

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL  
ESCOLA DE CIÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO DA BIODIVERSIDADE  
ECOLOGIA E EVOLUÇÃO DA BIODIVERSIDADE

JENNYFER SOBREIRA FERREIRA

**DESCRIÇÃO MORFOLÓGICA E RELAÇÕES FILOGENÉTICAS DE NOVOS MATERIAIS DE  
PTEROSAURIA DA FORMAÇÃO ROMUALDO, BRASIL**

Porto Alegre  
2019

PÓS-GRADUAÇÃO - *STRICTO SENSU*



Pontifícia Universidade Católica  
do Rio Grande do Sul

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL  
ESCOLA DE CIÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO DA  
BIODIVERSIDADE

DESCRIÇÃO MORFOLÓGICA E RELAÇÕES FILOGENÉTICAS DE NOVOS  
MATERIAIS DE PTEROSAURIA DA FORMAÇÃO ROMUALDO, BRASIL

Jennyfer Sobreira Ferreira

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL  
Av. Ipiranga 6681 – Caixa Postal 1429  
Fone: (051) 3320-3500  
CEP 90619-900 Porto Alegre - RS  
Brasil  
2019

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL  
ESCOLA DE CIÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO DA  
BIODIVERSIDADE

DESCRIÇÃO MORFOLÓGICA E RELAÇÕES FILOGENÉTICAS DE NOVOS  
MATERIAIS DE PTEROSAURIA DA FORMAÇÃO ROMUALDO, BRASIL

Jennyfer Sobreira Ferreira  
Orientador: Pr. Dr. Marco Brandalise de Andrade

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO  
PORTO ALEGRE – RS – BRASIL  
2019

## RESUMO

Os pterossauros são répteis extintos, constituindo o primeiro grupo de vertebrados a alçar voo ativo. São encontrados em todos os continentes, sendo bem representados no Brasil pelos achados da Bacia do Araripe. Neste registro, o clado Anhangueria é especialmente bem documentado na Formação Romualdo (Aptiano/Albiano da Bacia do Araripe). O presente trabalho apresenta dois espécimes de Anhangueria (MPSC R1057 e MPSC R990) da Formação Romualdo. MPSC R1057 é representado por uma mandíbula isolada pertencente à *Brasileodactylus araripensis*. Este espécime permite a observação de novas características presentes em outros espécimes, porém nunca descritas. As novas informações resultam em uma nova diagnose para *B. araripensis*, dentre elas: (i) uma quilha palatal proeminente, que torna-se mais elevada em relação à margem alveolar a partir do 3º par de alvéolos; (ii) quilha mandibular entre os alvéolos, estreita no rosto, e que se alarga caudalmente em direção à fossa mandibular, com um sulco medial acentuado; (iii) a partir do 2º–3º pares de alvéolos, a linha dentária está arqueada em forma elíptica na direção ventral, com seu ponto mais baixo no 5º alvéolo; (iv) a partir do 4º par, os alvéolos possuem disposição alternada, onde os alvéolos (esquerdo e direito) estão despareados entre si. As análises filogenéticas confirmaram um agrupamento terminal de MPSC R1057 com *Brasileodactylus*, dentro de Anhangueria. MN 4797-V denominado originalmente como *Brasileodactylus cf. araripensis*, é realocado como um cf. Anhangueria. O segundo espécimen, MPSC R990, apresenta ossos do crânio e pós-crânio parcialmente preservados, pré-maxilar sem crista e uma dentição heterodonte. Comparações morfológicas com outros grupos de pterossauros demonstraram que MPSC R990 possui características exclusivas, tais como: (i) a presença de um sulco entre a pré-maxila e maxila em forma convexa bem evidente, entre o 6º–10º pares de alvéolos; (ii) 1º e 2º pares de dentes menores do que os 6º e 7º pares; (iii) 1º e 2º pares de dentes maxilares com raízes projetadas para frente, sendo estes orientados anteriormente, e o restante dos dentes orientados lateralmente. As análises filogenéticas o classificaram com relacionamento estreito com *Guidraco venator*, dentro do clado Anhangueria. Este espécime representa uma nova espécie de pterossauro, com estreito relacionamento com *Guidraco*.

Palavras-chave: Pterosauria; Anhangueria; cladística; répteis voadores; Formação Romualdo.

## ABSTRACT

Pterosaurs are extinct reptiles, constituting the first group of vertebrates to raise active flight. They are found on all continents, being well represented in Brazil by the findings of the Araripe Basin. In this record, the Anhangueria clade is especially well documented in Romualdo Formation (Aptian/Albian of Araripe Basin). The present work presents two specimens of Anhangueria (MPSC R1057 and MPSC R990) of Romualdo Formation. MPSC R1057 is represented for a isolated mandible belonging to *Brasileodactylus araripensis*. This specimen permit the observation of new characteristics present in other specimens, but never described. The new information results in a new diagnosis for *B. araripensis*, amongst them: (i) a prominent palatal keel, which becomes higher in relation to the alveolar margin from the 3° pair of alveoli; (ii) mandibular keel between the alveoli, narrow in the rostrum, and which extends caudally in direction the mandibular fossa, with a accentuated medial groove; (iii) from the 2°–3° pairs of alveoli, the dental line is arcuate in elliptical form to the ventral direction, with its lowest point in the 5° alveoli; (iv) from the 4° pair, the alveoli have a alternated disposition, with the alveoli (left and right) not paired from each other. The phylogenetic analyses confirmed a terminal grouping of MPSC R1057 with *Brasileodactylus*, within Anhangueria. MN 4797-V originally denominated as *Brasileodactylus cf. araripensis*, is reallocated as cf. Anhangueria. The second specimen, MPSC R990, presents has partially preserved skull and skull bones, premaxilla without crest and a heterodont dentition. Morphological comparisons with other pterosaur groups demonstrated that MPSC R990 has exclusive characteristics, such as: (i) presence of the sulcus between the premaxilla and maxilla in a well-defined convex form, between 6°–10° pairs of alveoli; (ii) 1° and 2° pairs of teeth smaller than the 6° e 7° pairs; (iii) 1° e 2° pairs of maxillary teeth with roots projected forward, being these anteriorly oriented, and the remaining of the teeth oriented laterally. The phylogenetic analyses classified it as a close relationship with *Guidraco venator*, within the Anhangueria clade. This specimen represents a new species of pterosaur, with close relationship with *Guidraco*.

Keywords: Pterosauria; Anhangueria; cladistics; Flying reptiles; Romualdo Formation.

*“A vida nunca é completa sem seus desafios” (Stan Lee)*

## AGRADECIMENTOS

A todas as pessoas que de alguma forma me apoiaram nesse tempo. Em especial ao meu pai José Ferreira dos Santos e minha tia Maria Ivanilde Siqueira Campos por sempre me ajudar em tudo o que precisava. À minha mãe Regina Maria Sobreira, que ajudou com as reconstruções artísticas dos espécimes. Ao meu companheiro Leonardo da Mota Orsina, por dar apoio toda vez que preciso.

Ao meu orientador, Marco Brandalise de Andrade, por me aceitar como orientanda, ter me auxiliado durante as pesquisas com dedicação e me proporcionar um novo olhar sobre a paleontologia. Aos amigos da paleontologia da PUCRS, pelos momentos de descontrações e pelo cafezinho que me manteve acordada. Em especial ao Alex Aires e Carolina Hoffmann, pelas conversas e trocas de conhecimento. Aos professores da Pós-Graduação da Escola de Ciências da PUCRS, que além de ministrarem ótimas aulas, muito me auxiliaram a parte. Em especial ao professor Leandro Cesar Schultz do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, pelas lições aprendidas ao longo do curso Paleontologia de vertebrados: estudo do esqueleto cranial.

Aos Professores Álamo Saraiva e Alexander Kellner, por disponibilizarem os espécimes para estudo e me auxiliarem nestes dois anos. À Thatiany Batista, Renan Bantim, Lucio Silva e Sérgio Vilaça pelo suporte durante a visita no acervo do Museu de Paleontologia de Santana do Cariri (MPSC). Aos amigos do Laboratório de Paleontologia da URCA por também me auxiliarem nas pesquisas. Ao Rodrigo Machado, responsável pela coleção paleontológica do Museu de Ciências da Terra (MCT/CPRM), DNPM-RJ, por me receber e dar suporte no acervo de pterossauros.

Ao Juliano Romanzini pelo uso da lupa Leica DNC2900, que foi crucial para analisar estruturas pequenas. Ao Helder de Paula Silva e Jessica Pontes pelos ensinamentos de preparação de fósseis. A versão definitiva desta dissertação se beneficiou dos comentários dos membros da banca avaliadora deste trabalho pela leitura atenta, críticas apresentadas e sugestões: Felipe Lima Pinheiro (UNIPAMPA) e Renan Alfredo Machado Bantim (URCA).

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal Nível Superior (CAPES), Brasil, na forma de uma bolsa de Mestrado.

## APRESENTAÇÃO

O presente manuscrito segue as diretrizes de dissertação da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, em que as normas de referência podem ser escolhidas com base em uma revista científica (aqui, escolhido as normas do Journal of Vertebrate Paleontology). O trabalho é original, e nenhuma parte da dissertação foi submetida para outra produção acadêmica. Todo o ponto de vista expresso na dissertação representa a visão da autora, em supervisão com o orientador responsável, que não necessariamente representa a opinião da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, da Escola de Ciências, revisores ou banca examinadora. Todos os erros cometidos neste volume são próprios da autora.

A estrutura da tese está organizada de forma a apresentar dois manuscritos a serem submetidos para revistas científicas. O capítulo I serve como base introdutória na dissertação e revisão de problemas discutidos adiante nos capítulos II e II. Os capítulos II e III foram concebidos como manuscritos independentes, destinados para publicação. O capítulo IV relata conclusões gerais dos capítulos II e III, que serão discutidos nas publicações dos mesmos.

O conteúdo desde volume pode ser acessado após a publicação da seguinte forma: (i) consultando a biblioteca da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul; (ii) em formato PDF na plataforma do site da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul.

## SUMÁRIO

<b>CAPÍTULO I – ASPECTOS GERAIS DE PTEROSAURIA E CONSIDERAÇÕES SOBRE OS ESPÉCIMES ABORDADOS.....</b>	<b>14</b>
INTRODUÇÃO .....	14
O REGISTRO BRASILEIRO DE PTEROSAURIA.....	19
CONTEXTO GEOLÓGICO.....	23
OBJETIVOS DO ESTUDO.....	24
FIGURAS .....	26
<b>CAPÍTULO II – NOVA DESCRIÇÃO E POSICIONAMENTO FILOGENÉTICO DE <i>BRASILEODACTYLUS ARARIPENSIS</i> .....</b>	<b>32</b>
RESUMO.....	32
INTRODUÇÃO .....	33
GEOLOGIA.....	35
Preservação de MPSC R1057 .....	36
SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA .....	36
DESCRIÇÃO DE MPSC R1057 .....	36
Características gerais.....	36
Sínfise mandibular.....	37
Ramos mandibulares .....	37
Dentição .....	38
MATERIAIS E MÉTODOS .....	39
Preparação e conservação.....	39
Métodos filogenéticos .....	39
RESULTADOS .....	40
Análise principal .....	40
Análise exploratória .....	42
DISCUSSÃO .....	42

Comparação de MPSC R1057 com outros <i>Brasileodactylus</i> .....	42
Comparações de MPSC R1057 com grupos estreitamente relacionados.....	44
Associação de MPSC R1057 com <i>Brasileodactylus</i> .....	47
Afinidades filogenéticas de MN 4797-V e a diagnose de <i>Brasileodactylus</i> .....	48
<b>SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA.....</b>	<b>49</b>
Afinidades filogenéticas de <i>Brasileodactylus</i> .....	51
<b>CONCLUSÕES.....</b>	<b>53</b>
<b>CRÉDITOS.....</b>	<b>54</b>
<b>FIGURAS.....</b>	<b>55</b>
<b>CAPÍTULO III – UM NOVO ANHANGUERIA (PTEROSAURIA) DA FORMAÇÃO ROMUALDO, BACIA DO ARARIPE.....</b>	<b>60</b>
RESUMO:.....	60
INTRODUÇÃO.....	61
GEOLOGIA.....	62
Preservação.....	63
<b>SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA.....</b>	<b>63</b>
Diagnose:.....	64
<b>DESCRIÇÃO DE MPSC R990.....</b>	<b>65</b>
Características gerais.....	65
Pré-maxila.....	66
Maxila.....	66
Fenestra nasoantorbital.....	67
Jugal.....	68
Dentição.....	68
Mandíbula.....	70
Elementos pós-cranianos.....	70
<b>MATERIAIS E MÉTODOS.....</b>	<b>70</b>

Preparação e conservação.....	70
Métodos filogenéticos .....	71
<b>RESULTADOS .....</b>	<b>72</b>
<b>DISCUSSÃO .....</b>	<b>73</b>
Comparação de MPSC R990 com espécies da Bacia do Araripe .....	73
Comparação de MPSC R990 com outros pterossauros.....	76
Afinidades filogenéticas de MPSC R990.....	77
<b>CONCLUSÕES .....</b>	<b>79</b>
<b>CRÉDITOS .....</b>	<b>80</b>
<b>FIGURAS .....</b>	<b>81</b>
<b>CAPÍTULO IV – CONCLUSÕES E PERSPECTIVAS ACERCA DE RELAÇÕES FILOGENÉTICAS DE PTEROSAURIA .....</b>	<b>87</b>
<b>REFERÊNCIAS .....</b>	<b>89</b>
<b>MATERIAL SUPLEMENTAR .....</b>	<b>101</b>
Táxons .....	101
Lista de caracteres .....	105

## RELAÇÃO DE FIGURAS

Figura I-1. Diferença morfológica entre Rhamphoynchoidea e Pterodactyloidea .....	26
Figura I-2. Filogenia de Sauropsida, com destaque para Pterosauria, dentro do clado Ornithodira .....	27
Figura I-3. Reconstrução artística exemplificando a diversidade de crânios e mandíbulas de cada grupo principal de pterossauros.....	28
Figura I-4. Diversidade cranial do clado Anhangueria no Brasil .....	29
Figura I-5. Contexto geológico da Bacia do Araripe, em divisa com outras bacias interiores do Nordeste.....	30
Figura I-6. Estrutura litológica da Formação Romualdo exemplificando os aspectos de caamadas fossilíferas .....	31
Figura II-1. Holótipo de <i>Brasileodactylus araripensis</i> (MN 4804-V). .....	55
Figura II-2. Mandíbula de MPSC R1057 com sua respectiva interpretação artística .....	56
Figura II-3. Consenso estrito das sete árvores mais parcimoniosas da análise principal, com valores de 50% de deleção de Bootstrap e Jacknife .....	57
Figura II-4. Consenso estrito das sete árvores mais parcimoniosas, para a análise exploratória, com o objetivo de avaliar a posição de MN 4794 .....	58
Figura III-1. MPSC R990 Antes de iniciar a preparação .....	81
Figura III-3. Morfologia da região anterior de MPSC R990, abordando o rostro e quilha maxilar.....	83
Figura III-4. Imagens de MPSC R990 em plano sagital esquerda e direita, e suas devidas reconstruções artísticas .....	84
Figura III-5. Consenso estrito das seis árvores mais parcimoniosas da análise primeira, com valores de 50% de deleção de Bootstrap e Jacknife .....	85
Figura III-6. Topologia resultante das quatro árvores mais parcimoniosas da análise secundária (Sem <i>Brasileodactylus</i> ), com valores de 50% de deleção de Bootstrap e Jacknife. ....	86

## RELAÇÃO DE TABELAS

Tabela II-1. Medidas obtidas do exemplar MPSC R1057. Valores em centímetros. ....	59
---	----

## INTRODUÇÃO

Os pterossauros, primeiros seres vertebrados a conquistar o ambiente aéreo por meio de voo ativo, constituem uma ordem extinta de arcossauros alados, de ocorrência restrita à Era Mesozóica. Seu registro abrange do Triássico Superior até o limite Cretáceo – Paleogeno (K–Pg) há 66 milhões de anos.

São amplamente considerados como um grupo monofilético, possuindo características exclusivas, como presença do osso pteróide, quarto dígito alongado associado a uma membrana alar, fossa glenóide disposta lateralmente e acetábulo fechado. Ainda mais, algumas características marcantes variam entre grupos de pterossauros, como: fenestra nasoantorbital extremamente grande e larga, crânio bastante grande e variâncias na fileira de dentes pré-maxilares (Sereno, 1991). Importantes adaptações estão relacionadas ao voo: ossos pneumáticos, apresentando uma parede fina (Wellnhofer, 2008), com um tecido membranoso sustentado pelo quarto dígito alongado (Cuvier, 1801; Zittel, 1882; Witton, 2013). Em questão de locomoção terrestre, são comumente retratados como animais quadrúpedes, com os membros anteriores mais desenvolvidos (principalmente em espécies mais derivadas) que os membros posteriores (Unwin, 2006; Vila Nova & Sayão, 2012). No entanto, alguns autores sugerem que os pterossauros eram capazes de bipedalismo (Padian, 1983), enquanto outros afirmam que a locomoção terrestre só foi possível através de quadrupedalismo, o que é apoiado por evidências icnológicas, além de ser a hipótese atualmente mais aceita (Wilkinson, 2008; Bantim, 2013). Trabalhos recentes abordando a função dos membros anteriores na aerodinâmica sugerem que as asas dos pterossauros foram adaptadas a baixas velocidades de voo, pois seus ossos de paredes finas eram suscetíveis a danos por impacto. Dessa forma, um voo lento teria ajudado a evitar ferimentos e pode ter contribuído para que eles obtivessem tamanhos maiores do que aves (Padian & Rayner, 1993; Palmer, 2010). Sendo um grupo bastante diversificado, os primeiros pterossauros tinham mandíbulas cheias de dentes e uma cauda longa, enquanto que algumas espécies do Cretáceo não possuíam dentes, apresentando

uma mandíbula que se assemelhava a um bico de ave, e uma cauda comparativamente reduzida (*e.g.* Faria, 2012).

O primeiro fóssil de pterossauro (Figura I-1A) foi encontrado em uma pedreira calcária proveniente da Formação Solnhofen, e descrito pelo naturalista italiano Cosimo Collini em 1784. Logo, Collini teve dificuldades ao descrevê-lo, devido às características distintas bem marcantes não vistas em outros animais, e assim, o interpretou como um ser aquático, que usava os membros frontais longos como remos. Algum tempo depois, Georges Cuvier analisou este mesmo espécime, apenas com as descrições e ilustrações de Collini, e chegou à conclusão que se tratava de um réptil voador, com falanges alongadas em um dígito que seria compatível ao voo. Em 1809, Georges Cuvier fez a correção do trabalho de Collini, o qual denominou o réptil pterodáctilo (do grego ptero = asas e dáctilo = dedos) em homenagem ao dígito alar. Por fim, seu nome científico logo se tornou *Pterodactylus antiquus* (Wellnhofer, 1991a). Consequentemente, ao longo do tempo foram encontrados pterossauros em diversos continentes do mundo. Dessa forma, o registro mais antigo de pterossauro até o presente momento, data aproximadamente 210 milhões (Triássico Superior), encontrado no deserto de Utah, Estados Unidos. Classificado como um dimorfodontídeo, *Caelestiventus hanseni* (Figura I-1B) é o único pterossauro não-pterodactilóide registrado que até então viveu em um ambiente desértico, antecedendo todos os pterossauros conhecidos deste ambiente por mais de 65 milhões de anos. Isso mostra que mesmo pterossauros basais eram geograficamente bem distribuídos e ecologicamente diversificados (Britt *et al.*, 2018).

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* 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). As demais ocorrências são, em grande maioria, fragmentadas e incompletas (Barrett *et al.*, 2008; Vila Nova *et al.*, 2012). Alguns desses depósitos são conhecidos há centenas de anos, enquanto outros recentemente apresentaram registros de pterossauros (Wellnhofer, 2008).

Os pterossauros são, classicamente, divididos em duas sub-ordens: Não-Pterodactyloidea e Pterodactyloidea. O primeiro representa um táxon parafilético, formado

por táxons basais (= pterossauros não-pterodactilóides; *e.g.*, Kellner, 2003). Contém espécies que datam dos períodos do Triássico e Jurássico (Wellnhofer, 1991a), com grande número de dentes, pescoço relativamente curto, cauda longa e dígito alar menos desenvolvido. Suas características osteológicas mais importantes são: fenestra nasal e pré-orbital separadas (confluentes em Pterodactyloidea), metacarpais relativamente curtos (mais alongados em Pterodactyloidea) cômulo occipital direcionado para trás (nos Pterodactyloidea, o cômulo encontra-se direcionado ventro-posteriormente), cauda longa (extremamente encurtada em Pterodactyloidea) e o quinto dedo do autopódio posterior bem desenvolvido (reduzido em Pterodactyloidea; Pinheiro, 2011; Wellnhofer, 1991a). Ao contrário da maioria dos Archosauria, as aberturas nasal e antorbital de pterossauros Pterodactyloidea fundiram-se em uma única grande abertura, chamada de fenestra nasoantorbital. Esta característica provavelmente evoluiu com o objetivo de deixar o crânio mais leve para o voo. Assim, tratando das formas mais derivadas, está o agrupamento monofilético Pterodactyloidea (de acordo com Kellner, 2003), que surgiu em algum momento durante o Período Jurássico, se desenvolvendo até o final do Cretáceo (*e.g.*, Sayão *et al.*, 2012).

Atualmente, o posicionamento filogenético mais aceito é que Pterosauria forme juntamente com Dinosauria, o clado Ornithodira (Figura I-2), aparentados com *Scleromochlus taylori* (Woodward, 1907), um pequeno réptil basal do Triássico (Benton, 1999, 2004). Basicamente, os Ornithodira são unidos por um conjunto de caracteres, incluindo fusão dos dois ossos proximais dos tarsais para a fíbula; a redução do osso da fíbula; morfologia do pé e de várias proporções de membros e quadris; e falta de escudos ósseos (=osteodermas) ao longo das costas (Gauthier, 1986; Sereno, 1991; Benton, 1999; Witton, 2013). O posicionamento de Pterosauria dentro de Ornithodira, como grupo irmão de Dinosauria, foi reforçado a partir da análise de dois crânios de pterossauros, *Tapejara wellnhoferi* e *Anhanguera* sp., descritas por Kellner (1996b). Uma das conclusões obtidas através deste trabalho foi a de que pterossauros possuem órbita-esfenóide, um osso que se pensava estar presente, dentro de Archosauria, apenas em dinossauros (Bantim, 2013).

No que diz respeito à estrutura filogenética interna deste grupo, existem atualmente cinco propostas, em que outros autores aderem a linha de caracteres (Kellner, 2003; Unwin, 2003; Andres & Ji, 2008; Wang *et al.*, 2009; Lü *et al.*, 2010; Wang *et al.*, 2012; Andres, 2012). Estas propostas diferem desde a nomenclatura empregada para os clados, até na topologia das árvores (Sayão *et al.*, 2012). Apesar desse cenário, existe um consenso nas filogenias em dividir o clado em dois grandes grupos (com Não-Pterodactyloidea parafilético

Pterodactyloidea). Como exemplo de distinções, a presença ou morfologia de cristas craniais é uma característica evidente em vários grupos, que correspondem a estruturas amplamente utilizadas em análises filogenéticas (Kellner, 1994, 2003, 2006; Bennett, 1997, 2001, 2002; Martill & Frey, 1999; Unwin, 2003, 2006; Barrett & Hilton, 2006; Andres & Ji, 2008; Wang *et al.*, 2009, 2012; Lü *et al.*, 2010). Muitos dos caracteres sinapomórficos baseiam-se em crânios e cristas, tornando o crânio a região mais importante para fins taxonômicos nestes animais (Wellnhofer, 1991a; Kellner, 2006).

Um fator morfológico que sempre têm atraído grande atenção em pterossauros são as suas cristas cranianas (Figura I-3), devido a variação de tamanho e forma. Alguns indivíduos podem apresentar esta estrutura: composta de tecido mole, com uma sustentação óssea, em sua porção posterior do crânio, a exemplo de *Tupandactylus imperador* (Campos & Kellner, 1997); simplesmente óssea, na porção anterior do crânio como em *Tropeognathus mesembrinus* (Wellnhofer, 1987); ou mesmo ausente, a exemplo *Dimorphodon macronyx* (Buckland, 1829). Vários trabalhos tentam explicar a funcionalidade das cristas, devido a disparidade nos grupos. Foi proposto que elas poderiam ter função aerodinâmica de acordo com o fator ambiental, melhorar a estabilidade do voo durante forrageio, conquista de parceiros ou para reconhecimento de espécies, regulação de temperatura corporal ou fixação de músculos (*e.g.*, Eaton, 1910; Bramwell & Whitfield, 1974; Wellnhofer, 1991a; Bennett, 1992, 2003; Frey *et al.*, 2003a). Alguns trabalhos indicam que cristas cranianas de pterossauros eram morfológicamente variáveis durante a ontogenia e podem ter sido sexualmente dimórficas (Bennett, 1992, 2002, 2003; Naish & Martill, 2003; Frey *et al.*, 2003b; Lu *et al.*, 2011). Uma possível função de display sexual tem relevância especial, pois é congruente com o fato de pterossauros serem animais de orientação primariamente visual (Witmer *et al.*, 2003). Esta ampla distribuição de cristas cranianas no grupo sugere que estavam ligadas a uma estratégia funcional/evolutiva extremamente bem-sucedida, como abordado por Pinheiro (2011).

Outra característica muito variável em Pterosauria diz respeito a sua dentição. Alguns pterossauros perderam os dentes e desenvolveram um bico semelhante ao das aves, como Tapejaridae e Azhdarchidae (Witton, 2013). Outros possuíam dentes cônicos e afiados, em um crânio arredondado, como em *Anurognathus* (Wellnhofer, 1991a). Talvez dentes cônicos lateralmente comprimidos sejam os mais encontrados em pterossauros, pois teria um formato ideal para segurar pequenas presas. Mesmo assim, outros grupos modificaram seus dentes para diferentes dietas. Espécies diferentes possuíam dentes grandes e curvados para capturar

presas de tamanho considerável; dentes altamente comprimidos com bordas serrilhadas ou em formato de "navalha" para cortar através de tecidos moles; dentes multicuspidados para processar alimentos; ou dentes extremamente finos, semelhantes a agulhas, densamente implantados, compondo um conjunto adaptado para alimentação por filtração (Witton, 2013).

Geralmente são encontrados materiais pós-cranianos de pterossauros, por possuírem ossos leves bem pneumatizados de fácil desarticulação. Durante o processo tafonômico (fase bioestratinômica), esses ossos tendem a serem carregados por erosão, predados ou intemperizados. A fragilidade desses restos esqueléticos gera uma relativa raridade no registro geológico (Carvalho, 2010). Dessa forma, os primeiros pterossauros que foram descritos apenas com materiais pós-cranianos, originou espécies apenas com esses restos esqueléticos, ocasionando um verdadeiro “saco de gatos”, abrigando espécies sem relação próxima de parentesco (Kellner, 2006).

### **DIVERSIDADE BRASILEIRA DE PTEROSAURIA**

O primeiro pterossauro do Brasil foi encontrado na Bacia do Araripe, no estado do Pernambuco (curiosamente, foi a única espécie até então descoberta neste estado), numa típica concreção calcária da Formação Romualdo (Grupo Santana), denominado *Araripesaurus castilhoi*, descrito por Price (1971). Este exemplar apresenta rádio, ulna, carpais, metacarpais, falanges e pteróide. Diante disso, algumas espécies foram posteriormente descritas com base em material pós-craniano fragmentário. Podemos citar, por exemplo, *Araripedactylus dehmi*, descrita por Wellnhofer (1977), com base em uma falange alar, *Santanadactylus brasiliensis*, constituído por um conjunto de escápula-coracóide e úmero direitos (De Buissonjé, 1980). Como parátipo de *S. brasiliensis*, o autor descreveu um conjunto de duas vértebras cervicais alongadas, encontradas na mesma localidade (mas não em associação) que os outros restos esqueléticos. Wellnhofer (1991b) e Wellnhofer & Kellner (1991) consideraram improvável a atribuição das vertebra cervicais a *S. brasiliensis* (ver Pinheiro, 2011). Aos poucos foi visto que materiais pós-cranianos não tem total atribuição à descrição de espécies, por ausência de características primordiais a estas.

Após estas descobertas, um número crescente de pterossauros foi achado na Bacia do Araripe (Price, 1971; De Buissonjé, 1980; Wellnhofer, 1987; Kellner & Tomida, 2000; Headden & Campos, 2014; Bantim *et al.*, 2014). Entre eles, a família Tapejaridae ganhou destaque ao longo dos anos, com o primeiro Tapejaridae descrito por Kellner (1989b), denominado como *Tapejara Wellnhoferi*. Espécies como *Thalassodromeus sethi*, *Tapejara*

*navigans*, *Tupandactylus imperator*, entre outros são emblemáticos devido a suas cristas cranianas bem desenvolvidas e grande fenestras anterorbitais (Kellner & Campos, 2002; Frey *et al.*, 2003; Kellner & Campos, 2007). Ainda há grupos de pterossauros presentes na Bacia do Araripe, temos *Unwindia trigonus* (Martill, 2011), diagnosticado como Ctenochasmatoidea; e *Banguela oberlii* (Headden & Campos, 2014), diagnosticado como Dsungapteridae.

Além da diversidade de pterossauros da Bacia do Araripe, foi descoberto no Grupo Caiuá do estado do Paraná uma nova espécie de pterossauro, denominado *Caiuajara dondruskii* (Manzig *et al.*, 2014), pertencente a Tapejaridae.

### **ANHAGUERIA DA BACIA DO ARARIPE**

A diversidade dos Anhangueria, como hoje são conhecidos, originalmente foi agrupada na Família Ornithocheiridae, atualmente um táxon monogenérico. Ornithocheiridae (Seeley, 1870) é um exemplo de grupo com descrição de vários táxons equivocados, por materiais fragmentários. Diante disso, Rodrigues & Kellner (2013) propuseram que Ornithocheiridae é caracterizado unicamente pela espécie-tipo *Ornithocheirus simus*, conhecido por rostró de maxila e pré-maxila fragmentárias. Este é diagnosticado pelo primeiro par de dentes pré-maxilares direcionados ventralmente, primeiro par de alvéolos superiores dispostos posteriormente para a margem anterior da pré-maxila, margem ventral do palato estreito e rostró não expandido anteriormente. Após esta revisão taxonômica de mais de 30 espécies, foi constatado que 16 não são diagnosticáveis (*nomina dubia*). 14 espécies são consideradas válidas, mas não possuem similaridade com *Ornithocheirus simus*, e como resultado, foram enquadradas para Lonchodraconidae, Anhangueridae, ou Pteronodontoidea. Dessa forma, após várias análises filogenéticas e comparações morfológicas, foi reconhecido o clado Anhangueria, que compreende *Ornithocheirus simus*, outras espécies anteriormente ditas como Ornithocheiridae + Anhangueridae, e os gêneros *Cearadactylus*, *Brasileodactylus*, *Ludodactylus*, e *Camposipterus*.

No Brasil, Kellner & Tomida (2000) descrevem *Anhanguera piscator*, o pterossauro de Anhangueria mais completo descrito para o Grupo Santana. Trata-se de um animal que, apesar de grande porte (aproximadamente cinco metros de envergadura), representa um indivíduo juvenil, como é atestado pelo grau de fusão de alguns ossos. A diagnose da espécie foi baseada, principalmente, na morfologia da crista sagital pré-maxilar e na conformação das vértebras caudais. Além da descrição da nova espécie, Kellner & Tomida (2000) fizeram uma

ampla revisão de todas as espécies de pterossauros encontradas no Grupo Santana (com exclusão aos Tapejarídeos). A principal conclusão foi a de que o número de espécies está, no atual momento do conhecimento, inflado, com várias espécies baseadas em materiais não diagnósticos (Bantim, 2013).

Até o momento, a família Anhangueridae (Figura I-4A) está presente em apenas três gêneros para a Bacia do Araripe: *Anhanguera*, *Maaradactylus* e *Tropeognathus*. São diagnosticados basicamente pela presença de cristas sagitais ósseas localizadas na pré-maxila e mandíbula, uma quilha maxilar como expansões distais do pré-maxilar e dentário, e algumas feições pós-cranianas (Kellner & Tomida, 2000; Pinheiro & Rodrigues, 2017). Conta até o momento com oito gêneros: *Anhanguera*, *Maaradactylus*, *Tropeognathus*, *Caulkicephalus*, *Coloborhynchus*, *Liaoningopterus*, *Siroccopteryx* e *Uktenadactylus* (Kellner & Tomida, 2000; Veldmeijer, 2003a; Wang & Zhou, 2003; Rodrigues & Kellner, 2008; Bantim, 2013). Diversos autores debateram ao longo dos anos a existência de *Coloborhynchus* para o Grupo Santana, chegando a afirmar que alguns *Anhanguera* eram, na verdade, pertencentes a este gênero (Fastnacht, 2001; Unwin, 2001; Frey *et al.*, 2003a; Veldmeijer, 2003b). Dessa forma, Rodrigues & Kellner (2008) revisaram o gênero *Coloborhynchus* e, dentre outras conclusões, invalidaram a ocorrência deste gênero no Grupo Santana.

A família Anhangueridae possuía oito espécies: *Anhanguera Santanae* (Wellnhofer, 1985), *Anhanguera araripensis* (Wellnhofer, 1985), *Anhanguera robustus* (Wellnhofer, 1987), *Anhanguera blittersdorffi* (Campos & Kellner, 1985), *Anhanguera piscator*, (Kellner & Tomida, 2000), *Anhanguera spielbergi* (Veldmeijer, 2003), *Tropeognathus mesembrinus* (Wellnhofer, 1987) e *Maaradactylus kellneri* (Bantim *et al.*, 2014). Mas após as revisões de Pinheiro & Rodrigues (2017), todos os espécimes referidos à *Anhanguera santanae*, *Anhanguera araripensis* e *Anhanguera robustus* foram considerados *nomina dubia*, prevalecendo cinco espécies para Anhangueridae. Dessa forma, a diagnose de *Anhanguera* foi incorporada da seguinte forma: pterossauros anhanguerídeos com presença de crista medial na pré-maxila e mandíbula em estágio ontogenético avançado; crista pré-maxilar delgada; crista pré-maxilar largamente assimétrica; crista pré-maxilar começa perto, mas não na extremidade proximal do crânio; crista pré-maxilar não é confinada apenas na ponta do crânio; a crista cresce alometricamente em comprimento e altura durante a ontogenia; 5° e 6° dentes dos alvéolos superiores são menores que o 4° e 7°; crista parietal em formato de lâmina e fina; sulco palatal levemente profunda.

A primeira espécie de Anhangueridae foi descrita por Campos & Kellner (1985b), denominada *Anhanguera blittersdorffi*, caracterizado por uma grande crista sagital na parte anterior do crânio, situada nas pré-maxilas, que termina pouco antes do início da abertura naso-preorbital, uma pequena crista sagital parietal situada na parte posterior do crânio, denteção presente desde a parte mais distal do crânio até o meio da fenestra naso-preorbital, presença de um alargamento na parte distal do crânio, onde se encontram dentes pré-maxilares, que são bem maiores que os demais (Campos & Kellner, 1985b). Dentre os *Anhanguera*, AMNH 22555 é o espécime mais completo, com um esqueleto incompleto com mandíbula fragmentária, vértebras cervicais, região pélvica e escapular e elementos do membro anterior. Foi assinalado por Wellnhofer (1991) como *Anhanguera santanae*, e alterado por Pinheiro & Rodrigues (2017) para apenas um *Anhanguera* sp.

Outro gênero de Anhangueridae, *Tropeognathus*, possui características diagnósticas que distingue de outros gêneros de pterossauros, como a presença de cristas sagitais distintas, extremamente bem desenvolvidas nas pré-maxilas e na sínfise mandibular. Tais cristas pré-maxilares também diferem daquelas presentes em *Anhanguera* tanto no tamanho quanto na morfologia que, em *Tropeognathus*, alcançam a extremidade rostral do crânio, enquanto em *Anhanguera* começam a uma curta distância a partir da extremidade das pré-maxilas (Wellnhofer, 1987; Bantim *et al.*, 2014; Pinheiro & Rodrigues, 2017). Já o mais recente gênero de Anhangueridae datado para a Bacia do Araripe, *Maaradactylus* (Anhangueridae), está mais relacionado à *Tropeognathus*, ambos sendo grupos-irmãos de *Anhanguera*. *Maaradactylus* possui 35 pares de dentes, e uma estrutura de crista maxilar similar a *Tropeognathus*, o qual começa no primeiro no primeiro par de alvéolos. Os 18° – 35° pares estão dispostos em uma sequência de trios, com diastemas bem espaçados entre eles. Além disso, a superfície lateral da crista pré-maxilar mostra sulcos e estruturas tridimensionais que podem ter abrigado vasos sanguíneos (Bantim *et al.*, 2014).

*Cearadactylus* (Figura I-4B) foi primariamente diagnosticado por Leonardi & Borgomanero (1985), que apresentaram uma nova espécie em estado preliminar de preparação, denominado *Cearadactylus atrox*, caracterizado como um pterossauro sem crista. Depois de muitas controversas, Vila nova (2010) preparou o holótipo, o qual deixou aparente que, na verdade *Cearadactylus atrox* possuía suturas de uma crista sagital em sua extremidade rostral, antes impossível de identificar. Dentre as características exclusivas apresentadas por *Cearadactylus atrox*, estão: uma fenda no dentário bifurcada na extremidade rostral, órbita e narina em posição elevada relativo a fenestra nasoantorbital e menos de 15 dentes em cada

lado da maxila e mandíbula (Vila nova, 2010). Alguns anos após a primeira descrição de *C. atrox*, foi identificada uma nova espécie, denominada *Cearadactylus? ligabuei* (Dalla Vecchia, 1993), baseado em um crânio bastante fragmentado. Trabalhos posteriores questionaram o posicionamento de *Cearadactylus? ligabuei*, que até hoje é considerada bastante controversa, sendo necessário um estudo mais detalhado (Kellner, 2003; Unwin, 2003; Andres & Ji, 2008; Vila Nova, 2010). A definição mais aceita considera que *Cearadactylus* é um gênero monoespecífico, composto apenas por *Cearadactylus atrox* (Steel *et al.*, 2005; Wang *et al.*, 2009; Vila Nova, 2010).

Kellner (1984) descreveu uma nova espécie a partir do espécime MN 4804-V. Trata-se da parte anterior de uma mandíbula fragmentada, apresentando uma sínfise mandibular, triangular em seção transversal e com uma expansão em forma de colher em sua extremidade anterior, que foi batizada de *Brasileodactylus araripensis* (Figura I-4C), proveniente do Aptiano–Albiano do Grupo Santana (Cretáceo Inferior) da Bacia do Araripe, Ceará, Brasil. Segundo o autor, a espécie teria afinidades com espécies antes diagnosticadas dentro de Ornithocheiridae. Após isso, Sayão & Kellner (2000) apresentam um novo espécime (MN 4729-V) de *Brasileodactylus cf. araripensis*, com rostró parcial, mas desta vez, preservado no calcário laminado proveniente da Formação Crato. Chegaram a essa conclusão baseando-se na ausência de cristas sagitais pré-maxilares e dentárias, distância relativa entre os alvéolos e presença de um sulco na porção dorsal da sínfise mandibular (começando já na porção mais anterior da mandíbula). Porém, Frey *et al.*, (2003b) reportaram um novo pterossauro também para a Formação Crato, com similaridades mais relatadas ao apresentado por Sayão & Kellner (2000), denominado *Ludodactylus sibbicki* (Figura I-3D), que apresenta um crânio com crista occipital praticamente completo, pondo em dúvidas a posição taxonômica de MN 4729-V em *Brasileodactylus*.

A posição taxonômica de *Brasileodactylus araripensis* sempre foi controversa, devido à falta de material e dados diagnósticos que melhor defina a espécie. Ao longo de 30 anos, *Brasileodactylus* foi caracterizado pelos pesquisadores como *Incertae sedis*, como *Coloborhynchus*, como sinônimo júnior de *Ludodactylus* ou até mesmo como *Dsungaripteridae + Azhdarchidae*. Hoje, a maioria dos pesquisadores o considera como uma espécie de Ornithocheiroidea. Nesse tempo, foram descritos quatro espécimes de *Brasileodactylus* consideradas válidas: MN 4804-V (mandíbula fragmentária), AMNH 24444 (crânio completo com pós-crânio), SMNS 55414 (mandíbula fragmentária), MN 4797-V (Maxila e Mandíbula) e BSP 1991 I 27 (maxila com pós-crânio).

## CONTEXTO GEOLÓGICO

A Bacia do Araripe (Figura I-5) é a mais extensa (aproximadamente 9.000km<sup>2</sup>) das bacias intracratônicas nordestinas do Brasil, localizada entre a Bacia Potiguar, Bacia do Parnaíba e a Bacia do Tucano-Jatobá (Mabesoone, 1982; Assine, 2007; Saraiva *et al.*, 2007).

A origem geológica da Bacia do Araripe está estritamente relacionada a eventos de margens continentais atlânticas, originadas entre Brasil e África. Também, a geometria da Bacia do Araripe é fortemente controlada por estruturas de embasamento pré-cambriano, o qual foi reativado durante os eventos tectônicos no Mesozoico que culminaram na fratura do Gondwana, a abertura do Atlântico Sul no Cretáceo e a deriva continental e individualização da África e América do Sul como novos continentes (Berthou, 1990; Matos, 1992). O processo de ruptura continental que deu origem as bacias marginais brasileiras induziram a formação de falhas que espalharam ilhas, assim originando as Bacias Tucano/Potiguar e Recôncavo, que se projetam a partir da costa para o interior do continente. O espalhamento para o interior do nordeste causado pelo movimento de falhas foi relatado pelos lineamentos do Pré-Cambriano de Patos e Pernambuco (Beurlen, 1971a; Mabesoone & Ticono, 1973; Arai, 2014; Custódio *et al.*, 2017). A reativação tectônica dessas zonas antigas de cisalhamento levou a origem de pequenas bacias que são beiradas por falhas, tais como a do Araripe, Iguatu e Rio do Peixe (Maisey, 1991; Assine, 2007; Morales & Assine, 2015). Dessa forma, Morales & Assine (2015) propõem um registro estratigráfico para a Bacia do Araripe, no qual é composta por cinco sequências estratigráficas (Figura I-5B), conhecidas durante o Paleozoico (Formação Cariri), pré-rifte (Formações Brejo Santo e Missão Velha), rifte (Formação Abaiara), Pós-rifte I (Formações Barbalha e Santana, tratado aqui como Grupo Santana) e pós-rifte II (Formações Araripina e Exu).

Os eventos geológicos de deposição relatados para a abertura do oceano atlântico sul influenciaram profundamente a estrutura sedimentar da Bacia do Araripe. Como consequência, algumas unidades estratigráficas superiores da bacia sofreram uma ingressão marinha vinda do nordeste do Brasil, durante o final do Aptiano. Esta ingressão marinha é datada na Bacia do Araripe com o início da Formação Romualdo, caracterizado por ciclos transgressivo-regressivo, é limitado por duas inconformidades regionais (Beurlen, 1963; Assine *et al.*, 2016; Custódio *et al.*, 2017). Na parte oeste da bacia, a sequência deposicional é aluvial costeira e dominada pela maré, seguidos por fácies de transgressão marinha, caracterizados por dois intervalos fossilíferos: um pequeno intervalo de argila escura com

concreções carbonáticas elipsoidais fossilíferas (*konservat lagerstätten*) e um nível superior dominado por camadas de conchas calcárias. Assim, é seguida pela ingressão marinha, uma sucessão regressiva incompleta de fácies marginal-marinha, que registra o retorno de ambientes continentais da Bacia (Custódio *et al.*, 2017).

As camadas fossilíferas de maior importância estão presentes no Grupo Santana, mundialmente conhecido pela excelente preservação de restos fossilíferos. A Formação Romualdo (Figura I-6), nível estratigráfico onde os espécimes de pterossauros desse estudo foram achados, basicamente é constituída por folhelhos cinza-esverdeados com níveis de concreções carbonáticas, característica sedimentar singular na Bacia que não ocorre em nenhuma outra formação da Bacia do Araripe. Os fósseis de vertebrados ocorrentes nessa unidade são de peixes, crocodilomorfos, anfíbios, quelônios, dinossauros e pterossauros. Entre os invertebrados, estão os ostrácodes, foraminíferos, gastrópodes e bivalves, assim como vegetais e algas (Maisey, 1991; Carvalho & Santos, 2005; Saraiva *et al.*, 2007; Vila Nova *et al.*, 2011; Saraiva *et al.*, 2015). Esta formação possui grande importância no que se tratam os meios de fossilização, em que os seres são tridimensionais e extremamente bem preservados, com pouca compactação do sedimento, tanto em folhelhos como em concreções calcárias. Em alguns casos, o interior do fóssil é recoberto por calcita, visto em muitos peixes tridimensionais desta formação (Maisey 1991; Assine, 2007). E também foi relatada a presença de tecidos moles fossilizados (Kellner & Campos, 2002; Kellner *et al.*, 2013)

## **OBJETIVOS DO ESTUDO**

Esta dissertação tem a finalidade de descrever a morfologia e identificar as relações filogenéticas de dois novos espécimes de pterossauros: MPSC R1057, composto por uma mandíbula fragmentária; e MPSC R990, composto por material craniano e pós-craniano. Ambos apresentam dentição. Dessa forma, foi feita uma revisão de caracteres e táxons, que segue em detalhes nos dois capítulos subsequentes, a saber:

(i) *Brasileodactylus* (Kellner, 1984) é pouco representado em muitas análises, sendo limitado a poucos exemplares (descrito no capítulo II desta dissertação), que são diagnosticadas primariamente por caracteres mandibulares e dentição. Aqui, é feito uma revisão do gênero *Brasileodactylus*, com foco na espécie-tipo *B. araripensis*, a partir de um novo espécime (MPSC R1057) da Formação Romualdo, Bacia do Araripe, Brasil. Para solucionar esse problema, foram realizadas comparações morfológicas com várias espécies, e

em especial *Brasileodactylus*. Em análises filogenéticas, caracteres e táxons foram revisados e adicionados, com intuito de diminuir a influência de *missing data* deste grupo. Por fim, MPSC R1057 traz caracteres apomórficos antes não observados em outros espécimes de *Brasileodactylus*, abordando formato da linha dentária, morfologia da sínfise mandibular, e em especial, a posição do 3<sup>o</sup>–4<sup>o</sup> alvéolos em relação aos outros.

(ii) Descrição de um novo espécime, MPSC R990, a partir de comparações morfológicas com outros grupos, para definir sua posição taxonômica. Neste capítulo, os clados são comparados usando os mesmos dados da análise filogenética do capítulo (i), com adição deste espécime. Em especial, são analisados dentição, maxila e pré-maxila. Em resultado às análises, MPSC R990 possui características morfológicas que o difere de outros grupos de pterossauros, sendo assimilado a um *Anhangueria* com relação estreita ao *Guidraco Venator*. Desta forma, MPSC R990 pode ser caracterizado um novo gênero e espécie, ou até como uma nova espécie de *Guidraco*.

## FIGURAS

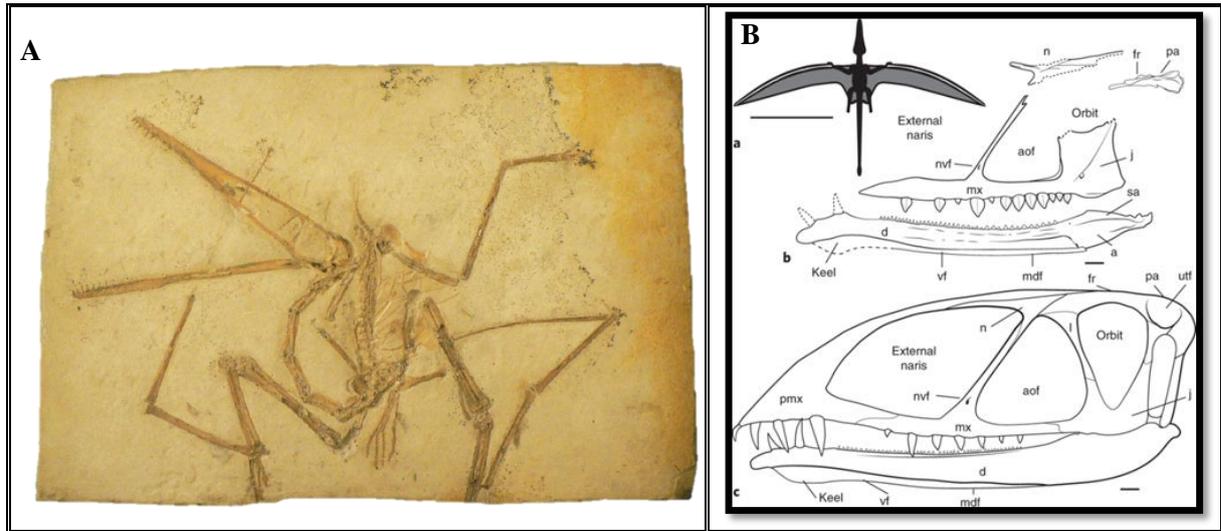


Figura I-1. (A) Primeiro pterossauro descoberto, nomeado de *Pterodactylus antiquus*, retirado de Witton (2013); (B) Reconstrução artística de *Caelestiventus hanseni*, o pterossauro mais basal encontrado, do Período Triássico, datado aproximadamente em 215 milhões de anos. (B) modificado de Britt *et al.*, (2018). Figuras fora de escala.

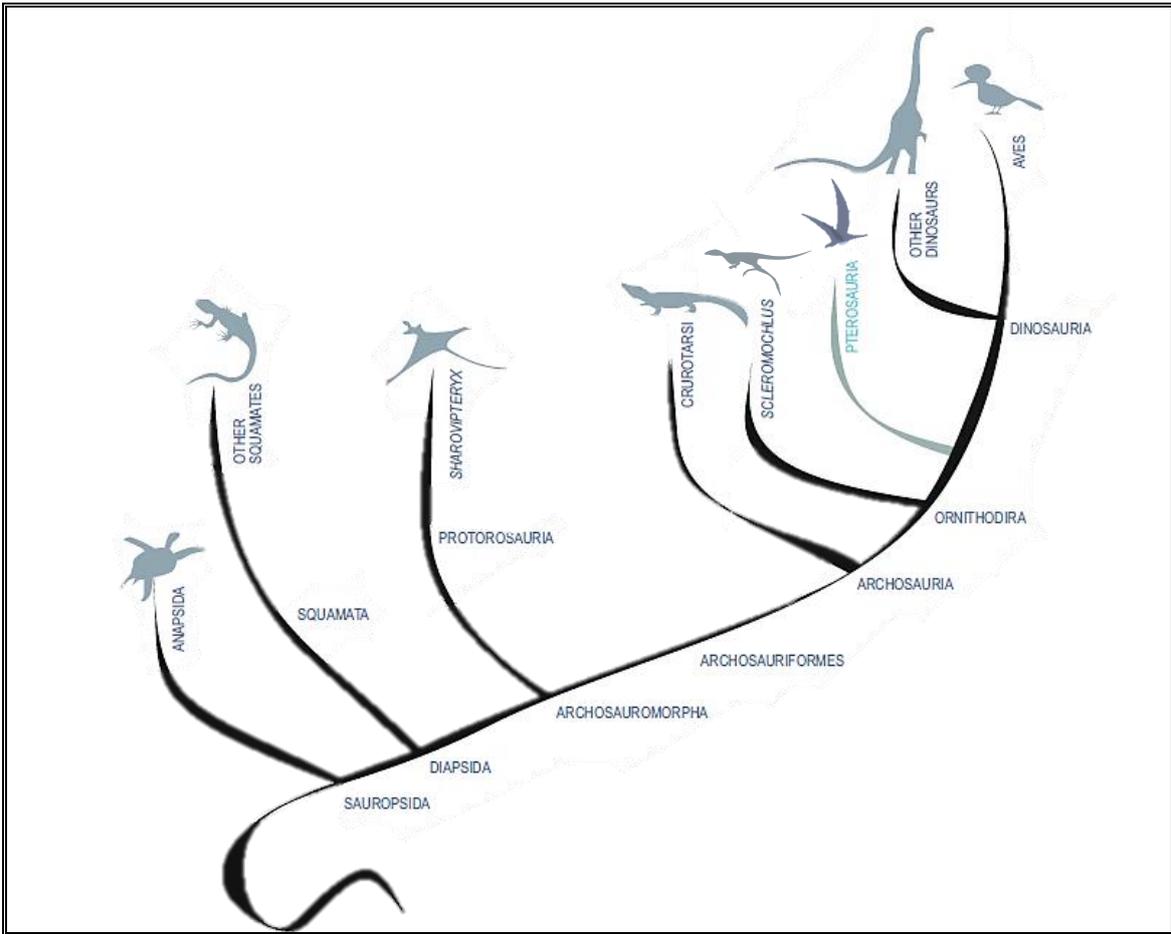


Figura I-2. Filogenia de Sauropsida, com destaque para Pterosauria, dentro do clado Ornithodira. Modificado de Witton (2013).

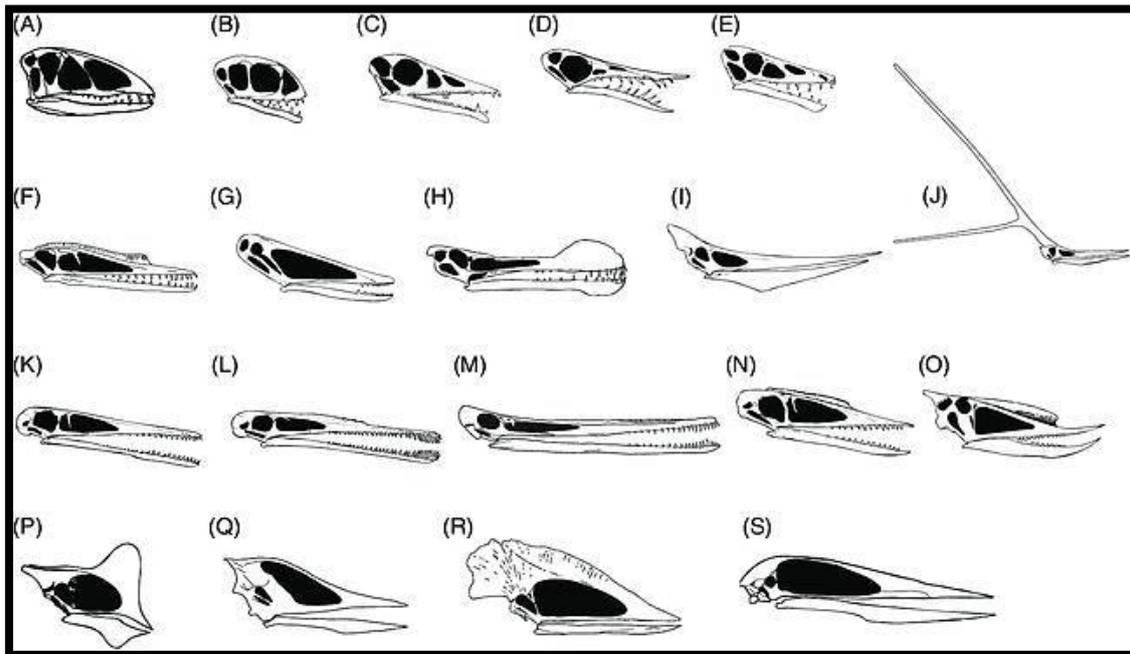


Figura I-3. Reconstrução artística exemplificando a diversidade de crânios e mandíbulas de cada grupo principal de pterossauros. (A) *Dimorphodon macronyx*, Dimorphodontidae; (B) *Anurognathus ammoni*, Anurognathidae; (C) *Eudimorphodon ranzii*, Campylognathoides; (D) *Rhamphorhynchus muensteri*, Rhamphorhynchóide; (E) *Scaphognathus crassirostris*, scaphognathinae; (F) *Darwinopterus modularis*, um monofenesstrata basal; (G) *Istiodactyluslatidens*, Istiodactylidae; (H) *Tropeognathus mesembrinus*, Anhangueridae; (I) *Pteranodon longiceps*, Pteranodontidae; (J) *Nyctosaurus gracilis*, Nyctosauridae; (K) *Pterodactylus antiquus*, um Ctenochasmatoidea basal; (L) *Gnathosaurus subulatus*, Ctenochasmatidae; (M) *Feilongus* sp., Lonchodectídeo; (N) *Germanodactylus cristatus*, um Dsungariptedóide basal; (O) *Dsungaripterus weii*, Dsungaripteridae; (P) *Tapejara wellnhoferi*, Tapejaridae; (Q) *Shenzhoupterus chaoyangensis*, Chaoyanpteridae; (R) *Tupuxuara leonardii*, Thalassodromidae; (S) *Zhejiangopterus linhaiensis*, Azdarchidae. Reconstrução artística fora de escala (retirado de Unwin, 2006).

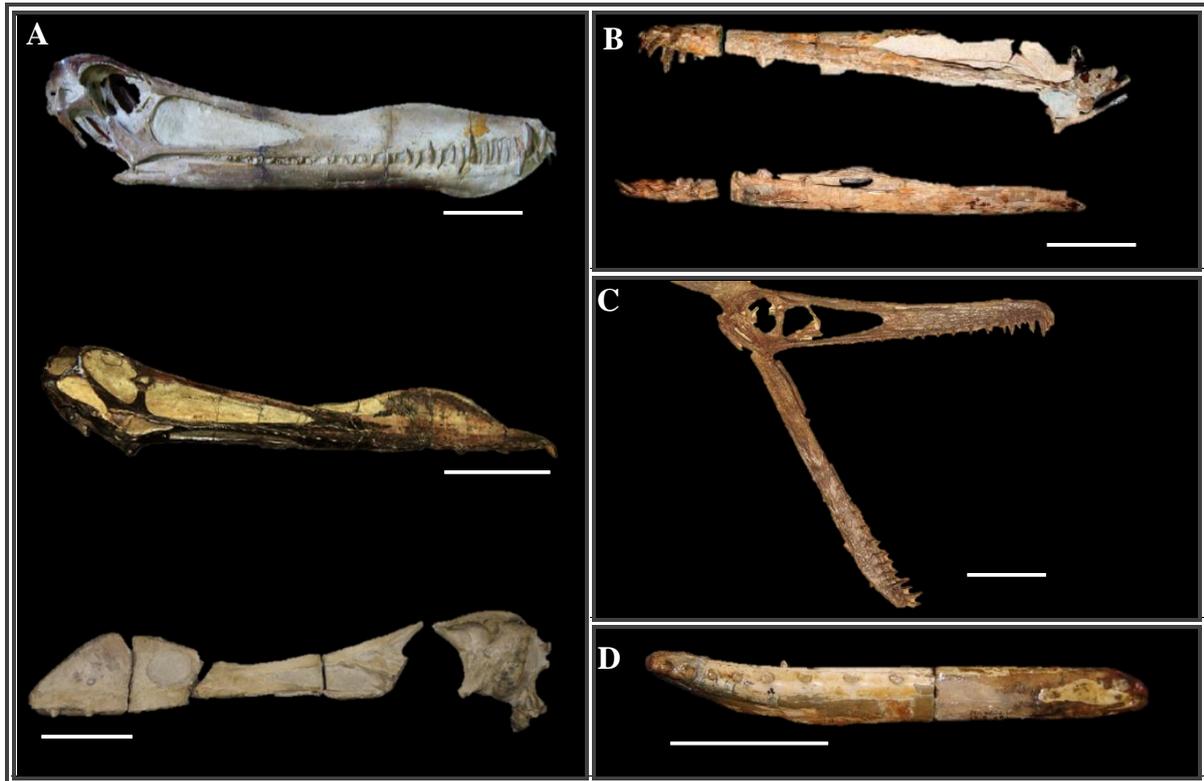


Figura I-4. Diversidade cranial do clado Anhangueria no Brasil. Escala = 10 cm; (A) Espécies de Anhangueridae: *Anhanguera piscator* (superior), crédito da imagem: Robert Clark. *Anhanguera blittersdorffi* (meio) retirado de Pinheiro & Rodrigues (2017), *Maaradactylus kellneri* (inferior) retirado de Bantim (2014); (B) *Cearadactylus atrox* retirado de Vila Nova (2011); (C) *Ludodactylus sibbicki* retirado de Frey *et al.*, (2003a); (D) *Brasileodactylus araripensis*, imagem cedida por Renan Bantim.

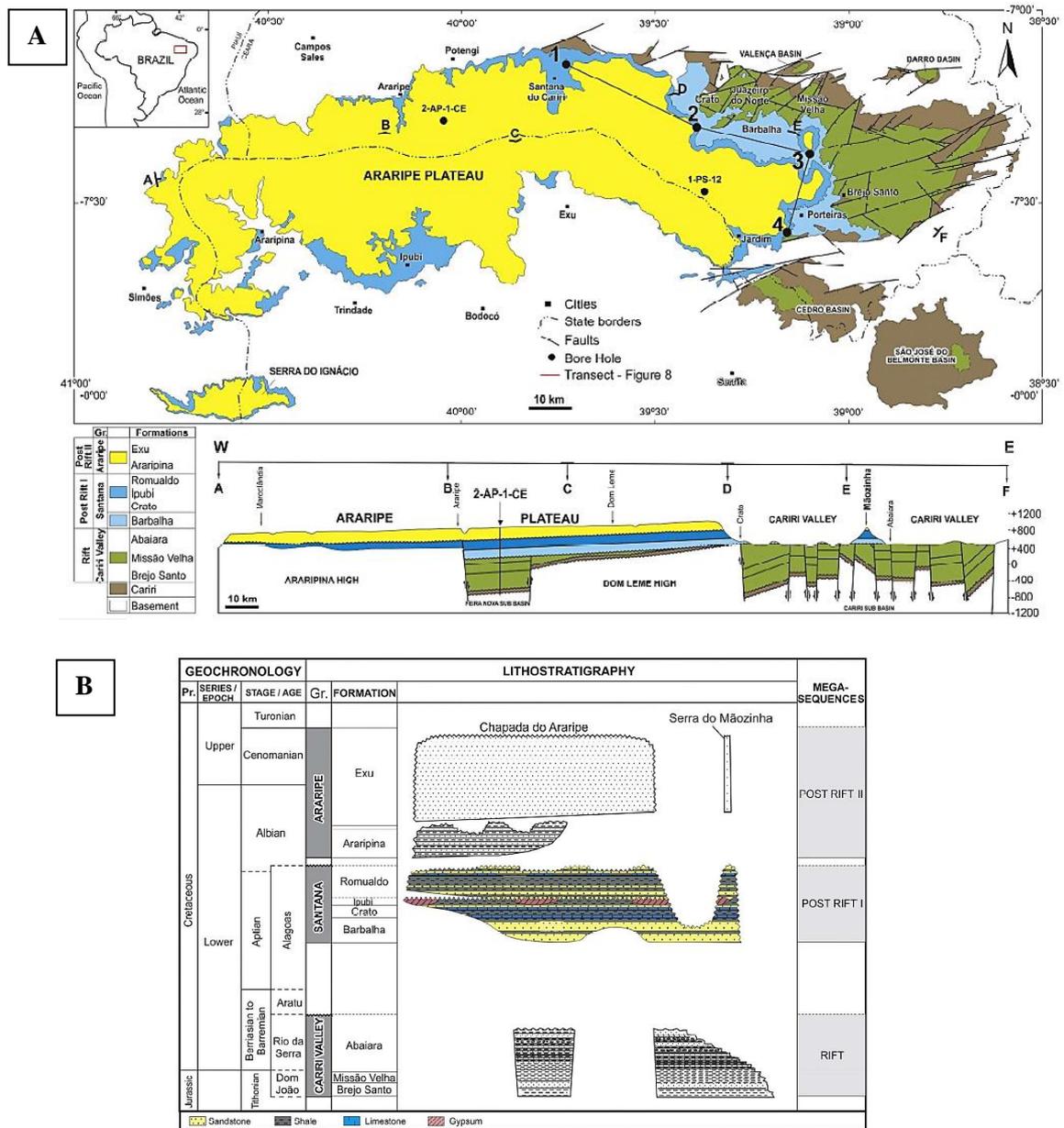


Figura I-5. Contexto geológico da Bacia do Araripe, em divisa com outras bacias interiores do Nordeste, abordando detalhes para a organização geocronológica, litoestratigráficas e megassequências (Modificado de Custódio *et al.*, 2017); (A) Mapa geológico da Bacia do Araripe, mostrando os estágios de rift e pós-rift. Seções estratigráficas: 1. Pedra Branca; 2. Sítio Romualdo; 3. Serra do Mãozinha; e 4. Sobradinho. (B) Gráfico de megassequências estratigráficas da Bacia do Araripe, abrangendo o consenso de propostas litoestratigráficas ao longo dos anos, para as diferentes unidades (ver Assine, 1992; Martill, 2007).

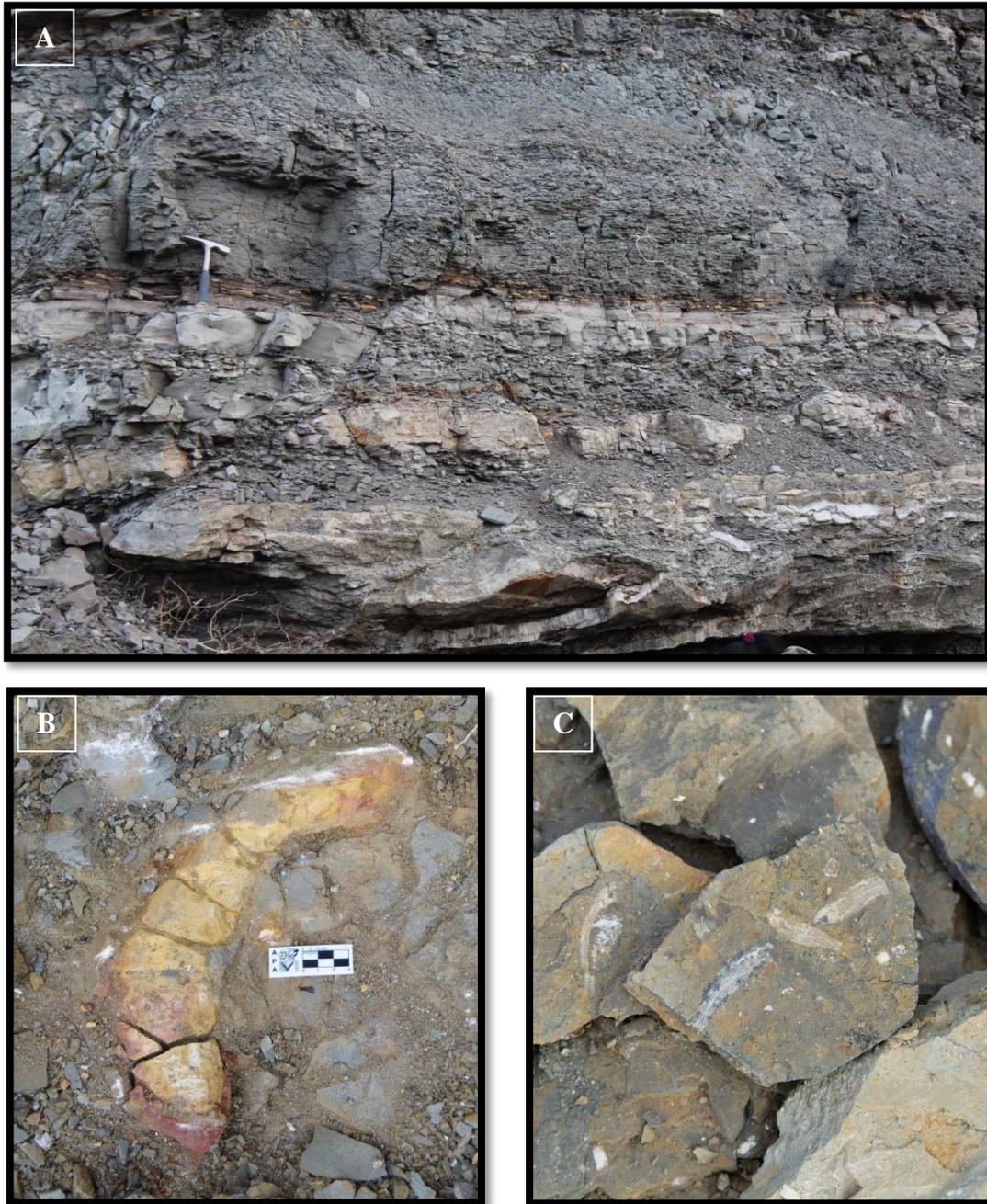


Figura I-6. (A) Afloramento da Formação Romualdo, com detalhes para camadas alternantes de folhelhos e concreções calcárias; (B) Concreção calcária típica da Formação Romualdo, inserida entre folhelhos; (C) Folhelho cinza esverdeado da Formação Romualdo, com espécimes de peixes fossilizados. Fotos de uma escavação controlada da Formação Romualdo, no Parque dos Pterossauros, Santana do Cariri - CE, cedidas pelo Laboratório de Paleontologia da URCA (L.P.U).

**RESUMO**

Os pterossauros possuem uma grande diversidade de forma e tamanho, sendo que as suas relações filogenéticas são relativamente bem estabelecidas. No entanto, problemas de preservação propiciam lacunas de informação importantes para a diagnose de espécies. MPSC R1057 representa um novo espécime de *Brasileodactylus araripensis* (Anhangueria), da Formação Romualdo, Bacia do Araripe, que permite preencher parte desta lacuna, sendo a mandíbula mais completa e preparada, descrita para esta espécie. A análise filogenética principal resulta em um agrupamento monofilético entre MPSC R1057 e *Brasileodactylus*, sendo este grupo irmão de *Guidraco venator*, *Ludodactylus sibbicki* e Anhangueridae. MPSC R1057 compartilha com *B. araripensis* diversos caracteres, tipo de preservação e procedência. O gênero *Brasileodactylus* é revisado, analisando os espécimes referidos como *Brasileodactylus*: MN 4804-V, MN 4797-V, AMNH 24444, SMNS 55414 e BSP 1991 I 27, preservados em concreções carbonáticas da Formação Romualdo. Com base nas análises morfológica e filogenética, MPSC R1057 passa a ser considerado parte do hipodigma de *Brasileodactylus*. Dos exemplares originalmente assinalados a *Brasileodactylus*, MN 4797-V apresenta procedência (Formação Crato), preservação (em calcário laminado) e características (dentárias) que destoam dos outros exemplares. Uma análise filogenética exploratória para o exemplar de cf. *Brasileodactylus* demonstra que MN 4797-V assume uma posição basal, incongruente com a sua identificação original como *Brasileodactylus*, sendo considerado como Anhangueria cf.. Como resultado, uma diagnose reformulada para *Brasileodactylus araripensis* é apresentada, com base nos novos caracteres diagnósticos. MPSC R1057 corrobora para a diagnose de *Brasileodactylus*, diminuindo a proporção de *missing data* para essa espécie. *Brasileodactylus* permanece um Anhangueria basal (=não anhanguerídeo), com relações filogenéticas ainda pouco determinadas dentro deste clado.

Palavras chave: *Brasileodactylus*; Anhangueria; comparação morfológica; cladística.

## INTRODUÇÃO

Os pterossauros (Archosauria: Onithodira) eram répteis voadores que surgiram no Triássico Superior e se extinguiram no final do Cretáceo. Foram os primeiros vertebrados a conquistar o ambiente aéreo, caracterizados por: crânio proporcionalmente grande em relação ao corpo, longo processo póstero-dorsal da pré-maxila (com contato direto com o frontal), ausência de fenestra mandibular externa e ossos pneumáticos (Sereno, 1991). Mesmo com diversas características únicas que os constituem como um grupo monofilético, os pterossauros possuem extensa disparidade morfológica, incluindo variações de tamanhos e formatos de cristas cranianas (*e.g.*, Wellnhofer, 1991; Witton, 2013; Bantim *et al.*, 2014), modos comportamentais ou de adaptações anatômicas para alimentação e voo (*e.g.*, Kellner, 2003; Lockley & Wright, 2013; Chan, 2017; Hone *et al.*, 2017), dimorfismo sexual, e de estágio ontogenético (*e.g.*; Unwin & Deeming, 2008; Lu *et al.*, 2011; Cordonú *et al.*, 2004; Wang *et al.*, 2017).

Devido a sua fragilidade estrutural, fósseis de pterossauro são frequentemente encontrados desarticulados e fragmentados, resultando em problemas relativos aos dados ausentes (Vila Nova, 2010; Rodrigues & Kellner, 2013). Porém, uma parcela importante das espécies de Pterosauria é representada por crânios parcialmente completos, que exibem características diagnósticas bem suportadas em análises filogenéticas. Isso garante um conhecimento razoavelmente bem estruturado sobre a filogenia do grupo, com espécies basais não pterodactilóides (Não-Pterodactyloidea) e os Pterodactyloidea. Estes se encontram divididos em Pteranodontia e Azhdarchoidea, ambos os grupos com registro no Aptiano–Albiano da Bacia do Araripe.

*Brasileodactylus araripensis* (Figura II-1) é um Pteranodontia pouco conhecido e discutido da Bacia do Araripe (*e.g.*, Bennet, 1994; Elgin & Frey, 2011; Frey *et al.*, 2003; Kellner, 1984; Kellner, 1991; Kellner & Sayão, 2000; Kellner & Tomida, 2000; Rodrigues & Kellner, 2013; Unwin, 2001; Unwin & Martill, 2007; Veldmeijer, 2003a, 2003b; Veldmeijer *et al.*, 2005, 2006, 2009; Wellnhofer, 1991; Witton, 2013). Os exemplares conhecidos de *Brasileodactylus* são provenientes do Aptiano do Grupo Santana (Cretáceo inferior) da Bacia do Araripe, Ceará, Brasil. O holótipo MN 4804-V é representado pelo fragmento anterior de mandíbula, primariamente descrita por Kellner (1984). Os demais espécimes são também fragmentários, sendo BSP 1991 I 27 o representante mais completo, que inclui maxila, vértebras cervicais e dorsais, costelas, escápula com coracóide, úmero e falanges do dígito alar (Veldmeijer *et al.*, 2009).

Ao longo de 30 anos, as relações taxonômicas/filogenéticas de *Brasileodactylus araripensis* sempre foram controversas, sendo alteradas ao longo dos anos devido à falta de material que melhor defina a espécie. Primariamente, *Brasileodactylus* foi atribuído à Ornithocheiridae (Kellner, 1984), sendo reclassificado como *Incertae sedis*, devido à falta de suporte de dados morfológicos para a inclusão do gênero em um clado (Kellner, 1991). Bennett (1994) indicou *Brasileodactylus* estreitamente relacionado à Dsungaripteridae + Azhdarchidae, porém sem fornecer dados satisfatórios, considerando que *Brasileodactylus* não apresenta características distintivas que suportem esta classificação. Sayão & Kellner (2000) descrevem novo exemplar e referem o mesmo como *Brasileodactylus* cf. *araripensis*. No mesmo ano, Kellner & Tomida (2000) sugeriram estreita afinidade entre *Brasileodactylus* e Anhangueridae, considerando-os como grupo-irmãos. Unwin (2001) considerou como parte de *Anhanguera*. Frey *et al.*, (2003) o denominou equivocadamente como uma espécie de *Coloborhynchus*. Unwin & Martill (2007) sugeriram *Ludodactylus* como sinônimo júnior de *Brasileodactylus*. Veldmeijer *et al.* (2009) reviu o gênero, relatando semelhanças de *Brasileodactylus* com Anhangueridae, analisando o espécime SMNS 55414. Aqui consideramos como uma espécie de Anhangueria (para uso desta definição, em lugar de Ornithocheiroidea, ver Rodrigues & Kellner, 2013).

O presente trabalho descreve um exemplar inédito de *Brasileodactylus araripensis*, MPSC R1057, composto por uma mandíbula parcial. O material apresenta boa preservação, sendo mais completo que o holótipo, e a mandíbula mais completa preparada conhecida para o táxon. A análise de anatomia comparada entre os exemplares conhecidos de *Brasileodactylus* permitiu reconhecer a semelhança entre MPSC R1057 e o holótipo, porém identifica diferenças importantes em MN 4797-V (descrito por Kellner & Sayão, 2000). Análises filogenéticas foram utilizadas para avaliar o posicionamento de MPSC R1057 e MN 4797-V frente ao táxon *Brasileodactylus* e outros pterossauros pterodactilóides. As análises confirmam *Brasileodactylus* como um Anhangueria basal, em uma politomia com *Guidraco venator*, *Ludodactylus sibbicki* e Anhangueridae, refutando a manutenção de MN 4797-V dentro do gênero.

**Abreviações anatômicas:** **ang** – angular; **fsd** – fossa mandíbular dorsal; **fsv** – fossa mandíbular ventral; **qd** – quilha dorsal; **qv** – quilha ventral; **san** – surangular; **ss** – sulco sinfiseal.

**Abreviações institucionais:** **AMNH** – American Museum of National History (Nova York – Estados Unidos); **BSP** – Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie (Munique – Alemanha); **MN** – Museu Nacional (Rio de Janeiro, Brasil); **MPSC** – Museu de Paleontologia de Santana do Cariri (Santana do Cariri, Brasil); **SMNS** – Staatliches Museum für Naturkunde (Stuttgart, Alemanha).

## **GEOLOGIA**

A Bacia do Araripe é um conjunto sedimentar de pequeno porte (aproximadamente 9.000km<sup>2</sup>), delimitada pelos lineamentos de Patos e Pernambuco, e está situada a leste da Bacia do Parnaíba, a sudoeste da Bacia do Rio do Peixe e a noroeste das Bacias de Tucano e Jatobá (Assine, 1992). É a maior estrutura sedimentar intracratônica em seu contexto regional, e ganhou fama mundialmente pela qualidade da preservação e diversidade de espécies, incluindo peixes, dinossauros, crocodilos, testudinos, plantas e penas, entre outros. Em um contexto mundial, a Bacia do Araripe apresenta um dos mais ricos registros da diversidade de pterossauros.

O Grupo Santana representa o principal conjunto de unidades sedimentares fossilíferas da Bacia do Araripe. Possui três formações conhecidas mundialmente pela preservação excelente de fósseis: Formação Crato, Formação Ipubi e Formação Romualdo. Entre elas, apenas as formações Crato e Romualdo foram encontradas restos de pterossauros. A Formação Crato é constituída basicamente por calcários micríticos laminados, de cores cinza e creme, que provavelmente é resultado da deposição de um ou mais lagos de água doce com zona halóclina bem definida (Assine, 2007; Saraiva *et al.*, 2007; Custódio *et al.*, 2017). Seus fósseis são preservados em forma de impressões ou comprimidos.

A Formação Romualdo é bem distinta em relação as outras formações, constituída por folhelhos cinza-esverdeados com níveis de concreções carbonáticas de calcário micrítico, encontrados paralelamente com as lâminas de folhelhos. Seu ambiente de deposição é interpretado como lagunar costeiro, com incursões marinhas periódicas, criando zonas hipersalinas anóxicas (Martill, 1988; Saraiva *et al.*, 2015). Seus fósseis são geralmente preservados em três dimensões, podendo-se observar estruturas anatômicas em diversos ângulos. Dentre as formações da Bacia do Araripe, apenas a Formação Romualdo apresenta preservação em concreções carbonáticas.

## **Preservação de MPSC R1057**

O material, doado ao Museu de Paleontologia de Santana do Cariri (MPSC) por moradores da região do Cariri, Ceará, não tem procedência de local exato ou informações de coleta. Catalogado como MPSC R1057 (Figura II-2), apresenta razoável qualidade de preservação de estruturas ósseas, com certo grau de intempérie. Apresenta preservação tridimensional, comum da Formação Romualdo. Tem quatro dentes preservados na região rostral e uma sequência de alvéolos que não se projetam dorsalmente, ultrapassando os ramos mandibulares.

## **SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA**

Pterosauria Kaup, 1834

Pterodactyloidea Plieninger, 1901

Anhangueria Rodrigues & Kellner, 2013

*Brasileodactylus araripensis* Kellner, 1984

**Espécime:** MPSC R1057, tratado aqui como *Brasileodactylus araripensis*, preservado em três dimensões em calcário carbonático parcialmente erodido.

**Localidade e horizonte:** Exemplar proveniente de doação, sem dados de coleta ou origem; Sua preservação em concreção carbonática permite estabelecer sua origem a partir da Formação Romualdo.

## **DESCRIÇÃO DE MPSC R1057**

### **Características gerais**

Consiste em mandíbula isolada e fragmentada, faltando parte dos ramos mandibulares esquerdo e direito, com o ramo esquerdo mais preservado que o direito. A dentição se estende da extremidade anterior do rostro até 2/3 da sínfise mandibular, com dez pares de alvéolos preservados. Apenas três coroas do lado esquerdo e uma do lado direito estão preservadas e expostas. A mandíbula tem comprimento total de 22,7cm (Tabela II-1), em vista lateral, é levemente arqueada medialmente, com sua porção medial pouco elevada. Na região posterior, a fossa mandibular se expande gradualmente em “V”, com ângulo de 22° de abertura entre os

ramos mandibulares. Essa morfologia confere um formato de “Y” à mandíbula, com ramos angulares alongados, comprimidos lateralmente e levemente arqueados longitudinalmente.

### **Sínfise mandibular**

A mandíbula possui uma quilha mandibular ventral em forma de lâmina, caracterizado pelo achatamento lateral na região anterior da mandíbula. Essa quilha, porém não apresenta uma projeção na forma de crista. Ainda em vista ventral, a região medial sofre um achatamento dorsoventral, que assume uma forma arredondada em comparação com a região anterior, este assumindo o formato de uma colher. Nesta região, sua seção transversal é triangular na porção anterior, e trapezoidal na porção medial. A sínfise é lateralmente comprimida na região anterior (2-0), após a “colher”. A sínfise mandibular preservada constitui mais de 30% do comprimento da mandíbula (51-1), com uma quilha oral bem proeminente, que fica mais elevada em relação à linha de dentição a partir do 3º par de alvéolos. Essa quilha possui um sulco medial acentuado entre os alvéolos (52-0), estreito no rostro, e que se alarga caudalmente em direção à fossa mandibular. As cristas que delimitam e ladeiam o sulco são paralelas na região anterior e média da sínfise, porém se distanciam caudalmente, ampliando o sulco sínfiseal, dirigindo-se para os ramos mandibulares, na região posterior da mandíbula. A ponta do rostro tem uma extremidade afilada, e se expande para formar a superfície dorsoventralmente achatada do rostro, a partir da sequência de dentes. Na região anterior, a quilha mandibular se inicia estreita, na superfície rostral entre o 2º par de alvéolos, seguindo em direção aos ramos mandibulares, se mantendo mais elevada que a linha dentária, até o 10º par de alvéolos, continuando assim até o fim da sínfise. A partir do 2º–3º pares de alvéolos, a linha dentária se arqueia em forma elíptica na direção ventral, com seu ponto mais baixo no 5º alvéolo. Após isso, a linha dentária se direciona dorsalmente e retorna à linha inicial no 10º par de alvéolos.

### **Ramos mandibulares**

O ramo esquerdo (7,7 cm) encontra-se melhor preservado em comparação com o direito (2,9 cm), que está mais fragmentado. Ambos assumem um achatamento lateral, com uma leve crista dorsal, de topo arredondado. Em vista lateral, os ramos mandibulares formam um ligeiro arco voltado para baixo, em relação à sínfise mandibular. Apenas o surangular esquerdo está preservado, este possui comprimento de 4,4 cm e apresenta forma alongada e achatada, inserido no ramo mandibular. As suturas entre o angular e surangular são as únicas

aparentes em toda mandíbula, um fator que pode ter sido ocasionado por ação de diagênese, visto que o material apresenta certo grau de degradação por intemperismo. Mesmo assim, o angular e surangular estão fusionados, indicando que este espécime pode ser um indivíduo adulto.

### **Dentição**

A dentição é distribuída de forma desigual ao longo da mandíbula. Na região anterior da sínfise, eles se encontram agrupados em maior densidade, tornando-se mais espaçados nas regiões média e distal da estrutura. Não é possível avaliar variações de morfologia porque apenas as coroas mais anteriores se encontram preservadas, porém os alvéolos da região anterior da mandíbula são maiores que os alvéolos das regiões média e posterior, sugerindo uma dentição anisométrica. Os alvéolos não se estendem pelos ramos mandibulares e se encontram confinados na região da sínfise.

As coroas possuem curvatura distal discreta, com seção transversal ligeiramente elíptica, sendo relativamente longas e estreitas. O ápice da coroa é rombudo e ligeiramente arredondado, o que pode ser promovido por desgaste. Os dentes são, porém proporcionalmente pequenos e curtos em relação a outros dentes de anhanguerídeos. As coroas não possuem carena, quilha ou ornamentações superficiais macroscópicas evidentes. O 1º par de dentes é voltado anteriormente, 2º posicionado anterolateralmente, e lateralmente a partir do 3º par de dentes. Na margem anterior da mandíbula, os 1º–4º pares de diastemas formam superfícies côncavas, lateralmente orientadas no dentário, melhor vistos dorsalmente. Já os 5º–8º pares de diastemas aumentam de distância gradualmente, formando superfícies ligeiramente côncavas de orientação lateral e dorsal, na superfície oral do dentário.

Os alvéolos são arredondados e elípticos com mesma distância na superfície rostral, aumentando gradualmente a partir do 3º par de alvéolos. No final da superfície rostral, a partir do 4º par, os alvéolos possuem disposição alternada, onde os alvéolos esquerdo e direito não estão pareados entre si. Essa característica provavelmente é resultado do achatamento lateral da mandíbula, que assume um perfil laminar, posicionando os alvéolos nesta sequência para inserção de dentes bem enraizados. Esse achatamento não é tafonômico, e representa um estreitamento morfológico da região média da sínfise.

## MATERIAIS E MÉTODOS

### Preparação e conservação

Inicialmente, MPSC R1057 foi recebido por doação ao acervo do MPSC colado de modo inadequado, com adesivos industriais a base de resina epóxi, em suas partes anteriormente fragmentadas. Portanto, a preparação desse fóssil teve como objetivo a retirada de resina epóxi e sedimento, usando combinações de dois métodos: mecânico e químico, propostos por Silva & Kellner (2006). A preparação mecânica para retirada de sedimento consistiu no uso de martelo, talhadeira, pincel, ponteiros e caneta de ar comprimido. Para preparação química, foram necessários ácido clorídrico diluído na água em 20%, acetona pura para retirada da resina epóxi e paralóide B-72 como camada protetora da parte óssea. Após preparação, suas estruturas ósseas foram expostas para permitir uma análise minuciosa de características morfológicas. Por fim, foram feitas medições e comparações com outros espécimes, algumas fotos foram cedidas e outras foram tiradas com auxílio de Canon D40 ou Nikon D5100, com escala.

### Métodos filogenéticos

A análise filogenética deste trabalho foi baseada principalmente nas análises de Wang *et al.*, (2012), com 106 caracteres. Além disso, foram incluídos 12 caracteres (caracteres 52, 53, 55–64) das análises de Headden & Campos (2014), mais três caracteres novos (caracteres 54-1; 65-2; 66-2), totalizando 121 caracteres na análise do presente trabalho. Um total de 36 terminais foram incluídos, com táxons bem representativos e com preservação de elementos craniais, com intuito de diminuir proporção de *missing data*. *Ornithosuchus longidens* e *Herrerasaurus ischigualastensis* foram usados como grupos externos, e Pterosauria foi definido a priori como grupo interno monofilético. *Maaradactylus kellneri* foi inserido na análise, abordando descrições na literatura e exame direto (35,55% de caracteres). Também, foi inserido *Brasileodactylus araripensis*, a partir de espécimes descritos na literatura: AMNH 24444 (crânio completo com pós-crânio), SMNS 55414 (mandíbula fragmentária) e BSP 1991 I 27 (maxila com pós-crânio), permitindo a codificação de 41,32% dos caracteres. Por fim, foi inserido MPSC R1057 (25,04% dos caracteres) como um táxon terminal a parte de *Brasileodactylus* para testar a sua associação com este táxon e com outros terminais em análise. A organização dos dados da análise foi efetuada com auxílio do programa Mesquite 3.2 (Maddison & Maddison, 2017) e a análise filogenética com software TNT 1.5 (Goloboff *et al.*, 2003, 2008). A análise utilizou busca heurística com opção TBR de recombinação de

ramos, 10.000 replicatas, com todos os caracteres de peso equivalente e tratados de forma não ordenada, sem escolha de padrão de otimização para topologias de mesmo número de passos (ACCTTRAN/DELTRAN). O procedimento de otimização foi realizado por *new technologies* (*sectorial search, ratchet, drift e tree fusing*). Jackknife e Bootstrap (Felsenstein, 1985) foram usados, também no programa TNT, como métodos de avaliação de suporte nodal, cada um com 300 replicatas e 50% de deleção (ver material suplementar). Foi adotado o uso de consenso estrito nas topologias para obtenção da topologia final (Fig. II-3).

Além da análise principal, foi realizada uma nova análise, exploratória, com o objetivo de avaliar a posição de MN 4797-V em relação aos terminais *Brasileodactylus araripensis* e MPSC R1057. O terminal MN 4797-V foi codificado com base nas informações da literatura (Sayão & Kellner, 2000; Veldmeijer *et al.*, 2009). A análise foi realizada com a mesma matriz e os mesmos parâmetros de busca.

## **RESULTADOS**

### **Análise principal**

Como resultado geral, a busca resultou em 2.956.044 rearranjos examinados, e 7 árvores igualmente parcimoniosas com 277 passos. O consenso estrito levou a uma árvore basicamente dicotômica, com regiões apicais de politomia (Figura II-3). A topologia resultante é consistente com resultados publicados anteriormente (Wang *et al.*, 2012; 2014; Manzig, 2014; Pêgas *et al.*, 2018), com famílias bem representadas e muitos aspectos em comum.

A estruturação da árvore de consenso estrito apresenta pequenas mudanças de resultados devido a adição de caracteres não presentes na matriz. Basicamente, a árvore está bem organizada, com estruturação dicotômica desde seu grupo externo até a base de Pterodactyloidea. Em regiões mais apicais, observamos ramos monofiléticos com politomias nos grupos de Anhangueria, Azhdarchidae e Tapejaridae. *Nemicolepterus crypticus* e *Nyctosaurus gracilis* se alternam em posições basais de Pterodactyloidea, sempre interno de *Pterodactylus antiquus*, e primitivos a Pteranodontoidea e Azhdarchoidea. Isso ressalta a hipótese de Wang *et al.* (2008), concluindo que *Nemicolepterus crypticus* pode ser uma espécie primitiva entre Pteranodontoidea e Dsungaripteroidea, e *Nyctosaurus gracilis* pode ter sido alocado com *Nemicolepterus crypticus* por características homoplásticas. A posição de *Nyctosaurus* nesta análise replica o resultado obtido por Wang *et al.* (2012).

Anhangueria e azhdarchoidea são grupos bem representados e estruturados, aparecem corroboradas com estrutura basal dicotômica, mas com algumas politomias importantes mais apicais. Dentro de Azhdarchoidea, há algumas famílias monofiléticas, em especial Tapejaridae, que se encontra em um complexo com terminais dicotômicos, mais derivado de Thalassodromidae e Chaoyanpteridae. Anhangueridae assume uma posição derivada de Anhangueria, em um ramo polimórfico com *Anhanguera* e Tropeognatinae (Bantim, 2014). *Anhanguera* aparece como grupo monofilético, mais derivado de *Tropeognathus mesembrinus* e *Maaradactylus kellneri*.

*Brasileodactylus* aparece como uma forma de Anhangueria, basal a Anhangueridae, em uma politomia com *Ludodactylus sibbicki*, *Guidraco venator* e Anhangueridae. Em uma posição ainda mais basal a Anhangueria, encontram-se *Istiodactylus* e *Nurhachius* (Istiodactylidae). Logo, *Guidraco* e *Ludodactylus* estão mais intimamente relacionados ao *Brasileodactylus* e Anhangueridae que os istiodactídeos. Considerando-se individualmente as árvores mais parcimoniosas, *Brasileodactylus* (+ MPSC R1057) teve uma posição um tanto variável em Anhangueria: (i) como grupo irmão de Anhangueridae; (ii) como grupo irmão de Anhangueridae + *Guidraco* e *Ludodactylus*; ou (iii) como grupo irmão de *Guidraco*. Desta forma, fica claro que *Brasileodactylus* é uma Anhangueria não-anhanguerídeo, assim como *Ludodactylus* e *Guidraco*. Este último foi o único terminal de Anhangueria com o qual *Brasileodactylus* teve uma relação mais estreita.

O suporte nodal (Bootstrap/Jackknife) mostrou-se razoável no contexto geral, sendo que a maioria dos nodos (75% de 24 nodos) teve um suporte acima de 50%. No entanto, apenas uma parcela pequena (~21%) apresentou suporte com índices superiores a 80%, o que demonstra que a matriz é razoavelmente sensível à ocorrência de *missing data* e homoplasias. O relacionamento de MPSC R1057 com o terminal *Brasileodactylus* foi modesto (76%/66%), enquanto que o nodo correspondente a Anhangueria apresentou um suporte sensivelmente inferior (<50%).

Em todas as árvores mais parcimoniosas, MPSC R1057 mostrou um grau de relacionamento mais estreito com *Brasileodactylus*, formando um agrupamento monofilético no clado Anhangueria. Em nenhuma das árvores mais parcimoniosas MPSC R1057 apresentou relação mais estreita com outro táxon. Isso corrobora a sua classificação como *Brasileodactylus*. Morfologicamente, MPSC R1057 corresponde a *Brasileodactylus araripensis*, possuindo todos os caracteres compartilhados vistos em mandíbulas (MN 4804-V, SMNS 55414, AMNH 24444).

## **Análise exploratória**

A análise exploratória resultou em 3.039.482 rearranjos, com 278 passos e 7 árvores mais parcimoniosas, portanto com o mesmo número de árvores e apenas um passo a mais do que a análise principal. MN 4797-V assumiu uma posição extremamente basal em todas as topologias, se relacionando com *Ornithosuchus* e *Herrerasaurus*, ou como o Pterosauria mais basal, mesmo em relação a *Anurognathus* (Fig. II-4; IC = 0,435; IH = 0,535; IR= 0,534; RC= 0,232). Além disso, com a análise do consenso estrito, MN 4797-V promove um colapso na árvore com perda de estruturação, gerando uma grande politomia na árvore de Pterosauria. Como resultado filogenético, MN 4797-V não apresenta relação estreita com nenhum pterossauro em particular, sendo o seu posicionamento incongruente com Anhangueria.

## **DISCUSSÃO**

### **Comparação de MPSC R1057 com outros *Brasileodactylus***

O espécime de *Brasileodactylus araripensis* MPSC R1057, teve sua relação bem estabelecida na análise deste trabalho, o qual aparece como grupo-irmão do terminal composto por outros espécimes de *Brasileodactylus*, com um suporte nodal razoável. As características ósseas que não incluem mandíbulas de *Brasileodactylus* não serviram de comparações morfológicas com MPSC R1057, mas para acrescentar caracteres referentes à espécie-tipo na análise filogenética. Este pode ser um motivo para não haver resultados de Bootstrap/Jackknife mais satisfatórios. Logo, o grupo *Brasileodactylus*, composto por quatro espécimes dentro de Anhangueria, é caracterizado pelo conjunto de três apomorfias: Margem anterior dorsal da sínfise mandibular se inicia com uma quilha dorsal medial (53-1); orientação oblíqua (despareamento) entre dentes em cada face lateral da mandíbula, na sua porção medial (54-1); quilha mandibular acima da dentição na margem anterior da mandíbula em vista lateral (65-2);

Diante da diagnose do holótipo MN 4804-V segundo Kellner (1984), MPSC R1057 apresenta todas as características diagnósticas, além de caracteres antes não vistos. Entre eles, pode ser observado similaridades como: mandíbula levemente arqueada; final do rostro expandido até o 3º alvéolo, formando uma superfície plana; mandíbula em seção transversal triangular (sendo atualizado a seguir); dentes inclinados para frente; Alvéolos arredondados e elípticos, com distância inter-alveolar aumentando caudalmente; entre outros. A única característica que não pôde ser observada na diagnose de Kellner (1984) foi formato do dente delgado e pontudo, por ter sido baseado no 6º dente de MN 4804-V, visto que MPSC R1057

possui até o 3º dente preservado. Também foi observado semelhanças na orientação dos dentes, em que 1º par de dentes é voltado anteriormente, o 2º posicionado anterolateralmente, e lateralmente a partir do 3º par de dentes.

SMNS 55414 foi descrito como *Brasileodactylus araripensis* por Veldmeijer *et al.* (2009), e possui as mesmas semelhanças morfológicas que foram vistas em comparação com o holótipo MN 4804-V e MPSC R1057. Ainda, sua quilha mandibular se encontra acima da linha de dentição, e a partir do 2º–3º pares de alvéolos, a linha dentária se arqueia em forma elíptica na direção ventral, com seu ponto mais baixo no 5º alvéolo. Infelizmente, não pode ser observado se SMNS 55414 possui orientação oblíqua entre dentes em cada face lateral da mandíbula, pelo espécime estar recoberto por sedimento que impede a análise dessa característica. Em contrapartida, sua expansão lateral do rostro termina entre o 4º–5º pares de alvéolos, diferente de MPSC R1057 e MN 4804-V, que acontece entre 3º–4º pares de alvéolos.

BSP 1991 I 27 é associado a um *Brasileodactylus* sp. (ver Veldmeijer *et al.*, 2009), representado pela parte rostral de uma maxila fragmentada sem crista, vértebras cervicais e dorsais, costelas, escápula com coracóide, úmero e falanges do dígito alar. Este espécime tem algumas características diagnósticas semelhantes em comparação com MPSC R1057, MN 4804-V e SMNS 55414, como orientação oblíqua entre dentes em cada face lateral, e seção transversal triangular. Porém esses caracteres são observados em mandíbulas de *Brasileodactylus*. Outro pterossauro descrito como *Brasileodactylus* sp., AMNH 24444, é representado por elementos craniais e pós-craniais. Em semelhança a *Brasileodactylus*, podemos observar o formato da mandíbula ser dorsoventralmente comprimida na parte rostral, 1º par de dentes são voltados anteriormente. Contudo, análises da literatura não permitiram analisar caracteres apomórficos de *Brasileodactylus* neste espécime, visto que foi descrito ainda em estado de preparação.

O espécime MN 4797-V referido por Sayão & Kellner (2000) como um *Brasileodactylus* sp., representa o único material do gênero procedente da Formação Crato. Este exemplar preserva maxila e mandíbula associadas, porém com diversos problemas de preservação. MN 4797-V está preservado com uma acentuada compressão lateral, em duas dimensões, típica da Formação Crato. Esse estado de preservação possibilita a observação de dentição e formato lateral da mandíbula, mas por outro lado, compromete a análise da mandíbula em outras vistas, além de deformar características tridimensionais. Efetivamente, diferenças podem ser identificadas especificamente entre MN 4797-V e todos os outros

exemplares de *Brasileodactylus* descritos, uma parte delas relacionada à preservação. Estas diferenças não eram evidentes quando da sua descrição e associação de MN 4797-V com o gênero (Sayão & Kellner, 2000). Além do mais, outros Anhangueria basais (e.g., *Ludodactylus*, *Guidraco*) foram descritos após a publicação de MN 4797-V. Em especial, os dentes de MN 4797-V são mais longos e pontudos, mais semelhantes aos de *Ludodactylus sibbicki* do que os de *Brasileodactylus*. Além disso, a quilha mandibular ventral de MN 4797-V e disposição dos dentes também não são similares. MN 4797-V possui dentes longos e com disposição mais espaçada em relação a *Brasileodactylus*. Da mesma forma, MN 4797-V não aparenta ter uma expansão lateral no rostro (“colher”), o que talvez tenha sido resultado da preservação. Por fim, MN 4797-V apresenta uma linha de dentição reta, sem a angulação côncava na região rostral da mandíbula, claramente observada em MPSC R1057, MN 4804-V e SMNS 55414. Dentre todos os exemplares já associados a *Brasileodactylus*, MN 4797-V é o que apresenta maior grau de disparidade morfológica.

#### **Comparações de MPSC R1057 com grupos estreitamente relacionados**

Comparando MPSC R1057 com outros pterossauros da Bacia do Araripe, notamos diferenças em espécies de Anhangueridae e outras espécies classificadas como Anhangueria, que serão abordadas a seguir (Rodrigues & Kellner, 2013; Pinheiro & Rodrigues, 2017). Um exemplo é a ausência de crista sagital mandibular no material analisado, presente em Anhangueridae e em alguns Anhangueria. A presença de dentição no espécime exclui a classificação deste em grupos de pterossauros sem dentes, como Tapejaridae + *Lacusovagus magnificens*, classificado como Azhdarchoidea, e espécies de Azhdarchidae (Kellner & Campos, 2007; Pêgas *et al.*, 2016).

Segundo Kellner & Tomida (2000), baseado nos caracteres abordados no holótipo (MN 4804-V), alguns caracteres não são exclusivos para esse táxon. Como a extensão, inclinação e formato da parte rostral na sínfise mandibular (caráteres diagnósticos 1 e 2 de Kellner & Tomida, 2000), a forma do alvéolo e o formato (caráter diagnóstico 6), inclinação e posição dos dentes (caráteres 7, 8 e 9). O formato da mandíbula em seção transversal ser triangular (caractere diagnóstico 3) é presente em espécies de Anhangueria, mas não em Anhangueridae. A expansão lateral do rostro (caráteres diagnósticos 4) é presente em Anhangueridae, mas difere de morfologia em alguns táxons. Em vista dorsal, esta expansão não é bem pronunciada em *Tropeognathus mesembrinus*, no qual é sub-triangular. Ainda mais, *Tropeognathus mesembrinus*, possui sequência de alvéolos mandibulares mais espaçados em comparação

com *Brasileodactylus*, com 2° e 3° alvéolos maiores em diâmetro que os outros. Também em comparação, *Brasileodactylus* não possui crista mandibular ventral, enquanto que *Tropeognathus mesembrinus* apresenta uma crista mandibular ventral bem proeminente, que começa na ponta do rosto.

Em *Anhanguera blittersdorffi* (40 Pz-DBAV-UERJ) e *Anhanguera piscator*, a área de expansão é comparativamente larga em relação à *Brasileodactylus*, este começando no 4° alvéolo. Da mesma forma *Anhanguera robustus* (SNSB-BSPG 1987 I 47), descrito primariamente por Wellnhofer (1987) e atualmente definido como *nomen dubium* (Ver pinheiro & Rodrigues, 2017). *A. robustus* possui uma sínfise mandibular com um sulco medial estreito bem proeminente que segue assim até a região distal, diferente de *Brasileodactylus*, em que o sulco medial se alarga para a extremidade lateral da mandíbula.

A sínfise mandibular de *Cearadactylus atrox* segue até extremidade distal do dentário, similar a *Brasileodactylus*. Porém, o sulco segue reto até a extremidade do dentário em *Brasileodactylus*, diferente de *Cearadactylus atrox*, que possui uma bifurcação na região rostral da mandíbula. Além disso, esses dois táxons também diferem no tamanho da sínfise mandibular em relação ao comprimento total da mandíbula, em que ocupa *Cearadactylus atrox* apenas 20% do tamanho total da mandíbula, enquanto a sínfise mandibular de *Brasileodactylus* ocupa mais de 30%.

Segundo análises filogenéticas de Rodrigues & Kellner (2013), *Camposipterus*, *Ludodactylus*, *Brasileodactylus* e “*Cearadactylus*” *ligabuei* estão na base de Anhangueria e *Cearadactylus atrox* foi confirmado como grupo-irmão de Anhangueridae. Mesmo com esta afinidade, algumas características os distinguem de *Brasileodactylus araripensis*.

Como grupo-irmãos, *Guidraco venator* e *Ludodactylus sibbicki* apresentam similaridades. Um exemplo é a ausência de uma crista mandibular ventral em ambos, observada também em *Brasileodactylus*. Infelizmente, a preservação de *G. venator* e *L. sibbicki* não permite a análise de caracteres morfológicos da sínfise mandibular, que possui caracteres diagnósticos para *Brasileodactylus*. Mesmo assim, estes apresentaram certas diferenças em comparações morfológicas feitas com o formato da mandíbula e dentição. *L. sibbicki*. Apresenta uma curvatura côncava na extremidade lateral do dentário, entre os 4°–6° dentes, formando uma superfície elevada e plana na ponta do rosto. Ainda mais, sua mandíbula não assume uma forma levemente arqueada, como em *Brasileodactylus*. Também há diferença na dentição, em que *Brasileodactylus* possui o 1° par de dentes voltado anteriormente, e *L. sibbicki* tem o 1° par de dentes voltados antero-lateralmente. Em relação a

diferenças entre *Brasileodactylus* e *Guidraco venator*, este possui os pares de alvéolos 1°–7° com mesma distância entre si, assim como os dentes rostrais são extremamente longos e pontudos, com disposição mais espaçada ao longo da mandíbula em comparação com *Brasileodactylus*. Além disso, *G. venator* tem dentes mandibulares presente posteriormente a fossa mandibular, diferente de *Brasileodactylus*, que estão confinados anteriormente à fossa mandibular. Ainda, *G. venator* apresenta o 1° par de dentes voltado lateralmente em comparação com *Brasileodactylus*, que é voltado anteriormente.

A quilha mandibular de *Brasileodactylus* é voltada para cima, diferente de *Cearadactylus* e algumas espécies de *Coloborhyncus*, Anhangueridae, Lonchodraconidae e anhanguerianos, em que a mesma é voltada para baixo (68-1). A ponta do rostro dorsoventralmente achatada também é característica diagnóstica de *Camposipterus nasutus*, porém até o momento sua diagnose tem base em maxila e pré-maxila preservados, que não pode ser levada em consideração sem a presença de mandíbula com a mesma diagnose.

*Ornithocheirus* hoje é classificado apenas por um único táxon, *Ornithocheirus simus*. Nas análises filogenéticas realizadas neste trabalho, essa espécie não foi inclusa, pela falta de uma mandíbula preservada para comparações, e ser representada por apenas uma ponta do rostro de uma pré-maxila. Já “*Ornithocheirus wiedenrothi*” reclassificado como *incertae sedis* (ver Rodrigues & Kellner, 2013), dentro do clado Anhangueria, possui região anterior do rostro afilada formando uma espécie de flecha, que age como extensão da quilha mandibular presente na extremidade do rostro antes do 1° par de dentes. Essa diagnose também é visto em *B. araripensis*, porém sua extremidade rostral não age como extensão da quilha mandibular.

*Brasileodactylus* e *Pterodactylus compressirostris* possuem a semelhança da quilha mandibular dorsal ser mais elevada que a linha de dentes, na região anterior. Porém, a quilha mandibular continua mais elevada que os dentes até a região medial de *Brasileodactylus*. Não é possível analisar essa característica diagnóstica na mandíbula de *Pterodactylus compressirostris*, visto que o espécime está bem fragmentado, porém este ainda se distingue pelo achatamento lateral extremo da mandíbula, e alvéolos grandes em diâmetro em comparação com *Brasileodactylus araripensis*.

*Barbosania gracilirostris* se assemelha a *Brasileodactylus* em vários aspectos, como parte anterior da mandíbula voltada para cima, ausência de crista, mandíbula levemente arqueada. Contudo, a falta de preparação impossibilita analisar características diagnósticas, comprometendo as comparações morfológica e taxonômica, e por isso, *Barbosania*

*gracilirostris* não foi inserido na análise filogenética. Mesmo assim, é possível observar distinção entre *Brasileodactylus araripensis* e *Barbosania gracilirostris*, o segundo se distingue por possuir um rostro pontiagudo e dentes rostrais longos. Neste, os dentes estão presentes posteriormente à fossa mandibular, diferente de *Brasileodactylus araripensis*, que estão restritos anteriormente a fossa mandibular.

### **Associação de MPSC R1057 com *Brasileodactylus***

Algumas diferenças morfológicas foram discutidas entre os espécimes de *Brasileodactylus* ao longo da literatura. Uma delas é a sua posição e extensão da expansão lateral do rostro não ser congruente. Na revisão de Kellner & Tomida (2000), a expansão lateral do rostro de *Brasileodactylus araripensis* (MN 4804-V) termina a partir do 3°–4° pares de alvéolos, enquanto Veldmeijer *et al.* (2009) aponta que essa característica acontecia entre os 4°–5° pares de alvéolos em SMNS 55414. Já em MPSC R1057, essa característica ocorre entre 3°–4° pares de alvéolos, similar a MN 4804-V. Entretanto, o tamanho da expansão rostral não é suficiente para distinguir outros táxons, como espécimes de *Anhanguera* por exemplo. Essas disparidades podem ser indicativas de ontogenia ou dimorfismo sexual. Portanto, até o presente momento essas morfologias não podem ser levadas como característica distintiva (Elgin & Frey, 2011), sendo necessárias análises minuciosas para determinar se SMNS 55414 é *Brasileodactylus araripensis*. Contudo, essa morfologia foi determinante para definir MPSC R1057 ao holótipo de *B. araripensis* (MN 4804-V) em comparação com os outros *Brasileodactylus* sp.

Dessa forma, MPSC R1057 é similar em todas as características diagnósticas estabelecidas por Kellner (1984) ao holótipo MN 4804-V, exceto por sua característica diagnóstica nº 7 (ver Kellner & Tomida, 2000), por ter sido definida apenas ao 6° dente. A característica não deve ser considerada uma apomorfia, visto que pterossauros tem diferentes formatos de dentes (heterodontia) em um único espécime. As novas características diagnósticas deste trabalho também são compartilhadas em ambos. SMNS 55414 também compartilha todas as características diagnósticas citadas, menos o formato expansão lateral no rostro, que precisa ser averiguado em estudos futuros, e por isso até o momento essa característica não pode ser assimilada como diagnóstica de *B. araripensis*.

Já BSP 1991 I 27 foi atribuído a *Brasileodactylus* sp. sem a presença de uma mandíbula. Mesmo sendo representada apenas por uma maxila, sua orientação oblíqua de dentes (que não é caracterizado por agentes tafonômicos) é semelhante aos referidos como *Brasileodactylus*

*araripensis*. Contudo, para assimilar BSP 1991 I 27 a um espécime de *Brasileodactylus*, é necessária a associação de uma maxila com mandíbula preservada, que possua os caracteres diagnósticos de *Brasileodactylus*. Da mesma forma AMNH 24444, que necessita posição taxonômica como *Brasileodactylus*, visto que o material apresentado na literatura não está preparado e impede a análise de caracteres diagnósticos para este grupo.

Além disso, mais características diagnósticas combinatórias podem ser observadas para determinar espécimes de *Brasileodactylus*. Em todos (exceto BSP 1991 I 27 por não ter mandíbula, e AMNH 24444 por não estar preparado e visível), o 5º par de dentes está localizado mais inferiormente em comparação com os outros dentes, na linha de dentição. Ainda, os 5º–8º pares de diastemas formam superfícies ligeiramente côncavas de orientação lateral e dorsal, na superfície oral do dentário, semelhantes em ambos os espécimes. Finalmente, como caráter apomórfico descrito anteriormente para *Brasileodactylus*, os pares de dentes estão orientados de forma oblíqua partir do 4º par de dentes.

MPSC R1057 apresenta diversas semelhanças anteriormente não observadas com os exemplares conhecidos de *Brasileodactylus*, com exceção de MN 4797-V (discutido abaixo). Essas semelhanças não são comuns em sua combinação, ou isoladamente, em outros grupos de pterossauros. As diferenças entre MPSC R1057 ocorrem apenas com SMNS 55414, em relação às dimensões da expansão rostral da mandíbula (“colher”), podendo ser explicadas por variabilidade intraespecífica (variação ontogenética ou dimorfismo sexual), não sendo suficientes para corroborar a descrição de uma espécie distinta. A análise filogenética claramente associou MPSC R1057 ao terminal *Brasileodactylus*. Embora o suporte nodal (Bootstrap/Jackknife) seja relativamente baixo (<80%), ele ocorre acima de 50% para ambos os índices (ver Figura II-3). Além disso, nenhuma das árvores mais parcimoniosas sugeriu a associação mais íntima de MPSC R1057 com qualquer outro terminal. Com base na anatomia comparada e nos resultados da análise filogenética, consideramos que MPSC R1057 seja um exemplar de *Brasileodactylus araripensis* e deve fazer parte do hipodigma deste táxon.

### **Afinidades filogenéticas de MN 4797-V e a diagnose de *Brasileodactylus***

Com base na morfologia e nos resultados filogenéticos preliminares aqui apresentados (ver acima), consideramos a manutenção de MN 4797-V como parte do hipodigma de *Brasileodactylus* como insustentável. O consenso estrito da análise filogenética exploratória resultou em uma desestruturação da árvore, com 17 nodos, não associando MN 4797-V como um exemplar de *Brasileodactylus*, ou mesmo com qualquer outro pterossauro incluso nesta

análise. Ainda assim, apresenta características que sugerem uma eventual associação com outros Anhangueria basais, em particular a morfologia de sua denticção e de sua quilha, semelhantes às de *Guidraco* e *Ludodactylus*. É importante ressaltar que a descrição original do exemplar (Sayão & Kellner, 2000), parte importante dos Anhangueria não havia sido descrita, e sua inclusão no gênero *Brasileodactylus* naquele contexto era uma opção conservadora e pertinente. Com a descrição de outros Anhangueria, como *Guidraco* e *Ludodactylus*, as características apresentadas por MN 4797-V passaram a ser insuficientes para uma associação segura.

Sugere-se que o espécime seja considerado em princípio como um cf. Anhangueria, até que possa ser revisado em detalhe, ainda que não exista no momento um suporte filogenético para a associação com este grupo. Isso significa que o gênero *Brasileodactylus* passa a ser referido exclusivamente para a Formação Romualdo. Por outro lado, isso permite uma reavaliação das características diagnósticas de *Brasileodactylus*, potencializada pelas novas observações morfológicas dos espécimes estudados e publicados, resultando em uma diagnose atualizada para o gênero e espécie.

## SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Pterosauria Kaup, 1834

Pterodactyloidea Plieninger, 1901

Anhangueria Rodrigues & Kellner, 2013

*Brasileodactylus* Kellner, 1984

**Espécie-tipo:** *Brasileodactylus araripensis* Kellner, 1984

**Distribuição geográfica:** Região do Cariri, Sul do Estado do Ceará, Nordeste do Brasil.

**Distribuição estratigráfica:** Formação Romualdo, Grupo Santana, Bacia do Araripe, Brasil.

**Hipodigma:** MN 4804-V, AMNH 24444, SMNS 55414, BSP 1991 I 27, MPSC R1057.

**Diagnose:** Como para a espécie-tipo.

*Brasileodactylus araripensis* Kellner, 1984

**Holótipo:** MN 4804-V (Kellner 1984a), parte anterior de mandíbula, depositado no Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brasil.

**Localidade tipo:** Região do Cariri, Sul do Estado do Ceará, Nordeste do Brasil

**Horizonte tipo:** Formação Romualdo, Grupo Santana, Bacia do Araripe, Brasil.

**Hipodigma:** MN 4804-V, AMNH 24444, MPSC R1057.

**Diagnose modificada:** (modificada e ampliada de Kellner, 1984a; Kellner & Tomida, 2000).

1. Mandíbula levemente arqueada longitudinalmente (modificado);
2. Mandíbula em seção transversal triangular na região anterior e trapezoidal na região medial (modificado);
3. Sínfise mandibular alongada com ponta rostral arredondada (modificado);
4. Sulco medial na parte dorsal da sínfise, começando na ponta do rostro e aumentando caudalmente até alcançar extremidade lateral da mandíbula, no 10º par de alvéolos (modificado);
5. Quilha oral bem proeminente, que fica mais elevada em relação à linha de dentição a partir do 3º par de alvéolos. Essa quilha possui um sulco medial acentuado entre os alvéolos, estreito no rostro, e que se alarga caudalmente em direção à fossa mandibular (novo);
6. Quilha mandibular se inicia estreita, na superfície rostral entre o 2º par de alvéolos (novo);
7. A quilha mandibular se mantém mais elevada que a linha dentária, até o 10º par de alvéolos (novo);
8. Final do rostro expandido entre os 3º–5º pares de alvéolos, formando uma superfície plana (modificado);
9. Ausência de dentes nos ramos mandibulares (novo);
10. 1º par de dentes é voltado anteriormente, 2º posicionado anterolateralmente, e lateralmente a partir do 3º par de dentes (mantém);
11. A partir do 2º–3º pares de alvéolos, a linha dentária se arqueia em forma elíptica na direção ventral, com seu ponto mais baixo no 5º alvéolo (novo);
12. Alvéolos arredondados e elípticos, com distância inter-alveolar aumentando caudalmente a partir do 3º par de alvéolos (modificado);

13. A partir do 4° par, os alvéolos possuem disposição alternada, onde os alvéolos (esquerdo e direito) estão despareados entre si (novo);
14. Dentes inclinados para frente (mantém);
15. As coroas dentárias não possuem carena, quilha ou ornamentações superficiais macroscópicas evidentes (novo);
16. 1°–4° pares de diastemas formam superfícies côncavas, lateralmente orientadas no dentário. Os 5°–8° pares de diastemas aumentam de distância gradualmente, formando superfícies ligeiramente côncavas de orientação lateral e dorsal (novo);

**Observações:** o exemplar MN 4797- V é considerado como um cf. *Anhangueria* inespecífico e não como espécime de *B. araripensis* (contra Sayão & Kellner, 2000; ver texto acima para detalhes).

#### **Afinidades filogenéticas de *Brasileodactylus***

Segundo análises filogenéticas de Rodrigues & Kellner (2013), *Camposipterus*, *Ludodactylus*, *Brasileodactylus* e “*Cearadactylus*” *ligabuei* estão na base de *Anhangueria* e *Cearadactylus atrox* foi confirmado como grupo-irmão de *Anhangueridae*. Mesmo com esta afinidade também sendo suportadas neste trabalho, algumas características morfológicas ainda os distinguem de *Brasileodactylus araripensis*.

*Tropeognathus mesembrinus* é o *Anhangueridae* que menos se assemelha em características morfológicas em comparação com *Brasileodactylus*. A crista mandibular ventral é posicionada mais na parte rostral, que tem uma forma de “colher” menos proeminente em relação aos outros *Anhangueridae*, e conseqüentemente a *Brasileodactylus*. Além do mais, a sequência de alvéolos são mais espaçados. Isto sugere que *Brasileodactylus* tem mais afinidade com espécies de *Anhanguera* do que *Tropeognathus*.

Mesmo *Anhanguera* apresentando mais similaridade, este ainda difere por basicamente apresentar uma crista mandibular ventral. Entre outras características, *Brasileodactylus* não apresenta 5° e 6° alvéolos menores que os 4° e 7°. Mesmo assim em grau de parentesco, comparações morfológicas nas mandíbulas de *Anhanguera blittersdorffi* (40 Pz-DBAV-UERJ) e *Anhanguera piscator* demonstraram que estes são mais próximos de *Brasileodactylus* do que *Anhanguera robustus*. Isto pode ser concluído pela crista mandibular

ventral ser em forma de lâmina em *Anhanguera robustus*, que é bem proeminente comparado com outros *Anhanguera*, dessa forma, sendo mais similar ao formato de *Tropeognathus*.

Em relação à *Cearadactylus atrox*, *Brasileodactylus* possui certas afinidades na morfologia da mandíbula. Uma delas é região rostral assumir característica de “colher”. Esta característica é vista em pterossauros da Bacia do Araripe, e geralmente assimilado para Anhangueridae, mas não é diagnóstica a esta. Mesmo assim, sugere que *Cearadactylus atrox*, *Brasileodactylus* e Anhangueridae possuem uma relação próxima de afinidade. Além do mais, *Cearadactylus* possui uma sínfise que segue até a extremidade do dentário, bem semelhante a *Brasileodactylus*. Mas como dito antes, *Cearadactylus atrox* difere de *Brasileodactylus* em outros aspectos, como o tamanho da sínfise em relação ao tamanho total da mandíbula e ter uma bifurcação na região rostral da mandíbula. Ainda mais, a mandíbula de *Brasileodactylus* possui uma seção transversal triangular, apresentando um achatamento na ponta do rosto, mais proeminente que *Cearadactylus atrox*. Após uma preparação completa e conseguinte revisão do holótipo de *Cearadactylus atrox*, foi observado que apesar de não citada na descrição original (Leonardi & Borgomanero, 1985), este pterossauro apresentava uma crista sagital pré-maxilar e ausência de crista mandibular (Vila Nova *et al.*, 2010). Que o assimila mais a Anhangueridae do que os espécimes sem crista de *Brasileodactylus*.

Apesar de *Ludodactylus sibbicki* possuir uma morfologia similar a *Brasileodactylus*, foi visto que ambos possuem diferenças entre si. Curiosamente, *Ludodactylus Sibbicki* tem os 5º e 6º alvéolos menores que os 4º e 7º, uma característica tida como diagnóstica de *Anhanguera*. Talvez *Ludodactylus* esteja mais assimilado a Anhangueridae do que *Brasileodactylus*, considerando a hipótese que machos e fêmeas de Anhangueridae não possuem disparidade de crista, como relatado em *Hamipterus tianshanensis*. Apesar de *Guidraco venator* não possuir esta característica de dentição, este se assemelha a *Ludodactylus* pela posição do 1º par de dentes estarem voltados mais lateralmente em comparação a *Brasileodactylus*.

Em relação a diferenças entre *Brasileodactylus* e *Guidraco venator*, este possui os pares de alvéolos 1–7 com mesma distância entre si, assim como os dentes rostrais são extremamente longos e pontudos, com disposição mais espaçada ao longo da mandíbula em comparação com *Brasileodactylus*. Além disso, *G. venator* tem dentes mandibulares presente posteriormente a fossa mandibular, diferente de *Brasileodactylus*, que estão confinados anteriormente à fossa mandibular. Ainda, *G. venator* apresenta o 1º par de dentes voltado lateralmente em comparação com *Brasileodactylus*, que é voltado anteriormente.

A presença de uma quilha mandibular dorsal envolvendo o sulco mediano mandibular não é único para *Brasileodactylus araripensis*. Esta característica está presente também em espécimes de *Coloborhynchus* (e.g., SMNK PAL 2302) e em *Anhanguera*, sendo mais curtos e restritos a região rostral do dentário. Mesmo assim, nota-se que *Brasileodactylus araripensis* tem esses ramos até a região medial da mandíbula, e são mais elevados que a linha de dentes, considerado aqui como caráter apomórfico.

Elgin & Frey (2011) abordam que o primeiro par de dentes mandibulares de *Barbosania gracilirostris* são orientados rostradorsalmente, semelhantes em *Brasileodactylus araripensis*, e que essa característica até então tida como apomórfica de *Brasileodactylus* deveria ser revista. Porém, a diagnose de *Brasileodactylus* trata do conjunto de características, em que os 1°–3° pares de dentes são orientados rostradorsalmente, rostralateralmente e lateralmente, nesta ordem. Em disparidade, *Barbosania gracilirostris* apresenta 1° par de dentes orientados rostradorsalmente, e os 2°–5° pares de dentes são orientados mais rostralateralmente. Infelizmente, *Barbosania gracilirostris* não está totalmente preparado, impossibilitando análises mais minuciosas que seriam cruciais para definir o grau de parentesco com *Brasileodactylus*.

## CONCLUSÕES

MPSC R1057 representa um novo espécime da Formação Romualdo, considerado aqui um novo espécime de *Brasileodactylus araripensis*, o que foi estabelecido por comparações morfológicas e análise filogenética. Diante disso, MPSC R1057 foi comparado com espécimes pertencentes à *Brasileodactylus*, aqui caracterizados pelos espécimes: MN 4804-V (holótipo, mandíbula fragmentária), AMNH 24444 (crânio completo com pós-crânio), SMNS 55414 (mandíbula fragmentária) e BSP 1991 I 27 (maxila com pós-crânio). Na análise filogenética, MPSC R1057 foi analisado como um terminal separado de *Brasileodactylus*. O resultado foi um agrupamento monofilético de MPSC R1057 e *Brasileodactylus*, corroborando com seu posicionamento taxonômico como *Brasileodactylus araripensis*. Ainda mais, *Brasileodactylus* se encontra dentro de Anhangueria, estreitamente relacionado em uma politomia com Anhangueridae, *Guidraco venator* e *Ludodactylus sibbicki*. Por outro lado, MN 4797-V não representa um exemplar de *Brasileodactylus*, por não apresentar caracteres diagnósticos deste gênero. É considerado em princípio como um cf. Anhangueria, necessitando de uma análise mais minuciosa para determinar sua posição filogenética e taxonomia. Isso restringe o gênero *Brasileodactylus* exclusivamente a Formação Romualdo.

Dessa forma, uma nova diagnose, atualizada, é proposta para o gênero *Brasileodactylus*, considerando caracteres dentários e da quilha mandibular. Suas principais características diagnósticas são: 1º par de dentes voltado rostradorsalmente, 2º par de dentes orientado rostrolateralmente e 3º par de dentes orientado lateralmente; alvéolos arredondados e elípticos com mesma distância na superfície rostral, aumentando gradualmente a partir do 3º par de alvéolos; orientação oblíqua entre dentes em cada face lateral da mandíbula, na sua porção medial; quilha mandibular acima da dentição na margem anterior da mandíbula em vista lateral; quilha possui um sulco medial acentuado entre os alvéolos, estreito no rostro, e que se alarga caudalmente em direção à fossa mandibular; quilha mandibular se inicia estreita, na superfície rostral entre o 2º par de alvéolos; a partir do 2º–3º pares de alvéolos, a linha dentária se arqueia em forma elíptica na direção ventral, com seu ponto mais baixo no 5º alvéolo.

Em conclusão, MPSC R1057 traz novos resultados a respeito da diagnose *Brasileodactylus*, cobrindo lacunas de características antes não observadas e contribuindo para o conhecimento sobre variações morfológicas do gênero e intraespecíficas, que pode ser atribuída a outros fatores biológicos, tais como dimorfismo sexual ou a fatores ontogenéticos, que precisam ser avaliados em trabalhos futuros.

## CRÉDITOS

Agradecemos ao curador do MPSC Dr. Antônio Álamo Feitosa Saraiva (URCA) pelo acesso aos espécimes, ao Dr. Alexander Wilhelm Armin Kellner (MN-UFRJ) por disponibilizarem o espécime para estudo. à Thatiany Alencar Batista (Coordenação MPSC) pelo apoio e acesso a outros materiais do acervo do MPSC, bem como estadia nesse meio tempo. Acesso a coleção do MCT/DNPM foi fornecido por Rodrigo da Rocha Machado. O Dr. Renan Alfredo Machado Bantim (URCA) cedeu fotos (Fig. I-4D; II-1) e Regina Maria Sobreira realizou a reconstrução artística do espécime MPSC R1057 (Fig. II-2). A versão definitiva dessa dissertação se beneficiou dos comentários dos membros da banca avaliadora: Felipe de Lima Pinheiro, e Renan Alfredo Machado Bantim (URCA). O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal Nível Superior (CAPES), Brasil, na forma de uma bolsa de Mestrado para JSF.

## FIGURAS

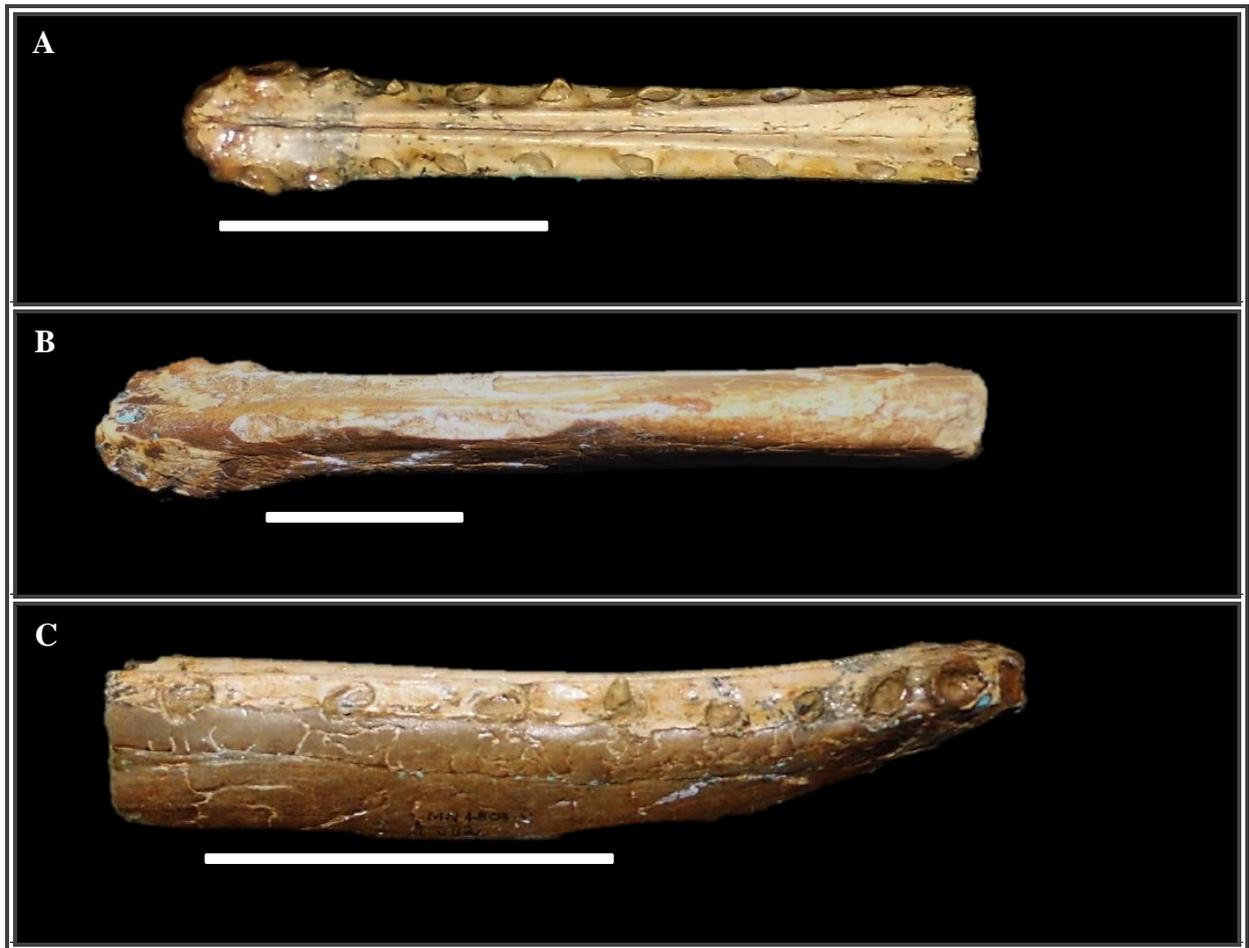


Figura II-1. Holótipo de *Brasileodactylus araripensis* (MN 4804-V) representado por uma mandíbula parcial; (A) Vista superior dorsal; (B) Vista inferior ventral; (C) Vista lateral direita; Imagens cedidas por Renan Alfredo Machado Bantim. Escala 5cm.

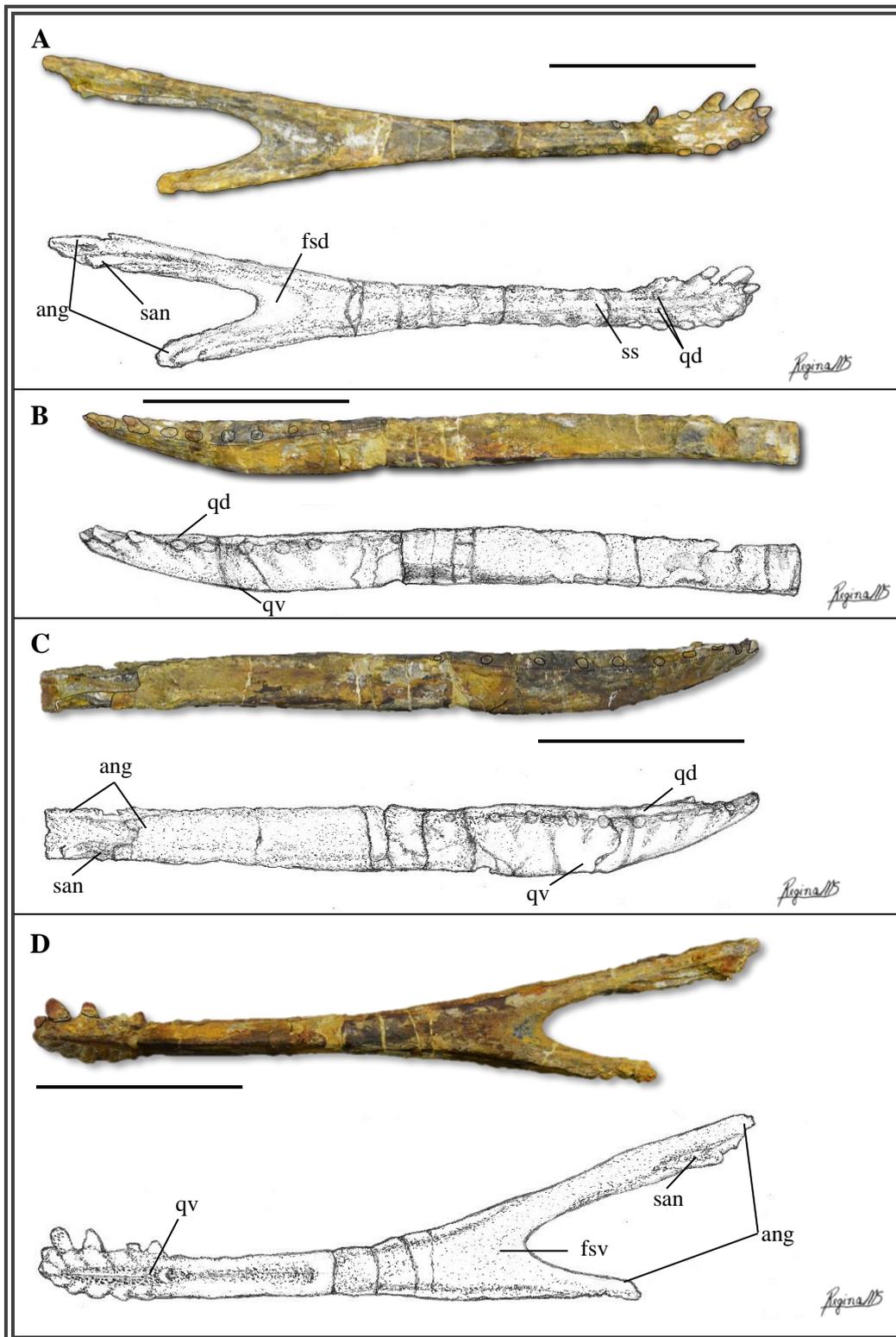


Figura II-2. Mandíbula de MPSC R1057 com sua respectiva interpretação artística. Nota-se pontos fragmentados devido a ação de intemperismo e tentativas de colagem com material epóxi. (A) Vista dorsal; (B) vista lateral esquerda; (C) vista lateral direita; (D) vista ventral; reconstrução artística por Regina Maria Sobreira, escala 6cm.

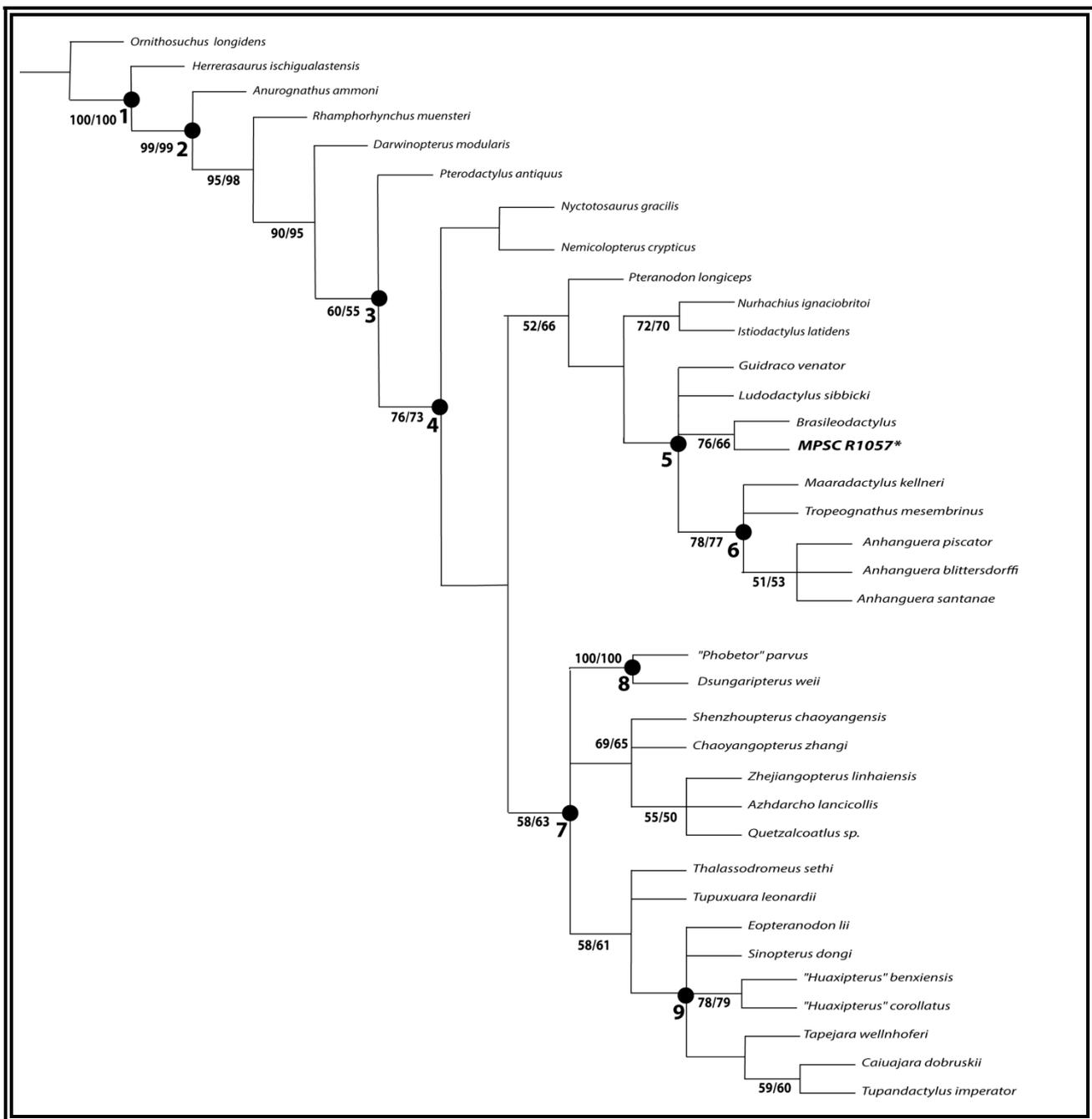


Figura II-3. Consenso estrito das sete árvores mais parcimoniosas da análise principal, com valores de 50% de deleção de Bootstrap e Jacknife. Notar que MPSC R1057 está intimamente relacionado ao terminal *Brasileodactylus*, em um clado exclusivo. Comprimento = 277 passos; índice de consistência (CI) = 0,620; índice de homoplasia (HI) = 0,38; índice de retenção (RI) = 0,778; índice de retenção rescalonado (RC) = 0,4823. Agrupamentos taxonômicos: 1- Outgroup; 2- Pterosauria; 3- Pterodactyloidea; 4- Pteranodontia; 5- Anhangueria; 6-Anhagueridae; 7- Azhdarchoidea; 8- Dsungaripteridae; 9- Tapejaridae.

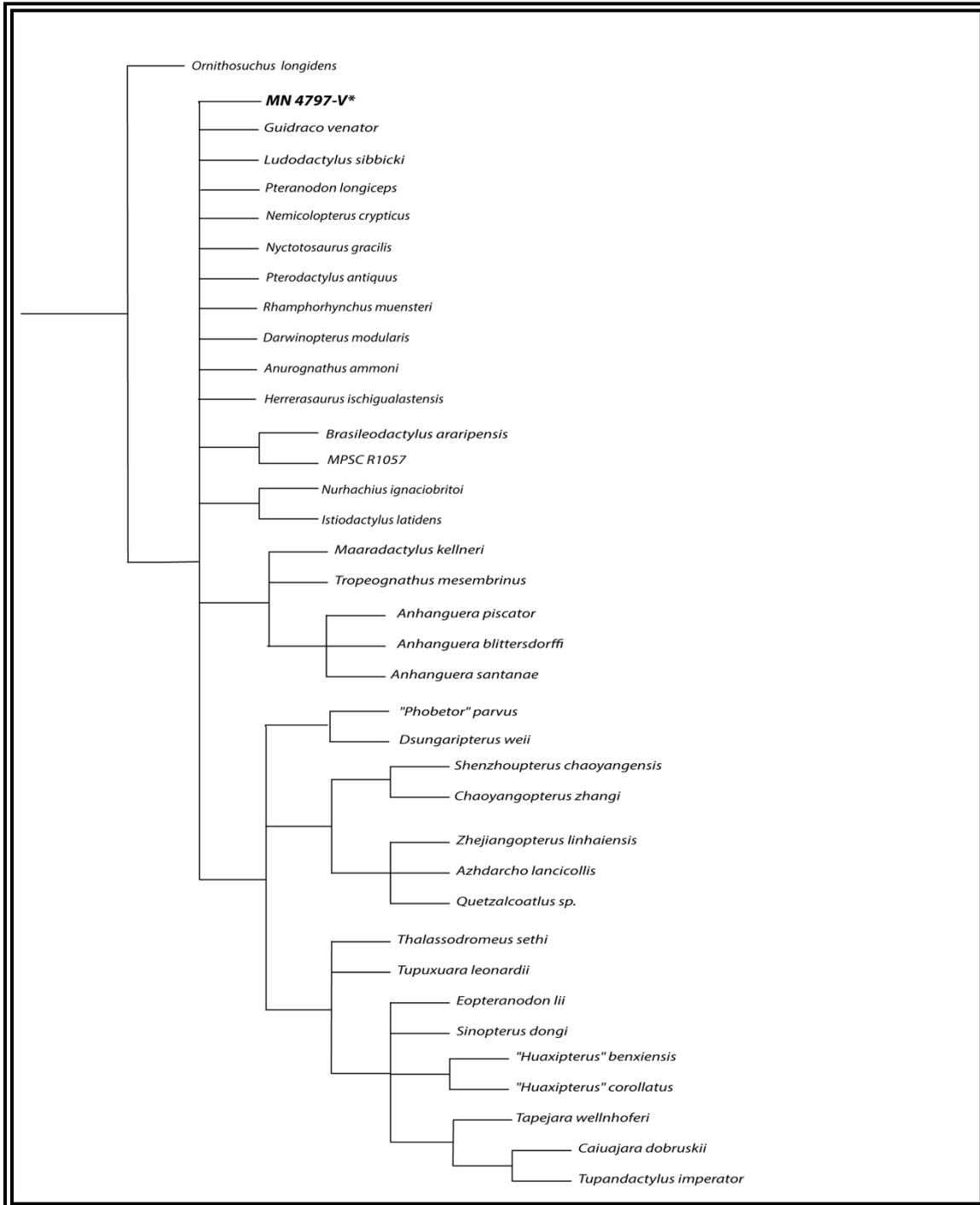


Figura II-4. Consenso estrito das sete árvores mais parcimoniosas, para a análise exploratória, com o objetivo de avaliar a posição de MN 4794. Comprimento = 278 passos; índice de consistência (CI) = 0.435; índice de homoplasia (HI) = 0,535; índice de retenção (RI) = 0.534; índice de retenção rescalonado (RC) = 0,232. Notar que o exemplar assume apenas posições basais na filogenia, promovendo um colapso estrutural da topologia do consenso dentro de Pterosauria.

## TABELAS

<b>Medidas em MPSC R1057</b>	<b>Valores</b>
Comprimento total	22,7
Comprimento total lateral direita	19,4
Comprimento lateral esquerda	22,7
Comprimento da extremidade anterior ao final da sínfise (9° ~10° alvéolo)	8,8
Comprimento da quilha mandibular dorsal	8,8
Altura da quilha mandibular ventral em vista lateral	1,8
Comprimento da extremidade do rostro até a fossa mandibular	16,0
Altura maior da quilha mandibular dorsal em relação aos alvéolos (5° alvéolo)	0,7
Comprimento da expansão rostral do 3° - 4° par de alvéolos	2,8
Largura da expansão rostral do 3° - 4° par de alvéolos	1,4
Comprimento da quilha mandibular ventral	5,7
Distância entre alvéolos (1° ao 4° alvéolo)	0,4
Distância entre alvéolos (4° ao 5° alvéolo)	0,6
Distância entre alvéolos (5° ao 6° alvéolo)	0,8
Distância entre alvéolos (6° ao 7° alvéolo)	0,7
Distância entre alvéolos (7° ao 8° alvéolo)	1,0
Distância entre alvéolos (8° ao 9° alvéolo)	1,2
Distância entre alvéolos (8° ao 9° alvéolo)	1,3

Tabela II-1. Medidas obtidas do exemplar MPSC R1057. Valores em centímetros.

### RESUMO

Os pterossauros possuem uma grande diversidade de forma e tamanho, sendo que as suas relações filogenéticas são relativamente bem estabelecidas com espécies mais preservadas. Um novo espécime de pterossauro preservado na concreção carbonática típica da Formação Romualdo, referido como MPSC R990, foi preparado e analisado com comparações morfológicas e cladística com grupos de pterossauros. Foram feitas duas análises filogenéticas para determinar o grau de parentesco de MPSC R990. A Análise filogenética primária resultou em uma politomia de MPSC R990 e *Guidraco venator*, *Ludodactylus Sibbicki* e *Brasileodactylus*, distintos de Anhangueridae. Devido a variação na posição de *Brasileodactylus* em todas as topologias, foi realizada uma análise secundária, sem *Brasileodactylus*, que resultou em um agrupamento monofilético entre MPSC R990 e *Guidraco venator*. Nas duas análises, MPSC R990 permanece um Anhangueria basal (=não anhanguerídeo), com relações filogenéticas suportadas neste clado, com grande similaridade morfológica com *Guidraco venator* em comparação com outros pterossauros. Entretanto, MPSC R990 também possui caracteres morfológicos que o distinguem de outros Pterosauria, inclusive *G. venator*. Em especial, MPSC R990 possui um sulco afilado na sutura entre pré-maxila e maxila, nos pares de alvéolos 6–10, que não é visto em nenhum outro pterossauro, sendo característica distintiva deste exemplar. Em conclusão, MPSC R990 pode representar um novo gênero e espécie de Anhangueria, ou então uma nova espécie de *Guidraco*, sugerindo que pterossauros do Brasil podem ter relações mais estreitas com pterossauros da China.

Palavras chave: Anhangueria; *Guidraco venator*; comparação morfológica; filogenia.

## INTRODUÇÃO

Pterosauria é um clado bem diversificado, com grupos apresentando diferentes morfologias, mais associadas aos ossos cranianos (Wellnhofer, 1991; Witton, 2013). São encontrados principalmente em depósitos de sistemas continentais e marinhos costeiros. Dessa forma, em adaptação a esses paleoambiente, muitas linhagens de pterossauros desenvolveram alta disparidade de dentes, que vão de formas, tamanhos até distribuição de dentes variados (Wellnhofer & Buffeaut, 1999; Chiappe *et al.*, 2000; Elias *et al.*, 2007; Brougham *et al.*, 2017; Lu *et al.*, 2012). Os pterossauros da Bacia do Araripe são divididos genericamente em dois grupos distintos: anhanguerianos e azhdarcóides, principalmente Tapejaridae e Anhangueridae (Maisey, 1991; Kellner, 2006; Vila Nova & Sayão, 2012; Saraiva *et al.*, 2015). Basicamente, os Tapejaridae são formados por pterossauros sem dentes, com cristas occipitais bem desenvolvidas em relação à Anhangueridae. Já os Anhangueridae possuem dentição variada e cristas sagitais pré-maxilares e mandibulares bem proeminentes. Outros Anhangueria incluem também *Cearadactylus*, *Brasileodactylus*, *Ludodactylus* e algumas espécies antes classificadas como Ornithocheiridae (sensu Rodrigues & Kellner, 2013). As sinapomorfias incluem: presença de expansão lateral da extremidade rostral (maxila e sínfise mandibular; formato semelhante a uma colher), mandíbula defletida para cima, e dentição na região anterior do rosto significativamente mais desenvolvida.

A maior parte dos pterossauros com dentes achados nos depósitos na Bacia do Araripe são assimilados a Anhangueridae ou Anhangueria, sem apresentar descrições morfológicas ou estudos filogenéticos que os assinalem como tal (ver Pinheiro & Rodrigues, 2017). Em parte, as relações problemáticas entre os Pterosauria se devem ao caráter fragmentário de preservação dos espécimes, bem como sua fragilidade e raridade (i.e Seeley, 1870; Price, 1953; Frey & Martill, 1994). Como resultado, os pterossauros com dentes da Bacia do Araripe têm sido atribuídos a Anhangueridae (Campos & Kellner, 1985b), Ornithocheiridae (ver De Buisonjé, 1980), Criorhynchidae (ver Fastnacht, 2001), espécies de *Cearadactylus* (e.g. Leonardi & Borgomanero, 1985) e do gênero *Brasileodactylus* (Kellner, 1984), embora alguns destes não ocorram no Brasil (ver Saraiva *et al.*, 2015).

Nesse contexto, MPSC R990 é apresentado como uma potencial nova espécie proveniente da Formação Romualdo, Bacia do Araripe, sendo classificado como um Anhangueria não-anhanguerídeo com base em análise filogenética. Apresenta um crânio sem a região posterior, com dentes preservados e elementos pós-craniais fragmentados pertencentes ao membro anterior. MPSC R990 não possui crista pré-maxilar, diferente dos

pterossauros comumente achados na Formação Romualdo, em especial os Anhangueridae, e não pode ser caracterizado como Azhdarchidae ou Tapejaridae (edêntulos), devido a presença de dentes bem desenvolvidos na extensão da maxila. Ao analisar MPSC R990, observou-se um achatamento na base da pré-maxila e no topo da maxila, entre os alvéolos 6–10, que não é visto em nenhum outro pterossauro, sendo característica exclusiva deste potencial novo táxon.

## **GEOLOGIA**

A Bacia do Araripe é um conjunto sedimentar de aproximadamente 9.000km<sup>2</sup>, considerada a maior estrutura sedimentar intracratônica em seu contexto regional, delimitada pelas linhas de Patos e Pernambuco, e está situada a leste da Bacia do Parnaíba, a sudoeste da Bacia do Rio do Peixe e a noroeste das Bacias de Tucano e Jatobá (Assine, 1992). É conhecida mundialmente pela qualidade da preservação e diversidade de espécies, incluindo peixes, dinossauros, crocodilos, testudines, plantas e penas, entre outros. Em um contexto mundial, a Bacia do Araripe apresenta um dos mais ricos registros da diversidade de pterossauros.

Dentre os conjuntos sedimentares que compõem a Bacia do Araripe, o Grupo Santana representa o principal conjunto sedimentar fossilífero. Possui três formações conhecidas mundialmente pela preservação excelente de fósseis: Formação Crato, Formação Ipubi e Formação Romualdo. Entre elas, apenas nas formações Crato e Romualdo foram encontrados restos de pterossauros. A Formação Crato é constituída basicamente por calcários micríticos laminados, de cores cinza e creme, que provavelmente é resultado da de posição de um ou mais lagos com zona halócrina bem definida (Saraiva *et al.*, 2015). Seus fósseis são em geral preservados em forma de impressões em sedimento, ou comprimidos entre as camadas de folhelho.

Já a Formação Romualdo é constituída por folhelhos cinza-esverdeados com níveis de concreções carbonáticas de calcário micrítico, encontrados paralelamente com as lâminas de folhelhos. Seu ambiente de deposição é interpretado como lagunar costeiro, com incursões marinhas periódicas, criando zonas hipersalinas anóxicas (Martill, 1988; Saraiva *et al.*, 2015). Seus fósseis são geralmente preservados em três dimensões, podendo se observar estruturas anatômicas em diversos ângulos.

## **Preservação**

MPSC R990 (Figura III-1) foi doado ao Museu de Paleontologia de Santana do Cariri (MPSC) por moradores da região do Cariri, Ceará, sem procedência de localidade exata e dados de coleta. O espécime apresenta razoável qualidade de preservação de estruturas ósseas, com preservação tridimensional. A preservação em concreção carbonática permite referir o mesmo à Formação Romualdo. Seus elementos pós-cranianos estão bem fragmentados. As fraturas são completas e apresentam bordos desgastados, sugerindo muito tempo de exposição entre a deposição e o soterramento final. Os ossos cranianos se encontram desarticulados e parcialmente mantidos em posição anatômica, indicando que houve tempo para necrólise antes do soterramento final. No entanto, os dentes se encontram nos alvéolos, indicando que a necrólise não afetou os ligamentos periodontais antes do soterramento definitivo. Outras quebras estão nitidamente relacionadas ao processo de extração e preparação, não possuindo relação com as condições de sepultamento. Os dentes em particular apresentam elevado grau de dano, o que está relacionado a dificuldade de preparação e não ao processo tafonômico. De forma geral, as características de preservação sugerem uma assembleia do tipo parautóctone, com alguma mistura de elementos e um possível potencial de mistura temporal com outros elementos do sedimento. Grande parte da dentição permanece inclusa em sedimento, fornecendo suporte para as coroas, que são de uma constituição grácil.

**Abreviações anatômicas:** **aj** – arco do jugal; **rj** – ramo do jugal ; **fn** – fossa nasoantorbital; **m** – maxila; **pm** – pré-maxila; **mn** – mandíbula; **f?d4** – falange do quarto dígito alar.

**Abreviações institucionais:** **AMNH** – American Museum of Natural History (Nova York, Estados Unidos); **BSP** – Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie (Munique, Alemanha); **MN** – Museu Nacional (Rio de Janeiro, Brasil); **MPSC** – Museu de Paleontologia de Santana do Cariri (Santana do Cariri, Brasil); **NSM-PV** – National Museum of Nature and Science (Tóquio, Japão); **SAO** - Sammlung Oberli (St. Gallen, Suíça) **SMNS** – Staatliches Museum für Naturkunde (Stuttgart, Alemanha).

## **SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA**

Pterosauria Kaup, 1834

Pterodactyloidea Plieninger, 1901

Anhangueria Rodrigues & Kellner, 2013

Gen. indet sp. indet

**Espécime:** MPSC R990, tratado aqui como Anhangueria indeterminado, preservado em três dimensões em calcário carbonático parcialmente erodido.

**Localidade e horizonte:** Exemplar proveniente de doação, sem dados de coleta ou origem; A preservação em concreção carbonática permite estabelecer origem a partir da Formação Romualdo.

**Diagnose:**

1. Ausência de crista pré-maxilar;
2. Espécime com região anterior do crânio lateralmente achatado, com ponta do rostro maxilar levemente achatada dorsoventralmente;
3. Pré-maxila com seção transversal triangular na região anterior, com achatamento lateral mais acentuado, e seção transversal elíptica na região posterior;
4. A maxila tem seção transversal triangular na região anterior e trapezoidal achatado lateralmente na região medial e posterior;
5. A sutura da pré-maxila é observada a partir do 5º par de alvéolos na região rostral;
6. Presença de um sulco entre a pré-maxila e maxila em forma convexa bem evidente, entre o 6º–10º pares de alvéolos.
7. O 1º e 2º pares de dentes maxilares tem raízes projetadas para frente, conferindo os dentes de serem voltados anteriormente. Os restantes são voltados lateralmente;
8. 1º e 2º pares de dentes mandibulares são voltados anteriormente, também pela raiz ser projetada para frente;
9. 1º e 2º pares de dentes são menores do que os 6º e 7º pares;
10. 1–7º pares de dentes com seção transversal circular, 8–11º sub-circular/elíptica e a partir do 12º pares de dentes, elíptica;
11. Os alvéolos são orientados latero-ventralmente, com forma elíptica e arredondada, que se tornam mais achatados lateralmente a medida que seguem para a direção posterior;

12. Quilha maxilar relativamente suave, assumindo forma côncava voltado para o lado direito a partir do 3º par de alvéolos da maxila, assumindo sua posição medial na maxila a partir do 7º par de alvéolos;
13. Quilha maxilar em formato de lâmina a partir o 7º par de alvéolos e terminando no 14º par de alvéolos;
14. Até o 7º par de alvéolos, os diastemas possuem o mesmo tamanho de intervalo entre cada dente, que a partir do 8º par, aumenta consideravelmente, assumindo uma forma ligeiramente convexa até o 11º par de alvéolos;
15. A partir do 9º par de alvéolos, os diastemas assumem uma forma laminar voltado ventralmente bem proeminente, que permanece na dentição até a região posterior do espécime;

## **DESCRIÇÃO DE MPSC R990**

### **Características gerais**

Basicamente, os ossos da maxila, pré-maxila, mandíbula e jugais estão preservados, ainda que em sua maioria apenas parcialmente articulados. Apresenta parte anterior do crânio relativamente alongada para um pterossauro e lateralmente achatada, com região posterior do crânio ausente, mas com preservação dos jugais. Maxila e pré-maxila apresentam sutura bem evidente entre o 6º–10º pares de alvéolos. A região anterior da sutura entre pré-maxila e maxila termina entre os 4º e 5º pares de alvéolos, resultando em quatro dentes rostrais maxilares. A pré-maxila não possui crista sagital (Figura III-4), é lateralmente comprimida, com secção transversal triangular. Preserva apenas o início da fenestra nasoantorbital, assumindo forma arredondada anteriormente, expandindo-se proporcionalmente em direção posterior. Os dois jugais estão quase completos e parcialmente articulados. A dentição é procumbente, heterodonte, anisométrica e anisomórfica, com dentes anteriores grandes, proporcionalmente finos e longos, e dentes médios posteriores mais curtos, ainda que proporcionalmente finos, se estendendo até a região sob a fenestra nasoantorbital. Os dentes têm evidente curvatura distal (afetando fortemente as coroas e levemente as raízes), não apresentando quilha ou carenas do tipo zifodonte ou falso zifodonte. Compressão lateral das coroas pode ser observada a partir do 4º dente superior e 3º dente inferior.

O membro anterior apresenta parte posterior do rádio e ulna em associação com carpais direito completo; metacarpos I, II, III, e IV do membro esquerdo com apenas com a parte posterior; processos extensores do tendão da falange IV esquerda e direita completos;

possíveis dígitos I, II, III com falanges fragmentadas, contendo quatro ungueais; dígito IV esquerdo e direito contendo apenas a região anterior da primeira falange alar.

### **Pré-maxila**

Esta estrutura está incompleta, carecendo parte da região posterior do crânio e forâmens, tem uma leve compactação na região posterior ocorrida durante a fossilização. A pré-maxila é bem alongada longitudinalmente, com 26,2cm de comprimento preservado e confere uma seção transversal triangular na região anterior, com achatamento lateral mais acentuado, e seção transversal elíptica na região posterior.

É possível observar a sutura entre a pré-maxila e a maxila ao longo da maior parte do contato entre esses elementos, mas esta sutura deixa de ser evidente na seção anterior do rosto, sugerindo que pré-maxila e maxila estejam fusionadas nesta região. Esta sutura pode ser visualizada em forma de sulco, onde o osso pré-maxilar sempre está acima do maxilar, na extremidade dorsal do espécime, que se torna mais evidente à medida que segue para a região posterior. Em altura, a pré-maxila é nitidamente menor em tamanho quando comparada com a maxila, mas ambas possuem um comprimento equivalente. A pré-maxila está localizado acima da maxila, apresentando uma forma reta, bem alongada, unida em paralelo com a maxila, sem extensões ventrais evidentes.

Desconsiderando-se a região de fusão com a maxila, é possível reconhecer que em nenhum momento a pré-maxila faz contato com os dentes. Na região mais anterior do rosto, a falta de sutura impede a identificação desta condição, mas dada a presença de raízes longas dos dentes mais desenvolvidos, é razoável reconhecer que a pré-maxila oferece um suporte ao menos modesto para a dentição. Não há, no entanto, nenhuma evidência de que a pré-maxila contribua para a margem alveolar.

A sutura mais evidente da pré-maxila se inicia no 5º par de alvéolos na região rostral, onde apresenta uma forma ovalada com topo rombudo. A pré-maxila diminui de tamanho e assume um achatamento dorsoventral na região posterior do espécime, mais acentuado na margem dorsal, acima da fenestra nasoantorbital, mas sem contato com esta.

### **Maxila**

A maxila é alongada, com cerca de 30,4cm de comprimento preservados, e compõe uma porção significativa da parte ventral do crânio. Encontra-se quase totalmente preservada,

apresentando também uma compactação ocorrida durante a fossilização, que resultou no seu deslocamento do palato para a lateral direita. Tem seção transversal triangular na região anterior e trapezoidal achatada na região medial e posterior. Sua margem ventral é reta, sem apresentar quaisquer curvaturas. A maxila começa a se expandir a partir do 1º par de dentes, aumentando em proporção até a região mais posterior. Possui uma seção transversal trapezoidal, com achatamento lateral, sendo que a extremidade do rostro assume uma seção transversal triangular. Essa região mais rostral é composta principalmente pela maxila, sendo levemente achatada dorsoventralmente onde alcançam os alvéolos 1–4. Sua extremidade rostral é voltada para cima, com o intervalo entre os primeiros pares de alvéolos apresentando uma forma ovalada. A maxila possui um sulco entre a pré-maxila mais evidente em comparação com o restante do espécime, localizado entre os 6º–10º pares de alvéolos. Essa característica não é resultado de processo tafonômico e não é descrita para nenhum outro pterossauro.

O palato está em contato lateralmente com a maxila, e posteriormente limita as narinas internas. A sínfise maxilar está presente em mais de 30% do espécime. Mais anteriormente, apresenta uma quilha maxilar relativamente suave, assumindo forma côncava para o voltado para o lado direito a partir do 3º par de alvéolos da maxila, assumindo sua posição medial na maxila a partir do 7º par de alvéolos. Essa característica não é resultado de aspectos tafonômicos. Assim, a quilha maxilar no 7º par de alvéolos se localiza medialmente no palato, apresentando na região anterior um formato de lâmina, que a partir do 14º par de alvéolos, começa a se achatar dorsoventralmente em direção posterior.

### **Fenestra nasoantorbital**

A fenestra nasoantorbital está apenas parcialmente preservada, na sua região anterior, o que impede de reconhecer o seu comprimento total. Em vista ventral, seus limites estão distorcidos devido ao deslocamento da maxila e jugais. Contudo, observa-se que a abertura em sua extremidade anterior tem forma côncava, aumentando consideravelmente de tamanho longitudinalmente em direção posterior. Mesmo com esta expansão, a fenestra nasoantorbital tem sua forma estreita dorsoventralmente, quando comparada com as fenestras de outros pterossauros.

## **Jugal**

O jugal formava a base inferior da fenestra nasoantorbital, órbita e abertura temporal. Sua fusão com o quadradojugal não pode ser observada, uma vez que este elemento não se preservou. MPSC R990 possui o jugal direito e esquerdo incompletos preservados, cruzando a fenestra nasoantorbital e se posicionando na região ventral da maxila. Ambos formam um ângulo reto na base da fenestra, com ramos anteriores estreitando-se em direção a base maxila, terminando em uma longa e fina lâmina óssea de orientação vertical.

## **Dentição**

Sua dentição superior se inicia na extremidade anterior do rosto, continuando ao longo da fenestra nasoantorbital, com 15 pares maxilares de alvéolos evidentes e dispersos. A maior parte destes alvéolos preserva dentes. Os dentes estão pobremente preservados, sem boa parte do esmalte recobrimdo a coroa. Apenas na coroa do sexto dente maxilar esquerdo, o ápice se encontra bem preservado, apresentando um esmalte liso, sem indicação de quilha, dentículos ou outras ornamentações macroscópicas. As raízes dos dentes mais anteriores da pré-maxila são fortemente inclinados anteriormente, sendo que a inclinação torna-se menos evidente em dentes médios e posteriores. É possível que outros alvéolos e dentes estejam presentes na região sob os jugais preservados, porém a fragilidade da estrutura exigiu a manutenção de sedimento recobrimdo parcialmente a região, restringindo a plena visualização da superfície óssea. Na extremidade rostral do crânio, os alvéolos e dentes do lado direito sofreram alterações de preparação, devido a sua estrutura frágil e dureza do sedimento, que comprometeram a caracterização plena da morfologia das coroas. Distalmente, sob a porção ventral da fenestra nasoantorbital, os alvéolos estão comprometidos pela compressão litostática sobre os elementos ósseos do crânio, dificultando sua identificação. Porém, o restante dos alvéolos está consideravelmente conservado. Apesar dos problemas de preservação, é possível observar que os alvéolos maxilares estão orientados latero-ventralmente e tem forma elíptica e arredondada, que se torna mais evidente na região posterior da maxila.

De modo geral, os dentes são bem alongados e achatados lateralmente, com seção transversal elíptica até arredondada. As coroas são levemente arqueadas, com ápice pontudo em direção posterior. Em direção posterior, os dentes diminuem de tamanho

consideravelmente, mantendo o pareamento entre alvéolos nas duas margens alveolares da maxila.

Na região anterior, os alvéolos possuem mesma distância do 1º ao 7º par, que vão se afastando posteriormente. São mais procumbentes que os demais, onde o 1º e 2º pares de dentes maxilares tem raízes projetadas para frente, conferindo os dentes serem voltados anteriormente. A sequência de 1º ao 7º par de dentes maxilares é heterodonte, com dentes curvos, compridos e finos com ápices muito afilados em comparação com a região posterior, com seção transversal circular. Os 1º e 2º (1,2 cm) par de dentes possuem o mesmo tamanho e são menores que o 3º par de dentes (2,5 cm), este sendo o maior no espécime. 3º e 4º par de dentes (2,1cm) são maiores que os demais, já 1º e 2º pares são menores do que os 6º (1,7cm) e 7º (1cm) par, característica única não compartilhada com outras espécies. Até o 7º par de dentes, os diastemas possuem o mesmo tamanho de intervalo entre cada dente, que a partir do 8º par, aumenta consideravelmente, assumindo uma forma ligeiramente convexa até o 11º par de alvéolos.

Na região média da maxila, entre os 8–11 pares de alvéolos, os dentes são pouco procumbentes, levemente curvados e comprimidos lateralmente com ápice fino. A forma dessa sequência de dentes maxilares é quase laminar, podendo ser observado a partir do 8º par de dentes e esta forma sendo mais acentuada no 11º par de dentes. A seção transversal é sub-elíptica/elíptica. Ainda mais, a partir do 9º par de alvéolos, os diastemas assumem uma forma laminar bem proeminente, que permanece na dentição até a região posterior do espécime.

Já a partir do 12º par de alvéolos, os dentes são menos procumbentes e curvos que os demais, também menores e robustos. São mais dispersos na maxila, com ápice acuminado e coroas achatadas lateralmente, assumindo uma forma triangular em vista lateral, de seção transversal elíptica laminar.

Apenas a extremidade mais anterior da sínfise mandibular foi preservada, com dentição lateralmente comprimida. A mandíbula apresenta 1–3º pares de alvéolos, com dentes delgados e alongados, que apresentam uma forma similar aos dentes confluentes com a maxila. Ainda mais, estes dentes apresentam uma forte inclinação, com raízes horizontalizadas, em especial o 1º par, de modo que assumem uma orientação mais anterior do que os dentes da pré-maxila. De forma geral, os dois pares de dentes mais anteriores da mandíbula tem seção transversal subcircular. Não é possível avaliar a compressão das coroas dentárias dos pares 1–3 superiores.

Dessa forma, a dentição de MPSC R990 é heterodonte (anisomórfica e anisométrica), pela variação de inclinação, forma e tamanho proporcional destes nas regiões anterior, média e posterior.

### **Mandíbula**

A mandíbula é fragmentária, apresentando somente a extremidade rostral de MPSC R990, que aparentemente possui uma leve quilha ventral. Tem seção transversal triangular, com achatamento na região dorsal e apresentando uma forma afilada com perfil laminar na região ventral da mandíbula. Possui apenas 1–3º pares de alvéolos, portando 3 dentes preservados confluentes com a maxila, estes sendo delgados e alongados, com ápice pontudo. O 1º e 2º dentes são voltados anteriormente, em um ângulo mais inclinado que a dentição da maxila. Observa-se um fino sulco medial na sínfise mandibular a partir do 3º par de alvéolos.

### **Elementos pós-cranianos**

Todos os elementos pós-cranianos preservados estão fragmentados e, devido a isso, não foi possível fazer comparações morfológicas que permitissem a assimilação de dados relevantes para as análises filogenéticas. Apenas o rádio e a ulna direita foram bem preservados. O rádio possui em torno de 50% da altura da ulna, na região média da diáfise. Ambos são alongados, apresentando somente as regiões distal e média, associadas aos elementos carpais. Os carpais pertencem ao membro anterior direito, estão bastante fragmentários (exceto o carpo lateral) e não estão fusionados. Foram preservados metacarpos I, II, III e IV, com articulação com primeira falange do dígito alar direito. Os dígitos alares consistem apenas pela primeira falange alar incompleta, tanto direita como esquerda, possuem o processo extensor do tendão preservado, em processo de fusionamento.

## **MATERIAIS E MÉTODOS**

### **Preparação e conservação**

A preparação de MPSC R990 utilizou o método de abordagem propostos por Silva & Kellner (2006). Boa parcela da preparação foi mecânica, necessitando utilizar preparação química em alguns pontos específicos. Primeiramente o fóssil foi desbastado com auxílio de caneta pneumática de ar comprimido, retirando uma parte da rocha matriz, sem se aproximar do fóssil. Durante esta etapa, foi possível preparar as estruturas ósseas mais delicadas sob uma

lupa de braço articulado com amplificação de 10x, como as falanges, os ungueais, o rádio e ulna.

A medida que se aproximava de estruturas mais delicadas, iniciou-se o processo de preparação química. Foram necessários ácido clorídrico diluído na água em 20% para remover o sedimento, e acetona pura para retirada da resina epóxi. Após completa preparação, suas estruturas ósseas foram expostas para permitir uma análise minuciosa de características morfológicas. Depois o fóssil foi recoberto de paralóide B-72 como camada protetora da parte óssea e estruturante. Como resultado, suas estruturas ósseas foram expostas (Figura III-2; III-3), permitindo uma análise minuciosa de características morfológicas. Por fim, foram feitas medições e comparações com outros espécimes, algumas fotos foram cedidas e outras foram tiradas com auxílio de Canon D40 ou Nikon D5100, com escala.

### **Métodos filogenéticos**

A análise filogenética foi baseada principalmente no trabalho de Wang *et al.* (2012), composto por 106 caracteres, e nas análises de Headden & Campos (2014), retirando 12 caracteres (52, 53, 55–64 deste trabalho), além disso, foram incluídos mais três caracteres novos (caracteres 54-0; 65-1; 66-0), totalizando 121 caracteres na análise do presente trabalho. Foram incluídos táxons com preservação de elementos craniais, bem representativos, totalizando 36 terminais na análise. *Ornithosuchus longidens* e *Herrerasaurus ischigualastensis* foram usados como grupos externos, e Pterosauria foi definido a priori como grupo interno monofilético. Além dos táxons presentes nas análises de Wang *et al.* (2012), *Maaradactylus kellneri* (35,55% de caracteres) e *Brasileodactylus araripensis* (com 41,32% dos caracteres e MPSC R1057 incluso, ver capítulo II) foram inseridos nesta análise, a partir de descrições na literatura e exame direto. Infelizmente, *Barbosania gracilirostris* não foi inserido na análise, devido à falta de preparação que impede uma boa análise de característica morfológicas. Por fim, foi inserido MPSC R990 (20,66% dos caracteres) para definir a sua associação taxonômica com outros terminais na análise. A organização dos dados da análise foi efetuada com auxílio do programa Mesquite 3.2 (Maddison & Maddison, 2017) e a análise filogenética com software TNT 1.5 (Goloboff *et al.*, 2003, 2008). Para a análise, utilizou-se da busca heurística com opção TBR de recombinação de ramos com 10.000 replicatas, todos os caracteres foram tratados de peso equivalente e de forma não ordenada, sem escolha de padrão de otimização para topologias de mesmo número de passos (ACCTRAN/DELTRAN). O procedimento de otimização foi realizado por *new technologies*

(*sectorial search, ratchet, drift e tree fusing*). Como métodos de avaliação de suporte nodal, Jackknife e Bootstrap (Felsenstein, 1985) foram usados, também no programa TNT, e cada um com 300 replicatas e 50% de deleção (ver material suplementar). Foi adotado o uso de consenso estrito nas topologias para obtenção da topologia final.

## RESULTADOS

Como resultado geral, a busca resultou em 2.931.267 rearranjos examinados, com 279 passos e 6 árvores igualmente parcimoniosas. O consenso estrito (Figura III-5) se apresenta como uma topologia basicamente dicotômica com regiões apicais de politomia, e com 24 nodos. Basicamente, estruturação segue dicotômica desde seu grupo externo até a base de Pterodactyloidea. Em regiões mais apicais, observamos ramos monofiléticos com politomias nos grupos de Anhangueria, Azhdarchidae e Tapejaridae, que permanecem em si grupos monofiléticos. A posição de *Nyctosaurus* nesta análise replica o resultado obtido por Wang *et al.* (2012), aparecendo como uma forma mais basal do que Pteranodontia, junto com *Nemicolopterus crypticus*, se alternando em posições basais de Pterodactyloidea.

Anhangueria e Azhdarchoidea aparecem corroboradas com grupos bem representados, com estrutura basal dicotômica e algumas politomias mais apicais. Dentro de Azhdarchoidea, há algumas famílias monofiléticas, em especial Tapejaridae, que se encontra em um complexo com outros terminais dicotômicos (Thalassodromidae, Chaoyanpteridae), porém mais derivada. Anhangueridae assume uma posição derivada de Anhangueria, em um ramo polimórfico com *Anhanguera* e Tropeognatinae (ver Bantim, 2014). *Anhanguera* aparece como grupo monofilético, em tritomia com *Tropeognathus* e *Maaradactylus*.

MPSC R990 aparece como uma forma de Anhangueria, em uma politomia com *Ludodactylus sибbicki*, *Guidraco venator* e *Brasileodactylus*, todos basais a Anhangueridae. Em uma posição ainda mais basal em Anhangueria, encontram-se *Istiodactylus* e *Nurhachius* (Istiodactylidae). Logo, *Guidraco*, *Ludodactylus* e *Brasileodactylus* estão mais intimamente relacionados a MPSC R990 e Anhangueridae que os istiodactilídeos. Considerando-se individualmente as árvores mais parcimoniosas, MPSC R990 teve pouca variação de posição em Anhangueria: como grupo irmão de *Guidraco venator*, ou como grupo irmão de *Brasileodactylus*, ambos com *Ludodactylus sибbicki* mais basal.

Foi observado também que *Brasileodactylus* variava muito em posição nas seis diferentes árvores resultantes, se relacionando estreitamente com *Guidraco*, *Ludodactylus*,

MPSC R990, ou assumindo posições derivadas ou basais a estes, um comportamento errático associado a táxons comumente referidos como *wildcards* (Pol & Escapa, 2009).

Com o objetivo de melhorar a resolução da análise dentro de Anhangueria e evitando o uso de pesagem sucessiva, foi realizada uma segunda análise filogenética (Figura III-6), excluindo *Brasileodactylus* como um táxon terminal. Esta segunda análise resultou em 2.808.738 rearranjos, com 271 passos e 4 árvores mais curtas, igualmente parcimoniosas. A topologia resultante do consenso estrito desta segunda análise espelha o resultado da primeira análise, mas possui 26 nodos e fornece estrutura interna para Anhangueria. Em todas as árvores, MPSC R990 teve relação estreita com *Guidraco venator*, em uma dicotomia monofilética em relação a *Ludodactylus sibbicki*, sendo este mais basal, em um clado que está posicionado como grupo-irmão de Anhangueridae, formando estes um grupo mais exclusivo que Istiodactylidae.

Desta forma, fica claro que MPSC R990 é uma Anhangueria não-anhanguerídeo, assim como *Ludodactylus*, *Brasileodactylus* e *Guidraco*. Este último foi o terminal de Anhangueria com o qual MPSC R990 teve uma relação mais estreita.

O suporte nodal (Bootstrap/Jackknife) também mostrou-se abaixo no contexto geral em relação à primeira análise, sendo que a maioria dos nodos (61,53% de 16 nodos) teve um suporte acima de 50%. No entanto, apenas uma parcela pequena (23,07%) apresentou suporte com índices superiores a 80%, o que demonstra que a matriz é razoavelmente sensível à ocorrência de *missing data* e homoplasias. Nesta segunda análise, MPSC R990 também não apresentou resultados satisfatórios para Bootstrap/Jackknife (<50%), mesmo estando em uma dicotomia com *Guidraco venator*. No clado Anhangueria, o agrupamento de MPSC R990, *Guidraco venator* e *Ludodactylus sibbicki* foi o único que não apresentou um suporte nodal superior à 50%. Já Anhangueridae continuou com resultados similares à primeira topologia.

## **DISCUSSÃO**

### **Comparação de MPSC R990 espécies da Bacia do Araripe**

Comparando MPSC R990 com outros pterossauros da Bacia do Araripe, notamos diferenças evidentes com espécies edêntulas, como Tapejaridae, Azhdarchidae, Pteranodontidae Azhdarchidae (ver Kellner & Campos, 2007; Pêgas *et al.*, 2016; Witton, 2013). MPSC R990 também apresenta diferenças de características morfológicas com Anhangueridae e outras espécies classificadas como Anhangueria (Rodrigues & Kellner, 2013; Pinheiro & Rodrigues, 2017). Exemplo bem notório é a ausência de crista sagital pré-

maxilar no material analisado, presente em Anhangueridae e em alguns Anhangueria e a disposição de dentes. Logo, MPSC R990 apresenta diferenças que impedem a sua classificação como qualquer outro Anhangueria e fundamentam a sua identificação como uma nova espécie deste clado.

A quilha da sínfise maxilar de MPSC 990 é diferente de algumas espécies de anhanguerídeos, tais como *Anhanguera blittersdorffi*, que apresentam esta estrutura se estendendo posteriormente, até a borda anterior das narinas internas e anteriormente até a expansão da pré-maxila, desaparecendo entre o 4º e 5º alvéolos. A sínfise maxilar de MPSC R990 assume forma côncava para o voltado para o lado direito a partir do 3º par de alvéolos da maxila, assumindo sua posição medial na maxila a partir do 7º par de alvéolos e terminando no 14º pares de alvéolos. *Anhanguera araripensis* (*nomen dubium*, ver Pinheiro & Rodrigues, 2017) apresenta uma pequena quilha na sínfise maxilar, que se inicia no 9º dente e termina no 12º. Em *Anhanguera santanae* (*nomen dubium*, ver Pinheiro & Rodrigues, 2017) a quilha palatal é mais evidente no 6º alvéolo, em *Anhanguera spielbergi* é mais tênue, se posicionando entre o 5º e 10º alvéolos. A quilha da sínfise maxilar de *Tropeognathus mesembrinus* e *Cearadactylus atrox* é bastante elevada, comparada a MPSC R990.

MPSC R990 apresenta um número baixo de alvéolos (15 pares) em relação aos Anhangueridae. Dos pertencentes ao gênero *Anhanguera*, a espécie que mais se aproximam a MPSC R990 são *Anhanguera spielbergi* (*nomen dubium*, ver Pinheiro & Rodrigues, 2017) e *Anhanguera araripensis* (espécime SAO 16494) que apresentam 18 pares cada. Seguido de *Anhanguera santanae* e *Anhanguera piscator* que possuem 20 pares. *Anhanguera blittersdorffi* apresenta a maior variação, com 26 pares no holótipo (MN 4805-V). Fora gêneros de *Anhanguera*, *Maaradactylus kellneri* apresenta o maior número de alvéolos, totalizando 35 pares de alvéolos, enquanto que a com a menor dentição está presente em *Tropeognathus mesembrinus* (BSP 1987 I 46) que possui apenas 14 pares de alvéolos. Em *Cearadactylus? ligabuei* são 22 pares, enquanto que em *Cearadactylus atrox* são 16 pares. No entanto, parte do espécime se encontra encoberta por sedimento e é possível que alvéolos adicionais sejam descobertos a partir da aplicação de estratégias refinadas de preparação, ou mesmo de tomografia.

A estrutura da pré-maxila de MPSCR R990 não é similar em outros pterossauros anhanguerídeos como em *Anhanguera santanae* (AMNH 22555, BSP 1982 190) e *Anhanguera piscator* (NSM-PV 19892), tendo sido descrita como a sutura entre a pré-maxila e a maxila (Wellnhofer, 1991b; Kellner & Tomida, 2000). Basicamente, a margem anterior da

pré-maxila de Anhangueridae é arredondada, formando com a crista sagital de várias formas, diferente de MPSC R990 que não possui crista sagital pré-maxilar. O holótipo de *Cearadactylus atrox* (MN 7019-V) foi descrito primariamente como um pterossauro sem crista (Leonardi & Borgomanero, 1985), sem estar completamente preparado. Em contrapartida, o material foi preparado e analisado por Vila Nova (2010), concluindo que o material estava alterado (em especial, os dentes) e observou que *Cearadactylus atrox* possuía uma crista sagital pré-maxilar fraturada. Com isso, assumiu que *Cearadactylus atrox* era um pterossauro com crista, e que estava relacionado a Anhangueridae.

MPSC R990 se destaca pela estrutura côncava na região anterior da fenestra nasoantorbial, dentes longos e achatados lateralmente e metacarpais robustos. Levando em conta comparações com espécies da Bacia do Araripe, MPSC R990 tem similaridades com *Cearadactylus? ligabuei* (Dalla Vecchia, 1993) como dentes longos achatados e início da fenestra nasoantorbital côncava, apresentando sinapomorfia. Mesmo assim, MPSC R990 difere deste por ter os 1º e 2º pares de dentes e alvéolos voltados anteriormente, sem presença de extensão lateral na região ventral da maxila, semelhante a uma “colher”.

*L. sibbicki* também possui pré-maxila começando no 4º par de alvéolos semelhante a MPSC R990, além de dentes longos, arqueados anteriormente. Mesmo *L. Sibbicki* apresentando essas similaridades com MPSC R990, este tem a parte rostral anterior do crânio até a narina externa extremamente alongada em comparação com a de *L. sibbicki*, que possui essa região da parte rostral menos da metade do comprimento do crânio, além e MPSC R990 possuir um estreitamento da sutura pré-maxilar/maxilar entre os 6º–10º pares de alvéolos, ausente em *L. sibbicki*.

Também em comparação com outras espécies de Anhangueria da Bacia do Araripe, MPSC R990 difere dos espécimes *Brasileodactylus* pelos 3º e 4º pares de alvéolos de serem duas vezes maiores do que os alvéolos posteriores, e não possuir um rostro em forma de “colher”. Em relação a *Barbonania gracilirostris*, este apresenta rostro voltado para cima, diferente de MPSC R990 que tem rostro perpendicular ao comprimento da maxila.

*Unwindia trigonus* (Martill, 2011) também é um pterossauro sem crista pré-maxilar da Bacia do Araripe. Este possui a margem anterior da fenestra nasoantorbital oval, maxila e pré-maxila alongadas, sendo semelhante morfologicamente a MPSC R990. Em contrapartida, MPSC R990 tem dentição heterodonte, com os 1º e 2º pares de alvéolos procumbentes, diferentemente de *Unwindia*, em que os dentes não são marcadamente heterodontes e tem apenas o 1º par de alvéolos voltado para frente. Além disso, a maxila de MPSC R990 tem

superfície óssea lisa, diferindo da superfície ornamentada de *Unwindia*. Ainda, *Unwindia* não é usado como terminal nas análises filogenéticas pela falta de informações diagnósticas necessárias para este trabalho, pois o exemplar é por demais incompleto e necessita preparação adicional.

### **Comparação de MPSC R990 com outros pterossauros**

A diferença de caracteres com espécies da Bacia do Araripe levou a comparação com espécies de Pterodactyloidea em outras localidades, como as espécies representantes do Cambridge Greensand, da Inglaterra (ver Rodrigues & Kellner, 2013). Entre eles, *Ornithocheirus simus*, que tem somente o primeiro par de dentes localizados e direcionados ventralmente, além de uma crista pré-maxilar bem proeminente similar a *Tropeognathus*. *Ornithocheirus capito* possui uma crista sagital pré-maxilar, e também 1º par de dentes localizados na região anterior do rosto, ausente em MPSC R990. A ponta do rosto de *Camposipterus nasutus* é dorsoventralmente afilada, aumentando consideravelmente de tamanho em vista anterior, ainda em diferença, MPSC R990 possui o 1º e 2º pares de dentes voltados anteriormente. *Camposipterus(?) sedwickii* apresenta semelhanças com MPSC R990, em que o sulco da sínfise maxilar se estende posteriormente a partir do 3º par de alvéolos. Porém, ainda se distinguem por *Camposipterus(?) sedgwickii* possui um rosto elevado, com a expansão do rosto terminando abruptamente no 3º par de alvéolos. *Cimoliopterus cuvieri* tem quase três alvéolos em três centímetros anteriormente na margem mandibular e dois alvéolos a cada três centímetros no sentido posterior, enquanto MPSC R990 possui três alvéolos em 1,5cm. *Camposipterus(?) colorhinus* também se diferencia pela presença de uma depressão acima do 1º par de alvéolo, depressão anterior voltada anteroventralmente e 2º e 3º pares de alvéolos maiores em tamanho.

A família Lonchodraconidae (sensu Rodrigues & Kellner, 2013) apresenta características morfológicas diferentes de MPSC R990, como um sulco da sínfise maxilar profundo, presença de crista sagital, e disposição de alvéolos quase equivalente ao seu diâmetro. '*Ornithocheirus polydon*', não possui crista, mas em diferença apresenta o palato dorsalmente curvado, com o sulco da sínfise maxilar se estendendo anteriormente no 2º par de alvéolos, com espaçamento dos diastemas menores que o diâmetro dos alvéolos. Por fim, MPSC R990 difere todos os *Coloborhynchus*, por estes apresentarem a margem anterior achatada formando quase um ângulo reto, geralmente alocando o 1º par de dentes, que pode ser observado em *Coloborhynchus clavirostris* e *Uktenadactylus wadleighi*.

Em relação aos pterossauros dos demais depósitos fossilíferos, Istiodactylidae também possuem diferenças em relação a MPSC R990. *Nurhachius ignaciobritoi* apresenta proporção da maxila e pré-maxila menores, em comparação com a fenestra nasoantorbital proeminentemente grande. Da mesma forma, *Istiodactylus latidens* compartilha as diferenças citadas de *Nurhachius ignaciobritoi*, em comparação com MPSC R990. Em disparidade com outro clado, apesar de espécies de *Boreopterus* serem similares na ausência de crista e forma da maxila e pré-maxila alongados, estes possuem diferenças no que diz ao grande número de dentes (i.e 172, ver Jiang *et al.*, 2014), que são longos, finos e bem pontudos comparado com MPSC R990.

*Guidraco venator*, da Formação Jiufotang, apresentou maior semelhança com MPSC R990 nas análises morfológicas e filogenéticas. Ambos possuem dentes longos, finos e pontudos, com mesma procumbencia e heterodontia. Também possuem mesma distância entre os pares de alvéolos 1–7, ausência de crista, e a pré-maxila se inicia a partir do 5º par de alvéolos. No entanto, MPSC 990 não pode ser um exemplar de *Guidraco venator* pois, nesta espécie, o 2º e o 4º par de alvéolos são maiores que o 1º e o 3º par; já MPSC R990 possui os 3º e 4º pares de alvéolos maiores que o 1º e o 2º par.

### **Afinidades filogenéticas de MPSC R990**

Em espécies de Anhangueria presentes na Bacia do Araripe, temos Anhangueridae, *Ludodactylus*, *Brasileodactylus* e “*Cearadactylus*”. Espécies de Anhangueridae são os que menos se assemelham a MPSC R990, pelo fato de possuírem cristas pré-maxilares, que são bem proeminentes em *Tropeognathus* e *Maaradactylus*. Dessa forma, *Anhanguera* apresenta mais similaridade com MPSC R990 dentre os Anhangueridae, por apresentarem uma crista pré-maxilar menos avantajada.

*Barbosania gracilirostris* foi excluído a priori da análise filogenética por não estar totalmente preparado, o que impediu uma análise adequada de dados morfológicos que seriam cruciais para definir o grau de parentesco com MPSC R990. Segundo a diagnose de Elgin & Frey (2011), *B. gracilirostris* possui primeiro par de dentes orientados rostrrodorsalmente, semelhantes em MPSC R990. Mas *Barbosania gracilirostris* apresenta 1º par de dentes orientados rostrrodorsalmente, e os 2º–5º pares de dentes são orientados mais rostrrolateralmente, e MPSC R990 apresenta o 1º e 2º pares de dentes voltados rostrrodorsalmente. Afora características da dentição, *Barbosania* não apresenta crista pré-maxilar como MPSC R990, porém ambos nitidamente diferem no alongamento do rostro

(proporcionalmente mais curto em *Barbosania*). Embora esteja claro que MPSC R990 não seja um *Barbosania*, é importante que seu holótipo seja adequadamente preparado e descrito, permitindo assim uma definição refinada de suas afinidades com outros Anhangueria.

Em relação à *Cearadactylus atrox*, MPSC R990 possui certas afinidades na região da maxila, bem como dentição. Uma delas é possuir um formato achatado lateralmente, com formato dos dentes similares na região anterior e posterior. Mas em diferença, MPSC R990 não apresenta uma região rostral assumindo forma de “colher”. Esta característica é vista em pterossauros da Bacia do Araripe, e geralmente assimilado para Anhangueridae, mas não é diagnóstica a esta. Mesmo assim, sugere que *Cearadactylus atrox*, *Brasileodactylus* e Anhangueridae possuem uma relação próxima de afinidade. Ainda em outros aspectos, após uma preparação completa e conseguinte revisão do holótipo de *Cearadactylus atrox*, demonstrou que este pterossauro apresentava uma crista sagital pré-maxilar e ausência de crista mandibular (Vila Nova *et al.*, 2010). Dessa forma, o assimila mais a Anhangueridae do que os espécimes sem crista como *Ludodactylus*, *Brasileodactylus* e consequentemente, a MPSC R990.

Apesar de *Ludodactylus sibbicki* possuir uma morfologia similar a MPSC R990, foi visto que ambos possuem diferenças entre si. Curiosamente, *Ludodactylus Sibbicki* tem os 5º e 6º alvéolos menores que os 4º e 7º, uma característica tida como diagnóstica de *Anhanguera*. Talvez *Ludodactylus* esteja mais assimilado a Anhangueridae do que MPSC R990, observando que Anhangueridae não possui dimorfismo em cristas.

Já espécies de *Brasileodactylus* apresentam mais similaridades a MPSC R990 do que espécies de Anhangueridae *Cearadactylus* e *Ludodactylus*. Entre as características morfológicas, podemos observar semelhança na maxila lateralmente achatada (visto em BSP 1991 I 27) com dentes procumbentes, também na seção transversal da maxila na região anterior ser triangular e na região posterior trapezoide. Porém a maxila de *Brasileodactylus* apresenta a linha da sequência de dentes de forma elíptica na região anterior (da mesma forma a mandíbula de *Brasileodactylus*), que não é visto em MPSC R990. A linha dentária segue reta na região anterior de MPSC R990, sem qualquer curvatura.

*Guidraco venator* apresenta o 1º par de dentes voltado lateralmente, em comparação com MPSC R990, que apresenta o 1º e 2º pares de dentes voltados anteriormente. Curiosamente, *Guidraco venator* se assemelha a *Ludodactylus* nessa condição. MPSC R990 apresenta maior afinidade com *Guidraco venator* em relação a outros pterossauros, mesmo em comparação com pterossauros da Bacia do Araripe, em especial *Ludodactylus* e

*Brasileodactylus*. Isso foi demonstrado nas análises filogenéticas, em que MPSC R990 formou uma dicotomia bem definida com *G. venator*, com *Ludodactylus* assumindo uma posição mais basal a estes em todas as topologias.

## CONCLUSÕES

Comparações morfológicas demonstraram que MPSC R990 possui uma série de características diagnósticas diferentes Anhangueridae, como total ausência de crista pré-maxilar. Da mesma forma, MPSC R990 é diferente em comparação morfológica com outros grupos de pterossauros. Mesmo assim, foi visto que o mesmo pertence ao clado Anhangueria, suportadas em análises morfológicas e filogenéticas.

Em análises filogenéticas, MPSC R990 mostrou politomia com *Brasileodactylus*, *Ludodactylus* e *Guidraco*, dentro do clado Anhangueria, pelo comportamento errático de *Brasileodactylus*. Esse comportamento de *Brasileodactylus* se mostrou resultante da preservação fragmentada dos espécimes conhecidos, que oferecem poucos dados morfológicos. Logo, a análise secundária sem a influência deste táxon permitiu a identificação de uma afinidade filogenética próxima com *Guidraco venator* (com índices um pouco mais satisfatórios, com diminuição de homoplasia), sendo este seu mais provável grupo-irmão. Por fim, em todas as análises, MPSC R990 se encontra dentro de Anhangueria, estreitamente relacionado em uma politomia com Anhangueridae, *Guidraco venator* e *Ludodactylus sibbicki*.

MPSC R990 também apresenta um grau de afinidade com espécies de Anhangueria do Nordeste Brasileiro, assim como dos Anhangueria provenientes de outros depósitos fossilíferos, em relação a outros grupos de pterossauros. Na realidade, sua maior afinidade filogenética parece ser com *Guidraco venator*, da China (excluindo-se *Brasileodactylus* a priori, devido ao comportamento errático).

Além disso, MPSC R990 possui diagnose potencial considerando caracteres dentários, maxilares, pré-maxilares e mandibulares. Em conclusão, mesmo MPSC R990 apresentando um relacionamento mais estreito com *Guidraco venator* em comparação com outros pterossauros, o mesmo possui características morfológicas que o distingue de *Guidraco venator*. A combinação única de características sugere que MPSC R990 representa uma nova espécie e gênero de pterossauro, ou mesmo uma nova espécie de *Guidraco*, visto que possui características diagnósticas não vistas em outras espécies. Isto sugere que este pterossauro em especial pode ter relações mais próximas com pterossauros dos depósitos fossilíferos da China

do que com os da Bacia do Araripe, corroborando com as inferências paleobiogeográficas de distribuição deste clado.

## CRÉDITOS

Agradecemos ao curador do MPSC, Dr. Antônio Álamo Feitosa Saraiva (URCA), pelo acesso aos espécimes; ao Dr. Alexander Wilhelm Armin Kellner (MN-UFRJ), por disponibilizarem o espécime para estudo; a Thatiany Alencar Batista (Coordenação MPSC) pelo apoio e acesso a outros materiais do acervo do MPSC, bem como estadia durante o estudo destes materiais. O Acesso à coleção do MCT/DNPM foi fornecido por Rodrigo da Rocha Machado. Regina Maria Sobreira forneceu a reconstrução artística do espécime MPSC R990 (Fig. III-4). Felipe de Lima Pinheiro (UNIPAMPA) forneceu fotos de *Unwindia trigonus*, que foram essenciais na comparação com MPSC R990. A versão definitiva dessa dissertação se beneficiou dos comentários dos membros da banca avaliadora do trabalho de mestrado de JSF: Felipe de Lima Pinheiro e Renan Alfredo Machado Bantim (URCA). O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal Nível Superior (CAPES), Brasil, na forma de uma bolsa de Mestrado para JSF.

## FIGURAS

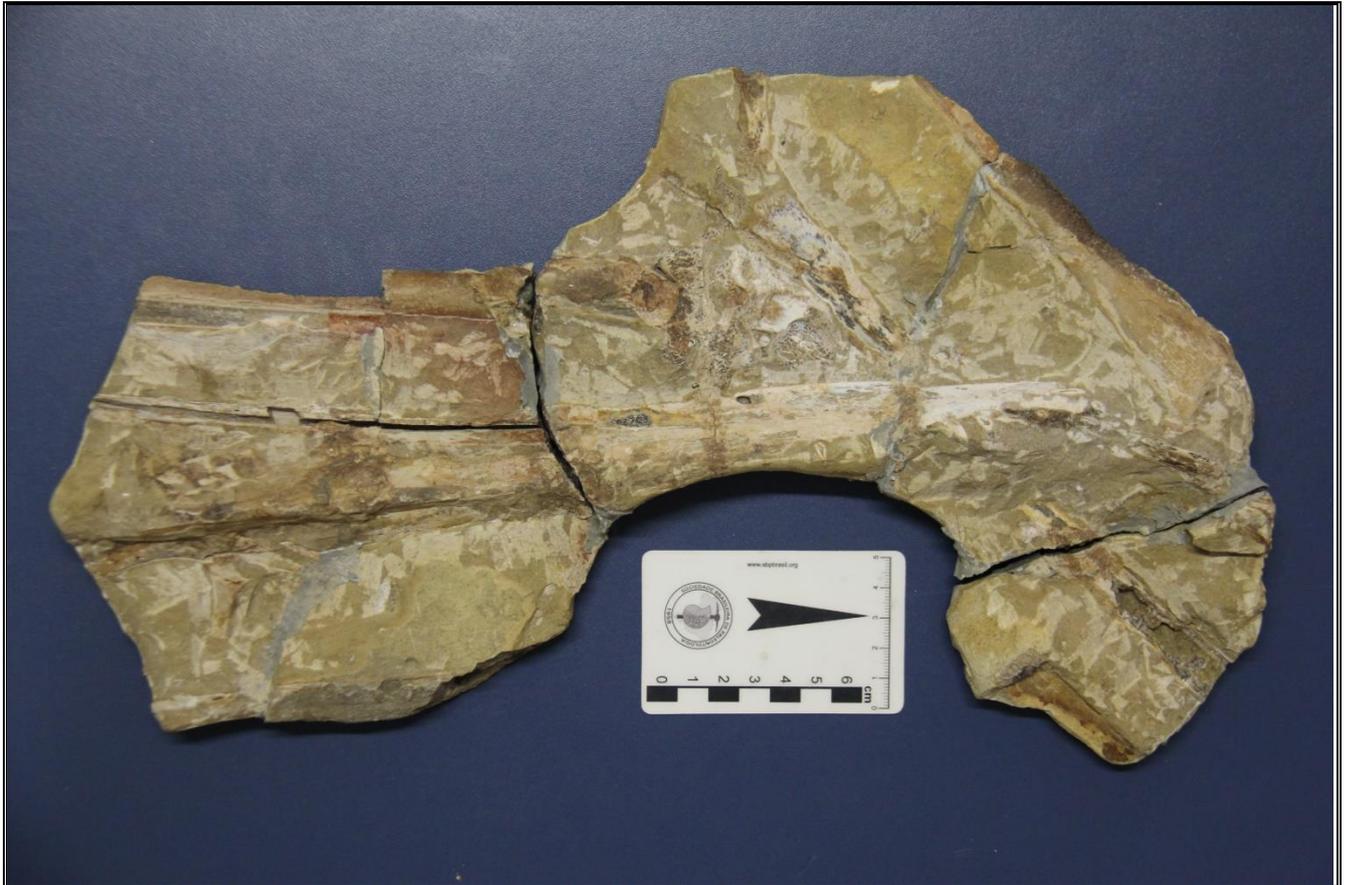


Figura III-1. MPSC R990 antes da preparação. O espécime estava dividido em quatro fragmentos, em que se conectavam pelas estruturas ósseas. Também é possível observar a tentativa de conectar as partes fragmentadas com uso de material epóxi.



Figura III-2. MPSC R990 depois de completa preparação. Em algumas partes não foi retirada a rocha matriz, com o intuito de proteger ossos e dentes finos e frágeis. Todos os elementos ósseos estão proporcionais ao tamanho real do exemplar. Escala 5cm.



Figura III-3. (A) Vista palatal de MPSC R990, apresentando uma quilha maxilar oral relativamente suave. A partir do 3º par de alvéolos, a quilha maxilar tem uma forma côncava voltada para o lado direito, que em seguida assume uma posição medial na maxila a partir do 7º par de alvéolos. Dessa forma, A quilha assume um formato de lâmina a partir do 7º par de alvéolos, terminando no 14º par de alvéolos, se achatando dorsoventralmente na região posterior; (B) Vista frontal da maxila evidenciando os 1º e 2º pares de dentes voltados anteriormente em relação aos demais dentes, e que também ambos possuem o mesmo tamanho; Escala 5cm.

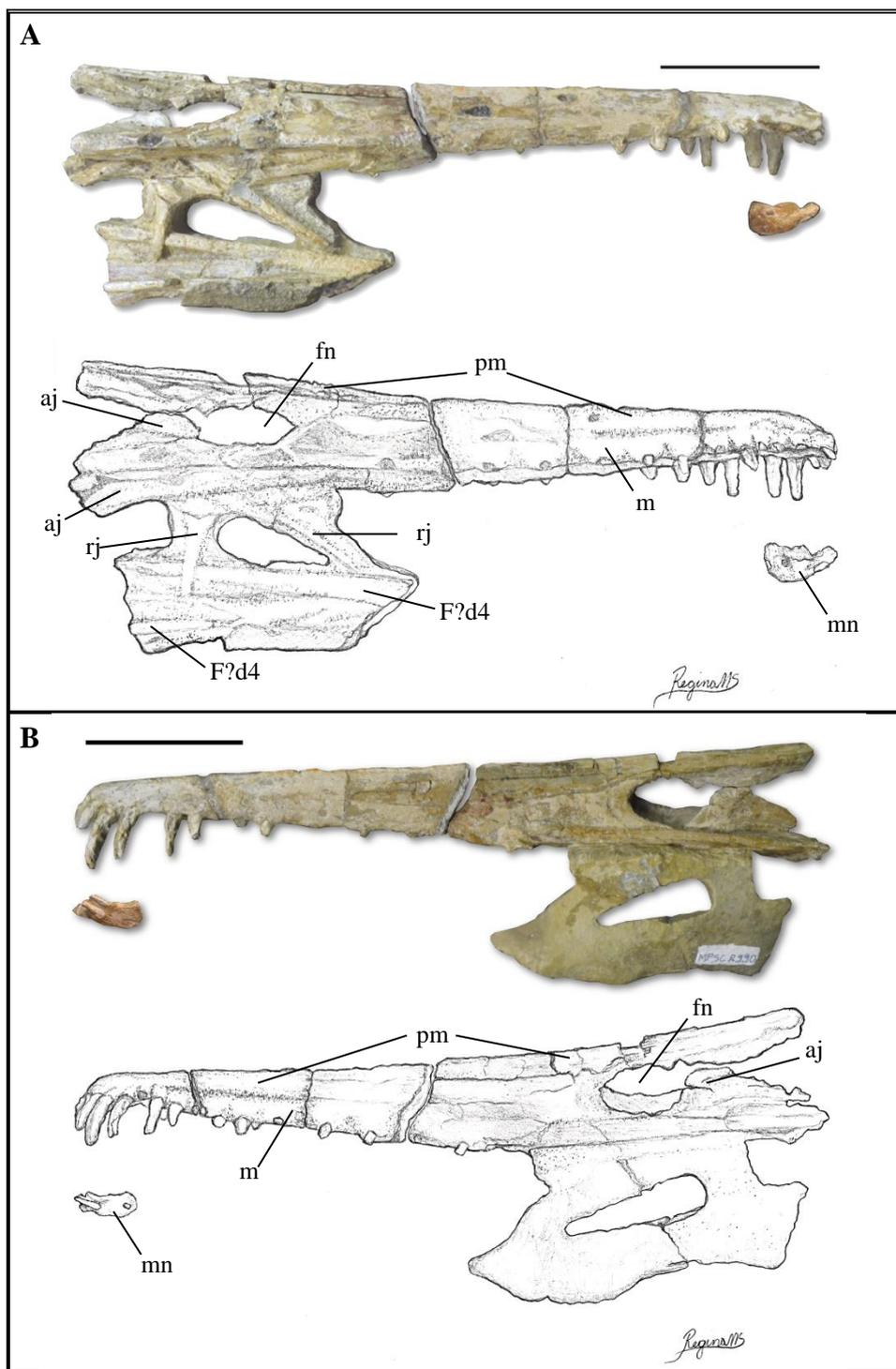


Figura III-4. Imagens de MPSC R990 em plano sagital esquerda e direita, bem como suas devidas reconstruções artísticas. (A) Vista lateral direita, evidenciando os ramos dos jugais e uma sequência de falanges do quarto dígito alar na região posterior. (B) Vista lateral esquerda apresentando uma sequência de dentes preservados na região anterior do crânio; Reconstrução artística por Regina Maria Sobreira; escala 6cm.

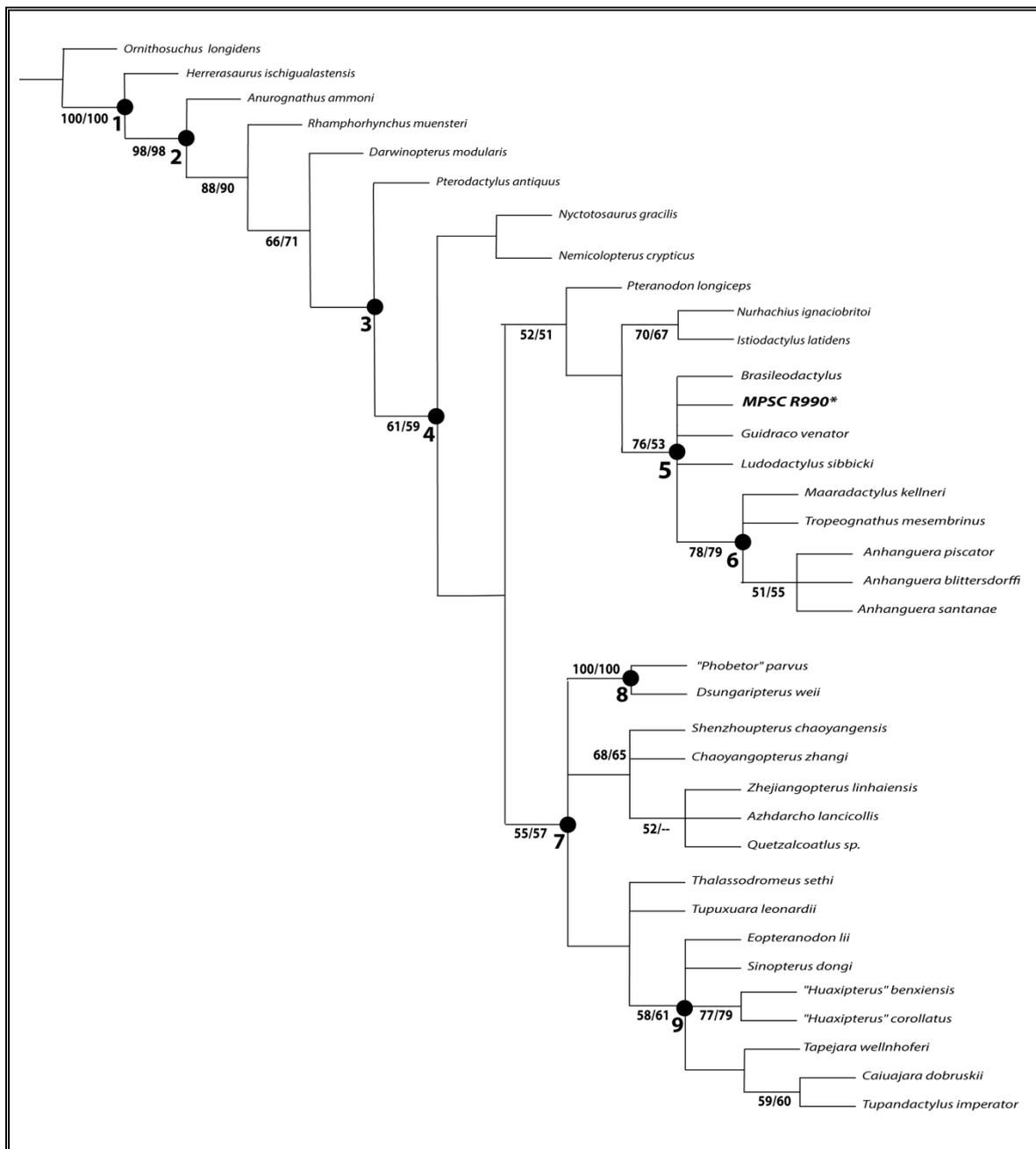


Figura III-5. Consenso estrito das seis árvores mais parcimoniosas da análise primária, com valores de 50% de deleção de Bootstrap e Jacknife. Observa que MPSC R990 está estreitamente relacionado *Brasileodactylus*, *Guidraco venator* e *Ludodactylus sibbicki*, formando uma politomia. Comprimento = 279 passos; índice de consistência (CI) = 0.614; índice de homoplasia (HI) = 0,386; índice de retenção (RI) = 0.772; índice de retenção rescalonado (RC) = 0,474. Agrupamentos taxonômicos: 1- Outgroup; 2- Pterosauria; 3- Pterodactyloidea; 4- Pteranodontia; 5- Anhangueria; 6-Anhagueridae; 7- Azhdarchoidea; 8- Dsungaripteridae; 9- Tapejaridae.

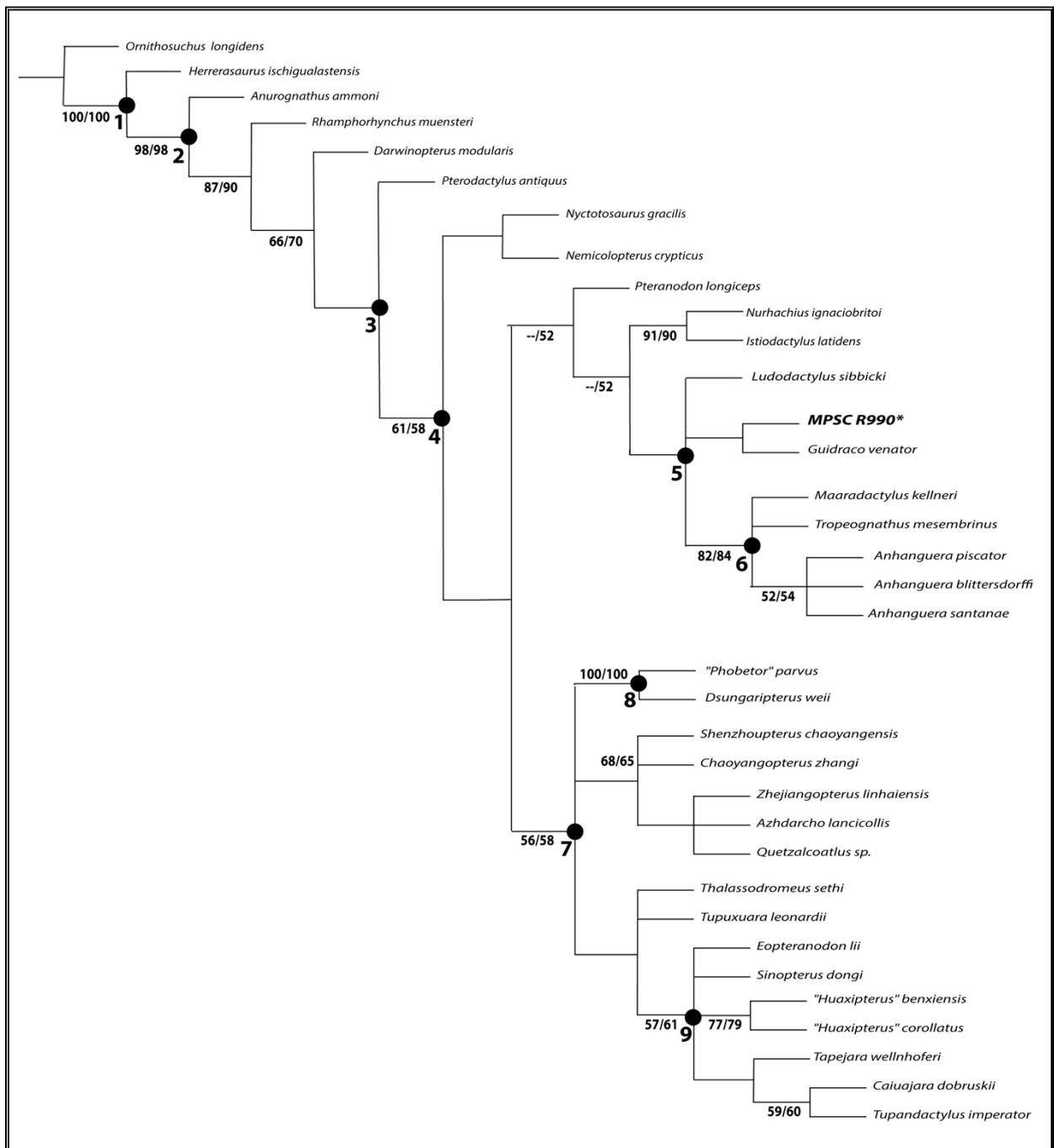


Figura III-6. Topologia resultante das quatro árvores mais parcimoniosas da análise secundária (sem *Brasileodactylus*), com valores de 50% de deleção de Bootstrap e Jackknife. Nesta análise, MPSC R990 está intimamente relacionado *Guidraco venator*, formando um agrupamento monofilético. Comprimento = 271 passos; índice de consistência (CI) = 0,633; índice de homoplasia (HI) = 0,367; índice de retenção (RI) = 0,786; índice de retenção rescalonado (RC) = 0,497. Agrupamentos taxonômicos: 1- Outgroup; 2- Pterosauria; 3- Pterodactyloidea; 4- Pteranodontia; 5- Anhangueria; 6-Anhagueridae; 7- Azhdarchoidea; 8- Dsungaripteridae; 9- Tapejaridae.

A maioria dos espécimes da Bacia do Araripe é encontrada quase completo, em boa parte com excelente qualidade de preservação, o que permite estudos mais aprofundados sobre os mesmos. Por outro lado, também são encontrados espécimes fragmentados, apresentando estruturas ósseas isoladas que não os permitem caracterizá-los como espécie. Estes dois pontos acarretam na falta de informações para análises e estudos comparativos, criando lacunas de características morfológicas que podem ser importantes sobre uma espécie, sendo por vezes necessários vários indivíduos para definir uma espécie.

Mesmo assim, alguns espécimes fragmentários podem auxiliar em uma descrição atualizada de espécies já descritas a partir de exemplares parciais. Como é o caso de MPSC R1057 (apresentado no capítulo II deste trabalho), que trata de uma mandíbula fragmentária. O estudo do material revelou características morfológicas que não foram descritas em outros espécimes de *Brasileodactylus*, mesmo este grupo possuindo exemplares mais completos (apesar de não estarem totalmente preparados). Diante disso, foi possível rever os espécimes associados ao gênero. Em comparações, MN 4797-V, classificado originalmente como *Brasileodactylus*, não apresentou similaridade exclusiva com outros exemplares desta espécie, e por isso foi classificado neste trabalho como um cf. *Anhangueria*. Dessa forma, espécimes fragmentados possuem um papel importante em completar dados morfológicos de uma espécie, além acrescentar mais dados e atualizar sua diagnose. Isto contribui para uma reavaliação mais completa da espécie, que tende a ser melhor sustentada em análises filogenéticas.

Em outro ponto, os achados que constituem novas espécies de pterossauros podem contribuir para a disparidade de grupos, apresentando informações importantes acerca de diversidade de pterossauros. Apesar de MPSC R990 não contribuir com características diagnósticas de espécies já descritas, este apresenta uma nova combinação de características, não observado em outro pterossauros. As análises o determinaram como um *Anhangueria* sem crista pertencente a Formação Romualdo, que possui singularidades na dentição também não observados em outros pterossauros. MPSC R990 teve a sua posição bem determinada nas

análises filogenéticas como um Anhangueria não-anhanguerídeo, sendo estreitamente relacionado a *Guidraco venator*, da China.

Contudo, alguns trabalhos antigos carecem de informações de características morfológicas ao descrever uma espécie. As descrições tendem a serem vagas, sem entrar em detalhes importantes que poderiam contribuir para uma diagnose mais completa. Isso por vezes dificulta as comparações com outras espécies, o que acaba ocultando dados sobre estes, e que em outros estudos podem ser vistos como característico de outro pterossauro, definindo assim uma nova espécie redundante. Também é observado que os pterossauros não possuem boas descrições referentes a caracteres de dentição, sendo que este é um aspecto importante de disparidade entre grupos.

Em relação às análises filogenéticas de pterossauros, várias interpretações concorrentes têm sido publicadas nas últimas duas décadas (*e. g.*, Kellner, 2003; Unwin, 2003; Wang *et al.*, 2012; Andres *et al.*, 2014), que divergem em alguns aspectos, que vão desde a nomenclatura empregada para os clados, até na topologia resultante das árvores filogenéticas. Dessa forma, poucas chegam a um consenso equivalente, o que gera um grande problema quanto a tentativa de elaborar uma história evolutiva para este grupo. Isso se deve ao fato de muitos táxons serem baseados apenas em materiais incompletos. Mesmo assim, há um número bastante razoável de espécies representadas amplamente no registro, com preservação completa, incluindo diversos exemplares articulados, além de diferentes estágios ontogenéticos.

Em contrapartida, as análises filogenéticas de pterossauros também são representadas por restos fragmentários, desarticulados por vezes limitados a apenas um indivíduo, que implica na dificuldade para acessar informações sobre grau de parentesco. Este viés de preservação produz um impacto acentuado no desenvolvimento da pesquisa em relação aos tipos de adaptações morfológicas de Pterosauria. Em outro ponto, alguns caracteres morfológicos inseridos em análises filogenéticas necessitam de mais informações para determinar a disparidade dos grupos de pterossauros, bem como melhores análises morfológicas em espécies. Sendo assim, há uma necessidade de trabalhos de revisão e atualizações sobre características morfológicas em diversos táxons, frequentemente usadas em análises filogenéticas de pterossauros. Esses aspectos problemáticos dificultam o entendimento de como estes seres se interagiam e influenciavam o paleoambiente. O trabalho em sistemática de Pterosauria dependerá da qualidade de futuras descrições e redescrições, de forma a apropriadamente fornecer dados para análises filogenéticas mais abrangentes em diversidade.

## REFERÊNCIAS

- Andres, B., e Q. Ji. 2008. A new pterosaur from the Liaoning Province of China, the phylogeny of the Pterodactyloidea, and convergence in their cervical vertebrae. *Palaeontology* 51:453–469.
- Andres, B. 2012. The early evolutionary history and adaptive radiation of Pterosauria. *Acta Geologica Sinica* 86:1356–1365.
- Arai, M. 2014. Aptian/Albian (Early Cretaceous) paleogeography of the South Atlantic: a paleontological perspective. *Brazilian Journal of Geology* 44:339–350.
- Assine, M. L. 1992. Análise estratigráfica da Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Geociências* 22:289–300.
- Assine, M. L. 2007. Bacia do Araripe. *Boletim de Geociências. Petrobras* 15:371–389.
- Assine, M. L., F. Quaglio, L. V. Warren, e M. G. Simões. 2016. Comments on paper by M. Arai “Aptian/Albian (Early Cretaceous) paleogeography of the South Atlantic: paleontological perspective”. *Brazilian Journal of Geology* 46, 3–7.
- Bantim, R. A. M. 2013. Preparação, descrição de um novo crânio de pterossauro (Reptilia, Archosauria) e considerações sobre a morfologia craniana dos Anhangueridae. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Pernambuco, Recife, Pernambuco 77pp.
- Bantim, R. A. M., A. A. F. Saraiva, G. R. Oliveira, e J. M. Sayão. 2014. A new toothed pterosaur (Pterodactyloidea: Anhangueridae) from the Early Cretaceous Romualdo Formation, NE Brazil. *Zootaxa* 3869:201–223.
- Barrett, P. M., R. J. Butler, N. P. Edwards, e A. R. Milner. 2008. Pterosaur distribution in time and space: an atlas. *Zitteliana B* 28:61–107.
- Barrett, P. M., e J. Hilton. 2006. The Jehol Biota (Lower Cretaceous, China): new discoveries and future prospects. *Integrative Zoology* 1:15–17.
- Bennett, S. C. 1992. Sexual dimorphism in *Pteranodon* and other pterosaurs, with comments on cranial crests. *Journal of Vertebrate Paleontology* 12:422–434.
- Bennett, S. C. 1994. Taxonomy and systematics of the Late Cretaceous pterosaur *Pteranodon* (Pterosauria, Pterodactyloidea). *Occasional Papers of the Natural History Museum, University of Kansas* 169:1–70.

- Bennett, S. C. 1997. Terrestrial locomotion of pterosaurs: a reconstruction based on *Pteraichnus* trackways. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17:104–113.
- Bennett, S. C. 2001. The osteology and functional morphology of the late Cretaceous pterosaur *Pteranodon*. Part I: general description of osteology. *Palaeontographica Abteilung A*, Stuttgart 260:1–112.
- Bennett, S. C. 2002. Soft tissue preservation of the cranial crest of the pterosaur *Germanodactylus* from Solnhofen. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22:43–48.
- Bennett, S. C. 2003. Morphological evolution of the pectoral girdle of pterosaurs: myology and function; in Buffetaut, E., e J. M. Mazin (eds.), *Evolution and Paleobiology of Pterosaurs*. Geological Society Special Publications, London 217:191–215.
- Benton, M. J. 1999. *Scleromochlus taylori* and the origin of dinosaurs and pterosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London B* 354:1423–1446.
- Benton, M. J. 2004. Origin and relationships of Dinosauria. in D. B. Weishampel, P. Dodson e H. Osmolska (eds.), *The Dinosauria*, 2nd ed. University of California Press, Berkeley 7–24.
- Berthou, P.Y. 1990. Le bassin d'Araripe et les petits bassins intracontinentaux voisins (NE du Brésil): formation et évolution dans le cadre de l'ouverture de l'Atlantique Equatorial. Comparaison avec les bassins ouest-africains dans le même contexte. Atas I Simp. Bacia Araripe e Bacias Inter. Nord., Crato (CE). Departamento Nacional de Produção Mineral, Crato, Brazil 113–134.
- Beurlen, K. 1963. Geologia e estratigrafia da chapada do Araripe. In: Congresso Brasileiro de Geologia, Rio de Janeiro 17:1–47.
- Beurlen, K. 1971. As condições ecológicas e faciológicas da Formação Santana na Chapada do Araripe (Nordeste do Brasil). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 43:411–418.
- Brougham, T., E. T. Smith e P. R. Bell. 2017. Isolated teeth of Anhangueria (Pterosauria: Pterodactyloidea) from the Lower Cretaceous of Lightning Ridge, New South Wales, Australia. *PeerJ* 5:e3256; DOI 10.7717/peerj.3256.
- Bramwell, C. D., e G. R. Whitfield. 1974. Biomechanics of *Pteranodon*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 267:503–581.
- Britt, B. B., F. M. Dalla Vecchia, D. J. Chure, G. F. Engelmann, M. F. Whiting, e R. D. Scheetz. 2018. *Caelestiventus hanseni* gen. et sp. nov. extends the desert-dwelling pterosaur record back 65 million years. *Nature Ecology e Evolution* 2:1386–1392.

- Buckland, W. 1829. On the discovery of a new species of pterodactyle in the Lias at Lyme Regis. Transactions of the Geological Society, London 3:217–222.
- Campos, D. A., e A. W. A. Kellner. 1985b. Um novo exemplar de *Anhanguera blittersdorffi* (Reptilia, Pterosauria) da Formação Santana, Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil; in Boletim de Resumo: 9º Congresso Brasileiro de Paleontologia 13pp.
- Campos, D. A., e A. W. A. Kellner. 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, I. S. 2010. Paleontologia. Interciência, Rio de Janeiro. 756pp.
- Carvalho, M. S. S., e M. E. C. M. Santos. 2005. Histórico das Pesquisas Paleontológicas na Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. Anuário do Instituto de Geociências 28:15–35.
- Chan, N. R. 2017. Morphospaces of functionally analogous traits show ecological separation between birds and pterosaurs. Proceedings of the Royal Society B 284:1–7.
- Chiappe, L. M., A. W. A. Kellner, D. Rivarola, S. Dávila, e M. Fox. 2000. Cranial morphology of *Pterodaustro guinazui* (Pterosauria: Pterodactyloidea) from the Lower Cretaceous of Argentina. Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science 483:1–19.
- Codorniú, L., e L. M. Chiappe. 2004. Early juvenile pterosaurs (Pterodactyloidea: *Pterodaustro guinazui*) from the Lower Cretaceous of Central Argentina. Canadian Journal of Earth Sciences 41:9–18.
- Custódio, M. A., F. Quaglio, L. V. Warren, M. G. Simões, F. T. Fürsich, J. A. Perinotto, e, M. L. Assine. 2017. The transgressive-regressive cycle of the Romualdo Formation (Araripe Basin): Sedimentary archive of the Early Cretaceous marine ingression in the interior of Northeast Brazil. Sedimentary Geology 359:1–15.
- Cuvier, G. 1801. “Extrait d’un ouvrage sur les especes de quadrúpedes. Dont on a trouvé les ossements dans l’intérieur de la terre, adesse aux savans et aux amateurs des sciences, par. G. Cuvier, member de l’Institut, professeur au Collège de France et à l’École Centrale Du Panthéon, etc.”. Journal de Physique, de Chimie, d’Histoire Naturelle et des Arts, Paris 2:253–267.
- Dalla Vecchia, F. M., e G. Ligabue. 1993. On the presence of a giant pterosaur in the Lower Cretaceous (Aptian) of Chapada of Araripe (northeastern Brazil). Bollettino della Società Paleontologica Italiana 32:131–136.

- De Buissonjé, P. H. 1980. *Santanadactylus brasiliensis* nov. gen., nov. sp., a long necked, large pterosaurier from the Aptian of Brasil, Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Proceedings of the Royal Society B 83:145–157.
- Eaton, C. F. 1910. Osteology of *Pteranodon*. Memoirs of the Connecticut Academy of Arts and Science 2:1–38.
- Elgin, R. A., e E. Frey. 2011. A new ornithocheirid, *Barbosania gracilirostris* gen. et sp. Nov. (Pterosauria, Pterodactyloidea) from the Santana Formation (Cretaceous) of NE Brazil, Swiss Journal of Palaeontology 130:259–275.
- Elias F. A., R. J. Bertini, e M. A. Medeiros. 2007. Pterosaur teeth from the Laje do Coringa, middle Cretaceous, São Luís-Grajaú basin, Maranhão state, Northern-Northeastern Brazil. Revista Brasileira de Geociências 37:668–676.
- Faria, F. F. A. 2012. Georges Cuvier: do estudo dos fósseis à paleontologia. Editora 34/Associação Filosófica Scientiae Studia 272pp.
- Fastnacht, M. 2001. First record of *Coloborhynchus* (Pterosauria) from the Santana Formation (Lower Cretaceous) of the Chapada do Araripe, Brazil. Paläontologische Zeitschrift 75:23–36.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. American Museum of National History, New York 125:1–15.
- Frey, E., e D. M. Martill. 1994. A new pterosaur from the Crato Formation (Lower Cretaceous, Aptian) of Brazil. Neues jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen 194:379–412.
- Frey, E., D. M. Martill, e M. Buchy. 2003a. A new crested ornithocheirid from the Lower Cretaceous of northeastern Brazil and the unusual death for an unusual pterosaur; In: E. Buffetaut, e Mazin, J. M. (eds.), Evolution and Paleobiology of Pterosaurs. Geological Society Special Publications, London 217:55–63.
- Frey, E., D. M. Martill, e M. Buchy. 2003b. A new species of tapejarid pterosaur with soft-tissue head crest. In: E. Buffetaut, e Mazin, J. M. (eds.), Evolution and Paleobiology of Pterosaurs. Geological Society Special Publications, London 217:65–72.
- Gauthier, J. A. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. Memoirs of the Californian Academy of Science 8:1–55.

- Goloboff, P., J. Farris, e K. Nixon. 2003. T.N.T.: Tree Analysis Using New Technology. Program and documentation, available from the authors, and at [www.zmuk.dk/public/phylogeny](http://www.zmuk.dk/public/phylogeny).
- Goloboff, P. A., J. S. Farris, e K. C. Nixon. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24:774–786. doi: 10.1111/j.1096-0031.2008.00217.x.
- Headden, J. A., e H. B. N. Campos. 2014. An unusual edentulous pterosaur from the Early Cretaceous Romualdo Formation of Brazil, *Historical Biology: An International Journal of Paleobiology* 27:815–826 doi: 10.1080/08912963.2014.904302.
- Hone, D. W. E., M. P. Witton, e D. M. Martill. 2017. *New Perspectives on Pterosaur Palaeobiology*. Geological Society, Special Publications, London 455:1–6.
- Kaup, J. J. 1834. Versuch einer Eintheilung der Säugethiere in 6 Stämme und der Amphibien in 6 Ordnungen. *Isis* 3:311–315.
- Kellner, A. W. A. 1984. Ocorrência de uma mandíbula de Pterosauria (*Brasileodactylus araripensis*, nov. gen., nov. sp.) na Formação Santana, Cretáceo da Chapada do Araripe, Ceará-Brasil, *Anais XXXIII Congresso Brasileiro de Geologia Rio de Janeiro* 578–590.
- Kellner, A. W. A. 1989b. A new edentate pterosaur of the Lower Cretaceous from the Araripe Basin, Northeast Brazil. *Anais de Academia Brasileira de Ciências* 61:439–446.
- Kellner, A. W. A. 1991. (Pterossauros do Brasil). Resumos/Teses Mestrado; In: *Anuário do Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro* 543pp.
- Kellner, A. W. A. 1994. Remarks on the Pterosaur Taphonomy and Paleoecology. *Acta Geologica Leopoldensia* 39:175–189.
- Kellner, A. W. A. 1996b. Reinterpretation of a remarkably well preserved pterosaur soft tissue from the early Cretaceous of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16:718–722.
- Kellner, A. W. A. 2003. Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group. In: E. Buffetaut, e J. M. Mazin (eds.), *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*. Geological Society, Special Publication 217:105–137.
- Kellner, A. W. A. 2006. Pterossauros os senhores do céu do Brasil: relato inédito da aventura de importantes descobertas da paleontologia. *Vieira e Lent, Rio de Janeiro* 175pp.
- Kellner, A. W. A., e D. A. Campos. 2002. The function of the cranial crest and jaws of a unique pterosaur from the early Cretaceous of Brazil. *Science* 29:389–392.

- Kellner, A. W. A., e D. A. Campos. 2007. Short note on the ingroup relationships of the Tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea). *Boletim do Museu Nacional: Geologia* 75:1–14.
- Kellner, A. W. A., D. A. Campos, J. M. Sayão, A. A. F. Saraiva, T. Rodrigues, G. Oliveira, L. A. Cruz, F. R. Costa, H. P. Silva, e J. S. Ferreira. 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* 85:113–135.
- Kellner, A. W. A., e Y. Tomida. 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, Tóquio, Monographs, 17:1–135.
- Leonardi, G., e G. Borgomanero. 1985. *Cearadactylus atrox* nov. gen., nov. sp.: novo Pterosauria (Pterodactyloidea) da Chapada do Araripe, Ceará, Brasil. *Coletânea de Trabalhos Paleontológicos, Série Geologia* 17:75–80.
- Lockley, M. G., e J. L. Wright. 2003. Pterosaur swim tracks and other ichnological evidence of behavior and ecology; In E. Buffetaut, e J. M. Mazin (eds.), *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*. Geological Society Special Publication, London 217:297–313.
- Lü, J., D. M. Unwin, D. C. Deeming, X. Jin, Y. Liu, e Q. Ji. 2011. An egg-adult association, gender, and reproduction in pterosaurs. *Science* 331:321–324.
- Lü, J., D. M. Unwin, X. Jin, Y. Liu, e Q. Ji. 2010. Evidence for modular evolution in a long tailed pterosaur with a pterodactyloid skull. *Proceedings of the Royal Society B* 277:383–389.
- Lü, J., H. Pu, L. Xu, Y. Wu, e X. Wei. 2012. Largest toothed pterosaur skull from the Early Cretaceous Yixian formation of Western Liaoning, China, with comments on the family boreopteridae. *Acta Geologica Sinica* 86:287–293.
- Mabesoone, J. M. 1982. Problemas sedimentológicos-Estratigráficos das Bacias Interiores do NE. DEGEO, UFPE.

- Mabesoone, J.M. e Tinoco, I.M. 1973. Palaeoecology of the Aptian Santana Formation (northeastern Brazil). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 14(2): 97–118.
- Maddison, W. P., e D. R. Maddison. 2017. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.2. <http://www.mesquiteproject.org>.
- Maisey, J. G. 1991. *Santana Fossils: An Illustrated Atlas*. T.F.C. Publications, Neptune 459pp.
- Manzig, P. C., A. W. A. Kellner, L. C. Weinschütz, C. E. Fragoso, C. S. Vega, G. B. Guimarães, L. C. Godoy, A. Liccardo, J. H. Z. Ricetti, e C. C. Moura. 2014. Discovery of a rare pterosaur bone bed in a Cretaceous desert with insights on ontogeny and behavior of flying reptiles. *PLOS ONE* 9(8):e100005 DOI 10.1371/journal.pone.0100005.
- Martill, D. M. 1988. Preservation of fish in the Cretaceous Santana Formation of Brazil. *Paleontology* 31:1–180.
- Martill, D. M. 2007. *The Crato Fossil Beds of Brazil: Window into an Ancient World*. Cambridge University Press, Cambridge 524pp.
- Martill, D. M. 2011. A new pterodactyloid pterosaur from the Santana Formation (Cretaceous) of Brazil. *Cretaceous Research*. 32:236–243.
- Martill, D. M e E. Frey. 1999. A possible azhdarchid pterosaur from the Crato Formation (Early Cretaceous, Aptian) of northeast Brazil. *Geologie Mijnbouw, Amsterdam* 78:315–318.
- Matos, R. M. D. 1992. The northeast Brazilian rift system. *American Geophysical Union, USA. Tectonics* 11:766–791.
- Morales, N., e M. L. Assine. 2015. Chapada do Araripe: A Highland Oasis Incrusted into the Semi-arid Region of Northeastern Brazil; in Vieira B. C. et al. (eds.), *Landscapes and Landforms of Brazil, World Geomorphological Landscapes*, Springer Science + Business Media Dordrecht DOI 10.1007/978-94-017-8023-0\_21.
- Naish, D., e D. M. Martill. 2003. Pterosaurs: a successful invasion of prehistoric skies. *Biologist* 50:213–216.
- Padian, K. 1983. Osteology and functional morphology of *Dimorphodon macronyx* (Buckland) (Pterosauria: Não-Pterodactyloidea) based on new material in the Yale

- Peabody Museum, Postilla, Peabody Museum of Natural History, Yale University 189:1–44.
- Padian, K. e J. M. V. Rayner. 1993. The wings of pterosaurs. *American Journal of Science* 293:91–166.
- Palmer, C. 2010. Flight in slow motion: aerodynamics of the pterosaur wing. *Proceedings of the Royal Society B, London* 277:1881–1885.
- Pêgas, R. V., F. R. Costa, e A. W. A. Kellner. 2018. New information on the osteology and a taxonomic revision of the genus *Thalassodromeus* (Pterodactyloidea, Tapejaridae, Thalassodrominae). *Journal of Vertebrate Paleontology* 1–17, DOI: 10.1080/02724634.2018.1443273.
- Pêgas, R. V., M. E. C. Leal, e A. W. A. Kellner. 2016. A basal Tapejarine (Pterosauria; Pterodactyloidea; Tapejaridae) from the Crato Formation, Early Cretaceous of Brazil. *PLOS ONE* 11:e0162692. doi: 10.1371/journal.pone.0162692.
- Pinheiro, F. L. 2011. Sobre um novo espécime de *Tupandactylus imperator* (Archosauria, Pterosauria), provenientes da Formação Crato (Eocretáceo) da Bacia do Araripe, Ceará, nordeste do Brasil. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Rio Grande do Sul 135pp.
- Pinheiro, F. L., e T. Rodrigues. 2017. *Anhanguera* taxonomy revisited: is our understanding of Santana Group pterosaur diversity biased by poor biological and stratigraphic control? *PeerJ* 5:e3285.
- Plieninger, F. 1901. Beiträge zur Kenntnis der Flugsaurier. *Palaeontographica* 48:65–90.
- Pol, D., e I. H. Escapa. 2009. Unstable taxa in cladistic analysis: identification and the assessment of relevant characters. *Cladistics* 25:515–527.
- 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, Rio de Janeiro* 43:451–461.
- Rodrigues, T., e A. W. A. Kellner. 2008. Review of the pterodactyloid pterosaur *Coloborhynchus*. *Zitteliana B* 28:219–228.
- Rodrigues, T., A. W. A. Kellner. 2013. Taxonomic review of the *Ornithocheirus* complex (Pterosauria) from the Cretaceous of England. *Zookeys* 308:1–112.

- Saraiva, A. A. F., O. A. Barros, R. A. M. Bantim, e F. J. Lima. 2015. Guia para trabalhos de campo em paleontologia na Bacia do Araripe. Crato 112pp.
- Saraiva, A. A. F., M. H. Hessel, N. C. Guerra, e E. Fara. 2007. Concreções calcárias da Formação Santana, Bacia do Araripe: Uma proposta de classificação. *Estudos Geológicos* 17:40–57.
- Sayão, J. M., e A. W. A. Kellner. 2000. Description of a pterosaur rostrum from the Crato Member, Santana Formation (Aptian-Albian) Northeastern, Brazil. *Boletim do Museu Nacional, Nova Série Geologia* 54:1–8.
- Sayão, J. M., B. C. Vila Nova, e P. S. Romano. 2012. Considerações sobre os padrões de distribuição geográfica dos Pterodactyloidea (Archosauria, Pterosauria); In V. Gallo., H. M. A. Silva, P. M. Brito, e F. J. Figueiredo (eds.), *Paleontologia de Vertebrados: Relações entre América do Sul e África*. Interciência, Rio de Janeiro 1:281–300.
- Seeley, H. G. 1870. *The Ornithosauria: An Elementary Study of the Bones of Pterodactyles*. Deighton, U.K., Bell.
- Sereno, P. C. 1991. Basal archosaurs: Phylogenetic relationships and functional implications. *Journal of Vertebrate Paleontology Memoir* 2:1–53.
- Silva, H. P. e A. W. A. Kellner. 2006. A combinação de técnicas na preparação de vertebrados fósseis: o exemplo de *Thalassodromeus sethi* (Pterosauria, Tapejaridae); In V. Gallo., H. M. A. Silva, P. M. Brito, e F. J. Figueiredo (eds.), *Paleontologia de Vertebrados: Relações entre América do Sul e África*. Interciência, Rio de Janeiro 293–301.
- Steel, L., D. M. Martill, D. M. Unwin, e J. D. Winch. 2005. A new pterodactyloid pterosaur from the Wessex Formation (Lower Cretaceous) of the Isle of Wight, England. *Cretaceous Research* 26:686–698.
- Unwin, D. M. 2001. An overview of the pterosaur assemblage from the Cambridge Greensand (Cretaceous) of Eastern England. *Mitt. Museum fur Naturkunde zu Berlin, Geowissenschaften, Reihe* 4:189–222.
- Unwin, D. M. 2003. On the phylogeny and evolutionary history of pterosaurs; In E. Buffetaut., e J. M. Mazin (eds.), *Evolution and Paleobiology of Pterosaurs*. Geological Society Special Publications. London 217:139–190.
- Unwin, D. M. 2006. *The Pterosaurs: From Deep Time*. Pi Press, New York 273pp.

- Unwin, D. M., e D. C. Deeming. 2008. Pterosaur eggshell structure and its implications for pterosaur reproductive biology. *Zitteliana* B28:19–207.
- Unwin, D. M. e D. M. Martill. 2007. Pterosaurs of the Crato Formation; In D. M. Martill., G. Bechly, e R. F. Loveridge (eds.), *The Crato Fossil Beds of Brazil: Window into an Ancient World*. Cambridge University Press, Cambridge 475–524.
- Veldmeijer, A. J. 2003a. Preliminary description of a skull and wing of a Brazilian Cretaceous (Santana Formation: Aptian-Albian) pterosaur (Pterodactyloidea) in the collection of the AMNH, *PaleoArch*, series vertebrate palaeontology 0:1–13.
- Veldmeijer, A. J. 2003b. Description of *Coloborhynchus spielbergi* sp. nov. (Pterodactyloidea) from the Albian (Lower Cretaceous) of Brazil. *Scripta Geologica* 125:35–139.
- Veldmeijer, A. J., M. Signore, e H. J. M. Meijer. 2005. *Brasileodactylus* (Pterosauria, Pterodactyloidea, Anhangueridae): an update. *Cranium* 22:45–56.
- Veldmeijer, A. J., H. J. M. Meijer, e M. Signore. 2006. *Coloborhynchus* from the Lower Cretaceous Santana Formation, Brazil (Pterosauria, Pterodactyloidea, Anhangueridae). an update. *Vertebrate Palaeontology* 3:15–19.
- Veldmeijer, A. J., H. J. M. Meijer, e M. Signore. 2009. Description of pterosaurian (Pterodactyloidea: Anhangueridae, *Brasileodactylus*) remains from the Lower Cretaceous of Brazil. *Deinsea* 13:9–40.
- Vila Nova, B. C. 2010. Preparação, descrição e posicionamento filogenético de *Cearadactylus atrox* (Leonardi e Borgomanero, 1985). Universidade Federal de Pernambuco. Dissertação de mestrado. Universidade Federal do Pernambuco, Recife 107pp.
- Vila Nova, B. C., A. A. F. Saraiva, J. K. R. Moreira, e J. M. Sayão. 2011. Controlled excavations in the Romualdo Formation Lagerstätte (Araripe Basin, Brazil) and pterosaur diversity: remarks based on new findings. *Palaios* 26:173–179.
- Vila Nova, B., e J. M. Sayão. 2012. On wing disparity and morphological variation of the Santana Group pterosaurs. *Historical Biology* 24:567–574.
- Wang, X., A. W. A. Kellner, S. Jiang, Q. Wang, Y. Ma, Y. Paidoula, X. Cheng, T. Rodrigues, X. Meng, J. Zhang, N. Li, e Z. Zhou. 2014. Sexually dimorphic tridimensionally preserved pterosaurs and their eggs from China. *Current Biology* 24:1323–1330.

- Wang, X., A. W. A. Kellner, S. Jiang, e X. Cheng. 2012. New toothed flying reptile from Asia: close similarities between early Cretaceous pterosaur faunas from China and Brazil. *Naturwissenschaften* 99:249–257.
- Wang, X., A. W. A. Kellner, S. Jiang, X. Cheng, Q. Wang, Y. Ma, Y. Paidoula, T. Rodrigues, H. Chen, J. M. Sayão, N. Li, J. Zhang, R. A. M. Bantim, X. Meng, X. Zhang, R. Qiu e Z. Zhou. 2017. Egg accumulation with 3D embryos provides insight into the life history of a pterosaur. *Science* 358:1197–1201.
- Wang, X., A. W. A. Kellner, S. Jiang, e X. Meng. 2009. An unusual long tailed pterosaur with elongated neck from western Liaoning of China. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 81:793–812.
- Wang, X., A. W. A. Kellner, Z. Zhou, e D. A. Campos. 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, Z., e Z. H. Zhou. 2003. Two new pterodactyloid pterosaurs from the Early Cretaceous Jiufotang Formation of western Liaoning, China, *Vertebrata Palasiatica* 41:34–41.
- Wellnhoffer, P. 1977. *Araripedactylus dehmi* nov. gen., nv. sp., ei neuer glugsaurier aus der Unterkreide von Brasilien. *Mitt. Bayer. Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie* 17:157–167.
- Wellnhofer, P. 1987. New cristated pterosaur from the Lower Cretaceous of Brazil. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie* 27:175–186.
- Wellnhofer, P. 1991a. *The illustred encyclopedia of pterosaurs*. Salamander Books Ltd, London 192pp.
- Wellnhofer, P. 1991b. Weitere Pterosaurierfunde aus der Santana-Formation (Atp) der Chapada do Araripe, Brasilien. *Palaeontographica* 215:43–101.
- Wellnhofer, P. 2008. A short history of pterosaur research. *Zitteliana* B28:7–19pp.
- Wellnhofer, P., e A. W. A. Kellner. 1991. The skull of *Tapejara wellnhoferi* (Reptilia: Pterosauria) from the Lower Cretaceous Santana Formation of the Araripe Basin, Northeastern Brazil. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie* 31:89–106.
- Wellnhofer P, Buffetaut E. 1999. Pterosaur remains from the Cretaceous of Morocco. *Paläontologische Zeitschrift* 73:133\_142 DOI 10.1007/BF02987987.

- Wilkinson, M. T. 2008. Threedimensional geometry of a pterosaur wing skeleton, and its implications for aerial and terrestrial locomotion. *Zoological Journal of the Linnean Society* 154:27–69.
- Witmer, L. M., S. Chatterjee, J. Franzosa, e T. Rowe. 2003. Neuroanatomy of flying reptiles and implications for flight, posture and behaviour. *Nature* 425:950–953.
- Witton, M .P. 2013. *Pterosaurs: Natural History, Evolution, Anatomy*. Princeton University Press, Princeton 291pp.
- Woodward, A. S. 1907. On some Fossil Fishes discovered by Prof. Ennes de Souza in the Cretaceous Formation at Ilhéos (State of Bahia), Brazil. *Quarterly Journal of the Geological Society, London* 64:358–362.
- Zittel, K. A. 1882. Über Flugsaurier aus dem lithographischen Schiefer Bayerns. *Paläontographica* 29:47–8.

## MATERIAL SUPLEMENTAR

As análises filogenéticas foram realizadas no programa TNT 1.5 (Goloboff *et al.*, 2003, 2008) para Microsoft Windows, usando busca usca heurística com opção TBR de recombinação de ramos com 10.000 replicatas, todos os caracteres foram tratados de peso equivalente e de forma não ordenada, sem escolha de padrão de otimização para topologias de mesmo número de passos (ACCTRAN/DELTRAN).

Observação: para acessar os dados filogenéticos do capítulo II, é necessário retirar MPSC R990 da lista. Para acessar os dados filogenéticos do capítulo III, considera MPSC R1057 e *Brasileodactylus* como um único terminal, unindo seus caracteres.

### Táxons

*Ornithosuchus longidens* 0000000-00 000000---0 0000----00 0000--0-00 0000000000  
0???0??0-0 200-0?000- -000000000 0000000000 0000000000 0000000000 0000000000 0

*Herrerasaurus ischigualastensis* 0000000-00 000000---0 0000----00 0000--0-00  
0000000000 0???0??0-0 200-0?000- -000000000 0000000000 0000000000 0000000000  
0000000002 0

*Anurognathus ammoni* 010001???? ????0---00 0?0---0?? 0?0--0-?? ????0????  
??00??0-01 0?-00000-- 0000110?0? ?0??100?? 0??????011 ??10000?10 11????001 ?

*Darwinopterus modularis* 0010101000 0000112000 0011010?00 1000--0-01 1?0?0?0??  
0??000??1 00????000- -0000120?0 0010000?0 ????1??1? ????1?? ?21?????? ?

*Rhamphorhynchus muensteri* 0010100-0 0000010--- 00000---0 0000--0-0  
1100000011 0101000?0- 1000-??010 -00001000 0000000010 00001000111 10020011?1  
0122222101 2

*Pterodactylus antiquus* 0010101000 000010---0 0011001000 1000--0-12 1?0?000??  
100-[01]0?011 001-??000- -000012000 0011101000 0001000121 10050021?1 0212222202 0

*Tropeognathus mesembrinus* 0010101000 3000110200 101?????00 1101001001  
2101020121 10000??0?? 012-?10010 10000100?? ?????????? ?????????? ??????????  
?????????? ?

*Maaradactylus kellneri* 0010101011 300??12200 102?????00 110100100? ??0??101??  
?????????? ?????????? ?0000100?? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?

*Anhanguera santanae* 0010101010 3000110200 1011100100 1101001001  
2101010121 1??0?????? 01?-??00?? 1001010010 1101011??2 1102100?? ?01411?22?  
1????????? ?

*Anhanguera blittersdorffi* 0010101010 3000110200 101?????00 1101001001 2101010121  
10??0?10?? 01?-??0010 10010100?? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?

*Anhanguera piscator* 0010101010 3000110200 1011100100 1101001001 21010?0121  
1?000??0?? ?1?-010010 1001010010 1101011012 1112100221 101411222? 1??????212 0

*Dsungaripterus weii* 2010101000 1101111100 0110----00 1001211101 2111110121  
1110111000 001-11000- -110110011 11010010?0 00??0?221 0?5?0311? 121222?212 0

*"Phobetor" parvus* 0010101000 1101111100 0110----00 1001211101 2?1?1?0??  
11101?10?? 001-??000- -1101100?? ?????0????? ?????????? ??????????1? ?????????? ?

*Quetzalcoatlus sp.* 0010101000 3010?14?00 0010----00 100??????1 21??0001?? 100-  
111001 202210000- -300000011 102122?0?0 0002010?20 ?10520311? ?21322?2?2 0

*Azhdarcho lancicollis* ?????????? 3????????? ?????????? ?0????????? ?????????? ??0-  
??011 002201???? ?300000?11 102122????? ?????????? ?105?0????? ?????????? ?

*Zhejiangopterus linhaiensis* 00101010003010?0---00010---001000--0-  
012?1??0??????-2??0?00????000--  
300000011??2122?0?000??10?200??5??31?2?213??2???

*Chaoyangopterus zhangii* 1010101??? ?0????????? 00????????? ??????????  
??????0?? 1??-2??001 00?2??000- -3000000?0 101100????? 00??00?20 0?????31?2  
?21222321? 0

*Shenzhoupterus chaoyangensis* 1010101101 301020---0 001?????0? 2001241101  
2?1???0??? 1??-1??0?? 00?2??000- -3000000?0 1011?????0 ?0?0?0?20 0?????31??  
?21222321? ?

*Tupuxuara leonardii* 0010101100 3010213400 001?????01 1001231101 2111130121  
100-111011 002[12]010011 2300000011 110100???0 0002001221 010520311? 1213?????? ?

*Thalassodromeus sethi* 0010101100 3010213400 001112-001 1001231101 2111130121  
111-111111 002221000- -3000000?? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?

*Tupandactylus imperator* 0011101100 3010213301 001??????1 1001221101 2?1???????  
??-?????? ?0?[12]01??11 33000000?? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?

*Tapejara wellnhoferi* 0011101100 3010213300 0011111011 1001221101  
2011101121 100-31?111 201[12]011011 33000000?0 110100?0?0 0002001?21 0115203112  
?21?????212 0

*Caiuajara dobruskii* 00111011?? 3010213301 00??????1 0????????? 20??01??  
100-210111 201[12]011011 33000000?0 110?00?0?0 0002?01?21 ?115203112 ?????????? ?

*Sinopterus dongi* 0011101100 3010?13300 0011100011 1011211101 2?1???1??? ??-  
11?1?? 00????1011 33000000?0 101100???0 000200??21 11?52?31?2 ?21222321? ?

*Eopteranodon lii* 001110110? ?????13300 00??????1 1????????? ?1??0??? 1??-  
?110?? 00?????011 33000000?? 1???0??? ?0?????21 1??5??31?2 ?21222?2?? ?

*"Huaxipterus" corollatus* 0011101??? ?????1?310 001?????? ? ?????????? ?????????? ??-  
1??1?? ?0????1011 33000100?0 1011?????0 00??0?0?21 1??5??3?? ?21322321? ?

*"Huaxipterus" benxiensis* 0011101100 ?0??13310 001??????1 10?1211101 2?1???1??  
1??-1??1?? ?0????1011 33000100?0 1011????? ? ?????????? ???????3?? ?21222?212 0

*Nyctosaurus gracilis* 0010101000 0000?0---0 0010---00 1000--0-0? 110?000121  
100020?011 ?0220?000- -300010011 1001001000 0001000131 11030?3122 222222?20? ?

*Nemicolopterus crypticus* 0010101000 0000?0---0 0011110001 1000--0-0? 2?????0??  
1??-1????? ?0????000-- 3000100?0 001??10000 0??0???11 ?15??2???? 21?22?212 0

*Pteranodon longiceps* 1020101010 300010---0 001112-000 1101221101 2101000121  
100-20?011 ?02201000- -300010011 1101011011 1012000121 1104113122 2222223202 0

*Istiodactylus latidens* 0010101100 2???10---0 0?11110?01 21?0--0-01 2?01?00??1  
0??00??0?? ?0???0000- -2000101?1 110?01???1 11020002?1 ?01411?22? ?????????? ?

*Nurhachius ignaciobrito* 0010101100 ?000?0---0 001?????01 110??????1 2?????0???  
?0000010?? 002-??000- -200010101 ??0101???1 ?10200?221 10?41?222? 1212???21? ?

*Ludodactylus sibbicki* 0010101000 000010---0 ?011100100 01011?1101 110?0?0???  
1?0?0?0?? ?1?-1?000- -0010100?? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?

*Guidraco venator* 0020101010 300010---0 ?01?????00 0101141101 110?0?0???  
1???00???? ?0?-??000- -0000100?? 1101?????? ?????????? ?????????? ?????????? ?

*Brasileodactylus* 00?0?????? ?????0---- 0????????? ?????????? ?????1???? 1011000111  
002222000- -0000101?? ?????01???2 1102?10??? ?014?????? ?????????? ?

MPSC R1057 ?0???????? ??????---- ?????????? ?????????? ?????????? 1011000111  
002222000- -0??0101?? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?

MPSC R990 00201????? ?????0---0 ?0????????? ?????????? ?????10??? ???0??????  
10??10???? ?00?0100?? ?????????? ?????????? ??????????2?? ?????????? ?

## Lista de caracteres

1. Dorsal margin of the skull:
  - 0 straight or curved downward
  - 1 concave
  - 2 only rostrum curved upward
2. Upper and lower jaw:
  - 0 laterally compressed
  - 1 comparatively broad
3. Rostral part of the skull anterior to the external nares:
  - 0 reduced
  - 1 elongated (less than half of skull length)
  - 2 extremely elongated (more than half of skull length)
4. Rostral end of premaxillae/maxillae downturned:
  - 0 absent
  - 1 present
5. Position of the external naris:
  - 0 above the premaxillary tooth row
  - 1 displaced posterior to the premaxillary tooth row
6. Process separating the external nares:
  - 0 broad
  - 1 narrow
7. External naris and antorbital fenestra:
  - 0 separated
  - 1 confluent forming a nasoantorbital fenestra
8. Naris and antorbital fenestra:
  - 0 shorter than 40% of the skull length
  - 1 longer than 40% of the skull length
9. Posterior margin of antorbital (or nasoantorbital) fenestra:
  - 0 straight
  - 1 concave
10. Nasoantorbital (or antorbital) fenestra extending dorsal to the orbit:
  - 0 absent
  - 1 present
11. Shape of the orbit:
  - 0 subcircular
  - 1 circular
  - 2 circular, with open ventral margin
  - 3 piriform (elongated)

12. Orbit comparatively small and positioned very high in the skull:  
 0 absent  
 1 present
13. Position of the orbit relative to the nasoantorbital fenestra (naris + antorbital fenestra):  
 0 same level or higher  
 1 orbit lower than the dorsal rim of the nasoantorbital fenestra
14. Suborbital opening:  
 0 absent  
 1 present
15. Lower temporal fenestra:  
 0 piriform, with ventral portion wider than dorsal  
 1 piriform, with dorsal portion wider than ventral  
 2 reduced (slit-like)
16. Premaxillary sagittal crest:  
 0 absent  
 1 present
17. Premaxillary sagittal crest, position:  
 0 confined to the anterior portion of the skull  
 1 starting anterior to the anterior margin of the nasoantorbital fenestra, extending beyond occipital region  
 2 starting at about the anterior margin of the nasoantorbital fenestra, reaching the skull roof above the orbit but not extending over the occipital region  
 3 starting close or at the anterior portion of the skull and extended over the occipital region  
 4 starting at the posterior half of the nasoantorbital fenestra  
 5 starting at the middle portion of the nasoantorbital fenestra, extending above the occipital region
18. Premaxillary sagittal crest shape:  
 0 striated, low with a nearly straight dorsal margin  
 1 striated, high, spike-like  
 2 round dorsal margin, blade-shaped  
 3 smooth, expanded anteriorly and forming a low rod-like extension posteriorly  
 4 smooth, starting low anteriorly and very expanded posteriorly
19. Expansion on the anterior part of the premaxillary sagittal crest:  
 0 absent  
 1 present
20. Elongated dorsal premaxillary spike-like extension:  
 0 absent  
 1 present

21. Expansion of the premaxillary tip:  
0 absent  
1 present, with premaxillary end high  
2 present, with premaxillary end dorsoventrally flattened
22. Posterior ventral expansion of the maxilla:  
0 absent  
1 present
23. Maxilla-nasal contact:  
0 broad  
1 absent
24. Free nasal process:  
0 absent  
1 present
25. Free nasal process position:  
0 placed laterally  
1 placed medially
26. Free nasal process size:  
0 long, almost reaching the ventral margin of the skull short  
1 knob-like (extremely reduced)
27. Free nasal process orientation:  
0 directed anteroventrally  
1 directed ventrally
28. Foramen on nasal process:  
0 absent  
1 present
29. Lacrimal extensively fenestrated:  
0 absent  
1 present
30. Lacrimal process of the jugal thickness:  
0 broad  
1 thin
31. Lacrimal process of the jugal inclination:  
0 inclined anteriorly  
1 subvertical  
2 inclined posteriorly
32. Pronounced ridge on the lateral side of the jugal:  
0 absent  
1 present

33. Anterior portion of the frontal rugose:  
0 absent  
1 present
34. Bony frontal crest:  
0 absent  
1 present
35. Bony frontal crest, position:  
0 confined to the posterior end of the skull  
1 starting above the orbit  
2 starting on the posterior half of the nasoantorbital fenestra
36. Bony frontal crest, shape:  
0 reduced and blunt  
1 short and spike-like, dorsally deflected  
2 narrow, directed posteriorly  
3 very high and broad, at least doubling the height of the skull above the orbit, directed posteriorly  
4 high, broad base and fan-shaped casque-like
37. Bony parietal crest:  
0 absent  
1 present
38. Bony parietal crest shape:  
0 blunt  
1 constituting the base of the posterior portion of the cranial crest
39. Posterior region of the skull rounded with the squamosal displaced ventrally:  
0 absent  
1 present
40. Position of the quadrate relative to the ventral margin of the skull:  
0 vertical or subvertical  
1 inclined about 120° backwards  
2 inclined about 150° backwards
41. Position of the articulation between skull and mandible:  
0 under the posterior half of the orbit or further backwards  
1 under the middle part of the orbit  
2 under the anterior half of the orbit or further anterior
42. Helical jaw joint:  
0 absent  
1 present
43. Supraoccipital:  
0 does not extend backwards  
1 extends backwards

44. Foramen pneumaticum piercing the supraoccipital:  
 0 absent  
 1 present
45. Expanded distal ends of the paroccipital processes:  
 0 absent  
 1 present
46. Palatal ridge:  
 0 absent  
 1 discrete, tapering anteriorly  
 2 strong, tapering anteriorly  
 3 strong, confined to the posterior portion of the palate
47. Slight expansion of the palate close to the anterior opening of the nasoantorbital (or naris + antorbital) fenestra:  
 0 absent  
 1 present
48. Maxilla excluded from the internal naris:  
 0 absent  
 1 present
49. Opening between pterygoids and basisphenoid (interpterygoid opening):  
 0 absent or very reduced  
 1 present and larger than subtemporal fenestra  
 2 present but smaller than subtemporal fenestra
50. Basisphenoid:  
 0 short  
 1 elongated
51. Mandibular symphysis:  
 0 absent or very short  
 1 present, at least 30% of mandible length
52. Dorsal margin of mandibular symphysis:  
 0 forms a sulcus between alveolar margins  
 1 is expanded into two pairs of midline ridges with median and lateral sulci
53. Dorsal margin of anterior mandibular symphysis bears a dorsal midline keel:  
 0 absent  
 1 present
54. Orientation between teeth on each lateral side of the mandible:  
 0 paralel  
 1 oblique

55. Ventral mandibular symphyseal "chin" or process, distinct from a ventral sagittal keel and continuous with ventral mandibular symphyseal fossa:
- 0 absent
  - 1 present as a low, rounded "chin"
  - 2 present as a large, triangular "keel"
  - 3 present as a large, rounded "crest"
56. Ventral mandibular symphyseal fossa:
- 0 margins indistinct, fossa elongated rostrocaudally and broadly triangular
  - 1 margins distinct, fossa short rostrocaudally and conforms to caudal margin of ventral mandibular symphysis
57. Dorsal mandibular symphyseal shelf:
- 0 extends only as far caudally as the ventral shelf
  - 1 extends further caudally than the ventral shelf
58. Dorsal margin of jaws form paired dorsally-peaked "keels" on each mandibular tomus:
- 0 absent
  - 1 present
59. Shape of the dorsal mandibular symphyseal shelf:
- 0 rounded, forming a broad U-shape
  - 1 V-shaped, with the sides sloping at a distinct angle rather than curving broadly toward the midline
60. Shape of the ventral mandibular symphyseal shelf:
- 0 rounded, forming a broad U-shape
  - 1 V-shaped, with the sides sloping at a distinct angle rather than curving broadly toward the midline
61. Rostrum, sides:
- 0 approach symphysis in narrow V
  - 1 approach symphysis in broad V or U
  - 2 sides broadly parallel
62. Rostrum tip, expands as a "spoon":
- 0 absent
  - 1 present
63. Symphysis, presence of an additional dorsal shelf:
- 0 absent
  - 1 present, shelf is as short as ventral shelf or shorter
  - 2 present, shelf is longer than ventral shelf
64. Jaw margins, shape of margins:
- 0 rounded
  - 1 distinct edge or corner, but no tomium
  - 2 tomium

65. Height of the mandibular keel at the anterior margin of the mandible in lateral view:  
0 below of the dentary line  
1 same level of the dental line  
2 above of the dental line
66. Jaw shape in front view:  
0 flattened horizontally  
1 flattened vertically  
2 triangular, rounded at top
67. Step-like dorsal margin of the dentary in lateral view:  
0 absent  
1 present
68. Anterior tip of the dentary downturned:  
0 absent  
1 present
69. Dentary bony sagittal crest:  
0 absent  
1 present
70. Dentary bony sagittal crest, position:  
0 confined to the anterior portion of the lower jaw  
1 extending close to the middle portion of the jaw
71. Dentary bony sagittal crest shape:  
0 small projection  
1 blade-like  
2 elongated ridge-like  
3 deep, broad in lateral view shallow
72. Position and presence of teeth:  
0 teeth present, evenly distributed along the jaws  
1 teeth absent from the anterior portion of the jaws  
2 teeth confined to the anterior part of the jaws  
3 jaws toothless
73. Largest maxillary teeth positioned posteriorly:  
0 absent  
1 present
74. Variation in the size of the anterior teeth with the 5th and 6th smaller than the 4<sup>th</sup> and 7<sup>th</sup>:  
0 absent  
1 present
75. Teeth with a broad and oval base:  
0 absent  
1 present

76. Teeth finely serrated:  
0 absent  
1 present
77. Peg-like teeth:  
0 absent  
1 present, 15 less on each side of the jaws  
2 present, more than 15 on each side of the jaws
78. Laterally compressed and triangular teeth:  
0 absent  
1 present
79. Atlas and axis:  
0 unfused  
1 fused
80. Notarium:  
0 absent  
1 present
81. Postexpophyses on cervical vertebrae:  
0 absent  
1 present
82. Lateral pneumatic foramen on the centrum of the cervical vertebrae:  
0 absent  
1 present
83. Midcervical vertebrae:  
0 short, sub-equal in length  
1 elongated  
2 extremely elongated
84. Cervical ribs on midcervical vertebrae:  
0 present  
1 absent
85. Neural spines of the mid-cervical vertebrae, height:  
0 tall  
1 low  
2 extremely reduced or absent
86. Neural spines of the mid-cervical vertebrae, shape:  
0 blade-like  
1 spike-like  
2 ridge

87. Number of caudal vertebrae:  
0 more than 15  
1 15 or less
88. Caudal vertebrae with elongated zygapophyses forming rod-like bony processes:  
0 absent  
1 present
89. Proximal caudal vertebrae with duplex centra:  
0 absent  
1 present
90. Length of the scapula:  
0 subequal or longer than coracoid  
1 scapula shorter than coracoid ( $1 > sca/cor > 0.80$ )  
2 substantially shorter than coracoid ( $sca/cor < 0.80$ )
91. Proximal surface of scapula:  
0 elongated  
1 sub-oval
92. Shape of scapula:  
0 elongated  
1 stout, with constructed shaft
93. Coracoidal contact surface with sternum:  
0 flattened  
1 oval
94. Coracoidal contact surface with sternum:  
0 no developed articulation surface  
1 articulation straight or slightly concave  
2 articulation strongly concave
95. Posterior expansion on articulation surface of the coracoid with the sternum:  
0 absent  
1 present
96. Deep coracoidal flange:  
0 absent  
1 present
97. Broad tubercle on ventroposterior margin of coracoid:  
0 absent  
1 present
98. Cristospine:  
0 absent  
1 shallow and elongated  
2 deep and short

99. Proportional length of the humerus relative to the metacarpal IV (hu/mcIV):
- 0 hu/mcIV > 2.50
  - 1  $1.50 < \text{hu/mcIV} < 2.50$
  - 2  $0.40 < \text{hu/mcIV} < 1.50$
  - 3 hu/mcIV < 0.40
100. Proportional length of the humerus relative to the femur (hu/fe):
- 0 hu/fe < 0.80
  - 1  $1.4 > \text{hu/fe} > 0.80$
  - 2 hu/fe > 1.40
101. Proportional length of the humerus plus ulna relative to the femur plus tibia (hu+ul/fe+ti):
- 0 humerus plus ulna about 0.80% or less of femur plus tibia length
  - 1 (hu+ul/fe+ti < 0.80)
  - 2 humerus plus ulna larger than 0.80% of femur plus tibia length
  - 3 (hu+ul/fe+ti > 0.80)
102. Pneumatic foramen on the ventral side of the proximal part of the humerus:
- 0 absent
  - 1 present
103. Pneumatic foramen present on dorsal side of the proximal part of the humerus:
- 0 absent
  - 1 present
104. Deltopectoral crest of the humerus:
- 0 reduced, positioned close to the humerus shaft
  - 1 enlarged, proximally placed, with almost straight proximal margin
  - 2 enlarged, hatchet shaped, proximally placed
  - 3 enlarged, hatched shaped, positioned further down the humerus shaft
  - 4 enlarged, warped
  - 5 long, proximally placed, curving ventrally
105. Medial (= ulnar) crest of the humerus:
- 0 absent or reduced
  - 1 present, directed posteriorly
  - 2 present, massive, with a developed proximal ridge
106. Distal end of the humerus:
- 0 oval or D-shaped
  - 1 subtriangular
107. Proportional length of the ulna relative to the metacarpal IV (ul/mcIV):
- 0 ulna 3.6 times longer than metacarpal IV (ul/mcIV > 3.6)
  - 1 length of ulna between 3.6 and two times the length of metacarpal IV ( $3.6 > \text{ul/mcIV} > 2$ )
  - 2 ulna between two times and the same length of metacarpal IV ( $2 > \text{ul/mcIV} > 1$ )
  - 3 ulna about the same length or smaller than metacarpal IV (ul/mcIV < 1)

108. Diameter of radius and ulna:  
 0 subequal  
 1 diameter of the radius about half that of the ulna  
 2 diameter of the radius less than half that of the ulna
109. Distal syncarpals, shape:  
 0 irregular  
 1 from a rectangular unit  
 2 form a triangular unit
110. Pteroid:  
 0 absent  
 1 shorter than half the length of the ulna  
 2 longer than half the length of the ulna
111. Metacarpals I – III:  
 0 articulating with carpus  
 1 metacarpal I articulates with carpus, metacarpals II and III reduced  
 2 not articulating with carpus
112. Proportional length of the first phalanx of manual digit IV relative to the metacarpal IV (ph1d4/mcIV):  
 0 both small and reduced  
 1 both enlarged with ph1d4 over four times the length of mcIV (ph1d4/mcIV>4.0)  
 2 both enlarged with ph1d4 about or less than two times the length of mcIV (ph1d4/mcIV<2.0) about 2 or smaller
113. Proportional length of the first phalanx of manual digit IV relative to the tibiotarsus (ph1d4/ti):  
 0 ph1d4 reduced  
 1 ph1d4 elongated and less than twice the length of ti (ph1d4/ti smaller than 2.00)  
 2 ph1d4 elongated about or longer than twice the length of ti (ph1d4/ti subequal/larger than 2.00)
114. Proportional length of the second phalanx of manual digit IV relative to the first phalanx of manual digit IV (ph2d4/ph1d4):  
 0 both short or absent  
 1 elongated with second phalanx about the same size or longer than first (ph2d4/ph1d4 larger than 1.00)  
 2 elongated with second phalanx up to 30% shorter than first (ph2d4/ph1d4 between 0.71.00)  
 3 elongated with second phalanx more than 30% shorter than first (ph2d4/ph1d4 smaller than 0.70)
115. Proportional length of the third phalanx of manual digit IV relative to the first phalanx of manual digit IV (ph3d4/ph1d4):  
 0 both short or absent  
 1 ph3d4 about the same length or larger than ph1d4  
 2 ph3d4 shorter than ph1d4

116. Proportional length of the third phalanx of manual digit IV relative to the second phalanx of manual digit IV ( $ph3d4/ph2d4$ ):
- 0 both short or absent
  - 1  $ph3d4$  about the same size or longer than  $ph2d4$
  - 2  $ph3d4$  shorter than  $ph2d4$
117. Proportional length of the fourth phalanx of manual digit IV relative to the first phalanx of manual digit IV ( $ph4d4/ph1d4$ ):
- 0 both short or absent
  - 1 both elongated, with the fourth phalanx the longer than the first ( $ph4d4/ph1d4 > 1.00$ )
  - 2 both elongated with the fourth phalanx the same length or shorter, but longer than 35% the length of the first ( $1.00 > ph4d4/ph1d4 > 0.35$ )
  - 3 both elongated with the fourth phalanx less than 35% the length of the first ( $ph4d4/ph1d4 < 0.35$ )
118. Proportional length of the femur relative to the metacarpal IV ( $fe/mcIV$ ):
- 0 femur about twice or longer than metacarpal IV
  - 1 ( $fe/mcIV > 2.00$ )
  - 2 femur longer but less than twice the length of
  - 3 metacarpal IV ( $1.00 < fe/mcIV < 2.00$ )
  - 4 femur about the same length or shorter than
  - 5 metacarpal IV ( $fe/mcIV < 1.00$ )
119. Length of metatarsal III:
- 0 more than 30% of tibia length
  - 1 less than 30% of tibia length
120. Fifth pedal digit:
- 0 with four phalanges
  - 1 with 2 phalanges
  - 2 with 1 or no phalanx (extremely reduced)
121. Last phalanx of pedal digit V:
- 0 reduced or absent
  - 1 elongated, straight
  - 2 elongated, curved
  - 3 elongated, very curved (boomerang shape)



Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul  
Pró-Reitoria de Graduação  
Av. Ipiranga, 6681 - Prédio 1 - 3º. andar  
Porto Alegre - RS - Brasil  
Fone: (51) 3320-3500 - Fax: (51) 3339-1564  
E-mail: [prograd@pucrs.br](mailto:prograd@pucrs.br)  
Site: [www.pucrs.br](http://www.pucrs.br)