Cretaceous of England and its implications for pterosaur anatomy, diversity and phylogeny. *PLoS ONE*, 8 (3): e58451.

**O'Leary, M.A.; Bloch, J.I.; Flynn, J.J.; Gaudin, T.J.; Giallombardo, A.; Giannini, N.P.; Goldberg, S.L.; Kraatz, B.P.; Luo, Z.X.; Meng, J.; Ni, X.; Novacek, M.J.; Perini, F.A.; Randall, Z.S.; Rougier, G.W.; Sargis, E.J.; Silcox, M.T.; Simmons, N.B.; Spaulding, M.; Velazco, P.M.; Weksler, M.; Wible, J.R.; Cirranello, A.L.** 2013. The Placental Mammal Ancestor and the Post–K-Pg Radiation of Placentals. *Science*, 339 (6120): 662-667.

**Oliveira, G.R. e Romano, P.S.R.** 2007. Histórico dos achados de tartarugas fósseis do Brasil. *Arquivos do Museu Nacional*, 65: 113-133.

**Oliveira, G.R.; Saraiva, A.A.F.; Silva, H.P.; Andrade, J.A.F., Kellner, A.W.A.** 2011. First Turtle from the Ipubi Formation (Early Cretaceous), Santana Group, Araripe Basin, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 14: 61 – 66.

**Ösi, A.; Weishampel, D.B.; Jianu, C.M.** 2005. First evidence of azdarchidae pterosaurs from the Late Cretaceous of Hungary. *Acta Paleontologica Polonica*, 50(4): 777–787.

**Padian, K.** 1984. A large pterodactyloid pterosaur from the Two Medicine Formation (Campanian) of Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4:516–524.

**Padian, K.** 1986. A Taxonomic note on two pterodactyloid families. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 6(3): 289.



**Padian, K.; De Ricqlès, A.J.; & Horner, J. R.** 1995. Bone histology determines identification of a new fossil taxon of pterosaur (Reptilia: Archosauria). *Comptes Rendus de l'Academie des Science, Serie II*, 320: 77–84.

**Pereda-Suberbiola, X.; Bardet, N.; Jouve, S.; Iarochene, M.; Bouya, B.; Amaghazaz, M.** 2003. A new azhdarchid pterosaur from the Late Cretaceous phosphates of Morocco. In Buffetaut E, Mazin JM (eds.). *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*. London, Geological Society Special Publications 217:79–90.

**Pinheiro, F.L.** 2014. Contribuição ao conhecimento dos pterossauros do Grupo Santana (Cretáceo Inferior) da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Tese de Doutorado, 204p.

**Pinheiro, F.L. e Schultz, C.L.** 2012. An unusual pterosaur specimen (Pterodactyloidea, ? Azhdarchoidea) from the Early Cretaceous Romualdo Formation of Brazil, and the evolution of the pterodactyloid palate. *PLoS One*, 7: e50088.

**Pinheiro, F.L.; Fortier, D.C.; Schultz, C.L.; De Andrade, J.A.F.G.; Bantim, R.A.M.** 2011. New information on *Tupandactylus imperator*, with comments on the relationships of Tapejaridae (Pterosauria). *Acta Palaeontol Pol*, 56(3): 567–580.

**Ponte, F.C. e Appi, C.J.** 1990. Proposta de revisão da coluna litoestratigráfica da Bacia do Araripe: 36º Congresso Brasileiro de Geologia, Sociedade Brasileira de Geologia, Natal: 211–226.

**Price, L.I.** 1953. A presença de Pterosauria no Cretáceo Superior do Estado da Paraíba. *Notas preliminares e Estudos, Divisão de Geologia e Mineralogia (DNPM)*, 71: 1-10.

**Price, L.I.** 1971. A presença de Pterosauria no Cretáceo Inferior da Chapada do Araripe, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 43: 451-461.

**Rieppel, O.** 2009. Total evidence in phylogenetic systematics. *Biol Philos*, 24: 607-622.

**Rieppel, O. e Kearney, M.** 2002. Similarity. *Biological Journal of the Linnean Society*, 75: 59–82.

**Riff, D.; Souza, R.G.; Cidade, G.M.; Martinelli, A.G.; Souza-Filho, J.P.** 2012. Crocodilomorfos: A maior diversidade de répteis fósseis do Brasil. *Terrae* (Online), 9: 12-40.

**Rodrigues, T. e Kellner, A.W.A.** 2013. Taxonomic review of the *Ornithocheirus* complex (Pterosauria) from the Cretaceous of England. *ZooKeys*, 308: 1–112.

**Romano, P.S.R.; Oliveira, G.R.; Azevedo, S.A.K.; Kellner, A.W.A.; Campos, D.A.** 2013. New information about the *Pelomedusoides* (Testudines: Pleurodira) from the Cretaceous of Brazil. In: D.B. Brinkman; P.A. Holroyd; J.D. Gardner. (Org.). *Morphology and Evolution of Turtles: Origin and Early Diversification*. 1ed. Dordrecht: Springer: 261-275.

**Saraiva, A.A.F.; Alcântara, O.; Bantim, R.; Lima, F.** 2013. Guia para trabalhos de campo em Paleontologia na Bacia do Araripe. Fortaleza: *Expressão Gráfica Editora*. 103pp.

**Sayão, J.M.** 2003 Histovariability of two pterodactyloid pterosaurs from the Santana Formation, Araripe Basin, Brazil: preliminary results. In: Buffetaut, E. & Mazin, J.M. (Eds.), *Evolution and Paleobiology of Pterosaurs*. Geological Society Special Publications, London, pp. 335–342.

**Sayão J.M. e Kellner, A.W.A.** 2006. Novo esqueleto parcial de pterossauro (Pterodactyloidea, Tapejaridae) do Membro Crato (Aptiano), Formação Santana, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Estudos Geológicos*, 16: 16–40.

**Sayão, J.M.; Saraiva, A.A.F.; Uejima, A.M.K.** 2011. New evidence of feathers in the Crato Formation supporting a reappraisal on the presence of Aves. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 83(1): 197–210.

**Sayão, J.M.; Vila Nova, B.C.; Romano, P.S.** 2012. Considerações sobre os padrões de distribuição geográfica dos Pterodactyloidea (Archosauria, Pterosauria)]. In Gallo V, Silva HMA, Brito PM, Figueiredo FJ (eds.). *Paleontologia de Vertebrados: Relações entre América do Sul e África*. Rio de Janeiro: Editora Interciência: 281–300.

**Sayão, J.M.; Vila Nova, B.C.; Franca, M.A.; Oliveira, G.R.; Lima, F.J.; Saraiva, A.A.F.** 2014. Fósseis do Araripe - Um exemplo de diversidade ao longo do tempo profundo. In *Pessoas, Plantas e Animais do Semiárido Brasileiro - Sociobiodiversidade na Chapada do Araripe*. eds: Albuquerque, UP; Meiado, MV. in press.

**Simões, T. R** 2012. Redescription of *Tijubina pontei*, an Early Cretaceous lizard (Reptilia; Squamata) from the Crato Formation of Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 84(1): 79-94.

Simões, T.; Caldwell, M.W.; Kellner, A.W.A. 2014. A new Early Cretaceous lizard species from Brazil, and the phylogenetic position of the oldest known South American squamates. *Journal of Systematic Palaeontology*, online: 1-14.

**Silva, H.P. e Kellner, A.W.A.** 2006. A combinação de técnicas na preparação de vertebrados fósseis: o exemplo de *Thalassodromeus sethi* (Pterosauria, Tapejaridae). Em *Paleontologia de Vertebrados: Grandes Temas e Contribuições Científicas*. Editores: Gallo, V; Brito, P. M.; Silva, H. M. A.; Figueiredo, F. J. Interciência, Rio de Janeiro: 293 – 301.

**Silva, J.H.; Sousa-Filho, F.E.; Saraiva, A.A.F.; Andrade, N.A.; Viana, B.C.; Sayão, J.M.; Abagaro, B.T.O.; Freire, P.T.C.; Saraiva, G.D.** 2013. Spectroscopic Analysis of a Theropod Dinosaur (Reptilia, Archosauria) from the Ipubi Formation, Araripe Basin, Northeastern Brazil. *Journal of Spectroscopy*, 2013: 1 – 7.

**Small, H.L.** 1913. Geologia e supprimento d'água subterrânea no Ceará e parte do Piauhy. Rio de Janeiro, *Inspectoria Federal de Obras contra as Secas*, 181p.

**Steel, L.** The palaeohistology of pterosaur bone: an overview. *Zitteliana B*, 28: 109-125.

**Steel L.; Martill, D.M.; Kirk, J.R.J.; Anders, A.; Loveridge, R.F.; Frey, E.; Martin, J.G.** 1997. *Arambourgiania philadelphiae*: giant wings in small halls. *The Geological Curator*, 6: 305–313.

**Unwin**, D.M. 1995. Preliminary results of a phylogenetic analysis of the Pterosauria (Diapsida: Archosauria). In: Sun, A. & Wang, Y. (Eds.), *Sixth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota, Beijing, China*, pp. 69–72.

**Unwin**, D.M. 1996. Preliminary results of a phylogenetic analysis of the Pterosauria (Diapsida: Archosauria). In Ailing S, Yuangng W. (eds.). *Sixth symposium on Mesozoic terrestrial ecosystems and biota, short papers*. Beijing: China Ocean Press. 69-72.

**Unwin**, D.M. 2001. An overview of the pterosaur assemblage from the Cambridge Greensand (Cretaceous) of Eastern England. *Mitt. Mus. Nat. kd. Berl., Geowiss. Reihe*, 4: 189 - 222.

**Unwin**, D.M. 2003. On the phylogeny and evolutionary history of pterosaurs. In Buffetaut E, Mazin JM (eds.). *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*. London, Geological Society Special Publications 217:139–190.

**Unwin**, D.M. 2006. Pterosaurs: From deep time. *London, Pi Press*, 347p.

**Unwin**, D.M. e **Lü**, J. 1997. *Zhejiangopterus* and the relationship of Cretaceous pterosaurs. *Historical Biology*, 12: 199–210.

**Unwin**, D.M. e **Martill**, D.M. 2007. Pterosaurs of the Crato Formation. In *The Crato Fossil Beds of Brazil - Window into an Ancient World*. Editores David M. Martill, Günter Bechly e Robert F. Loveridge. Cambridge Press, Nova Iorque: 475 - 524.

**Valença**, L.M.M.; **Neumann**, V.H.; **Mabesoone**, J.M. 2003. An Overview on Callovian-Cenomanian intracratonic basins of Northeast Brazil: Onshore stratigraphic record of the opening of the southern Atlantic. *Geologica Acta*, 1(3): 261-276.

**Veldmeijer**, A.J. 2005. Description of two pterosaur (Pterodactyloidea) mandibles from the Lower Cretaceous Santana Formation, Brazil. *DEINSEA*, 11: 67-86.

**Veldmeijer**, A.J. 2006 - Toothed pterosaurs from the Santana Formation (Cretaceous; Aptian - Albian) of northeastern Brazil. A reappraisal on the basis of newly described material. *Utrecht University, Utrecht*. Tese de Doutorado, 269pp

**Veldmeijer**, A.J.; **Signore**, M.; **Meijer**, H.J.M. 2005. Brasileodactylus (Pterosauria, Pterodactyloidea, Anhangueridae); an update. *Cranium*, 22: 45–56.

**Vila Nova**, B.C.; **Saraiva**, A.A.F.; **Moreira**, J.K.R.; **Sayão**, J.M. 2011. Controlled excavations in the Romualdo Formation Lagerstätte (Araripe Basin, Brazil) and pterosaur diversity: remarks based on new findings. *Palaios*, 26(3): 173–179.

**Vila Nova**, B.C. e **Sayão**, J.M. 2012. On wing disparity and morphological variation of the Santana Group pterosaurs. *Historical Biology*, 24: 567–574.

**Vila Nova** B.C.; **Sayão**, J.M.; **Neumann**, V.H.M.L.; **Kellner**, A.W.A. 2014. Redescription of *Cearadactylus atrox* (Pterosauria, Pterodactyloidea) from the Early Cretaceous Romualdo Formation (Santana Group) of the Araripe Basin, Brazil. *J Vert Paleont.*, 34(1): 126–134.

**Vila Nova**, B.C.; **Sayão**, J.M.; **Langer**, M.C.; **Kellner**, A.W.A. 2014. Comments on the cervical vertebrae of the Tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea) with description of new specimens. *Historical Biology*, no prelo.

**Von Spix**, J.B. e **Von Martius**, C.F.P. 1823-1831- Reise in Brasilien. 3 vol., München, 412p.

**Vullo**, R.; **Marugán-Lobon**, J.; **Buscalioni**, A.; **Moratalla**, J.J. 2009. The first tapejarid pterosaur from Europe. 69<sup>th</sup> Society of Vertebrate Paleontology Annual Meeting. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(3): 196A.

**Vullo**, R.; **Marugán-Lobón**, J.; **Kellner**, A.W.A.; **Buscalioni**, A.D.; **Gomez**, B.; **Fuente**, M.; **Moratalla**, J.J. 2012. A New crested pterosaur from the Early Cretaceous of Spain: The first european tapejarid (Pterodactyloidea: Azhdarchoidea). *PLoS ONE*, 7(7): available online.

**Wang**, X. e **Zhou**, Z. 2003. A new pterosaur (Pterodactyloidea: Tapejaridae) from the Early Cretaceous Jiufotang Formation of western Liaoning and its implications for biostratigraphy. *Chinese Science Bulletin*, 48(1): 16–23.

- Wang, X.** e **Zhou, Z.** 2006. Pterosaur assemblages of the Jehol Biota and their implication for the Early Cretaceous pterosaur radiation. *Geological Journal*, 41: 405–418.
- Wang, X.; Kellner, A.W.A.; Zhou, Z. Campos, D.A.** 2005. Pterosaur diversity and faunal turnover in cretaceous terrestrial ecosystems in China. *Nature*, 437: 875–879.
- Wang, X.; Kellner, A.W.A.; Zhou, Z.; Campos, D.A.** 2008. Discovery of a rare arboreal forest-dwelling flying reptile (Pterosauria, Pterodactyloidea) from China. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105:1983–1988.
- Wang, X.; Kellner, A.W.A.; Jiang, S.; Meng, X.** 2009. An unusual long-tailed pterosaur with elongated neck from western Liaoning of China. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 81(4): 793–812.
- Wang, X.; Kellner, A.W.A.; Jiang, S.; Cheng, X.** 2012. New toothed flying reptile from Asia: close similarities between early Cretaceous pterosaur faunas from China and Brazil. *Naturwissenschaften*, 99(4): 249–257.
- Wang, X.; Kellner, A.W.A.; Jiang, S.; Wang, Q.; Ma, Y.; Paidoula, Y.; Cheng, X.; Rodrigues, T.; Meng, X.; Zhang, J.; Li, N.; Zhou, Z.** 2014. Sexually Dimorphic Tridimensionally Preserved Pterosaurs and Their Eggs from China. *Current Biology*, 24(12): 1-8.
- Watabe, M.; Tsuihiji, T.; Suzuki, S.; Tsogtbaatar, K.** 2009. The first discovery of pterosaurs from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Acta Palaeontologica Polonica*, 54(2): 231 - 242.
- Wellnhofer, P.** 1975. Pterodactylus antiquus (SOEMMERRING). – Specimina historica. – *Jahresbericht 1974 und Mitteilungen der Freunde der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie*, 3: 13–19.
- Wellnhofer, P.** 1978. Pterosauria. In: Wellnhofer, P. (Ed.), *Encyclopedia of Paleoherpetology* 19; Stuttgart, New York (G. Fischer Verlag), 82 pp.

- Wellnhofer**, P. 1988. Terrestrial locomotion in pterosaurs. *Historical Biology*, 1: 3–16.
- Wellnhofer**, P. 1991a. The Illustrated Encyclopedia of Prehistoric Flying Reptiles. New York, *Barnes and Noble Books*. 124pp.
- Wellnhofer**, P. 1991b. [Weitere Pterosaurierfunde aus der Santana-Formation (Apt) der Chapada do Araripe, Brasilien]. *Palaeontographica Abt A*, 215: 43-101. [Alemão]
- Wellnhofer**, P. 1996. Historical review of pterosaur research. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16(3): 72.
- Wellnhofer**, P. 2008. A short history of pterosaur research. *Zitteliana B*, (28): 7 – 19.
- Wellnhofer** P. e **Kellner** A.W.A. 1991. The skull of *Tapejara wellnhoferi* Kellner (Reptilia: Pterosauria) from the Lower Cretaceous Santana Formation of the Araripe Basin, Northeastern Brazil. *Mitt. bayer. Staatsslg Paläont. hist. Geol.*, 31: 89–106.
- Wedel**, M.J. e **Taylor**, M.P. 2013. Caudal Pneumaticity and Pneumatic Hiatuses in the Sauropod Dinosaurs *Giraffatitan* and *Apatosaurus*. *PLoS ONE*, 8(10): e78213.
- Wild**, R. 1978. Die Flugsaurier ( Reptilia, Pterosauria) aus der Oberen Trias von Cene bei Bergamo, Italien. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, 17: 176–256.
- Wild**, R. 1984. A new pterosaur (Reptilia, Pterosauria) from the Upper Triassic (Norian) of Friuli, Italy. *Atti Museo Friulano del Storia Naturale*, 5: 45-62.
- Williston**, S.W. 1903. On the osteology of *Nyctosarus* (*Nyctodactylus*). *Field Columbian Museum Publications, Geological Series*, 2: 125-163.
- Witton**, M.P. 2007. Titans of the skies: azhdarchid pterosaurs. *Geology Today*, 23: 33–38.
- Witton**, M.P. 2008. A new approach to determining pterosaur body mass and its implications for pterosaur flight. *Zitteliana B*, 28: 143–158.

**Witton**, M.P. 2009. A new species of *Tupuxuara* (Thalassodromidae, Azhdarchoidea) from the Lower Cretaceous Santana Formation of Brazil, with a note on the nomenclature of Thalassodromidae. *Cretaceous Research*, 30: 1293–1300.

### Witton 2010

**Witton**, M.P. 2013. Pterosaurs: Natural History, Evolution, Anatomy. *Princeton University Press*, Princeton and Oxford, pp.

**Witton**, M.P. e **Habib**, M. 2010. On the size and flight diversity of giant pterosaurs, the use of birds as pterosaur analogues and comments on pterosaur flightlessness. *PLoS ONE*, 5(11): e13982.

**Witton**, M.P. e **Naish**, D. 2008. A reappraisal of azhdarchid pterosaur functional morphology and paleoecology. *PLoS ONE*, 3: e2271.

**Young**, C.C. 1964. On a new pterosaurian from Sinkiang, China. *Vertebrata Palasiatica*, 8: 221–256 (em Chinês).



## 8. Anexos

### 8.1 Breves comentários sobre a taxonomia de Azhdarchoidea

Azhdarchidae foi a primeira família de Azhdarchoidea com a publicação inicial de *Quetzalcoatlus* (Lawson 1975). Desde então, novos indivíduos foram descritos, confirmando o característico alongamento das vértebras cervicais do grupo, bem como o crânio alongado rostro-caudalmente, e a ausência de dentes. Averianov et al. (2005) comenta sobre uma ampla distribuição geográfica do grupo, com uma extensa lista de referências. Os autores reconhecem que a grande maioria dos registros são compostos de fragmentos isolados de ossos, o que algumas vezes pode dificultar a identificação de táxons específicos.

Desde a sua descrição inicial (Kellner 1989), Tapejaridae foi reconhecido como um grupo individualizado de pterossauros, embora a sua abrangência seja disputada. Nos anos posteriores a definição do grupo, novos táxons também do Grupo Santana foram classificados nesta família, tais como *Tupuxuara leonardii*, *Tupandactylus imperator*, *Tupandactylus navigans*, *Thalassodromeus sethi*, e *Caupedactylus ybaka*. Além destes, alguns pterossauros da Formação Jiufotang do Grupo Jehol da China também foram classificados nesta família (já definida como um clado desde Kellner 2003): *Sinopterus dongi*, *Sinopterus jii* e *Huaxiapterus* (Wang e Zhou 2003; Kellner e Campos 2007). Há poucos anos, uma espécie do Cretáceo da Espanha, *Europejara olcadesorum*, foi associada ao grupo (Vullo et al. 2012). Além disso, há registros de tapejarídeos indeterminados para outras localidades (Kem Kem, Marrocos - Kellner 2004), mas o grupo não é tão diverso ou distribuído como Azhdarchidae, embora seja mais ampla do que de Chaoyangopterinae. A proximidade entre essas duas linhagens, Azhdarchidae e Thalassodrominae, é a principal fonte de discussão sobre os graus de parentesco entre os Azhdarchoidea. Unwin (2003) sugeriu o clado Neoazhdarchia, o qual agruparia Thalassodrominae (*Tupuxuara* e *Thalassodromeus*) e Azhdarchidae. Essa proposta tem sido suportada por trabalhos subsequentes que utilizam versões atualizadas do banco de dados de Unwin (2003) (Lü et al. 2006, 2008, 2010; Martil e Naish 2006).

Quando foi erguida a família Chaoyangopteridae, Lü et al. (2008) associaram ao grupo as espécies *Chaoyangopterus*, *Jidapterus*, *Eoazhdarcho*, *Eopteranodon*, e *Shenzhoupterus*. Pinheiro et al. (2011) comentaram sobre a proximidade de Chaoyangopteridae a Tapejarinae, e renomearam o grupo para Chaoyangopterinae. Além disso, eles não incluem *Eopteranodon* e *Eoazhdarcho* no grupo, por motivos diversos.

A seguir, apresentamos um sumário com comentários da informação disponível sobre vários pterossauros vinculados a este complexo cladístico. Eles estão expostos na sequência em que foram descritos, respeitando grandes agrupamentos filogenéticos (i.e., primariamente todos os Tapejaridae (Tapejarinae e Thalassodrominae), em seguida, Chaoyangopterinae, e por último, os Azhdarchidae. Para evitar comentários redundantes, e fora do escopo deste tomo, nos limitamos a trazer espécies comparáveis aos descritos na seção 4, ao invés de realizar uma revisão completa de Azhdarchoidea.

AZHDARCHOIDEA Nesson 1984

TAPEJARIDAE Kellner 1989

TAPEJARINAE Kellner e Campos 2007

*Tapejara* Kellner 1989

*Tapejara wellnhoferi* Kellner 1989

**Comentários:** Apesar de não ser o primeiro Tapejaridae descrito, *Tapejara wellnhoferi* foi utilizado como espécie tipo do gênero tipo da família, sendo utilizado por Kellner (1989) ao invés de *Tupuxuara longicristatus*, descrito um ano antes. É a espécie mais bem conhecida de tapejarídeo da Chapada do Araripe, com um bom número de indivíduos descritos ou conhecidos (AMNH 22445, AMNH 24440, SMNK PAL 1137, MN 9565-V, MN 4728-V) (Kellner 1989; Wellnhofer e Kellner 1991; Elgin e Campos 2011; Eck et al. 2011; Vila Nova et al. 2014). Embora as relações entre os Tapejaridae e outros pterodactilóides fossem desconhecidas quando o grupo foi definido (Kellner 1989), Kellner (1995) indicou uma proximidade filogenética a Azhdarchidae. Tal relação foi confirmada posteriormente (Kellner 2003; Unwin 2003), e comprovada com novos estudos (e.g. Kellner 2004; Andres e Ji 2008; Wang et al. 2012). Sendo uma das espécies conhecidas a mais tempo, e com mais espécimes descritos, *Tapejara wellnhoferi* sempre foi reconhecida, e nunca teve a sua validade taxonômica questionada. É a espécie com maior quantidade de autapomorfias dentre os tapejarídeos.

A morfologia mandibular de *T. wellnhoferi*, com uma crista sagital bem desenvolvida nos dentários, que forma uma margem anterior côncava e um “bico” sinfiseal agudo, permanece única entre os tapejaríneos conhecidos. Animais chineses apresentam cristas baixas no dentário, enquanto *Tupandactylus imperator* apresenta uma crista bem desenvolvida, mas com margem anterior convexa (Pinheiro et al. 2011). Na descrição original da espécie, Kellner (1989) apontou, como características diagnósticas, 1) crista sagital grande e alta, posicionada na região anterior do crânio e estendida posteriormente;

2) rostro inclinado ventralmente; 3) ausência de crista medial no palato; 4) órbita situada abaixo da margem dorsal da fenestra naso-antorbital. Posteriormente, Wellnhofer & Kellner (1991) apresentam uma diagnose emendada para a espécie, da forma que se segue: pterossauros pterodactilóides com crânio curto, crista sagital pré-maxilar na parte anterior do crânio, que se reduz a uma extensão posterior baixa, seguindo a região média do teto craniano; presença de uma crista frontoparietal curta; fenestra naso-antorbital de grandes proporções e órbita relativamente pequena, situada abaixo do nível da margem superior da fenestra naso-antorbital; rostro inclinado ventralmente, com uma depressão côncava em vista palatal e terminando anteriormente de forma aguda; ausência de crista palatal; crista sagital ventral na sínfise mandibular; margem superior da sínfise inclinada ventralmente, com uma depressão côncava em vista dorsal; vértebras cervicais curtas, com espinhos neurais baixos e dois grandes forames pneumáticos laterais ao canal neural; ausência de forames pneumáticos no eixo. Material pós-craniano de *T. wellnhoferi* foi, posteriormente, descrito por Eck et al. (2011) e Elgin & Campos (2011). Eck et al. (2011) acrescentam à diagnose emendada de Wellnhofer & Kellner (1991) um caractere pós-craniano: “úmero perfurado por dois forames pneumáticos, um situado na face dorsal do osso, na base do processo posterior e um segundo na face ventral do collum”.

*Tupandactylus* Kellner e Campos 2007

*Tupandactylus imperator* Campos e Kellner 1997

**Comentários:** Inicialmente classificado como *Tapejara imperator* (Campos e Kellner 1997), esta espécie foi alocada para um gênero próprio por Kellner e Campos (2007), devido a “várias diferenças morfológicas”, segundo os próprios autores. É uma espécie até agora exclusiva dos calcários laminados da Formação Crato, sem registro na Formação Romualdo, mais recente (Campos e Kellner 1997; Kellner e Campos 2007; Pinheiro et al. 2011). Kellner e Campos (2007) citam as seguintes características diagnósticas da espécie: 1) crista sagital grande e alta, formada por uma porção ossificada basal e uma extensa área de tecido mole; 2) extensa porção pré-maxilar anterior da crista, portando uma projeção dorsal em forma de espinho; 3) parte posterior da crista sagital baixa e estendendo-se muito além da região occipital. Esta descrição foi emendada por Pinheiro et al. (2011), para a seguinte: “pterossauro tapejarídeo com um processo occipital (crista frontoparietal) de comprimento similar ao do restante do crânio (medido entre a extremidade rostral das pré-maxilas e os esquamosais); crista de tecido mole excepcionalmente grande, suportada anteriormente por um processo supra-pré-maxilar

direcionado caudalmente; componente de tecido mole da crista cranial composto por fibras paralelas curvadas em direção caudal; lâmina óssea pré-maxilar projetada anteriormente; mandíbula portando crista sagital bem desenvolvida, arredondada e com margem rostral inclinada em um ângulo de, aproximadamente, 60° em relação aos ramos mandibulares”. É importante observar que todas as características diagnósticas estão restritas ao crânio, um fator comum aos pterossauros abordados neste volume.

Há um conflito taxonômico quanto ao gênero, com alguns autores defendendo a existência de uma segunda espécie, *Tupandactylus navigans* (Frey et al. 2003; Pinheiro et al. 2011), enquanto outros autores suportam que *T. navigans* seria um sinônimo júnior de *T. imperator*, com o holótipo e demais espécimes referidos a *T. navigans* sem características que suportassem uma separação (Kellner e Campos 2007). Isso se deve ao fato do holótipo de *T. navigans* não possuir a extensão característica do parietal que serve de base para a crista sagital. Kellner e Campos (2007) argumentam que a região occipital tanto do holótipo quanto do material referido (SMNK PAL 1137) estão ausentes, e não pode ser confirmado que tais indivíduos não possuíssem uma extensão parietal como *T. imperator*. Outros autores, como Frey et al. (2003) e Pinheiro et al. (2011) argumentam que outras diferenças são suficientes para justificar uma nova espécie, como por exemplo a margem anterior da crista sagital de *T. navigans*, que se posiciona de forma mais vertical, enquanto que em *T. imperator* a região apresenta uma lâmina óssea convexa e anteriormente projetada. Aliado a isso, Pinheiro et al. (2011) propõem que o crânio de *T. imperator* é mais achatado do que o de *T. navigans*, com uma razão entre comprimento e altura de 3.6, diferente da proporção de 2.3 para a mesma medida em *T. navigans*. Pinheiro et al. (2011) consideram essas características suficientemente robustas para diferenciar *T. imperator* e *T. navigans*. É importante salientar, porém, que Pinheiro et al. (2011) ressaltam a possibilidade de ambas espécies serem variações sexuais de um mesmo táxon, uma vez que as funções das cristas sagitais não totalmente compreendidas.

*Europejara* Vullo et al. 2012

*Europejara olcadesorum* Vullo et al. 2012

**Comentários:** O primeiro tapejarídeo descrito para a Europa, é também o mais antigo tapejaríneo encontrado até o momento, sendo originário de sedimentos do Barremiano (130-125 milhões de anos). A análise dos autores coloca *Europejara* em uma politomia com *Tapejara* e *Tupandactylus*, separados dos tapejaríneos chineses. O holótipo de *E.*

*olcadesorum* possui uma crista sagital bem desenvolvida no dentário, similar a apresentada por *Tupandactylus* e *Tapejara*. A espécie é diagnosticada por algumas autapomorfias, a saber: crista óssea do dentário recurvada caudalmente; crista do dentário mais desenvolvida dorsoventralmente do que anteroposteriormente; uma razão alta entre a altura da crista do dentário e a altura do ramo mandibular (DCH / MRH - esta razão é próxima a 4 nesta espécie, enquanto varia entre 1.5 e 3 em outros tapejarídeos). Além disto, os seguintes caracteres, apesar de não serem exclusivos, são vistos na espécie em uma combinação única: presença de uma protuberância lingual desenvolvida medialmente, ao longo da margem dorsal do dentário; presença de depressões rasas, porém evidentes, na superfície medial do ramo mandibular.

Em sua descrição, é sugerido que *Europejara* seria uma linhagem mais basal de tapejaríneo, e Vullo et al. (2012) comentam que, apesar da análise cladística não retornar um resultado com o grau de detalhe necessário, é provável que este táxon se posicionaria externo a dicotomia entre tapejaríneos brasileiros e chineses. Vullo et al. (2012) também comentam sobre a evolução compartilhada entre tapejarídeos e plantas, uma vez que *Europejara* aparenta possuir estruturas anatômicas similares as observadas em aves dispersoras de sementes atuais. Tal nicho já foi proposto para *Tapejara* previamente (Wellnhofer e Kellner 1991), com uma literatura considerável sobre o tema não só para *Tapejara*, como outras espécies de pterossauros (Wang e Zhou 2003, 2006; Vullo et al. 2012).

#### *Caupedactylus* Kellner 2013

#### *Caupedactylus ybaka* Kellner 2013

**Comentários:** Apesar de não realizar uma análise filogenética com o holótipo, Kellner (2013) baseando-se em caracteres anatômicos do crânio sugere que a nova espécie representaria um Tapejaridae basal, com uma proximidade a Tapejarinae. Kellner (2013) comenta que a espécie difere de todos os tapejarídeos conhecidos por apresentar as seguintes características anatômicas: crista sagital da pré-maxila se expandindo tanto anterior quanto posteriormente; um processo lacrimal mais inclinado; maior inclinação do quadrado relativa a margem ventral do crânio, mais parecida com o padrão de Archaeoptero-dactyloidea (*sensu* Kellner 2003). Além disso, Kellner (2013) cita algumas características que não estão presentes em todos os tapejarídeos, como: fenestra pós-palatina reduzida, em formato de fenda; presença de uma fenestra sub-temporal secundária (vista também em *Tupuxuara leonardii*, *Thalassodromeus sethi*, e alguns

táxons não-pterodactylóides); basisfenóide sem processos desenvolvidos, e não fazendo parte da abertura inter-pterigóide; a metade posterior da margem ventral da sínfise mandibular é mais espessa, a qual forma uma superfície levemente convexa.

Algumas dessas características - fenestra sub-temporal secundária, fenestra pós-palatina reduzida - podem ser observadas em AMNH 22562, enquanto outras - crista sagital da pré-maxila expandida anteriormente, metade posterior da sínfise mandibular mais espessa - não podem ser observadas simplesmente porque a região não encontra-se preservada no fóssil. Se *Caupedactylus* for realmente um tapejaríneo basal, tal compartilhamento de estruturas pode indicar que a anatomia de thalassodromíneos e tapejaríneos seja mais compartilhada do que previamente suposto.

*Sinopterus* Wang e Zhou 2003

*Sinopterus dongi* Wang e Zhou 2003

**Comentários:** Na descrição inicial, Wang e Zhou (2003) comentam brevemente sobre a anatomia da espécie. O holótipo, apesar de compactado, encontra-se completamente preservado, sendo o primeiro tapejarídeo descrito fora do Brasil. Outras duas espécies, *S. jii* e *S. gui*, foram descritos posteriormente, embora a validade de uma delas tenha sido contestada, e realocada em outro gênero (Li et al. 2003; Lü e Yuan 2005; Lü et al. 2006; Kellner e Campos 2007; Pinheiro et al. 2011). Não há dúvidas que *Sinopterus* é um tapejaríneo, e alguns estudos biogeográficos já comentaram sobre uma possível origem chinesa para o grupo (Wang et al. 2005; Wang e Zhou 2006).

A diagnose inicial da espécie, proposta por Wang e Zhou (2003) continha alguns caracteres que se mostraram presentes em outras espécies, mas ela se manteve constante desde a descrição: "rosto delgado e pontiagudo, sem dentes, com um bico ósseo. Crânio longo e baixo. Crista sagital da pré-maxila e do dentário baixa e reduzida. Crista posterior da pré-maxila curvada para cima, separada do crânio, e paralela a crista parietal. Fenestra nasoanterorbital grande (comprimento cerca de 2.5 vezes a altura), excedendo um terço do comprimento total do crânio. Rádio, metacarpo alar e primeira falange do dígito alar medindo 1.5, 1.6 e 2 vezes o tamanho do fêmur, respectivamente. Carpais grandes e não fusionados. Escápula fortemente curvada. Coracóide expandido na articulação com a escápula. Tíbia cerca de 1.4 vezes o tamanho do fêmur. Metatarsos progressivamente menores. Metatarsos cerca de 22.1% o tamanho do metacarpal alar". O fato do holótipo estar praticamente completo favoreceu para que características de toda a

anatomia do indivíduo pudessem ser utilizadas na diagnose, uma situação rara para pterossauros.

*Huaxiapterus* Lü e Yuan 2005

*Huaxiapterus jii* Lü e Yuan 2005

**Comentários:** Criado inicialmente em 2005, em 2 anos o gênero *Huaxiapterus* já possuía 3 espécies - *Huaxiapterus jii* Lü e Yuan 2005, *Huaxiapterus corollatus* Lü, Jin, Unwin, Zhao, Azuma, Ji 2006, e *Huaxiapterus benxiensis* Lü, Gao, Xing, Li, Ji 2007. É importante observar que, na descrição original, o holótipo de *Huaxiapterus jii* foi classificado como *Sinopterus jii*, sendo posicionado em um novo gênero no ano seguinte (Lü et al. 2006). Esse complexo *Huaxiapterus* já foi o objeto de algumas discussões na literatura (Lü et al. 2007, 2008), e atualmente *H. jii* é considerado a única espécie válida (Andres et al. 2014). Na descrição de *H. benxiensis*, os autores comentam sobre o grau de desenvolvimento da crista pré-maxilar, que se estende para a região parietal, muito mais desenvolvida nesta espécie do que em outros tapejarídeos chineses. Porém, no mesmo artigo, os autores afirmam que as outras espécies do gênero não possuem a região em questão preservada, levantando dúvidas no argumento utilizado (Lü et al. 2007). Ainda não há um consenso sobre a validade de *H. benxiensis* e *H. corollatus* (Andres et al. 2014).

*Eopteranodon* Lü e Zhang 2005

*Eopteranodon lii* Lü e Zhang 2005

**Comentários:** A espécie é baseada no holótipo BPV-078, um esqueleto incompleto com crânio. O crânio, longo e sem dentes, possui uma crista bem desenvolvida, similar a de *Pteranodon*. Isso foi utilizado pelos autores originais para associar a espécie ao clado Pteranodontoidea como *incertae sedis* (Lü e Zhang 2005). Logo em seguida, uma análise filogenética contendo os pterossauros conhecidos para a região de Yixian agrupou *Eopteranodon* com os azhdarchóides, em especial os gêneros *Tapejara* e *Tupuxuara* (Lü e Ji 2006). Na análise onde foi criado o clado Chaoyangopteridae, *Eopteranodon* foi agrupado com os demais táxons deste clado (Lü et al. 2008). Recentemente, em uma análise englobando praticamente todos os táxons conhecidos, *Eopteranodon* novamente foi agrupado com *Tapejaridae*, em especial as formas do Grupo Jehol da China (Andres et al. 2014).

THALASSODROMINAE Kellner e Campos 2007

*Tupuxuara* Kellner e Campos 1988

*Tupuxuara longicristatus* Kellner e Campos 1988

**Comentários:** *Tupuxuara longicristatus* foi o primeiro tapejarídeo descrito, com base em um material fragmentário da crista pré-maxilar. Posteriormente, novos materiais e espécies foram descritos e associados ao gênero (Kellner e Campos 1994; Witton 2009). A época de sua descrição, era o pterossauro sem dentes mais antigo conhecido. A quilha do palato, característica do gênero, já é utilizada na diagnose inicial, por Kellner e Campos (1988). Porém, boa parte dos demais caracteres apontados na descrição inicial se mostraram também presentes entre níveis supra-específicos. Atualmente, a única feição anatômica capaz de diferenciar *T. longicristatus* de *T. leonardii*, uma espécie descrita posteriormente, é a morfologia da quilha palatal. O fato de *T. longicristatus* e *T. deliradamus*, outra espécie descrita recentemente para o gênero, não possuírem partes comparáveis entre si traz mais confusão para o gênero (Pinheiro 2014). O novo espécime descrito neste volume, AMNH 22562, aparenta ser muito próximo dos indivíduos conhecidos de *Tupuxuara*, provavelmente representando uma espécie já conhecida. Por não possuir a extensão rostral do palato preservada, porém, é impossível determinar a qual das espécies de *Tupuxuara* AMNH 22562 é mais próximo.

*Tupuxuara leonardii* Kellner e Campos 1994

**Comentários:** Baseado em outro fragmento craniano, também com o palato preservado, Kellner e Campos (1994) descreveram *Tupuxuara leonardii*. Desde a diagnose inicial a morfologia da quilha palatal tem se mantido como o único caráter diagnóstico capaz de separar *T. leonardii* de *T. longicristatus* (Kellner e Campos 1994, 2007; Pinheiro 2014). Averianov (2010, 2014) levanta suspeitas na utilização deste caráter, ao comentar que em *Azhdarcho lancicollis* tal estrutura é bastante variável entre os diversos espécimes conhecidos. Um material mais completo, referido ao mesmo táxon, já foi ilustrado e comentado em alguns trabalhos (Veldmeijer 2006; Witton 2009; Pinheiro e Schultz 2012), embora uma descrição anatômica formal ainda não tenha sido apresentada. A validade da espécie foi contestada por Martill e Naish (2006), e posteriormente revalidada por Kellner e Campos (2007), Witton (2009) e Pinheiro (2014).



### *Tupuxuara deliradamus* Witton 2009

**Comentários:** A mais recente das espécies descritas para o gênero, o holótipo é composto de um fragmento da região occipital, com a região temporal e parte da crista sagital preservada (Witton 2009). Há um questionamento se o holótipo representa uma espécie válida, uma vez que as características apomórficas apontadas poderiam não ser suficientes para sustentar a espécie (Kellner 2013; Pinheiro 2014). Witton (2009) na descrição da espécie sugere que o espécime referido a *T. leonardii* por Veldmeijer (2006) seria mais um indivíduo deste táxon. Esta afirmação não é diretamente contestada por Kellner (2013), embora ele comente que o indivíduo (KPMNH DL 84) aparenta apresentar adulterações, e qualquer comentário deve ser visto com cautela. Com a descrição de AMNH 22562 neste volume, e as contestações da validade de *T. deliradamus* por Kellner (2013) e Pinheiro (2014), fica evidente que uma revisão do aqui denominado "complexo *Tupuxuara*" é fundamental para um maior entendimento de Thalassodrominae.

### *Thalassodromeus* Kellner e Campos 2002

#### *Thalassodromeus sethi* Kellner e Campos 2002

**Comentários:** *T. sethi* possui uma extensa lista de autapomorfias, descrito como um "tapejarídeo com crista cranial desenvolvida, composta pelas pré-maxilas, frontais, parietais e supra-occipital, começando na extremidade anterior do crânio e se estendendo posteriormente, até muito além da região occipital; extremidade posterior da crista sagital em forma de "V"; sutura entre pré-maxilas e frontoparietais retilínea; porção anterior das pré-maxilas e dentários com margens dorsais e ventrais agudas; palatinos fortemente côncavos na região anterior à crista palatal; região occipital mais larga do que em outros tapejarídeos (largura entre os quadrados representando 20% do comprimento entre pré-maxilas e esquamosais)" (Kellner e Campos 2002).

Martill e Naish (2006) questionaram boa parte das características diagnósticas da espécie, devido a sua grande proximidade com *Tupuxuara*. Os autores consideram o holótipo de *T. sethi* como um indivíduo adulto de *Tupuxuara longicristatus*, e estabeleceram uma nova diagnose para o táxon, utilizando características anatômicas de ambas as espécies. Kellner e Campos (2007) e posteriormente Pinheiro e Schultz (2012) e Pinheiro (2014) apontam algumas características relacionadas a anatomia e morfologia da crista craniana, bem como ao palato, que são suficientemente robustas para separar as espécies. Estas características foram comentadas e reforçadas previamente neste

volume, e não restam dúvidas que o holótipo de *T. sethi* representa um táxon diferente dos espécimes referidos a *Tupuxuara*.

CHAOYANGOPTERINAE (Lü et al. 2008, *sensu* Pinheiro et al. 2011)

*Lacusovagus* Witton 2008

*Lacusovagus magnificens* Witton 2008

**Comentários:** Descrito inicialmente sem uma análise filogenética, essa espécie foi tentativamente associada aos Chaoyangopterinae (na época, Chaoyangopteridae). O holótipo (SMNK PAL 4325) está compactado, preservado entre os calcários laminados da Formação Crato. É um crânio parcial, com o maxilar, pré-maxilar e possivelmente partes do jugal preservados. A espécie foi caracterizada por “ramo maxilar que se projeta lateralmente na extremidade posterior, porém com uma orientação paralela à linha sagital do crânio em sua parte média e afilando-se na porção rostral; rostro pré-nasal sem crista, baixo, mas lateralmente largo, que mede < 37% do comprimento da arcada superior, com um ângulo de 70° em sua extremidade dorsal”. Esta espécie é única dentre os pterossauros sem dentes do Araripe por, aparentemente, não possuir uma crista sagital no pré-maxilar e maxilar. A presença desta estrutura é bastante importante na taxonomia dos tapejarídeos, e a ausência da crista exclui *Lacusovagus* de Thalassodrominae ou Tapejarinae. Na descrição original, Witton (2008) utiliza a barra delgada do pré-maxilar formando a margem dorsal da fenestra nasoantorbital para vincular esta espécie aos chaoyangopteríneos. Porém, tal associação deve ser vista com certa cautela, uma vez que o holótipo, e único espécime conhecido, não está completamente preparado, além de estar bastante compactado dorso-ventralmente, dificultando a visualização de estruturas diagnósticas. Aqui, a inclusão de *Lacusovagus* em Chaoyangopterinae é considerada incerta, similar ao observado por Pinheiro (2014).

*Chaoyangopterus* Wang e Zhou 2003

*Chaoyangopterus zhangji* Wang e Zhou 2003

**Comentários:** O primeiro chaoyangopteríneo descrito, em sua descrição inicial ainda não havia uma definição formal para o grupo. Assim, em sua descrição, Wang e Zhou (2003) posicionaram a espécie dentro de Azhdarchoidea, mas sem afinidades conhecidas. Somente com a criação do clado, inicialmente denominado "Chaoyangopteridae", erguido por Lü et al. (2008), que esta e outras espécies tiveram um posicionamento filogenético

mais claro. Lü et al. (2008) definem o grupo como “pterossauros pterodactyloides com uma fenestra naso-anterorbital margeada dorsalmente por uma barra pré-maxilar delgada e estendendo-se posteriormente até além da articulação entre quadrado e articular”. Na criação do grupo, a análise de Lü et al. (2008) posicionou o clado em uma politomia juntamente com Thalassodrominae e Azhdarchidae. No mesmo ano, Andres e Ji (2008) recuperaram "Chaoyangopteridae" como grupo irmão de Azhdarchidae, e Thalassodrominae dentro de Tapejaridae. Recentemente, na análise filogenética realizada por Pinheiro et al. (2011), os autores obtiveram como resultado a inclusão de Chaoyangopterinae dentro de Tapejaridae, em uma relação de grupo-irmão com Tapejarinae. Assim, o nome do clado foi convertido de Chaoyangopteridae para Chaoyangopterinae, sendo definido como “todos os pterossauros mais proximamente relacionados a *Chaoyangopterus zhangii* do que a *Tapejara wellnhoferi*”, (Pinheiro et al. 2011) uma definição seguida neste volume.

*Jidapterus* Dong et al. 2003

*Jidapterus edentus* Dong et al. 2003

**Comentários:** Descrito brevemente em um trabalho curto, pouco foi estudado do holótipo da espécie. No artigo original, os autores não chegaram a associar a espécie a nenhum grupo (Dong et al. 2003). Lü e Ji (2006) sugeriram que a espécie era um azhdarcóide basal, enquanto Wang et al. (2005) sugeriram uma afinidade com *Chaoyangopterus*. Em uma série de trabalhos em um curto intervalo de tempo, Wang e Zhou (2006) sugeriram que *Jidapterus*, *Eopteranodon*, e *Eoazhdarcho* deveriam ser sinonimizados com *Chaoyangopterus*, mas esta decisão foi contestada em outros trabalhos (Lü e Ji 2006a, 2006b). Lü et al. (2008) considera a espécie válida, fazendo parte de Chaoyangopteridae, uma abordagem até agora não contestada por outros trabalhos.

*Shenzhoupterus* Lü et al. 2008

*Shenzhoupterus chaoyangensis* Lü et al. 2008

**Comentários:** Descrito juntamente com a criação de "Chaoyangopteridae", *Shenzhoupterus* é caracterizado pelos autores como “chaoyangopteríneo com uma margem da arcada superior levemente côncava, e arcada inferior levemente convexa.” Segundo os autores, esta estrutura é reversa em *Chaoyangopterus*, enquanto as margens da mandíbula são retas em *Jidapterus*, *Eopteranodon* e *Eoazhdarcho*. O lacrimal e nasal

são bastante espessos no holótipo, uma característica diferente da barra delgada comumente observado em outros pterossauros. Se isto é uma característica anatômica da espécie, ou um artefato durante a fossilização ainda não é certo. *Shenzhoupterus* possui uma crista fronto-parietal se expandindo caudalmente. Além da projeção caudal da porção superior do frontal, a porção inferior do parietal forma uma pequena projeção em direção caudal, formando uma estrutura em forma de "C" no limite posterior do crânio.

*Eoazhdarcho Lü e Ji 2005*

*Eoazhdarcho liaoxiensis Lü e Ji 2005*

**Comentários:** Encontrado na Formação Jiufotang da região de Liaoning, na China, o holótipo (GMN 031102) é um esqueleto parcial e uma mandíbula (Lü e Ji 2005). Inicialmente, a espécie foi diagnosticada com base em proporções dos ossos, sendo identificado como um Azhdarchidae basal (Lü e Ji 2005). Posteriormente, ele foi agrupado com outros táxons pouco conhecidos do Grupo Jehol (Lü e Ji 2006), em um clado eventualmente denominado como Chaoyangoteridae (Lü et al. 2008). Esta posição foi recuperada na análise de Andres et al (2014), e não tem sido contestada desde a sua classificação inicial.

DSUNGARIPTERIDAE Young 1964

*Banguela* Headden e Campos 2014

*Banguela oberlii* Headden e Campos 2014

**Comentários:** Inicialmente referido por Veldmeijer et al. (2005) como um espécime de *Thalassodromeus sethi*, NMSG SAO 251093 foi classificado como uma nova espécie por Headden e Campos (2014). Apesar do espécime ser composto por uma sínfise mandibular, os autores apontam algumas características suficientemente diagnósticas para justificar uma nova espécie, a saber: o formato da cavidade sinfiseal, extensão da superfície sinfiseal dorsal com relação à ventral, formato da quilha sinfiseal dorsal e extensão da quilha sinfiseal ventral (Headden e Campos 2014). A análise filogenética proposta por Headden e Campos (2014) agrupa este táxon dentro de Dsungaripteridae. Este clado, proposto por Young (1964) na descrição de *Dsungaripterus weii*, engloba espécies do Jurássico Superior e Cretáceo inferior da Laurásia (REF). Os Dsungaripteridae são caracterizados por um crânio robusto, crista sagital na porção medial do crânio, ausência de dentes na extremidade anterior do rostro, fenestra sub-

orbital e dentes especializados, comumente adaptados a um hábito alimentar durófago (REFS). *Banguela oberlii* representa o registro mais recente do grupo, sendo o único encontrado em estratos aptianos. Esta classificação é vista com cautela neste volume, uma vez que a porção preservada do holótipo, e único espécime conhecido, é bastante reduzida, e não necessariamente apresenta todas as características diagnósticas do grupo, em especial os dentes com uma base oval larga, restritos a porção posterior das arcadas dentárias (Kellner 2003).

AZHDARCHIDAE Nesso 1984

*Azhdarcho* Nesso 1984

*Azhdarcho lancicollis* Nesso 1984

**Comentários:** Uma das espécies mais bem conhecidas de Azhdarchidae, *Azhdarcho* é conhecido dos estratos do Cretáceo Superior da Formação Bissekty do Uzbequistão (Averianov 2010, 2014). Vários fragmentos de diferentes partes do esqueleto são referidos a esta espécie, resultando em um dos azhdarchídeos mais bem conhecidos anatomicamente (Averianov 2010). O táxon é bastante utilizado em reconstruções biomecânicas (Witton e Habib 2010; Habib e Witton 2013; Averianov 2013), análises filogenéticas (e.g. Andres e Ji 2008), e inferências paleoecológicas (Witton 2007; Witton e Naish 2008). Recentemente, Averianov (2014) comentou sobre os diferentes graus de desenvolvimento da crista palatal encontrada em alguns espécimes de *A. lancicollis*. Segundo o autor, esta característica é bastante plástica, variando de ausente até bem desenvolvida. Se esta variação for confirmada em outras espécies de azhdarchidae, poderá lançar dúvidas na diagnose das espécies de *Tupuxuara*, bastante dependentes do tamanho e altura da crista palatal.

*Zhejiangopterus* Cai e Wei 1994

*Zhejiangopterus linhaiensis* Cai e Wei 1994

**Comentários:** O primeiro azhdarchídeo descrito para a China, *Zhejiangopterus* foi inicialmente descrito como um Nyctosauridae (Cai e Wei 1994), sendo posteriormente classificado como Azhdarchidae, baseando-se em uma série de características (Unwin e Lü 1997). A espécie é um caso diferente dentre a maioria do grupo, pois é conhecida a partir de vários indivíduos semi-completos (Averianov 2014). Apesar do mal estado de

preservação, com esqueletos achatados, não articulados e erodidos, impressões de tecidos moles podem ser vistos em alguns indivíduos (Averianov 2014).

*Arambourgiania* Nesson et al. 1987

*Arambourgiania philadelphiae* Arambourg 1959 *sensu* Nesson et al. 1987

**Comentários:** O mais antigo (historicamente, e não geologicamente) dos azhdarchídeos conhecidos, a espécie foi inicialmente descrita como *Titanopteryx philadelphiae*, nome que nos 80 foi informado como pertencente a um gênero de libélula descrito em 1934 (Arambourg 1959; Nesson et al 1987; Frey e Martill 1996; Martill et al. 1997). Muito pouco deste táxon é conhecido, uma vez que o holótipo e único espécime conhecido é bastante incompleto, compreendendo uma vértebra cervical, extremamente alongada e fragmentos de uma falange alar (Frey e Martill 1996; Averianov 2014).

AZHDARCHOIDEA Nesson 1984

AZHDARCHIDAE Nesson 1984

*Quetzalcoatlus* Lawson 1975

*Quetzalcoatlus northropi* Lawson 1975

**Comentários:** Um dos mais emblemáticos pterossauros conhecidos, *Q. northropi* é considerado, dependendo do autor citado, o maior vertebrado voador conhecido. Apesar de ser bastante conhecido e utilizado em estudos, este táxon é um pouco controverso. Desde a sua descoberta, ele tem sido considerado um dos ramos mais derivados da árvore evolutiva de Pterosauria (Lawson 1975). A descrição inicial baseia-se em um indivíduo fragmentado, composto por fragmentos da asa (Lawson 1975). Posteriormente, indivíduos menores, e mais completos foram encontrados, e identificados como um táxon diferenciado, *Quetzalcoatlus sp.*, que permanece não nomeado até hoje (Kellner e Langston 1996). As análises filogenéticas atuais utilizam *Q. sp.* para determinar os caracteres, geralmente considerando *Q. northropi* como um táxon proximalmente relacionado.

A espécie é muito utilizada em reconstruções biomecânicas (e.g. Habib e Witton 2013), e existe na literatura uma discussão recorrente sobre a terestrialidade do grupo, utilizando *Quetzalcoatlus* como um exemplo recorrente (Wellnhofer 1988; Witton 2007, 2008; Witton e Naish 2008; Butler et al. 2009; Witton e Habib 2010; Habib e Witton 2013).

## 8.2 Medidas morfométricas dos indivíduos estudados:

### AMNH 22568

Tabela 1: medidas das vértebras cervicais (em mm).

	Altura	Comprimento centro	Largura prez	Largura poz	Largura tp
Cervical 5	274.38	296.07	300.7	285.27	277.62
Cervical 6	278.13	294.13	299.23	297.20	281.68
Cervical 7	291.88	285.94	290.85	280.97	260.67
Cervical 8	296.71	X	X	X	X
Cervical 9	291.57	247.59	247.59	248.7	X

Observações: medida da altura = da apófise acessória + hipapófise até o topo do espinho neural; centro = da margem ventro-cranial do cótilo até a parte central do côndilo; largura das zigapófises = entre as margens externas (laterais) de ambos os lados. Abreviações: prez - pré-zigapófises; poz-pós-zigapófises; tp - processo transversos.

### AMNH 24445

Tabela 2: medidas das vértebras cervicais (em mm).

	Altura	Comprimento centro	Largura prez	Largura poz	Largura tp
Cervical 4	18.35	31.80	19.92	17.21	13.11
Cervical 5	15.79	26.88	24.74	20.07	?11.90?
Cervical 6	13.62	29.80	??	23.96	17.52

Observações: medida da altura = da apófise acessória + hipapófise até o topo do espinho neural; centro = da margem ventro-cranial do cótilo até a parte central do côndilo; largura das zigapófises = entre as margens externas (laterais) de ambos os lados. Abreviações: prez - pré-zigapófises; poz-pós-zigapófises; tp - processo transversos.

### MN 4728-V

Tabela 3: medidas das vértebras cervicais (em mm).

	Altura	Comprimento centro	Largura prez	Largura poz	Largura tp
Cervical 5	18.74	31.95	23.43	23.69	16.78
Cervical 6	21.68	?31.43?	?26.20?	26.20	18.66
Cervical 7	??	20.98	20.09	??	??

Observações: medida da altura = da apófise acessória + hipapófise até o topo do espinho neural; centro = da margem ventro-cranial do cótilo até a parte central do côndilo; largura das zigapófises = entre as margens externas (laterais) de ambos os lados. Abreviações: prez - pré-zigapófises; poz-pós-zigapófises; tp - processo transversos.

### 8.3 Fotos de espécimes adicionais utilizados na Discussão

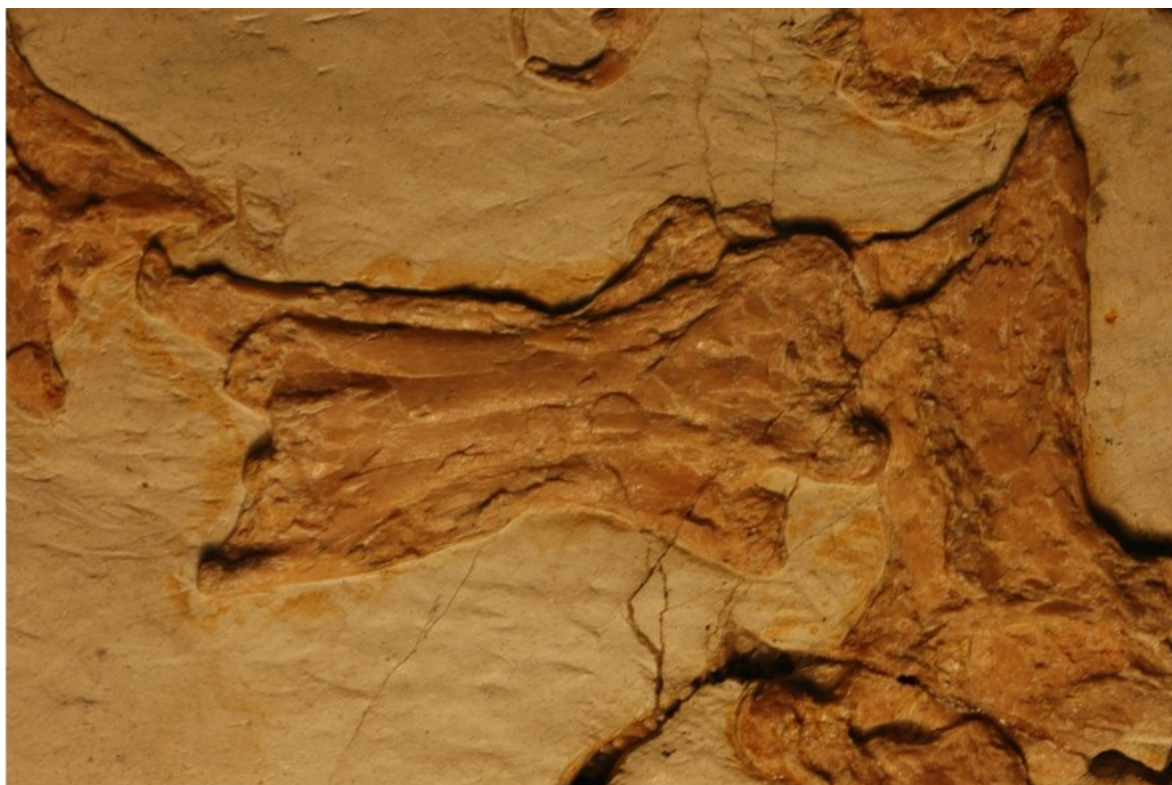
#### IVPP V 14190



Cervical V(?) imagem do arquivo: DSC05552.jpg



**IVPP V 14191**

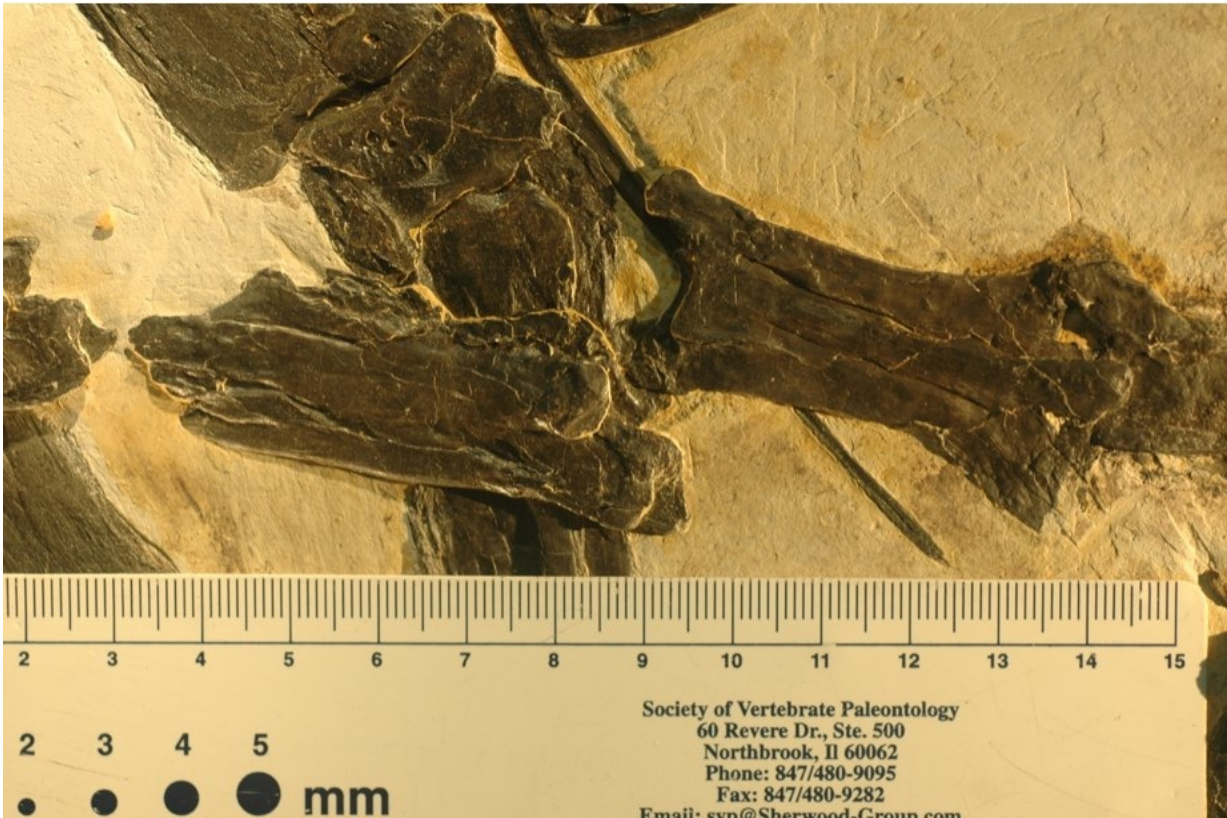


**IVPP V 14593**

Cervical V, VI e VII, diferentes vistas: IVPP V 14593 310.jpg



Cervical VI em vista ventral: IVPP V 14593 014.jpg



**IVPP V 16059**

Cervicais V e VI: DSC\_0435.jpg



Série cervical em diferentes vistas: DSC\_0425.jpg

**IVPP V 13397**(holótipo de *Chaoyangopterus*)



Cervical V(?): imagem do arquivo DSC\_0180.jpg

**SMNK PAL 1137**

Cervical VI(?) em vista lateral direita: DSCN1291.jpg



## 8.4 Estado dos caracteres de AMNH 22562 na matriz filogenética de Wang et al. 2012

### AMNH 22562

001?101100 30102????? ?01112-?01 1001231101 21111?0121 ?0????3000 100??11010  
0????????? ?????????? ??1???????? ???????

## 8.5 Lista de caracteres utilizados na análise filogenética (originalmente Wang et al. 2012, com caracteres adicionais de Pinheiro et al. 2011, Headden e Campos 2014, e originais deste volume):

### CRÂNIO

#### 01. Margem dorsal do crânio:

- 0 - reta ou curvada para baixo
- 1 - côncava
- 2 - apenas o rostro curvado para cima

#### 02. Mandíbula superior e inferior:

- 0 - comprimidas lateralmente
- 1 - comparativamente largas

#### 03. Parte rostral do crânio anterior as narinas externas:

- 0 - reduzida
- 1 - alongada (menos do que metade do comprimento do crânio)
- 2 - extremamente alongada (mais do que metade do comprimento do crânio)

#### 04. Extremidade rostral da pré-maxila / maxila voltada para baixo:

- 0 - ausente
- 1 - presente

#### 05. Posição das narinas externas:

- 0 - sobre a fileira de dentes pré-maxilares

1- deslocada posteriormente à fileira de dentes pré-maxilares

06. Processo separando as narinas externas:

0 - largo

1 - estreito

07. Narina externa e fenestra antorbital:

0 - separadas

1 - confluyente formando a fenestra nasoantorbital

08. Narina e fenestra anterorbital:

0 - menor do que 40% do comprimento do crânio

1 - maior do que 40% do comprimento do crânio

09. Margem posterior da fenestra antorbital (ou nasoantorbital):

0 - reta

1 - côncava

10. Fenestra nasoantorbital (ou antorbital) se estendendo dorsalmente à órbita:

0 - ausente

1 - presente

11. Forma da órbita:

0 - sub-circular

1 - circular

2 - circular, com a margem ventral aberta

3 - piriforme (alongada)

12. Órbita comparativamente pequena e posicionada muito acima do crânio:

0 - ausente

1 - presente

13. Posição da órbita relativa a fenestra nasoantorbital (narina + fenestra antorbital):

0 - mesmo nível ou acima

1 - órbita mais baixa do que a margem dorsal da fenestra nasoantorbital

14. Abertura sub-orbital:

- 0 - ausente
- 1 - presente

15. Fenestra temporal inferior:

- 0 - piriforme, com a porção ventral mais larga do que a dorsal
- 1 - piriforme, com a porção dorsal mais larga do que a ventral
- 2 - reduzida (em forma de fenda)

16. Crista sagital da pré-maxila:

- 0 - ausente
- 1 - presente

17. Posição da crista sagital da pré-maxila:

- 0 - confinada a porção anterior do crânio
- 1 - começando anteriormente a margem anterior da fenestra nasoantorbital, se estendendo além da região occipital
- 2 - começando próxima a margem anterior da fenestra nasoantorbital, alcançando o teto do crânio acima da órbita, mas não se estendendo sobre a região occipital
- 3 - começando próximo a ou a partir da porção anterior do crânio, e se estendendo sobre a região occipital
- 4 - começando na metade posterior da fenestra nasoantorbital
- 5 - Começando na porção média da fenestra nasoantorbital, se estendendo acima da região occipital

18. Forma da crista sagital da pré-maxila:

- 0 - estriada, baixa com uma margem dorsal quase reta
- 1 - estriada, alta, similar a um prego
- 2 - margem dorsal redonda, em forma de lâmina
- 3 - suave, expandida anteriormente e formando uma extensão parecida com uma vara posteriormente
- 4 - suave, começando baixa anteriormente e bastante expandida posteriormente

19. Expansão na parte anterior da crista sagital da pré-maxila:

- 0 - ausente
- 1 - presente

20. Extensão alongada dorsalmente em forma de prego da pré-maxila:

- 0 - ausente
- 1 - presente

21. Expansão da ponta da pré-maxila:

- 0 - ausente
- 1 - presente, com a extremidade da pré-maxila alta
- 2 - presente, com a extremidade da pré-maxila achatada dorso-ventralmente

22. Expansão postero-ventral da maxila:

- 0 - ausente
- 1 - presente

23. Contato maxila-nasal:

- 0 - largo
- 1 - ausente

24. Processo nasal livre:

- 0 - ausente
- 1 - presente

25. Posição do processo nasal livre:

- 0 - localizado lateralmente
- 1 - localizado medialmente

26. Tamanho do processo nasal livre:

- 0 - longo, quase alcançando a margem ventral do crânio
- 1 - curto
- 2 - similar a um botão (extremamente reduzido)

27. Orientação do processo nasal livre:

- 0 - direcionado antero-ventralmente
- 1 - direcionado ventralmente

28. Forâmen no processo nasal:

0 - ausente

1 - presente

29. Lacrimal extensivamente fenestrado:

0 - ausente

1 - presente

30. Espessura do processo lacrimal do jugal:

0 - largo

1 - fino

31. Inclinação do processo lacrimal do jugal:

0 - inclinado anteriormente

1 - subvertical

2 - inclinado posteriormente

32. Elevação pronunciada em vista lateral do jugal:

0 - ausente

1 - presente

33. Porção anterior do frontal rugosa:

0 - ausente

1 - presente

34. Crista óssea do frontal:

0 - ausente

1 - presente

35. Posição da crista óssea do frontal:

0 - confinada a extremidade posterior do crânio

1 - começando acima da órbita

2 - começando na metade posterior da fenestra nasoantorbital



36. Forma da crista óssea do frontal:

0 - reduzida e sem ponta

1 - curta e em forma de espinho, dorsalmente defletida

2 - estreita, direcionada posteriormente

3 - muito alta e larga, pelo menos dobrando a altura do crânio acima da órbita, direcionada posteriormente

4 - alta, base larga e em formato de leque

5 - em formato de capacete

37. Crista óssea do parietal:

0 - ausente

1 - presente

38. Forma da crista óssea do parietal:

0 - sem ponta

1 - constituindo a base da porção posterior da crista craniana

39. Região posterior do crânio arredondada com o esquamosal deslocado ventralmente:

0 - ausente

1 - presente

40. Posição do quadrado relativa a margem ventral do crânio:

0 - vertical ou subvertical;

1 - inclinada cerca de 120 graus para trás

2 - inclinada cerca de 150 graus para trás

41. Posição da articulação entre o crânio e a mandíbula:

0 - abaixo da metade posterior da órbita, ou ainda mais para trás

1 - abaixo da parte média da órbita

2 - abaixo da metade anterior da órbita, ou ainda mais anteriormente

42. Junta helicoidal da mandíbula:

0 - ausente

1 - presente

43. Supraoccipital:

0 - não se estende para trás

1 - se estende para trás

44. Forâmen pneumático atravessando o supraoccipital:

0 - ausente

1 - presente

45. Extremidade distal do processo paraoccipital expandida:

0 - ausente

1 - presente

46. Elevação palatal:

0 - ausente

1 - discreta, reduzindo anteriormente

2 - forte, reduzindo anteriormente

3 - forte, confinada a porção posterior do palato

47. Pequena expansão do palato, próxima a abertura anterior da fenestra nasoantorbital (ou naris + antorbital):

0 - ausente

1 - presente

48. Maxila excluída da narina interna:

0 - ausente

1 - presente

49. Abertura entre os pterigóides e o basisfenóide (abertura inter-pterigóide):

0 - ausente ou bastante reduzida

1 - presente e maior do que a fenestra subtemporal

2 - presente, mas menor do que a fenestra subtemporal

50. Basisfenóide:

0 - curto

1 - alongado

51. Sínfise mandibular:

0 - ausente ou muito curta

1 - presente, pelo menos 30% do comprimento da mandíbula

52. Margem dorsal do dentário com desnível em vista lateral:

0 - ausente

1 - presente

53. Extremidade anterior do dentário voltada para baixo:

0 - ausente

1 - presente

54. Crista sagital óssea do dentário:

0 - ausente

1 - presente

55. Posição da crista sagital óssea do dentário:

0 - confinada ao terço anterior da mandíbula

1 - se estendendo até próximo a porção média da mandíbula

56. Forma da crista sagital óssea do dentário:

0 - projeção pequena

1 - em forma de lâmina

2 - elevação alongada

3 - profunda, larga em vista lateral

4 - baixa

57. Posição e presença de dentes:

0 - dentes presentes, igualmente distribuídos ao longo das mandíbulas

1 - dentes ausentes nas porções anteriores das mandíbulas

2 - dentes confinados nas porções anteriores das mandíbulas

3 - mandíbulas sem dentes

58. Maiores dentes maxilares posicionados posteriormente:

- 0 - ausente
- 1 - presente

59. Variação no tamanho dos dentes anteriores com o 5º e o 6º menores do que o 4º e o 7º:

- 0 - ausente
- 1 - presente

60. Dentes com uma base larga e oval:

- 0 - ausente
- 1 - presente

61. Dentes finamente serrilhados:

- 0 - ausente
- 1 - presente

62. Dentes em forma de estaca:

- 0 - ausente
- 1 - presente, 15 ou menos em cada lado das mandíbulas
- 2 - presente, mais de 15 em cada lado das mandíbulas

63. Dentes lateralmente comprimidos e triangulares:

- 0 - ausente
- 1 - presente

## ESQUELETO AXIAL

64. Atlas e axis:

- 0 - não fusionados
- 1 - fusionados

65. Notário:

- 0 - ausente
- 1 - presente

66. Pós-exapófises nas vértebras cervicais:

- 0 - ausente
- 1 - presente

67. Forâmen pneumático lateral no centro das vértebras cervicais:

- 0 - ausente
- 1 - presente

68. Vértebras meso-cervicais:

- 0 - curtas, sub-iguais em comprimento
- 1 - alongadas
- 2 - extremamente alongadas

69. Costelas cervicais nas vértebras mesocervicais:

- 0 - presente
- 1 - ausente

70. Altura dos espinhos neurais das vertebrae mesocervicais:

- 0 - altos
- 1 - baixos
- 2 - extremamente reduzidos ou ausentes

71. Forma dos espinhos neurais das vértebras meso-cervicais:

- 0 - em forma de lâmina
- 1 - em forma de espinhos
- 2 - elevação

72. Número de vértebras caudais:

- 0 - mais de 15
- 1 - 15 ou menos

73. Vértebras caudais com zigapófises alongadas formando um processo ósseo em forma de bastão:

- 0 - ausente
- 1 - presente

74. Vértex caudais proximais com centro duplo:

- 0 - ausente
- 1 - presente

## CINTURA PEITORAL

75. Tamanho da escápula:

- 0 - sub-igual ou maior do que o coróide
- 1 - escápula menor do que o coracóide ( $1 > sca / cor > 0.80$ )
- 2 - substancialmente menor do que o coracóide ( $sca / cor \leq 0.80$ )

76. Superfície proximal da escápula:

- 0 - alongada
- 1 - sub-oval

77. Forma da escápula:

- 0 - alongada
- 1 - robusta, com uma ponta construída

78. Superfície de contato do coracóide com o esterno:

- 0 - achatada
- 1 - oval

79. Superfície de contato do coracóide com o esterno (2):

- 0 - sem superfície de articulação desenvolvida
- 1 - articulação reta, ou levemente côncava
- 2 - articulação bastante côncava

80. Expansão posterior da superfície de articulação do coracóide com o esterno:

- 0 - ausente
- 1 - presente

81. Borda do coracóide profunda:

- 0 - ausente

1 - presente

82. Tubérculo largo na margem ventro-posterior do coracóide:

0 - ausente

1 - presente

83. Cristospino:

0 - ausente

1 - raso e alongado

2 - profundo e curto

## MEMBROS ANTERIORES

84. Comprimento proporcional do úmero relativo ao metacarpo IV (hu / mclV):

0 -  $hu / mclV > 2.50$

1 -  $1.50 < hu / mclV < 2.50$

2 -  $0.40 < hu / mclV < 1.50$

3 -  $hu / mclV < 0.40$

85. Comprimento proporcional do úmero relativo ao fêmur (hu / fe):

0 -  $hu / fe < 0.80$

1 -  $1.4 > hu / fe \geq 0.80$

2 -  $hu / fe > 1.40$

86. Comprimento proporcional do úmero mais a ulna relativo ao fêmur mais a tíbia (hu + ul / fe + ti):

0 - úmero mais ulna cerca de 80% ou menos do que o comprimento do fêmur mais a tíbia ( $hu + ul / fe + ti = 0.80$ )

1 - úmero mais ulna maior do que 80% do comprimento do fêmur mais a tíbia ( $hu + ul / fe + ti > 0.80$ )

87. Forâmen pneumático no lado ventral da parte proximal do úmero:

0 - ausente

1 - presente

88. Forômen pneumático presente no lado dorsal da parte proximal do úmero:

- 0 - ausente
- 1 - presente

89. Crista deltopeitoral do úmero:

- 0 - reduzida, posicionada próxima a ponta do úmero
- 1 - alargada, localizada proximamente, com a margem proximal quase reta
- 2 - alargada, em forma de machado, localizada proximamente
- 3 - alargada, em forma de machado, posicionada mais para baixo da ponta do

úmero

- 4 - alargada, torcida
- 5 - longa, localizada proximamente, curvando ventralmente

90. Crista medial (= ulnar) do úmero:

- 0 - ausente ou reduzida
- 1 - presente, direcionada posteriormente
- 2 - presente, massiva, com uma desenvolvida elevação proximal

91. Extremidade distal do úmero:

- 0 - oval ou em forma de D
- 1 - subtriangular

92. Comprimento proporcional da ulna relativo ao metacarpo IV (  $ul / mcIV$ ):

- 0 - ulna 3.6 vezes maior do que o metacarpo IV ( $ul / mcIV > 3.6$ )
- 1 - comprimento da ulna entre 3.6 e duas vezes o comprimento do metacarpo IV

( $3.6 > ul / mcIV > 2$ )

- 2 - comprimento da ulna entre duas vezes ou o mesmo tamanho do metacarpo IV

( $2 > ul / mcIV > 1$ )

- 3 - ulna do mesmo tamanho ou menor do que o metacarpo IV ( $ul / mcIV < 1$ )

93. Diâmetro do rádio e da ulna:

- 0 - sub-iguais
- 1 - diâmetro do rádio cerca de metade do da ulna
- 2 - diâmetro do rádio menos do que metade do diâmetro da ulna



94. Forma dos sincarpós distais:

- 0 - irregulares
- 1 - formam uma unidade retangular
- 2 - formam uma unidade triangular

95. Pteróide:

- 0 - ausente
- 1 - menor do que metade do comprimento da ulna
- 2 - maior do que metade do comprimento da ulna

96. Metacarpos I-III:

- 0 - articulando com o carpo
- 1 - metacarpo III articula com o carpo, metacarpos I e II reduzidos
- 2 - não articulam com o carpo

97. Comprimento proporcional da primeira falange do dígito alar IV relativo ao metacarpo IV ( $ph1d4 / mcIV$ ):

- 0 - ambos pequenos e reduzidos
- 1 - ambos grandes, com o  $ph1d4$  mais de quatro vezes o comprimento do  $mcIV$  ( $ph1d4 / mcIV > 4.0$ )
- 2 - ambos grandes, com o  $ph1d4$  entre duas e quatro vezes o comprimento do  $mcIV$  ( $4.0 > ph1d4 / mcIV = 2.0$ )
- 3 - ambos grandes, com o  $ph1d4$  menor do que duas vezes o comprimento do  $mcIV$  ( $ph1d4 / mcIV < 2.0$ )

98. Comprimento proporcional da primeira falange do dígito alar IV relativo ao tibiotarso ( $ph1d4/ti$ ):

- 0 -  $ph1d4$  reduzida
- 1 -  $ph1d4$  alongada, e menos do que duas vezes o comprimento do  $ti$  ( $ph1d4 / ti < 2.00$ )
- 2 -  $ph1d4$  alongada e pelo menos duas vezes o tamanho do  $ti$  ( $f1d4/ti$  sub-igual/ maior que 2.00)

99. Comprimento proporcional da segunda falange do dígito alar IV relativo a primeira falange do dígito alar IV ( $ph2d4 / ph1d4$ ):

0 - ambos curtos ou ausentes

1 - alongados, com a segunda falange com cerca do mesmo tamanho ou maior do que a primeira ( $ph2d4 / ph1d4 > 1.00$ )

2 - alongados, com a segunda falange até 30% menor do que a primeira ( $ph2d4 / ph1d4$  entre 0.70 - 1.00)

3 - alongados, com a segunda falange mais do que 30% menor do que a primeira ( $ph2d4 / ph1d4$  menor do que 0.70)

100. Comprimento proporcional da terceira falange do dígito alar IV relativo a primeira falange do dígito anterior IV ( $ph3d4 / ph1d4$ ):

0 - ambos curtos ou ausentes

1 -  $ph3d4$  cerca do mesmo tamanho ou maior do que  $ph1d4$

2 -  $ph3d4$  menor do que  $ph1d4$

101. Comprimento proporcional da terceira falange do dígito alar IV relativo a segunda falange do dígito alar IV ( $ph3d4 / ph2d4$ ):

0 - ambos curtos ou ausentes

1 -  $ph3d4$  cerca do mesmo tamanho ou maior do que  $ph2d4$

2 -  $ph3d4$  menor do que  $ph2d4$

102. Comprimento proporcional da quarta falange do dígito alar IV relativo a primeira falange do dígito alar IV ( $ph4d4 / ph1d4$ ):

0 - ambos curtos ou ausentes

1 - ambos alongados, com a quarta falange tão longa quanto a primeira ( $ph4d4 / ph1d4 > 1.00$ )

2 - ambos alongados, com a quarta falange do mesmo tamanho ou menor, mas não menos do que 35% do comprimento da primeira falange ( $1.00 \geq ph4d4 / ph1d4 > 0.35$ )

3 - ambos alongados, com a quarta falange menor do que 35% do comprimento da primeira ( $ph4d4 / ph1d4 < 0.35$ )

## MEMBROS POSTERIORES

103. Comprimento proporcional do fêmur relativo ao metacarpo IV ( $fe / mcIV$ ):

0 - fêmur cerca de duas vezes ou maior do que o metacarpo IV ( $fe / mcIV \geq 2.00$ )

1 - fêmur maior, mas menos de duas vezes o comprimento do metacarpo IV ( $1.00 < fe / mcIV < 2.00$ )

2 - fêmur com cerca do mesmo tamanho ou menor do que o metacarpo IV ( $fe / mcIV \leq 1.00$ )

104. Comprimento do metatarso III:

0 - mais do que 30% do comprimento da tibia

1 - menos do que 30% do comprimento da tibia

105. Quinto dígito posterior:

0 - com quatro falanges

1 - com duas falanges

2 - com uma ou nenhuma falange (extremamente reduzido)

106. Última falange do dígito posterior V:

0 - reduzida ou ausente

1 - alongada, reta

2 - alongada, curva

3 - alongada, muito curva (formato de bumerange)

