

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE TECNOLOGIA E GEOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS

Renan A. M. Bantim

**PREPARAÇÃO, DESCRIÇÃO DE UM NOVO CRÂNIO
DE PTEROSSAURO (REPTILIA, ARCHOSAURIA) E
CONSIDERAÇÕES SOBRE AMORFOLOGIA
CRANIANA DOS ANHANGUERIDAE**

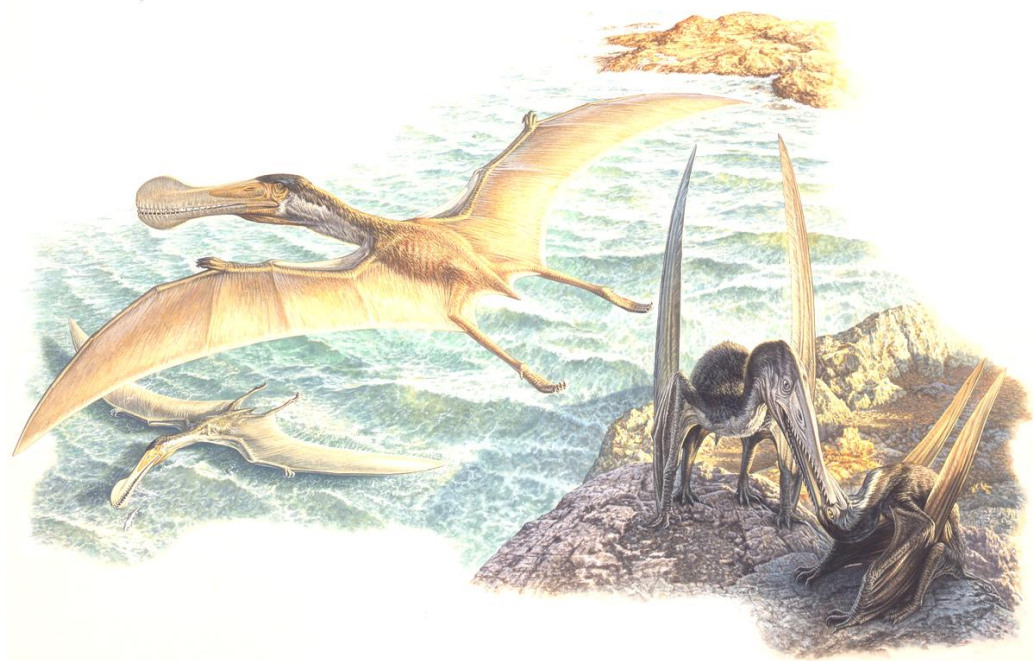
Dissertação de Mestrado
2013



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO - UFPE
CENTRO DE TECNOLOGIA E GEOCIÊNCIAS - CTG
DEPARTAMENTO DE GEOLOGIA - DEGEO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS - PPGEOC

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

Preparação, descrição de um novo crânio de pterossauro (Reptilia, Archosauria) e considerações sobre a morfologia craniana dos Anhangueridae



Renan Alfredo Machado Bantim

Orientadora: Profa. Dra. Juliana Manso Sayão

Recife/2013

**Preparação, descrição de um novo crânio de pterossauro (Reptilia,
Archosauria) e considerações sobre a morfologia craniana dos
Anhangueridae**

Renan Alfredo Machado Bantim

Dissertação apresentada ao programa de Pós-Graduação em Geociências da
Universidade Federal de Pernambuco, como parte dos requisitos necessários
para a obtenção do título de Mestre em Geociências.

Recife/2013



PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS - UFPE



Catálogo na fonte

Bibliotecária Margareth Malta, CRB-4 / 1198

- B219p Bantim, Renan Alfredo Machado.
Preparação, descrição de um novo crânio de pterossauro (Reptilia, Archosauria) e considerações sobre a morfologia craniana dos Anhangueridae / Renan Alfredo Machado Bantim. - Recife: O Autor, 2012.
viii, 111 folhas, il., gráfs., tabs.
Orientadora: Profa. Dra. Juliana Manso Sayão.
Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. CTG. Programa de Pós-Graduação em Geociências, 2013.
Inclui Referências e Anexos.
1. Geociências. 2. Pterosauria. 3. Formação Romualdo. 4. Morfometria geométrica. 5. Cladística. 6. Anhangueridae. I. Sayão, Juliana Manso. (Orientadora). II. Título.
UFPE
551 CDD (22. ed.) BCTG/2013-114

**PREPARAÇÃO, DESCRIÇÃO DE UM NOVO CRÂNIO DE PTEROSSAURO
(REPTILIA, ARCHOSAURIA) E CONSIDERAÇÕES SOBRE A MORFOLOGIA
CRANIANA DOS ANHANGUERIDAE**

RENAN ALFREDO MACHADO BANTIM

Banca examinadora:

Juliana Manso Sayão (Presidente)

Edison Vicente de Oliveira (Membro)

Gustavo Ribeiro de Oliveira (Membro)

Virginio Henrique Neumann (Suplente)

Antônio Álamo Feitosa Saraiva (Suplente)

Recife, 20 de fevereiro de 2013.

Dedicatória

A meus avós paternos Djacy Oliveira Bantim e Pedro Bantim Neto, e a meu avô materno Alfredo Machado, que já não se encontram entre nós.

*'O que agora está provado foi uma vez apenas
imaginado."*

Willian Blake

Agradecimentos

Para desenvolver, e finalizar esta dissertação tive o apoio de muitas pessoas que me incentivaram, e tornaram possível continuar em frente e chegar a este ponto final.

- Aos meus pais Maria Stela Machado Bantim e Janedson Oliveira Bantim, pela educação primordial, que nunca me faltou, assim como outros bens necessários, mesmo nos momentos de mais dificuldade, nada me deixaram faltar.

- A Profa. Dra. Juliana Manso Sayão, por me ajudar constantemente, desde meados da minha graduação, e tornar possível o desenvolvimento desta dissertação. Nos momentos mais difíceis durante a minha vida acadêmica, ela veio me ajudar, sempre com conselhos, comentários, puxões e mais puxões de orelha, que foram e sempre serão ouvidos por mim. No começo éramos aluno e orientadora, hoje posso te considerar como uma amiga. A você Juliana, serei eternamente grato.

- Ao Prof. Dr. Antônio Álamo Feitosa Saraiva, meu eterno mestre, que me iniciou na paleontologia, e fez questão de sempre me passar seus conhecimentos científicos, de campo, e da vida, seja em laboratório, sala de aula, ou na mesa de um bar, seus conselhos e palavras me fizeram o que sou hoje. Mais do que orientador, um verdadeiro pai, para ele, agradecimentos nunca serão suficientes.

- A Flaviana Jorge de Lima, que me acompanha na vida acadêmica e amorosa, desde o início de meus estudos paleontológicos, sem o seu apoio e frequente incentivo este trabalho não estaria tão completo.

- A Matheus Barbosa pela hospitalidade, durante as minhas vindas a Recife, e durante o primeiro ano da pós-graduação, além dos conselhos em momentos difíceis. E pela ajuda com as fotografias do exemplar fóssil.

- Ao Prof. Dr. Plácido Cidade Nuvens, por disponibilizar o espécime LPU-017, para estudo, tornando possível o desenvolvimento deste mestrado.

- Ao Prof. Dr. Alexander Kellner, pelos conhecimentos repassados sobre pterossauros, pela oportunidade de acompanhá-lo em trabalho de campo, e pelo apoio durante a visita a coleção do Museu Nacional.

- A Helder Silva e Jéssica Silva pela ajuda, companheirismo e incentivo durante minha passagem “forçada” pelo Rio de Janeiro e durante a visita a coleção do Museu Nacional. Muito obrigado por me acolherem em seu lar, e tornarem a vida mais fácil durante este tempo.

- A Gustavo Oliveira, por me auxiliar com o passo a passo da análise cladística, e sempre se dispor a me ajudar, até nos momentos cruciais “finais” desta dissertação.

- A Taíssa Rodrigues por me ceder diversos, e diversos papers, sempre que precisei, além de algumas imagens utilizadas nesta dissertação, muito obrigado chuchu.

- A Bruno Vila Nova, pelos comentários, e dicas sobre pterossauros, além da tradução e da matriz filogenética utilizada aqui.

- Aos amigos que conheci durante a pós-graduação: Alex, Thaís, Edjane, Fernando, Paulo Victor, Rony, Gina, Robyson, que de uma maneira ou de outra, me ajudaram durante o mestrado. Meus sinceros agradecimentos.

- Aos amigos da faculdade, por continuarem fazendo aquilo que sempre fizeram melhor: serem bons amigos. Olga Alcântara, Nádia Amanda, Deyvid Silveira, Tereza Raquel, Grasiely Araújo, Gerson Lima, Patricia Oliveira, Elba Sobral e Jaianne Batista. Muito obrigado por tudo.

- Aos amigos do Laboratório de Paleontologia da URCA – LPU: Olga, Jennyfer, Fran, Tathi, Edilson, Natanael, Naanderson e Ayslanne, por sempre me receberem de braços abertos, durante minhas viagens ao Crato, seja pra me acompanhar em campo, ou pra comer um Kibe na Cantina Paulista. Meu sinceros agradecimentos,

- Ao secretário da Pós-Graduação em Geociências, Igor Bandim, que por diversas vezes me tirou de vários problemas e sempre esteve pronto para me ajudar.

- Agradeço a Conselho Nacional de Desenvolvimento e Pesquisa (CNPq) pela bolsa de Mestrado, sem a qual eu não teria conseguido concluir o projeto.

- E a cada um que, em maior ou menor grau, voluntariamente ou inconscientemente, me ajudou e estimulou a ir além, e completar objetivos cada vez maiores. A todos, eu serei eternamente grato.

Resumo

Os pterossauros são um grupo extinto de répteis alados que surgiu há pelo menos 228 milhões de anos, sendo encontrados no Brasil em rochas triássicas do Paraná e cretáceas do Nordeste. Dentro deste registro, o clado Anhangueridae, é documentado nas concreções calcárias da Formação Romualdo, Aptiano/Albiano da Bacia do Araripe. A esse grupo atribuímos um novo espécime LPU 017, um crânio completo preservado tridimensionalmente, com alguns ossos deslocados e a presença de dentes. Após sua preparação destacou-se uma grande e alta crista sagital pré-maxilar, característica distintiva deste grupo de pterossauros, além das características exclusivas deste exemplar. Dentre elas estão a presença de 35 pares de alvéolos; uma quilha palatal relativamente robusta; uma elevada expansão em forma de colher na pré-maxila; a presença do 5º, 6º e 7º pares de dentes menores do que o 4º e 8º; forma convexa do palato na porção rostral e o tamanho e localização da crista sagital pré-maxilar. Tais características exclusivas permitiram identificar LPU 017 como um novo gênero e espécie de pterossauro atribuído ao clado Anhangueridae. Esse resultado foi corroborado pela análise filogenética, obtida com uma matriz de 54 táxons e 89 caracteres, que gerou 9 árvores igualmente parcimoniosas. Para verificar os padrões de diferenciação craniana no clado Anhangueridae, utilizamos a morfometria geométrica, que compara a forma dos organismos, levando em consideração o caráter geométrico das formas biológicas e analisa estatisticamente sua variação. Verificamos então que crânios e cristas nesse clado crescem de forma isométrica, o oposto da realidade dos membros posteriores, onde o crescimento ósseo é alométrico. Nesse clado em especial a ontogenia não interferiu nos resultados, pois crista e crânio seguiram o mesmo padrão de crescimento, inclusive em indivíduos de estágios ontogenéticos diferentes, como ocorreu no agrupamento de *Anhanguera araripensis* e *Anhanguera blittersdorffi*

Palavras-chave: Pterosauria, Formação Romualdo, Morfometria Geométrica, Cladística, Anhangueridae.

Abstract

Pterosaurs are an extinct group of winged reptiles that appeared at least 228 million years, and are found in Brazil in Triassic rocks of the Paraná and Cretaceous of the Northeast. Within this record, the clade Anhangueridae, is documented in calcareous concretions of the Romualdo Formation, Aptian / Albian from Araripe Basin . This group assign a new specimen LPU 017, a complete skull preserved three-dimensionally, with some bones and the presence of displaced teeth. After their preparation stood out a great and high premaxillary sagittal crest, distinguishing characteristic of this group of pterosaurs, besides the unique characteristics of this exemplary. These include the presence of 35 pairs of alveoli, a palatal ridge relatively robust, high expansion in order to reap the premaxilla, the presence of the 5, 6 and 7 pairs of alveoli smaller than the 4 and 8; convex the rostral portion of the palate and the size and location of premaxillary sagittal crest. These unique characteristics have identified LPU 017 as a new genus and species of pterosaur assigned to clade Anhangueridae. This result was confirmed by phylogenetic analysis, obtained with a matrix of 54 taxa and 89 characters, which generated nine equally parsimonious trees. To examine patterns of differentiation in cranial Anhangueridae clade, we used geometric morphometrics, which compares the shape of the bodies, taking into account the character of geometric forms and biological analyzes statistically their variation. We found then that this clade skulls and crests grow so isometric, the opposite of the reality of the hindlimbs, where bone growth is allometric. In this clade in particular ontogeny does not affect the results, because crest and skull followed the same growth pattern, even in individuals of different ontogenetic stages, as was the grouping of *Anhanguera araripensis* and *Anhanguera blittersdorffi*.

Keywords: Pterosauria, Romualdo Formation, Geometric Morphometrics, cladistics, Anhangueridae.

Sumário

Lista de abreviaturas	I
Lista de tabelas	III
Lista de figuras	IV
1 – Introdução	1
2 – Contexto geológico.....	15
3 – Objetivos	35
4 – Material e métodos.....	36
5 – Resultados	43
5.1 – Preparação do exemplar fóssil	43
5.2 – Sistemática paleontológica.....	45
5.3 - Descrição e comparação.....	47
5.4 – Análises morfométricas	55
5.5 – Análises cladísticas	58
6 – Discussão.....	62
7 – Conclusão	78
Referências Bibliográficas.....	80
Anexos	99

Lista de Abreviações

Abreviações Institucionais

AMNH - American Museum of Natural History (Nova Iorque – EUA)

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 - National Science Museum (Tóquio - Japão)

RGM - Nationaal Natuurhistorisch Museum (Leiden – Holanda)

SAO - Sammlung Oberli (St. Gallen – Suíça)

UFRJ - Universidade Federal do Rio de Janeiro (Rio de Janeiro – Brasil)

LPU – Laboratório de Paleontologia da Universidade Regional do Cariri (Crato – Brasil)

URCA – Universidade Regional do Cariri (Crato – Brasil)

Abreviaturas

alv – alvéolo

atl - atlas

cf – crista no frontal

cp – crista no parietal

cspm – crista sagital pré-maxilar

dt – dente(s)

f – frontal

fo - foramen

fn – fenestra nasoanterior orbital

Fm. - formação

j – jugal

m – maxila

ni – narina interna

or – orbita

p - parietal

pl – palato

pm – pré-maxila

q – quadrado

qj – quadradojugal

qpai – quilha sagital palatal

sor - supraorbital

st – Sutura

v - vômer

Lista de Tabelas

Tabela 01: Porcentagem da crista sagital pré-maxilar em cada crânio de Anhangueridae

Página 59

Lista de Figuras

Figura 01: (A) *Rhamphorhynchus*, um exemplo de pterossauro não pterodactilóide, (B) *Pteranodon* um exemplo de pterossauro Pterodactyloide. Modificado de Pough (2008).

Página 02

Figura 02: Exemplos de variação nos crânios dos pterossauros: (A) *Nyctosaurus gracilis* (modificado de Bennet, 2003), (B) *Thalassodromeus sethi* (modificado de Kellner e Campos, 2002) (C) *Tropeognathus mesembrinus*, (modificado de Kellner e Tomida, 2000), (D) *Anhanguera araripensis* (modificado de Kellner e Tomida, 2000), (E) *Dimorphodon macronyx* (modificado de Wellnhofer, 1978), (F) *Pterodaustro guinazui* (modificado de Bonaparte, 1978). Imagens fora de escala.

Página 04

Figura 03: Fósseis de pterossauros representando os cinco *fossilagerstätten* de pterossauros. (A) *Rhamphorhynchus muensteri*, Bacia de Solnhofen (Modificado de Elgin et al., 2011); (B) *Criorhynchus simus*, Cambridge Greensand (Modificado de Veldmeijer, 2006); (C) *Guidraco venator*, Grupo Jehol (Modificado de Wang et al., 2012); (D) *Tupandactylus imperator*, Grupo Santana (Modificado de Campos e Kellner, 1997); (E) *Dawndraco kanzai*, Formação Niobrara (Modificado de Kellner, 2010).

Página 05

Figura 04: Filogenia de Pterosauria segundo Wang et al. (2012) Em destaque o clado Anhangueridae.

Página 06

Figura 05: (A) Holótipo de *Anhanguera blittersdorffi* (MN 4805-V), (B) material referido (n.40 Pz-DBAV-UERJ). Escala 50mm.

Página 08

Figura 06: (A) Parte do holótipo de *Anhanguera araripensis* BSP 1982 I 89. (B) material referido MN 4735-V. (C) material referido SAO 16494. Escala 50mm.

Página 09

Figura 07: (A) Holótipo de *Anhanguera santanae* (BSP 1982 I 90). (B) Parátipo (AMNH 22.555). Escala 50mm.

Página 10

Figura 08: Holótipo de *Tropeognathus mesembrinus* (BSP 1987 I 46). Escala 50mm.

Página 11

Figura 09: (A) Holótipo de *Anhanguera robustus* (BSP 1987 I 47), (B) material referido (SMNK 2302 PAL). Escala 50mm.

Página 12

Figura 10: Holótipo de *Anhanguera piscator* (NSM-PV 19892). Escala 50mm.

Página 13

Figura 11: Holótipo de *Anhanguera spielbergi* (RGM 401 880). Escala 50mm.

Página 13

Figura 12: Mapa Geológico da Bacia do Araripe modificado de Assine (2007).

Página 16

Figura 13: Litoestratigrafia da Bacia do Araripe (Modificado de Neumann et al., *no prelo*).

Página 17

Figura 14: Afloramento da Formação Cariri contendo arenitos com estratificações cruzadas de granulometria fina.

Página 18

Figura 15: Afloramento da Formação Brejo santo, onde é possível visualizar a coloração avermelhada dos pelitos.

Página 19

Figura 16: Afloramento da Formação Missão Velha contendo estratificações cruzadas.

Página 20

Figura 17: Afloramento da Formação Abaiara contendo arenitos finos a médios, com intercalações de folhelhos em uma zona de falha na direção NE. Modificado de Assine, 2007.

Página 21

Figura 18: Detalhe de um afloramento da Formação Barbalha, com a ocorrência de folhelhos pretos intercalados a lâminas de calcários microbiais e de níveis com coprólitos e ostracodes. Modificado de Assine, 2007.

Página 22

Figura 19: Afloramento da Formação Crato em uma das diversas minas de extração de calcário laminado em Nova Olinda, com destaque para o perfil sedimentar apresentando intercalações de calcários, e arenitos.

Página 23

Figura 20: Conteúdo fossilífero da Formação Crato. (A) Crocodilomorfo *Susisuchus anatoceps* (modificado de Salisbury et al., 2003); (B) Quelônio *Araripemys* (modificado de Oliveira, 2006) (C) Crustáceo (modificado de Martill, 2007); (D) Inseto Coleoptera (modificado de Martill, 2007); (E) Pterossauro *Brasileodactylus* sp. (Modificado de Sayão, 2007); (F) Peixe *Cladocycclus gardneri* (Modificado de Martill, 2007) (G) Peixe *Dastilbe crandalli* (modificado de Martill, 2007) (H) Gimnosperma ident. (Modificado de Martill, 2007). Imagens fora de escala.

Página 24

Figura 21: Afloramento da Formação Ipubi – Mina Pedra Branca, Santana do Cariri – CE, com detalhe para o contato da gipsita com os folhelhos da Formação Romualdo.

Página 25

Figura 22: Conteúdo fossilífero da Formação Ipubi. (A) Peixe *Vinctifer comptoni*; (B) Peixe *Santanichthyes diasi*; (C) Ramo de Pteridófita (D) Coprólito; (E) Carapaça de um Testudine (Modificado de Oliveira et al., 2011); (F) Peixe *Dastilbe crandalli* (G) Peixe *Cladocyclus gardneri*. Imagens fora de escala.

Página 26

Figura 23: Afloramento da Formação Romualdo, Mina Pedra Branca, detalhe continuidade lateral desta Formação.

Página 28

Figura 24: Conteúdo fossilífero da Formação Romualdo. (A) Pterossauro, *Anhanguera blittersdorffi* (modificado de Maisey, 1991); (B) Chondrichthyes, *Iansan beurleni*; (C) Crocodilomorfo, *Araripesuchus camposi* (modificado de Maisey, 1991); (D) Peixe, *Vinctifer comptoni* (modificado de Maisey, 1991); (E) Quelônio, *Araripemys barreto* (modificado de Maisey, 1991); (F) Vegetal, *Brachyphyllum obesum*. Imagens fora de escala.

Página 29

Figura 25: Afloramento da Formação Araripina, onde é possível visualizar o contato dos arenitos da Fm. Exu, com a Formação Araripina. (Modificado de Assine, 2007).

Página 30

Figura 26: Afloramento da Formação Exu, contendo arenitos com estratificações cruzadas. (Modificado de Maisey, 1991).

Página 31

Figura 27: Fotografia de satélite mostrando a localização do Sítio São Gonçalo a 1 km da cidade de Santana do Cariri, e em detalhe a localização do sítio São Gonçalo a 200 m do Parque dos Pterossauros.

Página 32

Figura 28: Visão geral de uma escavação realizada no Parque dos Pterossauros, onde é possível se observar as concreções calcárias encaixadas nos folhelhos, representadas pelas setas.

Página 33

Figura 29: (A) Visão geral da área de estudo; (B) Detalhe do local de onde foi retirada a concreção contendo LPU-017, chamando atenção para a quantidade de concreções calcárias sobre o solo indicadas pelas setas.

Página 34

Figura 30: Material utilizado durante a preparação: (A) caneta pneumática modelo Paleoaro PAT-2.5S, (B) sistema de ar comprimido portátil Schulz AIRPlus 2,3MS, (C) ponteira de carbide 2.5 stylus, (D) lupa de braço articulado com amplificação de 10x.

Página 37

Figura 31: Aplicação do Polietileno-glicol 4000 (*Carbowax*): (A) Aplicação do *Carbowax* com pincel no lado esquerdo do crânio, (B) vista ventral do rostrum com os dentes já fixados com *Carbowax* na base de madeira, (C) área de aplicação do *Carbowax*.

Página 38

Figura 32: Marcos anatômicos: 1- crista parietal; 2 – opistótico; 3 – esquamosal; 4 – quadradojugal; 5,6 – jugal; 7 – maxila; 8,9 – pré-maxila (rostrum); 10 – início da crista sagital pré-maxilar; 11- término da crista sagital pré-maxilar; 12 – pré-maxila; 13 – supra orbital; 14-26 – marcos anatômicos em função de curva posicionados na borda superior da crista pré-maxilar.

Página 42

Figura 33: (A) LPU-017 antes da preparação; (B) preparado. Escala 100mm.

Página 44

Figura 34: A, B - LPU-017. Vista lateral esquerda do crânio. Escala 100mm.

Página 46

Figura 35: A,B - LPU-017. Vista anterior do crânio. Escala 50mm.

Página 48

Figura 36: Comparação entre rostrum de *Coloborhynchus*, *Uktenadactylus* e LPU-017 evidenciando o formato reto ou angular. *Coloborhynchus clavirostris* A - vista anterior; B - vista lateral esquerda. *Uktenadactylus wadleighi* C - vista anterior; D - vista lateral esquerda; LPU-017 E – vista anterior; F – vista lateral esquerda. Escala 10mm.

Página 49

Figura 37:

(A) Maxila de LPU-017 em vista lateral esquerda a barra em vermelho mostra o padrão de deslocamento da maxila; (B) Maxila de LPU-017 em vista ventral, as setas em vermelho demonstram o deslocamento da maxila. Escala 20mm.

Página 50

Figura 38: Crânio de LPU-017, em vista dorsal, a seta em vermelho aponta para a abertura da sutura frontal. Escala 20mm.

Página 52

Figura 39: Vista ventral da porção anterior do crânio (rostrum) onde é possível visualizar o padrão da denteição de LPU-017. Escala 20mm.

Página 53

Figura 40: Vista ventral da maxila, onde é possível visualizar o padrão da denteição de LPU-017, os círculos em preto indicam a posição dos alvéolos, mostrando o padrão particular de denteição. Escala 20mm.

Página 54

Figura 41: A, B - LPU-017 em vista ventral do crânio. Escala 50mm.

Página 55

Figura 42: Marcos homólogos plotados no crânio de *Ananguera blittersdorffi* em vista lateral direita.

Página 56

Figura 43: Grade morfométrica com a deformação para cada espécie de Anangueridae.

Página 56

Figura 44: Gráfico dos principais componentes, onde é possível a visualização da disposição dos espécimes analisados no morfoespaço. Figuras fora de escala.

Página 58

Figura 45: Detalhe em vermelho da posição do ramo Tropeognatinae dentro do clado Anangueridae.

Página 60

Figura 46: Árvore de consenso de 9 árvores igualmente parcimoniosas com os valores de bootstrap (superiores) e os valores de Bremer (inferiores), utilizando a matriz de Wang et al. (2009). O clado Anangueridae está em destaque.

Página 61

Figura 47: Variação na dentição dos Anangueridae. Imagens fora de escala.

Página 65

Figura 48: Variação no formato e extensão da quilha palatal sagital nos Anangueridae, demonstrando a extensão dessa estrutura. (A) LPU-017; (B) *Ananguera spielbergi*; (C) *Ananguera araripensis*; (D) *Ananguera blittersdorffi*; (E) *Tropeognathus mesembrinus*. Imagens fora de escala.

Página 69

1 - INTRODUÇÃO

Os pterossauros são um grupo extinto de répteis alados que surgiu há pelo menos 228 milhões de anos, sendo os primeiros vertebrados a alçar voo (e.g. Wellnhofer, 1991a). Seus primeiros registros datam do Triássico Superior, idade Carniano-Noriano (Bonaparte et al., 2010), mesma época em que muitos outros grupos de tetrápodes surgiram, tais como testudines, crocodilomorfos e dinossauros (Benton, 1985). Após seu aparecimento no Triássico (extremamente raro), este grupo apresenta-se amplamente distribuído ao longo dos períodos Jurássico e Cretáceo, diversificando-se até sua extinção no final deste período (e.g. Wellnhofer, 1991a).

Os pterossauros são caracterizados por apresentar um tecido membranoso apoiado pelo quarto dígito alongado (Cuvier, 1801; Marsh, 1882; Zittel, 1882), pela presença do osso pteróide que dá sustentação a esta membrana, e por seus ossos pneumáticos, apresentando uma parede fina (Wellnhofer, 1991a; 2008). São geralmente retratados como animais quadrúpedes, com membros posteriores menos robustos, quando comparados com os anteriores (Unwin, 2006; Witton e Habib, 2010; Vila Nova e Sayão, 2012). No entanto, a condição dos membros posteriores é um tema controverso. Alguns autores sugerem que os pterossauros eram capazes de bipedalidade vertical (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).

No que diz respeito a filogenia deste grupo, existem atualmente sete propostas (Kellner, 2003; Unwin, 2003; Andres e Ji, 2008; Wang et al., 2009; Lü et al., 2010; Wang et al., 2012; Andres, 2012), que 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 (Fig. 01). O grupo merofilético contendo as formas basais, que viveram durante o Triássico e o Jurássico, tradicionalmente chamado de “Rhamphorhynchoidea” (segundo Wellnhofer, 1991a), posteriormente reestabelecido

filogeneticamente como pterossauros “não Pterodactyloides” (Kellner, 2003). 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 (ver Sayão et al., 2012 para uma revisão). Os Pterodactyloidea são sustentados por nove sinapomorfias (Kellner, 2003; Wang et al., 2009), e divididos em dois grandes grupos: Archaeopterodactyloidea e Dsungaripteroidea (Kellner, 2003).

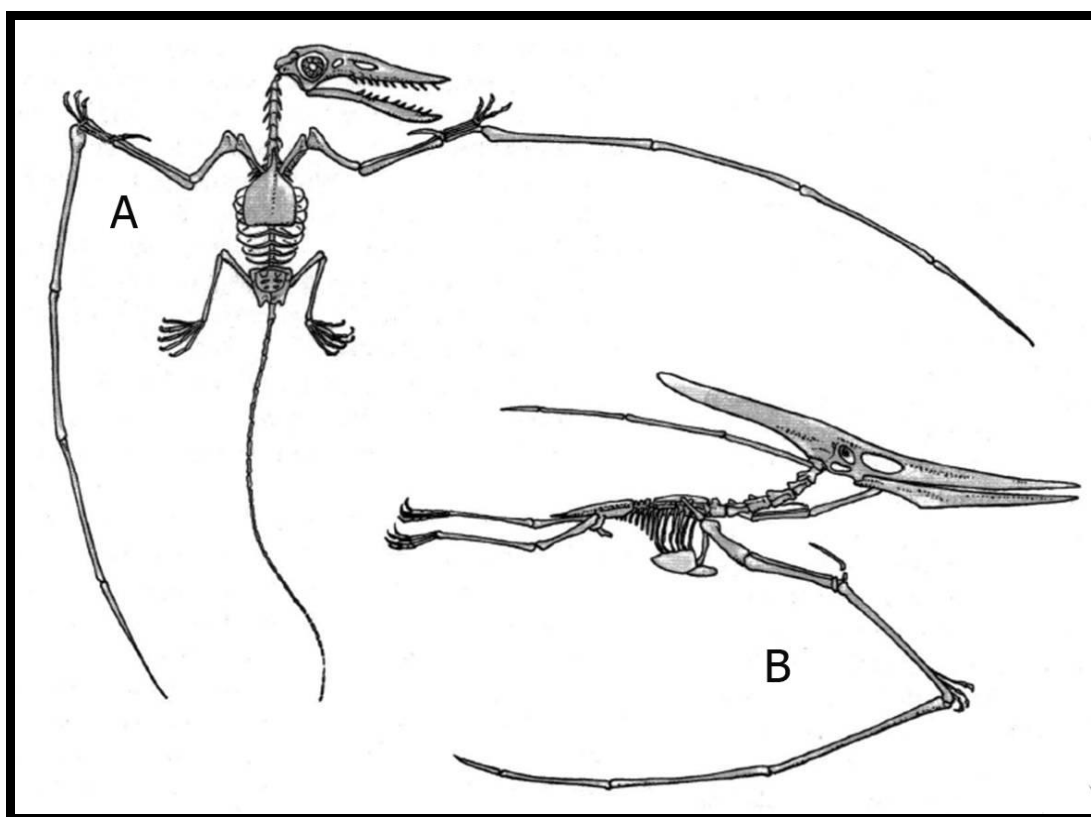


Figura 01 – (A) *Rhamphorhynchus*, um exemplo de pterossauro não pterodactilóide, (B) *Pteranodon* um exemplo de pterossauro Pterodactyloide. Modificado de Pough et al., (2008).

A presença de cristas sagitais é uma característica evidente em vários grupos, e apesar de sua função exata ainda não ter sido determinada, correspondem a estruturas amplamente utilizadas em análises filogenéticas (Kellner, 1994; 2003; 2006; Bennett, 1997; 2001; 2002; Martill e Frey, 1999; Unwin, 2003; 2006; Barrett e Hilton, 2006; Andres e 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).

Cristas cranianas de pterossauros têm sempre atraído grande atenção devido ao seu tamanho e morfologia (Fig. 02). Alguns indivíduos podem apresentar esta estrutura em sua porção posterior como em *Thalassodromeus sethi* Kellner e Campos, 2002, na porção anterior do crânio como em *Tropeognathus mesembrinus* Wellnhofer, 1987 e *Anhanguera blittersdorffi* Campos e Kellner, 1985, ou mesmo pode estar ausente como em *Dimorphodon macronyx* Buckland, 1829 e *Pterodaustro guinazui* Bonaparte, 1970. Seu tamanho e constituição também podem variar, sendo compostas de tecido mole com uma sustentação óssea, ou simplesmente óssea (Wellnhofer, 1996; Bennet, 2002). Os pterodactilóides possuem uma grande diversidade na morfologia de suas cristas, como na exuberante crista em forma de forca de *Nyctosauros gracilis* Marsh, 1876a, e a enorme crista de tecido mole de *Tupandactylus imperator* (Campos e Kellner, 1997).

Um número considerável de trabalhos foram realizados para explicar a sua função. Foi proposto que elas poderiam ter função aerodinâmica (Heptonstall, 1971; Bramwell e Whitfield, 1974; Stein, 1975; Wellnhofer, 1991a), para conquista de parceiros ou para reconhecimento de espécies (Bennett, 1991, 1992, 2003; Campos e Kellner, 1997), para melhorar a estabilidade do voo enquanto se alimentavam (Wellnhofer, 1987, 1991a; Frey et al., 2003a) ou para fixação de músculos (Eaton, 1910; Mateer, 1975; Bennett, 2001). Alguns trabalhos indicam que cristas cranianas de pterossauros eram morfologicamente variáveis durante a ontogenia e podem ter sido sexualmente dimórficas (Bennett, 1992, 2002, 2003; Naish e Martill, 2003; Frey et al., 2003b).

Outra característica muito variável no grupo diz respeito a sua dentição. Alguns pterossauros perderam os dentes e desenvolveram um bico semelhante ao das Aves como Tapejaridae e Azhdarchidae. Outros possuíam dentes cônicos e afiados, em um crânio arredondado, como em *Anurognathus* (Wellnhofer, 1991a).

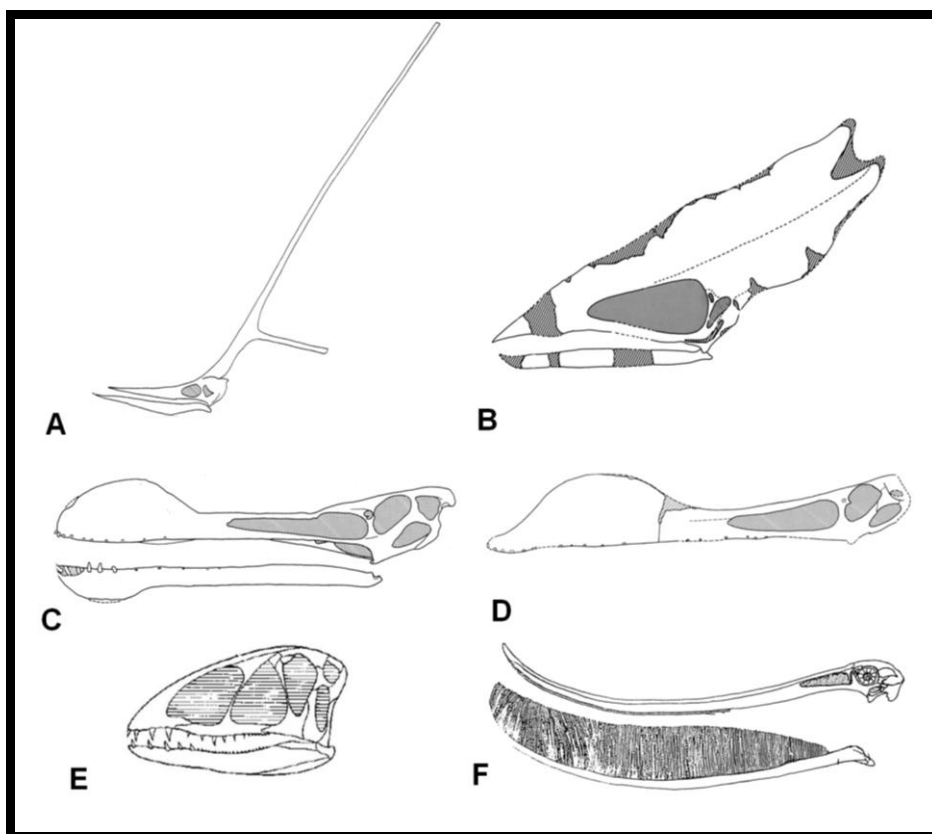


Figura 02 – Exemplos de variação nos crânios dos pterossauros: (A) *Nyctosaurus gracilis* (modificado de Bennet, 2003), (B) *Thalassodromeus sethi* (modificado de Kellner e Campos, 2002) (C) *Tropeognathus mesembrinus*, (modificado de Kellner e Tomida, 2000), (D) *Anhanguera araripensis* (modificado de Kellner e Tomida, 2000), (E) *Dimorphodon macronyx* (modificado de Wellnhofer, 1978), (F) *Pterodaustro guinazui* (modificado de Bonaparte, 1978). Imagens fora de escala.

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 (Fig. 03). 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; Sayão et al., 2012). Alguns desses depósitos são conhecidos há centenas de anos, enquanto outros apresentaram registros de pterossauros apenas recentemente (Wellnhofer, 2008)

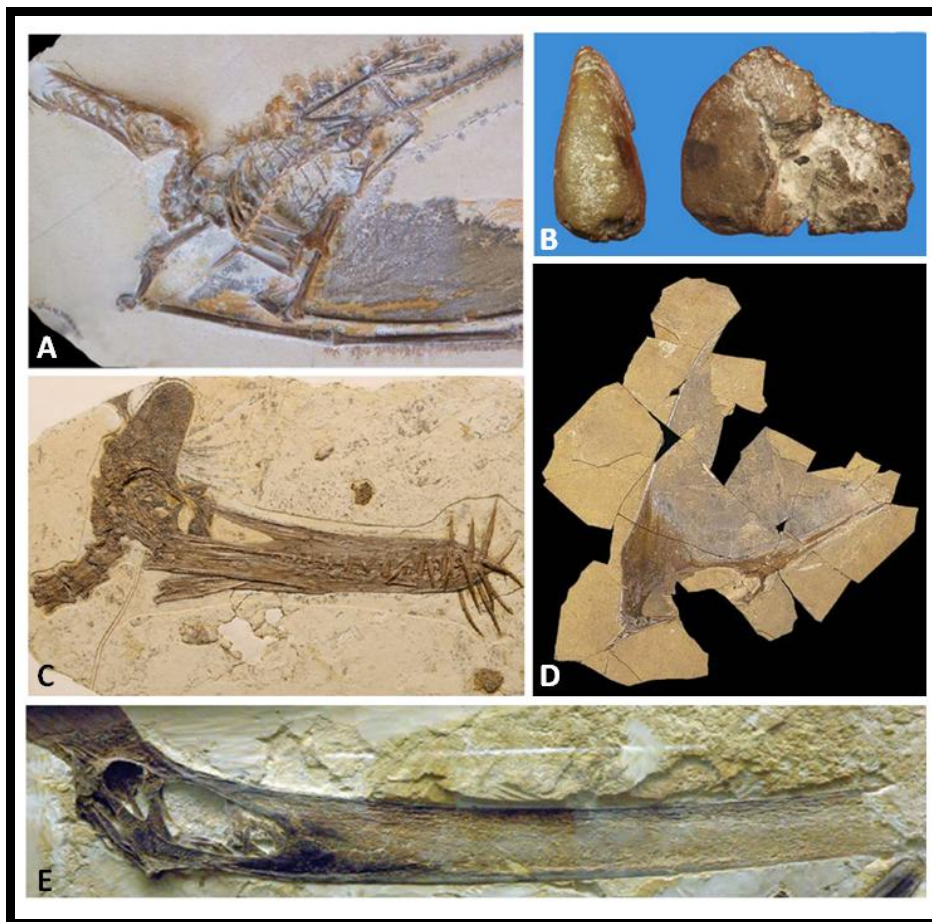


Figura 3: Fósseis de pterossauros representando os cinco *fossilagerstätten* de pterossauros. (A) *Rhamphorhynchus muensteri*, Bacia de Solnhofen (Modificado de Elgin et al., 2011); (B) *Criorhynchus simus*, Cambridge Greensand (Modificado de Veldmeijer, 2006); (C) *Guidraco venator*, Grupo Jehol (Modificado de Wang et al., 2012); (D) *Tupandactylus imperator*, Grupo Santana (Modificado de Campos e Kellner, 1997); (E) *Dawndraco kanzai*, Formação Niobrara (Modificado de Kellner, 2010).

Os pterossauros correspondem a um dos grupos de répteis fósseis melhor representados no Brasil (Kellner e Campos, 2002). As formas brasileiras são referidas aos clados Anhangueridae, Nyctosauridae (Pteranodontoidea), e Tapejaridae (Tapejaroidea) (Price, 1953; Kellner e Tomida, 2000; Kellner, 2003; Elias et al., 2007; Wang et al., 2008; Sayão et al., 2012). Os fósseis são encontrados, sobretudo em concreções calcárias da Formação Romualdo (segundo Neumann e Cabrera, 1999), Bacia do Araripe. Desde a descrição da primeira espécie de pterossauro para a Bacia da Paraíba (Price, 1971), centenas de espécimes foram coletados (e.g. Kellner e Tomida, 2000; Kellner, 2006). Um dos principais problemas sistemáticos da fauna de pterossauros do Grupo Santana é um consenso acerca dos clados presentes. Até agora estes pterossauros têm sido atribuídos a Ornitocheiridae

(De Buisonjé, 1980), Anhangueridae (Campos e Kellner, 1985), Criorhynchidae (Fastnacht, 2001), Tapejaridae (Kellner, 1989b) e Cearadactylidae (Leonardi e Borgomanero, 1985). O clado Anhangueridae embora não restrito ao Brasil, possui seus principais registros provenientes da Bacia do Araripe.

Os Anhangueridae são diagnosticados pela presença de cristas sagitais ósseas localizadas na premaxila e mandíbula, expansões distais do pré-maxilar e dentário e algumas feições pós-cranianas (Kellner e Tomida, 2000). Este clado foi definido como ancestral comum imediato de *Anhanguera blittersdorffi* e *Tropeognathus mesembrinus* e todos os seus descendentes (Kellner, 2003) e conta até o momento com sete gêneros: *Anhanguera*, *Tropeognathus*, *Caulkicephalus*, *Coloborhynchus*, *Liaoningopterus*, *Siroccopteryx* e *Uktenadactylus* (Kellner e Tomida, 2000; Veldmeijer, 2003a; Wang e Zhou, 2003; Rodrigues e Kellner, 2008). Na Bacia do Araripe estão presentes apenas dois gêneros: *Anhanguera* e *Tropeognathus* (Fig.4). Em uma análise mais recente, os gêneros *Anhanguera* e *Tropeognathus* compoem, juntamente com outros táxons da Inglaterra e China, o clado Ornitocheiroidea (Wang et al., 2012).

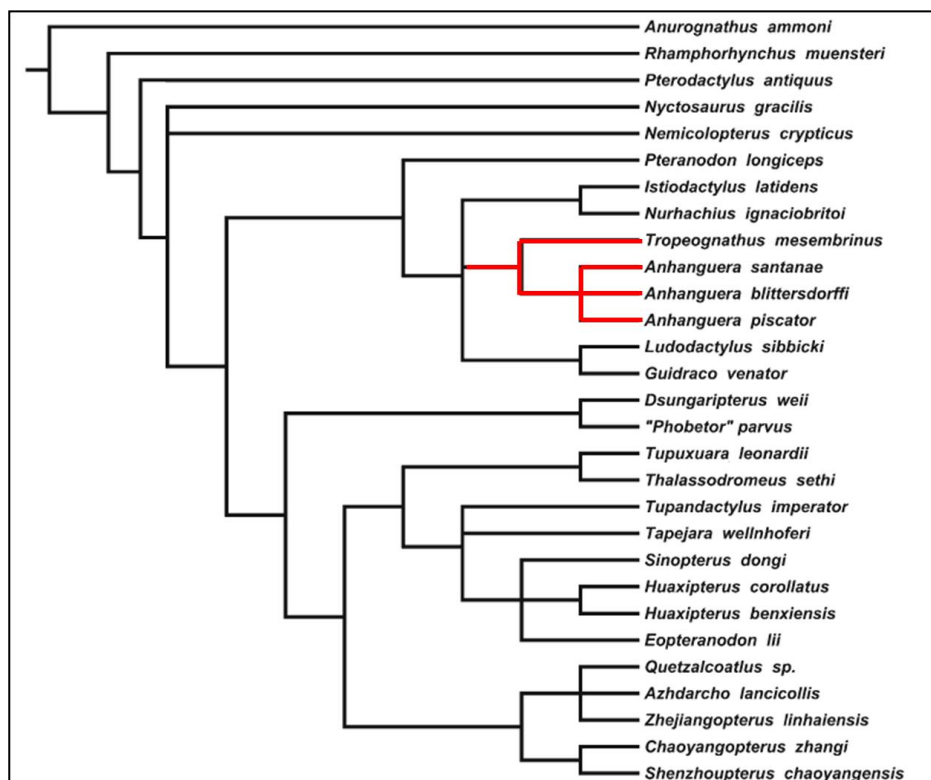


Figura 4 - Filogenia de Pterosauria segundo Wang et al. (2012) Em destaque o clado Anhangueridae

Para o gênero *Anhanguera* foram descritas seis espécies baseadas em elementos cranianos: *Anhanguera spielbergi* Velmeijer, 2003 (RGM 401 880); *Anhanguera piscator* Kellner e Tomida, 2000 (NSM-PV 19892); *Anhanguera araripensis* Wellnhofer, 1985 (BSP 1982 I 89); *Anhanguera blittersdorffi* Campos e Kellner, 1985 (MN 4805-V), *Anhanguera santanae* Wellnhofer, 1985 (BSP 1982 I 90) e *Anhanguera robustus* Wellnhofer, 1987. Para o Gênero *Tropeognathus* foram descritas duas espécies: *Tropeognathus mesembrinus* Wellnhofer 1987 (BSP 1987 I 46) e *Tropeognathus robustus* Wellnhofer 1987 (BSP 1987 I 47), esta segunda espécie foi posteriormente reposicionada no gênero *Anhanguera* (Kellner e Campos, 1988). Dentre as principais características anatômicas distintivas do crânio destas espécies está a variação no tamanho, altura e posição de suas cristas ósseas pré-maxilares e mandibulares.

Segundo Campos e Kellner (1985), os Anhangueridae são pterossauros com uma grande crista sagital na parte anterior do crânio, situada na pré-maxila, que termina pouco antes do início da abertura nasoanterior, juntamente com uma pequena crista sagital parietal situada na parte posterior do crânio até o meio da fenestra nasoanterior, região correspondente ao início da narina interna. Possuem também a extremidade anterior da pré-maxila e dentário expandidas em forma de colher, com os dentes pré-maxilares maiores que os demais. Kellner e Tomida (2000) revisaram e aperfeiçoaram a diagnose deste grupo, afirmando que a presença de uma crista sagital pré-maxilar confinada à parte anterior do crânio e não acima da fenestra nasoanterior, e uma crista parietal pequena podem ser consideradas como sinapomorfias de Anhangueridae.

A espécie tipo do gênero *Anhanguera* foi descrita em 1985a por Campos e Kellner, denominada de *Anhanguera blittersdorffi* (Fig. 5). O holótipo (MN 4805-V) é composto por um crânio completo sem preservação da mandíbula. Posteriormente um segundo espécime com crânio e mandíbula (n. 40 P2-DBAV-UERJ) foi referido a este táxon (Campos e Kellner, 1985b). Com base na fusão dos elementos ósseos do crânio, Kellner e Tomida (2000) sugeriram que o holótipo de *A. blittersdorffi* trata-se de um indivíduo adulto.

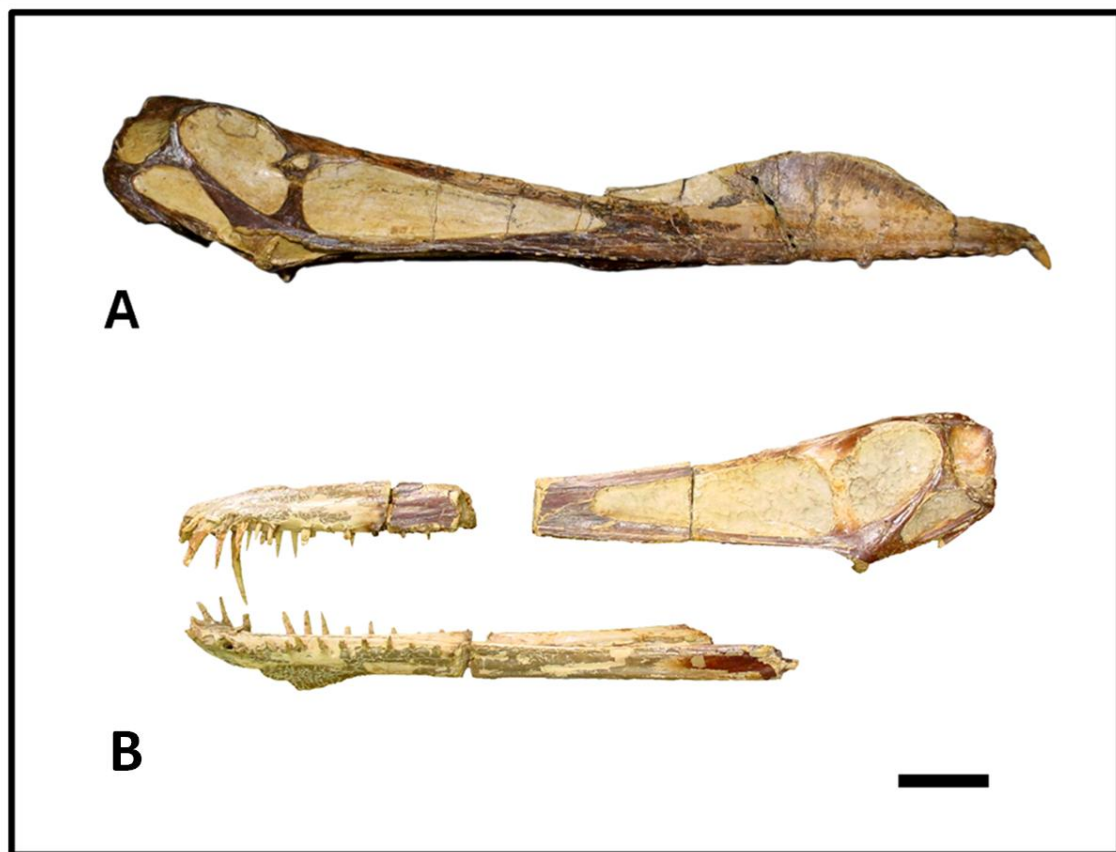


Figura 5 – (A) Holótipo de *Anhanguera blittersdorffi* (MN 4805-V), (B) material referido (n.40 Pz-DBAV-UERJ). Escala 50mm.

Em 1985, Wellnhofer descreveu a espécie *Santanadactylus araripensis*, com base na parte medial de um crânio, parte posterior da maxila, restos de uma asa direita e um fragmento de vértebra. Posteriormente Kellner (1989a) observou a presença de uma crista sagital no início da fenestra nasoanterior orbital, uma característica típica dos anhanguerídeos, reclassificando *Santanadactylus araripensis* para o gênero *Anhanguera*, sendo essa a proposta mais aceita atualmente. Devido a fusão de todos os elementos cranianos, *Anhanguera araripensis* é considerado como um indivíduo sub-adulto para adulto (Kellner e Tomida, 2000).

Em uma revisão dos pterossauros do Grupo Santana, Kellner e Tomida (2000) apontaram uma característica única de *Anhanguera araripensis*: uma pequena projeção do pterigóide afastando-se em direção a fenestra subtemporal. Esta característica está ausente em *Anhanguera blittersdorffi* e

pode ser considerada como uma autapomorfia de *Anhanguera araripensis*. Neste mesmo trabalho, eles também incluíram um espécime composto de um crânio completo neste táxon, o exemplar MN 4735-V (Fig. 6). A amostra não é muito bem preservada e a maior parte das suturas estão fechadas, indicando que representa um animal adulto (Kellner e Tomida, 2000). Um terceiro espécime foi reportado por Veldmeijer (2003b), como *A. araripensis*. Trata-se de um crânio completo (SAO 16494).



Figura 6 - (A) Parte do holótipo de *Anhanguera araripensis* BSP 1982 I 89. (B) material referido MN 4735-V. (C) material referido SAO 16494. Escala 50mm.

No mesmo trabalho da descrição de *A. araripensis*, Wellnhofer descreveu a espécie *Araripesaurus santanae* (BSP 1982 I 90) (Fig.7), baseado em um crânio e mandíbula incompletos, um dente isolado e uma asa direita. Kellner (1989a) observou um pequeno fragmento de crista sagital, reclassificando-o no gênero *Anhanguera*. Posteriormente, Wellnhofer (1991b), atribuiu um segundo exemplar a espécie *Anhanguera santanae* (AMNH 22.555). Kellner e Tomida (2000) afirmaram que, com base nos elementos do

carpo e ossos do crânio não fusionados, o holótipo de *Anhanguera santanae* pode ser considerado como um animal sub-adulto.



Figura 7 - (A) Holótipo de *Anhanguera Santanae* (BSP 1982 I 90). (B) (AMNH 22.555). Escala 50mm.

Tropeognathus mesembrinus (BSP 1987 I 46) foi descrito por Wellnhofer (1987) com base em um crânio e mandíbula (Fig.8). Em sua descrição foram listadas as seguintes características distintivas desta espécie: pterossauro pterodactilóide de grande porte, com a presença de cristas pré-maxilar e mandibular e com dentes fortes e curvos, diminuindo de tamanho posteriormente. Kellner e Tomida (2000) listaram as principais características autapomórficas de *Tropeognathus*: posição da crista pré-maxilar, começando no início do rostro, a presença de uma crista parietal e a crista palatal correspondendo a um profundo sulco mandibular, que é mais desenvolvido nesta espécie do que em *Anhanguera*, além do pequeno número de dentes, menor do que em qualquer outro anhanguerídeo. A fenestra nasoanterior orbital de *Tropeognathus* é menor proporcionalmente (relação altura / comprimento) e também é considerada uma autapomorfia deste gênero. Com base na fusão

dos elementos ósseos do crânio, Kellner e Tomida (2000) propuseram que *Tropeognathus* possivelmente seria um animal adulto. Em sua primeira descrição, Wellnhofer (1987) classificou *Tropeognathus mesembrinus* como pertencente a Criorhynchidae. No entanto, em uma análise de todos os anhanguerídeos, Kellner (1996c) propôs que *Tropeognathus* devia ser mantido independentemente, mas como um membro dos Anhangueridae.



Figura 8 – Holótipo de *Tropeognathus mesembrinus* (BSP 1987 I 46). Escala 50mm.

No mesmo trabalho em que se apresentou *Tropeognathus mesembrinus*, Wellnhofer (1987) descreveu uma nova espécie, com base em uma mandíbula, nomeando-a como *Tropeognathus robustus* (Fig.9). Para tal, elegeu as seguintes características: crista mandibular profunda; margem frontal da crista reta, formando um ângulo de aproximadamente 50°; parte anterior da mandíbula expandida e dentes anteriores muito longos. Segundo Kellner e Tomida (2000) exceto a expansão da maxila e o tamanho dos dentes, que estão presentes em outros *Anhanguera*, as duas características restantes podem ser consideradas apomórficas desta espécie, dessa forma realocando-a como *Anhanguera robustus*. Um segundo espécime foi referido para esta espécie, composto da porção rostral de um crânio descrita por Fastnacht (2001).



Figura 9- (A) Holótipo de *Anhanguera robustus* (BSP 1987 I 47), (B) material referido (SMNK 2302 PAL). Escala 50mm.

Kellner e Tomida (2000) descreveram *Anhanguera piscator* (Fig.10), o pterossauro mais completo conhecido até então para a Bacia do Araripe. Trata-se de um animal que, apesar do grande porte (aproximadamente 5 m de envergadura), representa um indivíduo juvenil, como é atestado pelo grau de fusão de alguns ossos (Kellner e Tomida, 2000). A diagnose da espécie foi baseada, principalmente, na morfologia da crista sagital pré-maxilar e na conformação das vértebras caudais. O exemplar possui, ainda, sinais de patologias, como costelas com sinais de fraturas e posterior ossificação, além de possíveis infecções ósseas no crânio. Além da descrição da nova espécie, Kellner e Tomida (2000) fizeram uma ampla revisão de todas as espécies de pterossauros encontradas no Grupo Santana (com exclusão dos tapejarídeos). A principal conclusão foi a de que o número de espécies baseadas em materiais não diagnósticos é muito grande.



Figura 10 – Holótipo de *Anhanguera piscator* (NSM-PV 19892). Escala 50mm.

Veldmeijer (2003b) descreveu uma nova espécie de Anhanguerídeo, com crista sagital rostral em forma de quilha. Esta espécie apresenta, além de um crânio quase completo, inúmeros elementos pós-cranianos, sendo nomeado de *Coloborhynchus spielbergi* (Figura 11). As principais autapomorfias sugeridas por Veldmeijer são: a expansão anterior da maxila menos robusta e em forma de colher e, a crista palatal e o sulco mandibular pequenos, não se estendendo para a região anterior da maxila e mandíbula. Trata-se de um pterossauro de grande porte, com envergadura calculada em quase 6 metros. Posteriormente, Kellner (2006) realocou a espécie ao gênero *Anhanguera*, passando a se chamar *Anhanguera spielbergi*.



Figura 11 – Holótipo de *Anhanguera spielbergi* (RGM 401 880). Escala 50mm.

Kellner (2003) incluiu táxons terminais brasileiros em uma ampla análise filogenética envolvendo todos os principais grupos de Pterosauria. Nesta análise, o gênero *Anhanguera* foi considerado válido, tendo, como grupo-irmão, *Tropeognathus* e compondo, juntamente com outros táxons, tais como *Pteranodon*, *Istiodactylus* e *Ornithocheirus*, o clado Ornithocheiroidea. Posteriormente, Rodrigues e Kellner (2008) revisaram o gênero *Coloborhynchus* e, dentre outras conclusões, invalidaram a ocorrência deste gênero no Grupo Santana, contrariando as propostas de Fastnacht (2001), Unwin (2001), Frey et al. (2003b) e Veldmeijer (2003b). A variação craniana e a forma e tamanho da crista prémaxilar dos anhanguerídeos vem sendo utilizadas nas diagnoses, figurando algumas das autapomorfias que as sustentam. São, portanto, feições imprescindíveis para distinção das espécies.

2. CONTEXTO GEOLÓGICO

A Bacia do Araripe está localizada geograficamente entre os estados do Ceará, Piauí e Pernambuco, no Nordeste do Brasil (Fig. 12). Situa-se entre os meridianos 38° 30' e 40° 50' de longitude W de Greenwich e os paralelos 7° 05' e 7° 50' de latitude S (Bernardes-de-Oliveira et al., 2002). Foi dividida em duas sub-bacias pré-Aptianas menores, denominadas Feira Nova e Cariri, sendo estas caracterizadas por falhas de direção NE E WNW (Assine, 2007). Os limites da Bacia se apresentam através de falhamentos: ao Norte se limita pelo Lineamento da Paraíba, a noroeste pela falha de Farias Brito, ao sul pela falha de Sítio dos Moreiras, e a leste pela falha de Conceição (Rand e Manso, 1984; Castro e Castelo-Branco, 1999; Silva, 2002).

A primeira proposição estratigráfica para a Bacia do Araripe foi realizada por Small (1913). Nos últimos anos, várias outras propostas foram lançadas buscando maior detalhamento desta bacia sedimentar (Beurlen, 1962; 1971; Mabelsoone e Tinoco, 1973; Assine, 1990; Brito-Neves, 1990; Ponte e Appi, 1990; Assine, 1994; Ponte e Ponte-Filho, 1996; Neumann e Cabrera, 1999; Viana e Neumann, 2002; Valença et al., 2003; Martill et al., 2007; Assine, 2007) a Bacia do Araripe é a mais extensa das bacias interiores do Nordeste e a que apresenta, dentre elas, a história geológica mais complexa (Assine, 2007). Está intimamente ligada a separação dos continentes Sul Americano e Africano e abertura do oceano Atlântico Sul (Valença et al., 2003). Os ciclos de deposição da bacia estão associados aos mecanismos tectônicos de separação dos continentes da margem atlântica. Estes são: o pré-rifte - estágio anterior à separação, o sin-rifte - estágio simultâneo ao esforço de fragmentação dos blocos continentais e o pós-rifte - estágio posterior a esta fragmentação (Carvalho e Santos, 2005). A bacia recebe seu nome devido a presença de uma feição geomorfológica denominada Chapada do Araripe, uma elevação de 900 m, alongada na direção Leste-Oeste (Valença et al., 2003). Além dos limites atuais da Chapada, a bacia estende-se a Leste, ocupando a depressão do Vale do Cariri, onde afloram unidades das seqüências paleozóica, pré-rifte e rifte (Fig. 13).

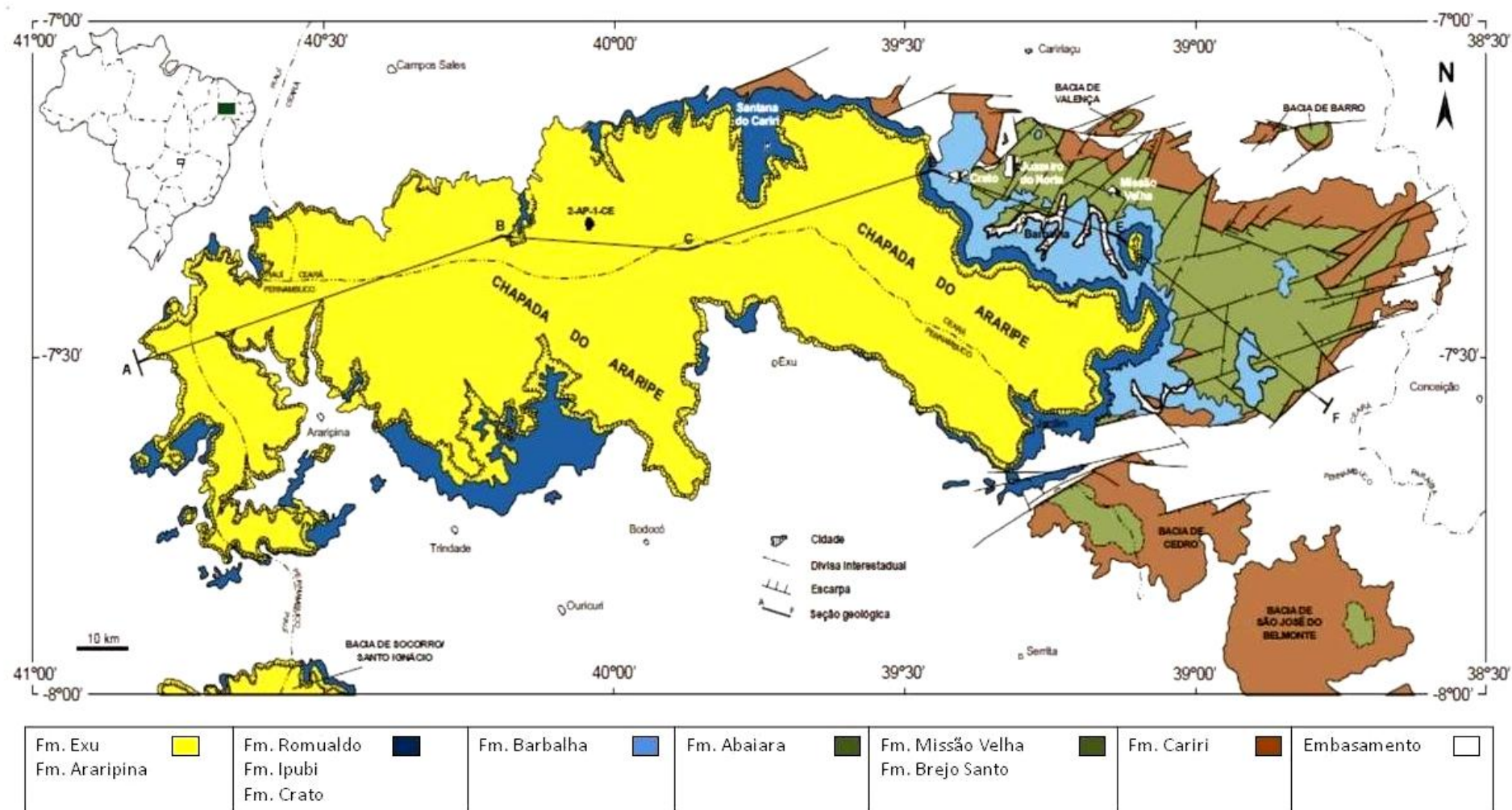


Figura 12 - Mapa Geológico da Bacia do Araripe modificado de Assine (2007).

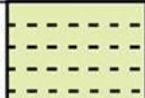
MESOZOICO	CRETÁCEO	ALBIANO/ CENOMANIANO			SEQUÊNCIA PÓS RIFTE	GRUPO ARARIPE	Fm. EXU Fm. ARARIPINA
		APTIANO	ANDAR ALA- GOAS		GRUPO SANTANA	Fm. ROMUALDO Fm. IPUBI Fm. CRATO Fm. BARBALHA	
		DISCORDÂNCIA PRÉ APTIANA					
			ANDAR RIO DA SERRA		SEQUÊNCIA SIN RIFTE	GRUPO VALE DO CARIRI	Fm. ABAIARA
	JURÁSSICO	ANDAR DOM JOÃO		SEQUÊNCIA PRÉ RIFTE	Fm. MISSÃO VELHA Fm. BREJO SANTO		
	DISCORDÂNCIA PRÉ MESOZOICA						
PALEOZOICO	SILURIANO?			SEQUÊNCIA BETA	Fm. CARIRI		
	DISCORDÂNCIA PRÉ FANEROZOICA						
PRÉ CAMBRIANO				EMBASAMENTO CRISTALINO			

Figura 13 - Litoestratigrafia da Bacia do Araripe (Modificado de Neumann et al., *no prelo*).

2.1 Sequência beta

Dentre todo esse contexto geológico, algumas formações se destacam do ponto de vista paleontológico. A camada mais basal a apresentar registros fósseis é a Formação Cariri definida por Beurlen (1962), sendo considerada de idade Paleozóica, entre o Ordoviciano superior e o Devoniano inferior (Assine, 2007). Essa camada também já foi classificada como de idade Cretácea, devido a presença de icnofósseis (Carvalho et al., 1995). Estudos recentes, porém, posicionaram novamente no Paleozóico (Valença et al., 2003; Assine, 2007). Representa um registro residual de uma extensa sedimentação que se deu em grande parte do Nordeste brasileiro. Segundo Beurlen (1962), é litologicamente constituída de arenito grosso com níveis conglomeráticos intercalados, de coloração clara, variando de branco amarelado até rosa, em

grande parte silicificado (Fig. 14). Segundo Assine (1992) o ambiente de deposição destes sedimentos é tido como fluvial entrelaçado. Braun (1966), Mabesoone e Tinoco (1973) e Lima (1978) correlacionaram com a Formação Tacaratu da Bacia de Tucano-Jatobá e com o Grupo Serra Grande da Bacia do Parnaíba. Assim, estes depósitos não teriam uma relação direta com a evolução tectonosedimentar da bacia, durante o Mesozoico.



Figura 14 - Afloramento da Formação Cariri contendo arenitos finos com estratificações cruzadas.

2.2 Sequência pré rifte

Acima das camadas da Formação Cariri, está depositada a Formação Brejo Santo. Segundo Gasparly e Anjos (1964), ela é constituída por sedimentos pelíticos de cor avermelhada a marrom, com algumas margas verdes, e com espessura média de aproximadamente 400 m (Fig. 15). A Formação Brejo Santo representa a primeira fase lacustre da bacia, evidenciando um ambiente lacustre raso com influência fluvial e eólico. Esta formação apresenta uma ostracofauna bastante abundante, pertencente à zona de *Bisulcocypris pricei* datado como pertencente ao Jurássico, bem como

alguns conchostráceos (Valença et al., 2003). O limite Jurássico-Cretáceo é desconhecido para esta formação, embora não existam dados precisos sobre o assunto (Da Rosa e Garcia, 2000)



Figura 15 - Afloramento da Formação Brejo santo, onde é possível visualizar a coloração avermelhada dos pelitos.

Segundo Beurlen (1962), a Formação Missão Velha corresponde à Formação Sergi de Braun (1966). Possui espessura média de aproximadamente 200 m (Beurlen, 1962). Os sedimentos desta formação são compostos de intercalações de arenitos argilosos com siltitos e folhelhos (Valença et al, 2003) com a presença de estratificações cruzadas (Fig.16). Na base desta unidade, estão as camadas de arenitos grosseiros a médios mostrando uma sequência ascendente, sugestiva de depósitos fluviais (Valença et al., 2003), acima, os arenitos tornam-se gradualmente mais finos, o que indica a mudança de ambiente de baixa sinuosidade para rios sinuosos (Cavalcanti e Viana, 1992). Medições de paleocorrentes indicam direções de drenagem para o sul, onde uma possível conexão com o Atlântico Sul pode ter existido (Rolim e Mabesoone, 1982). Os arenitos da Fm. Missão Velha apresentam um grande número de troncos silicificados de coníferas do gênero

Dadoxylon o que sugere um crescimento de florestas de copa nas planícies do rio (Lima et al., 2012).



Figura 16 - Afloramento da Formação Missão Velha contendo estratificações cruzadas.

2.3 Sequência sin rifte

Segundo Ponte e Appi (1990) e Assine (1990), a Formação Abaiara representa a parte superior da primeira fase lacustre. Sua espessura média é de 400 m. Litologicamente é composta por arenitos finos com estratificações cruzadas e folhelhos com marcas onduladas (Fig. 17), interpretados como depósitos distais de sistemas aluviais (Valença et al., 2003). O arenito é interpretado como depósito de deltas e de planície de inundação fluvial. Os depósitos aluviais distais registram intercalações de argila e arenitos siliciclásticos, similares aos da Formação Brejo Santo. Na Fm. Abaiara as assembléias fósseis são bastante ricas, além de alguns fragmentos retrabalhados de troncos silicificados, coprólitos, estruturas de algas, ostracodes, conchostráceos e pólen foram encontrados, principalmente nas intercalações clásticas finas (Valença et al., 2003).

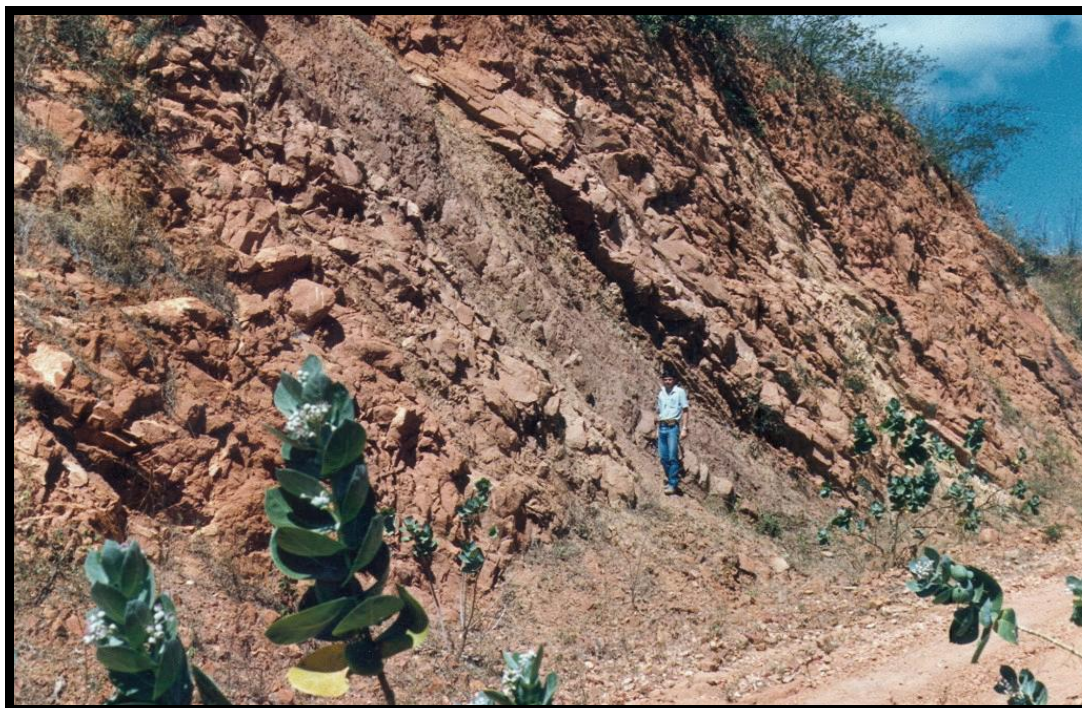


Figura 17 – Afloramento da Formação Abaiara contendo arenitos finos a médios, com intercalações de folhelhos em uma zona de falha na direção NE. Modificado de Assine, 2007.

2.4 Sequência pós rifte

Depositada acima da Formação Abaiara, está a Formação Barbalha. Segundo Assine (1990), é equivalente à Formação Rio da Batateira de Ponte e Appi (1990). Representa o estagio inicial da sequência pós-rifte, atingindo espessuras de aproximadamente 200 m (Neumann e Cabrera, 1999). É composta por duas fácies: uma fácie basal, representada por uma associação fluvial, constituída por arenitos friáveis, micáceos com intercalações de folhelhos; e uma associação lacustre-deltáica, representada por arenitos finos de coloração amarelada a cinza e folhelhos acinzentados (Neumann e Cabrera, 1999). As paleocorrentes têm sentido para sudeste (Assine, 1992). Na porção intermediária desta Formação ocorre uma sequência lutítico- carbonática que Hashimoto et al. (1987) denominaram de Camadas Batateiras, uma brecha calcária que mostra, em seus contatos basal e superior, folhelhos argilosos e pirobetuminosos, com estruturas de algas e níveis com coprólitos e ostracodes (Fig. 18) (Neumann e Cabrera, 1999).

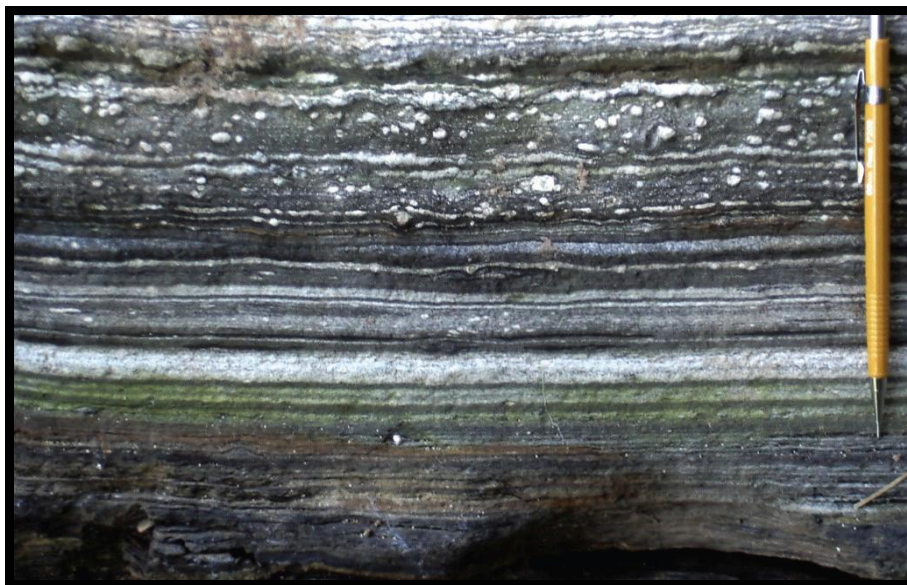


Figura 18 - Detalhe de um afloramento da Formação Barbalha, com a ocorrência de folhelhos pretos intercalados a lâminas de calcários microbiais e de níveis com coprólitos e ostracodes. Modificado de Assine, 2007.

As camadas mais fossilíferas da região, no entanto, pertencem ao Grupo Santana (Aptiano/Albiano) (Neumann et al., *no prelo*). Elas devem a origem de seu nome de uma descrição inicial de Small (1913) com o nome de “calcário de Sant’ana”, referente as camadas laminadas da atual Formação Crato. Estudos recentes mostram a presença de dois *fossilagerstätten* com características próprias na Bacia do Araripe, correspondendo as Formações Crato e Romualdo, ambas pertencentes ao Grupo Santana (e.g. Maisey, 1991; Martill, 2007; Sayão, 2007).

A Formação Crato foi inicialmente descrita como calcário de Sant’Ana e definida como Formação por Beurlen (1963), posteriormente rebaixada a membro em 1971 por Beurlen e elevada ao status de Formação, novamente, por Martill (1993), e considerada por Neumann e Cabrera (1999) como Formação Crato. Esta representa uma sequência lacustre predominantemente carbonática (Neumann e Cabrera, 1999). Sua espessura varia de 20 a 70 metros. Esta formação representa a segunda fase lacustre da Bacia do Araripe e está constituída por seis unidades carbonáticas, intituladas informalmente de C1 a C6, separadas entre si, tanto lateral como verticalmente, por arenitos, siltitos e folhelhos (Neumann e Cabrera, 1999) (Fig. 19). O paleoambiente desta Formação é interpretado como lacustre com fortes ciclos sazonais, sob

condições climáticas bastante secas, com as suas partes marginal e central distintas através das diferenças de fácies (Valença et al, 2003).

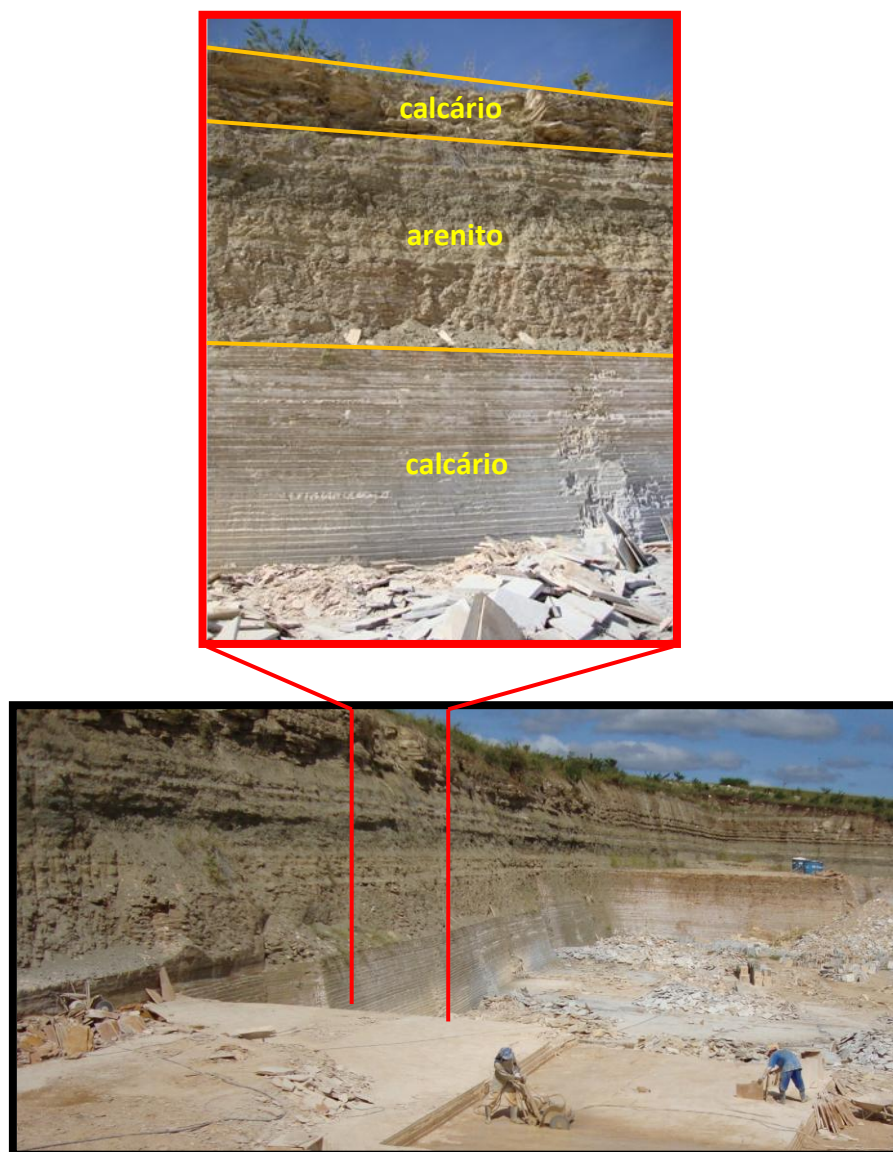


Figura 19 - Afloramento da Formação Crato em uma das diversas minas de extração de calcário laminado em Nova Olinda, com destaque para o perfil sedimentar apresentando intercalações de calcários e arenitos.

O conteúdo fossilífero desta formação é muito rico (Fig. 20). Nos calcários laminados desta formação podem ser encontrados: artrópodes, peixes, anfíbios, quelônios, crocodilomorfos, pterossauros, ostracodes, conchostráceos, possíveis restos de aves, bem como uma rica flora de pólen, esporos e fragmentos vegetais estão presentes (veja Martill, 2007 para uma revisão).

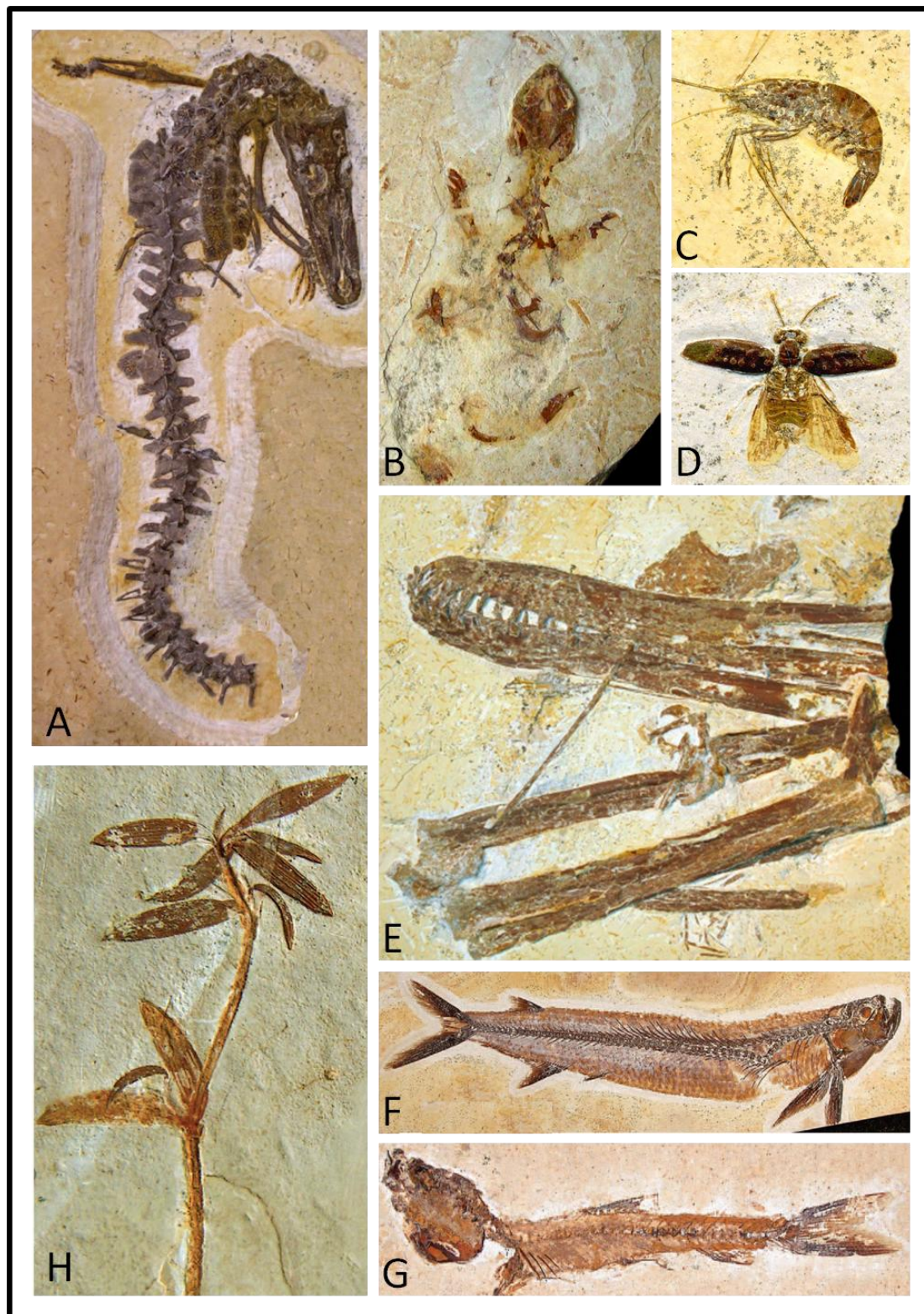


Figura 20 – Conteúdo fossilífero da Formação Crato. (A) Crocodylomorfo *Susisuchus anatoceps* (modificado de Salisbury et al., 2003); (B) Quelônio *Araripemys* (modificado de Oliveira, 2006) (C) Crustáceo (modificado de Martill, 2007); (D) Inseto Coleoptera (modificado de Martill, 2007); (E) Pterossauro *Brasileodactylus* sp. (Modificado de Sayão, 2007); (F) Peixe *Cladocycclus gardneri* (Modificado de Martill, 2007) (G) Peixe *Dastilbe crandalli* (modificado de Martill, 2007) (H) Gimnosperma ident. (Modificado de Martill, 2007). Imagens fora de escala.

Intermediária aos dois *fossilagerstätten* está a Formação Ipubi (*sensu* Valença et al., 2003). Seu estudo se dá principalmente devido as camadas de evaporitos que são explorados para a extração de gipsita (Saraiva et al., 2007). Foi definida como Membro por Beurlen (1971), redefinida por Mabesoone e Tinoco (1973) e elevada a categoria de Formação por Martill (1993) e confirmada como Formação por Neumann e Cabrera (1999). Representa a fácies evaporítica de um sistema lacustre, composta por gipsita e anidrita (Neumann e Cabrera, 1999). As camadas de gipsita (Fig. 21), chegam a uma espessura máxima de 30m e são lateralmente descontínuas, sendo intercaladas por folhelhos, carbonatos e arenitos (Viana e Cavalcanti, 1989).

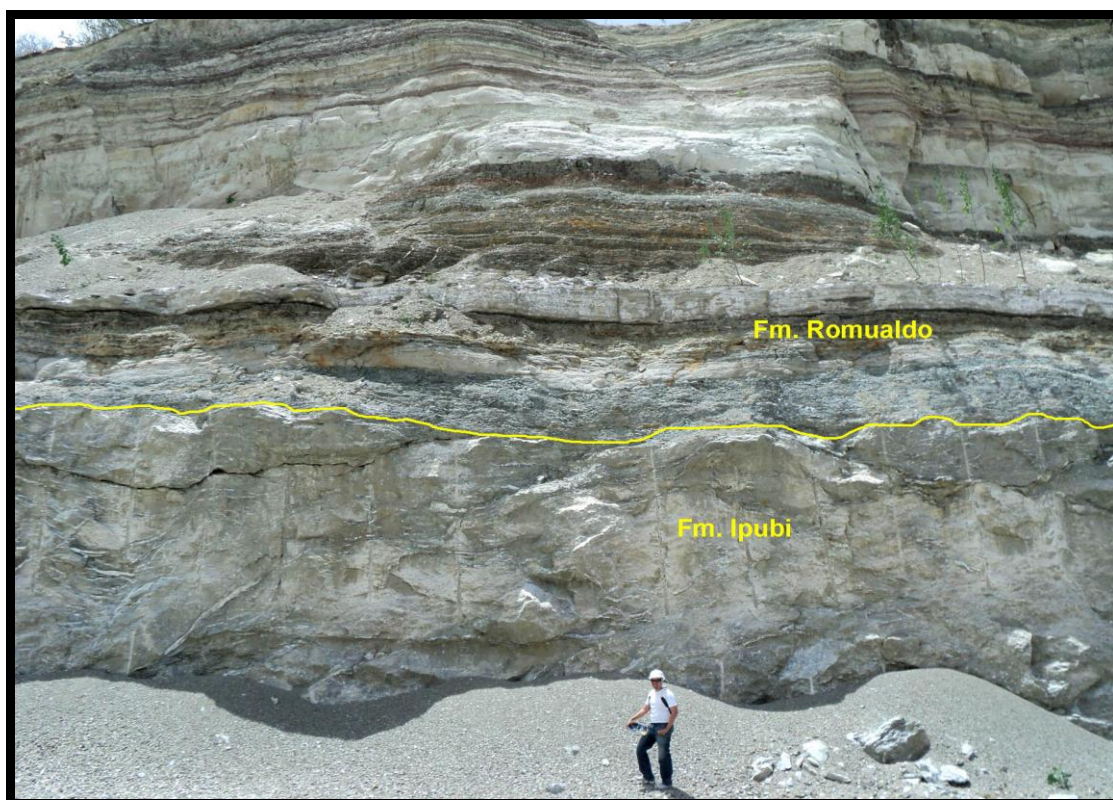


Figura 21 - Afloramento da Formação Ipubi – Mina Pedra Branca, Santana do Cariri – CE, com detalhe para o contato da gipsita com os folhelhos da Formação Romualdo.

Seu conteúdo paleontológico, apesar de promissor, permanece ainda pouco estudado (Lima et al., 2012). Dentre os espécimes fósseis já coletados, podemos citar ostracódes, conchostráceos, fragmentos de gimnospermas e pteridófitas, coprólitos, peixes, quelônios (Viana e Cavalcanti, 1989; Oliveira et al., 2011) (Fig. 22). Os fósseis estão sempre associados aos folhelhos pirobetuminosos, lateralmente em contato com os níveis de gipsita.

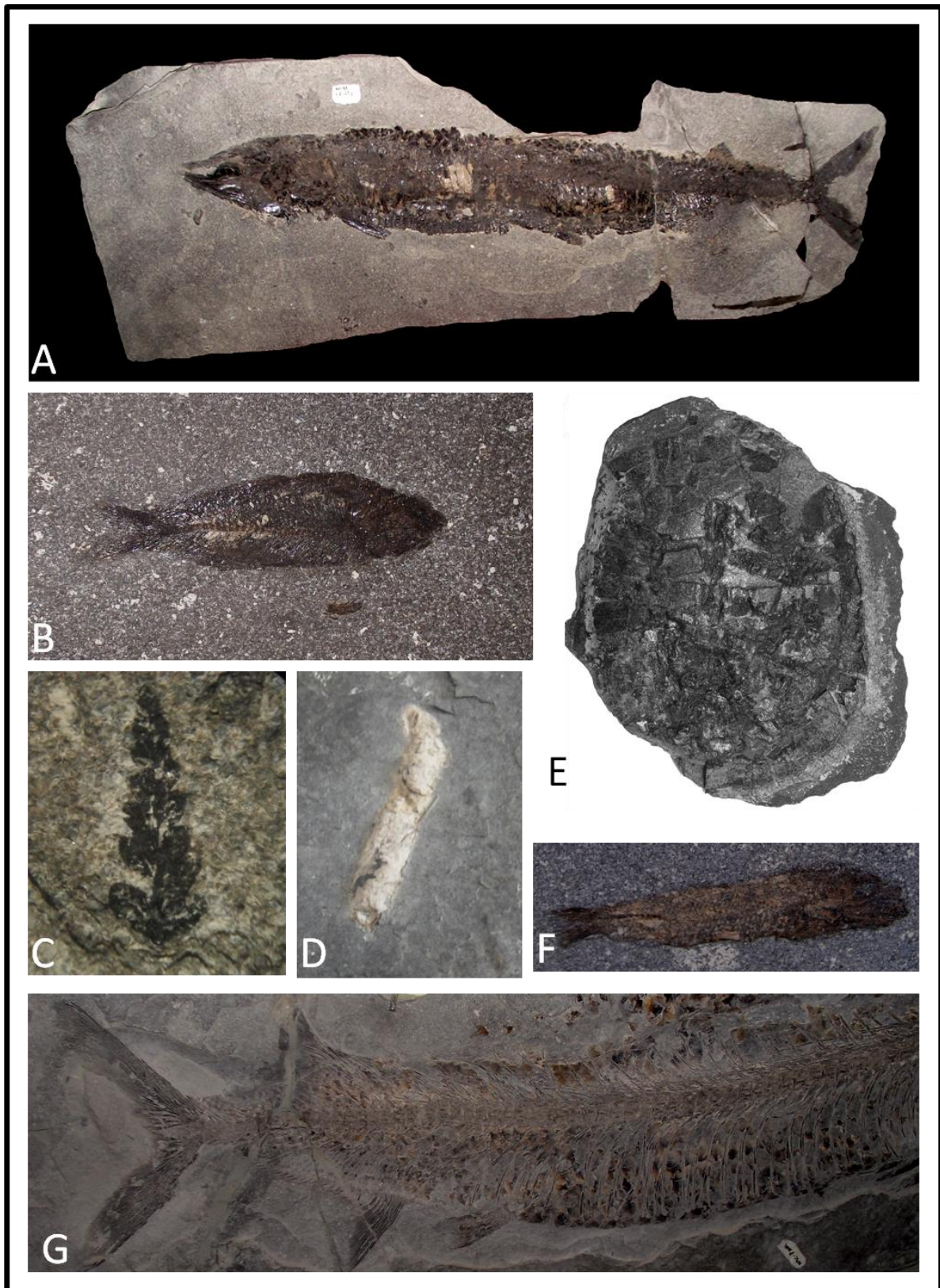


Figura 22 – Conteúdo fossilífero da Formação Ipupi. (A) Peixe *Vinctifer comptoni*; (B) Peixe *Santanichthys diasi*; (C) Ramo de Pteridófitas (D) Coprólito; (E) Carapaça de um Testudine (Modificado de Oliveira et al., 2011); (F) Peixe *Dastilbe crandalli* (G) Peixe *Cladocycclus gardneri*. Imagens fora de escala.

Situada na porção superior do Grupo Santana, logo abaixo da Formação Araripina, a Formação Romualdo apresenta um perfil de rochas que variam desde folhelhos e margas fossilíferas, com intercalações de níveis de calcários, gipsitas e até arenitos friáveis (Neumann e Cabrera, 1999). As margas e folhelhos de coloração cinza esverdeada apresentam concreções carbonáticas, com formatos diferentes, sendo elas esféricas, discóides e irregulares, como apresentado por Saraiva et al. (2007).

Este nível é um importante marco estratigráfico, com continuidade lateral por toda a bacia (Fig. 23) e foi originado, possivelmente, em decorrência de um evento de mortandade em massa (Fara et al., 2005). As concreções carbonáticas da Formação Romualdo constituem o mais fossilífero nível estratigráfico da Bacia do Araripe (Assine, 1992, 2007; Mabesoone e Tinoco, 1973). No topo da Formação Romualdo, um nível de coquinas com a presença de moluscos marinhos e equinóides atesta um ambiente de condições marinhas (Beurlen, 1963; Martil, 1993; Sales, 2005).

Os afloramentos da Formação Romualdo estão localizados nas encostas da Chapada do Araripe, logo abaixo das camadas arenosas da Formação Araripina e, sobretudo, da Formação Exu, a uma cota média de 700m de altitude. Sua seção tipo foi definida na Mina Pedra Branca (município de Nova Olinda, CE), tendo como localidades de referência o Sítio Romualdo (Município de Crato, CE) e a Serra do Mãozinha (município de Missão Velha, CE) (Viana e Cavalcanti, 1989).

Os fósseis preservados no núcleo das concreções calcárias da Formação Romualdo estão, geralmente, não compactados e extremamente bem preservados (Fig. 24), sendo comum a preservação de tecidos moles (Kellner et al., 2002). Os peixes, grupo mais abundante nesta formação, possuem uma elevada diversidade (Saraiva et al., 2010), incluindo Chondrichthyes (como *Iansan beurleni* Silva Santos, 1968 e *Tribodus limae* Brito e Ferreira, 1989), Actinoptérigeos (os mais representativos sendo, provavelmente, *Vinctifer comptoni* Jordan, 1841, *Rhacolepis buccalis* Agassiz, 1841 e *Tharrias araripis* Jordan e Branner, 1908) e Celacantídeos

(*Axelrodichthys araripensis* Maisey, 1986 e *Mawsonia gigas* Woodward, 1907). Dentre os tetrápodes, já foram registradas cinco espécies de tartarugas (*Araripemys barreto* Price, 1973, *Santanachelys gaffneyi* Hirayama, 1998, *Cearachelys placidoi* Gaffney et al., 2001, *Euraxemys esweini* Oliveira e Kellner, 2007, *Brasilemys josai* Lapparet de Broin, 2000) alguns dinossauros (*Angaturama limai* Kellner e Campos, 1996, *Irritator chandleri* Martill, Cruickshank, Frey, Small e Clark, 1996, *Santanaraptor placidus* Kellner, 1999 e *Mirischia assimetrica* Naish, Martill e Frey, 2004), crocodilomorfos (*Araripesuchus gomesi* Price, 1959 e *Caririsuchus camposii* Kellner, 1987), além de uma enorme diversidade de pterossauros com várias espécies descritas (*Anhanguera piscator* Kellner e Tomida, 2000; *Cearadactylus atrox* Leonardi e Borgomanero, 1985; *Tapejara wellnhoferi* Kellner, 1989b, *Tupuxuara longicristatus* Kellner e Campos, 1988) não menos importantes, alguns vegetais foram reportados por Duarte em 1985, onde em seu trabalho ela descreve alguns ramos de gimnospermas e os associa a *Brachyphyllum obesum* Heer, 1881 e *Brachyphyllum castilhoi*, preservados em concreções calcárias (ver, Price, 1959; Maisey, 1991; Riff et al., 2010; Hirayama, 1998; Oliveira e Romano, 2007; Kellner e Tomida, 2000; Kellner e Campos, 2002; Coimbra et al., 2002; Carvalho e Santos, 2005 para uma revisão)



Figura 23 - Afloramento da Formação Romualdo, Mina Pedra Branca, detalhe da continuidade lateral desta Formação.

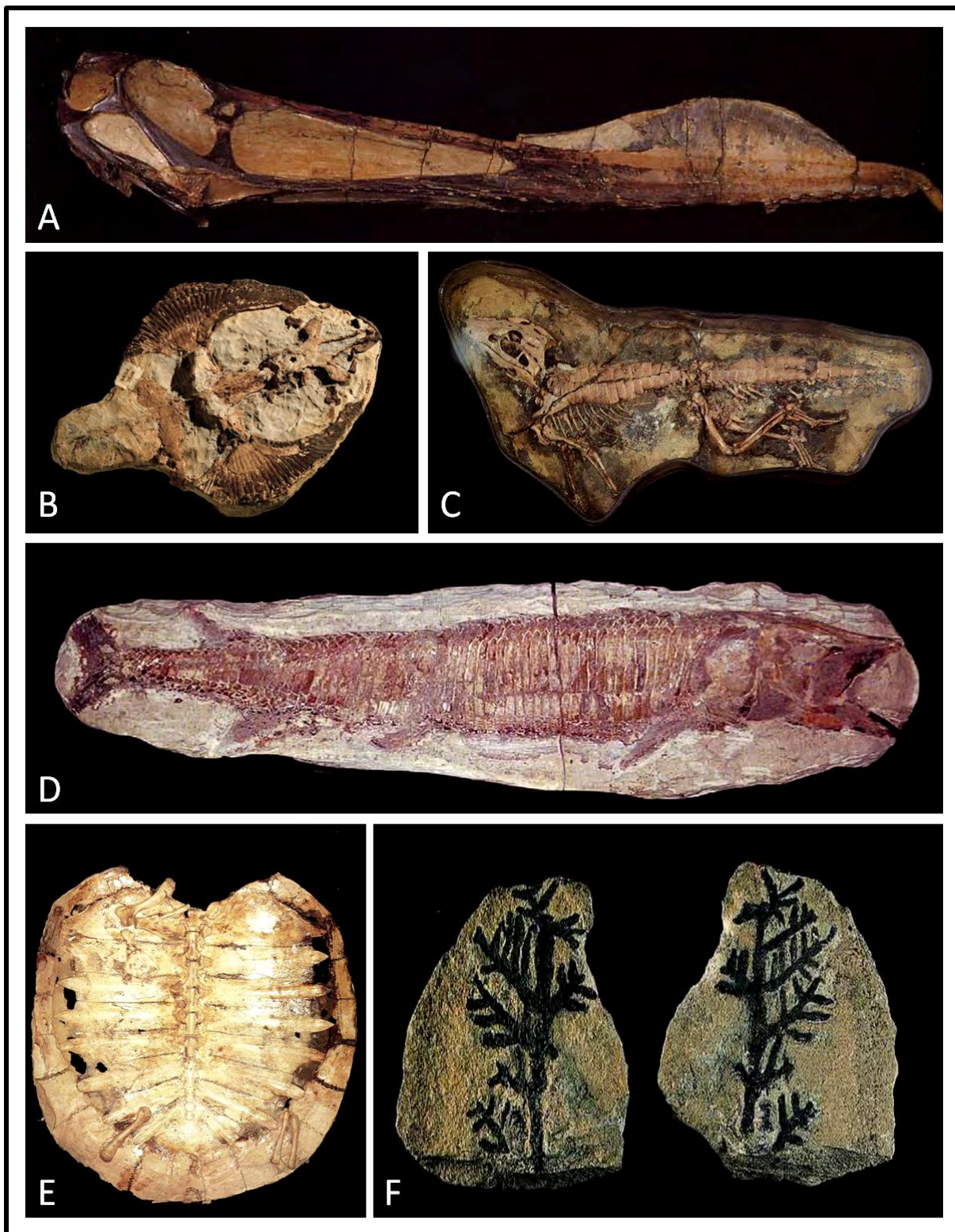


Figura 24 – Conteúdo fossilífero da Formação Romualdo. (A) Pterossauro, *Anhanguera blittersdorffi* (modificado de Maisey, 1991); (B) Chondrichthyes, *Iansan beurleni*; (C) Crocodylomorfo, *Araripesuchus camposi* (modificado de Maisey, 1991); (D) Peixe, *Vinctifer comptoni* (modificado de Maisey, 1991); (E) Quelônio, *Araripemys barretoii* (modificado de Maisey, 1991); (F) Vegetal, *Brachyphyllum obesum*. Imagens fora de escala.

Acima da Fm. Romualdo está depositada a Formação Araripina. Segundo Assine (1990), esta foi denominada para representar os sedimentos essencialmente terrígenos que ocorrem na base da Formação Exu (Fig. 25). É composta por lutitos e arenitos argilosos de coloração vermelha amarelada (Neumann e Cabrera, 1999). Quanto às estruturas sedimentares, estão presentes estratificações cruzadas, raras estruturas de fluidização e marcas de ondas (Neumann e Cabrera, 1999) além de evidências de tectonismo sindeposicional, com a presença de truncamentos na estratificação, bem como de fraturamentos mais jovens, nos arenitos, intercalados nos ritimitos, são encontradas também correntes unidirecionais (Assine, 2007). O seu ambiente deposicional é tido como palustre e lagunar anóxico, de planície de inundação (Neumann e Cabrera, 1999).

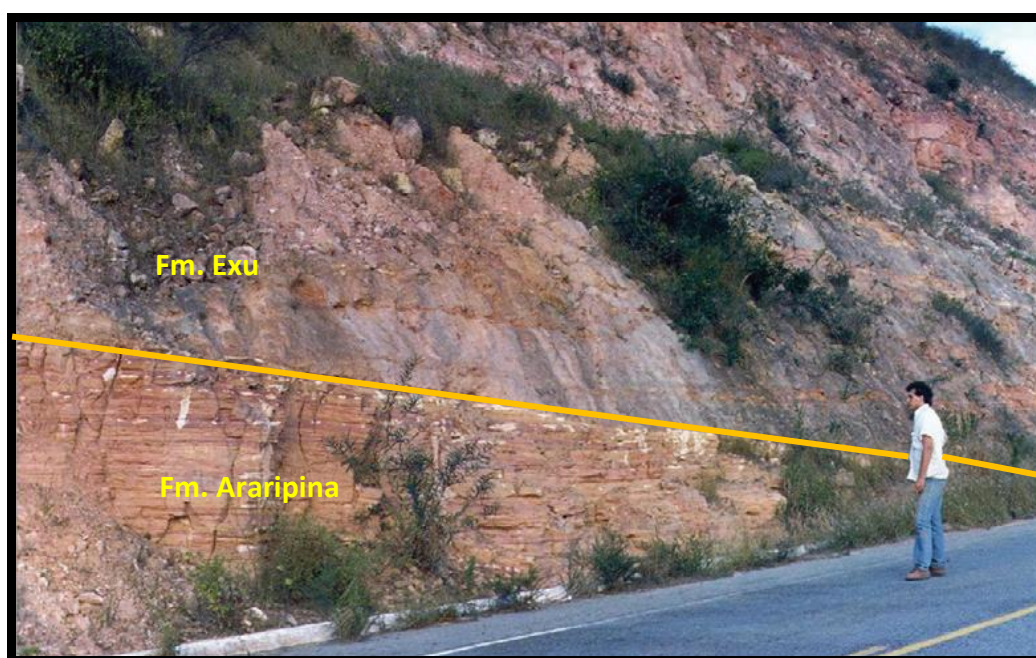


Figura 25 - Afloramento da Formação Araripina, onde é possível visualizar o contato dos arenitos da Fm. Exu, com a Formação Araripina. (Modificado de Assine, 2007).

Discordantemente sobre a Formação Araripina, encontra-se a Formação Exu (Fig. 26), uma sequência de 150-200m de arenito espesso que cobre a Chapada do Araripe (Valença et al., 2003). É representada por uma sucessão de argila e arenito friável de diversas granulometrias, com a presença de estratificações cruzadas (Valença et al., 2003). A Fm. Exu apresenta quatro

tipos de fácies dentro de um ambiente fluvial entrelaçado de baixa sinuosidade (Valença, 1987). Apesar desta Formação ser afossilífera, postula-se que sua idade pode ser Albiana para o início do Cenomaniano, devido à sua posição estratigráfica (Valença et al., 2003).

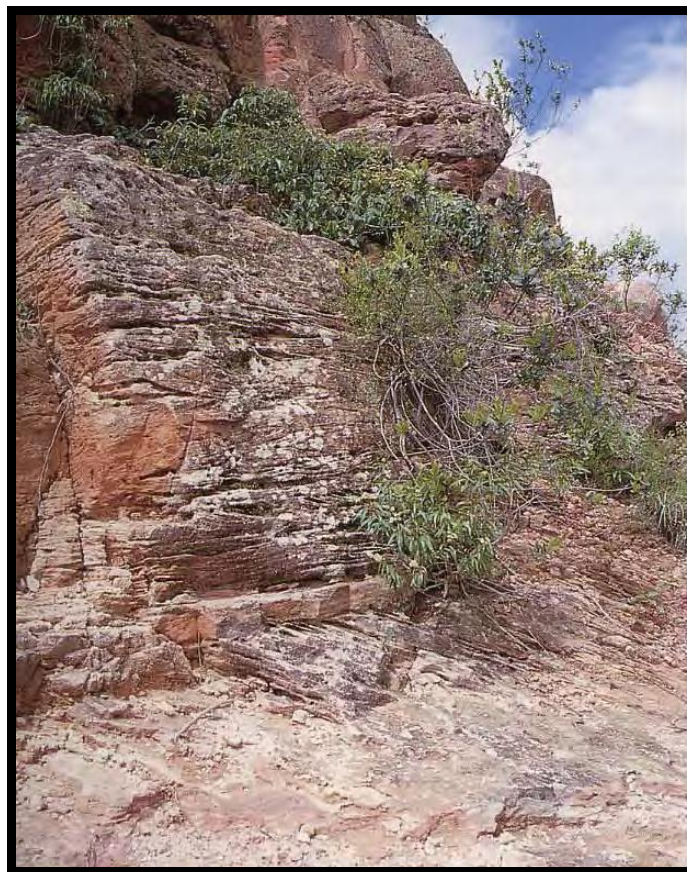


Figura 26 - Afloramento da Formação Exu, contendo arenitos com estratificações cruzadas. (Modificado de Maisey, 1991).

2.5. Área de estudo

O fóssil LPU-017 foi coletado sobre o solo na localidade sítio São Gonçalo, conhecido popularmente como “descampado”. A área está localizada a cerca de 1 km do centro da cidade Santana do Cariri, e a 200 m sítio Cana Brava (07° 10’ 54” S 39° 43’ 06” W e UTM 926286, com 596m de altitude) (Fig. 27), devido a proximidade, o sítio São Gonçalo mantém a mesma conformação geológica que o geossítio sitio Cana brava . O sítio Cana Brava está dentro do território do Geopark Araripe e recebe diversos pesquisadores e estudantes pelo seu famoso nome Geossítio Parque dos Pterossauros. Nessa localidade

são encontrados uma grande quantidade de ictiólitos, além de concreções contendo restos de pterossauros, o que deu origem ao nome do local. Esse geossítio recebe inúmeras visitas de pesquisadores de universidades nacionais e internacionais, e demais estudiosos, por constituir uma imensa riqueza paleontológica (Da Rosa, 2008; Brito e Perinotto, 2012; Lopes e Chacon, 2012).

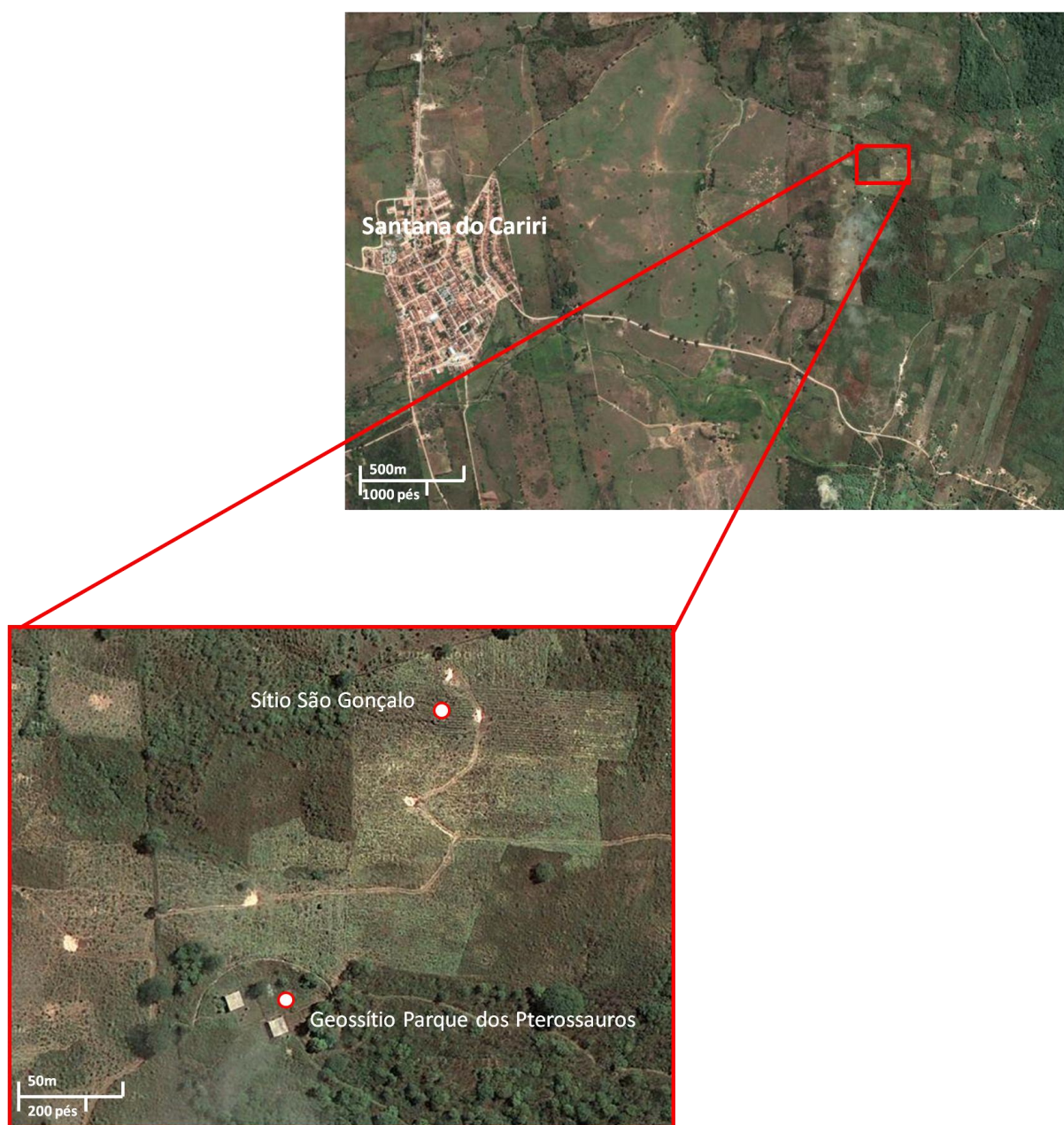


Figura 27 – Fotografia de satélite mostrando a localização do Sítio São Gonçalo a 1 km da cidade de Santana do Cariri, e em detalhe a localização do sítio São Gonçalo a 200 m do Parque dos Pterossauros.

Diversas escavações foram realizadas no Parque dos Pterossauros (Fig. 28). Fara et al. (2005) realizaram uma escavação controlada no Parque dos pterossauros, neste trabalho coletaram um total de 233 concreções dos 53 m de folhelhos extraídos. O conteúdo taxonômico geral das concreções foi representado em porcentagens, sendo que 62% das concreções representaram Actinopterygii, 31% representaram peixes não identificados e 6% representaram fragmentos de ramos da gimnosperma *Brachyphyllum* sp. e 0,5% representaram ostracodes.



Figura 28 – Visão geral de uma escavação realizada no Parque dos Pterossauros, onde é possível se observar as concreções calcárias encaixadas nos folhelhos, representadas pelas setas.

O sítio São Gonçalo (Fig. 29 A) pertence ao fundador e atual diretor do Museu de Paleontologia da URCA, em Santana do Cariri, Plácido Cidade Nuvens. O exemplar LPU-017 foi coletado sobre o solo por um de seus funcionários, em uma ronda rotineira pelo sítio, e encaminhado pelo prof.

Plácido para o Laboratório de Paleontologia da URCA, para que pudesse ser analisado. Na localidade, os fósseis da Formação Romualdo, são encontrados comumente sobre o solo (Fig 29 B), devido ao intemperismo natural, e a ação antrópica (quando a terra é arada e os fósseis são expostos).



Figura 29 – (A) Visão geral da área de estudo; (B) Detalhe do local de onde foi retirada a concreção contendo LPU-017, chamando atenção para a quantidade de concreções calcárias sobre o solo indicadas pelas setas.

3. OBJETIVOS

3.1. Objetivo Geral:

Realizar a preparação e descrição de um novo espécime de pterossauro Anhangueridae, preservado em uma concreção calcária da Formação Romualdo e prover uma análise dos padrões de diferenciação craniana das espécies referidas ao clado Anhangueridae para a Bacia do Araripe. Para tal utilizando análises morfométricas geométricas, e uma análise cladística incluindo um novo táxon.

3.2. Objetivos Específicos:

Preparar e descrever o espécime (LPU-017).

Realizar análises de morfometria geométrica bidimensional em crânios das espécies pertencentes ao clado Anhangueridae.

Incluir o espécime LPU-017 na matriz de dados de Wang et al., 2009, afim de verificar sua afinidade com os demais táxons do grupo.

4. MATERIAL E MÉTODOS:

Para a realização deste trabalho foi utilizado o espécime LPU-017, depositado na coleção de fósseis do Laboratório de Paleontologia da Universidade Regional do Cariri. Seu desenvolvimento se deu em três etapas conforme descritas a seguir.

4.1. Preparação mecânica

O método utilizado para a preparação de LPU-017 foi estritamente mecânico utilizando a metodologia de May et al. (1994) e Silva e Kellner (2006) (Fig. 30). Para a realização deste trabalho, foram utilizados o espaço e equipamentos do Laboratório de Biodiversidade do Nordeste, no Centro Acadêmico de Vitória (CAV-UFPE). Primeiramente o fóssil foi desbastado com pequenas ponteiros de aço, com um auxílio de martelo pena, retirando uma parte da rocha matriz, sem se aproximar do fóssil, em seguida a rocha matriz foi desgastada com auxílio de um *Vibrograve Graviren*, com ponteira de aço. Para finalização da preparação mecânica utilizamos uma caneta pneumática modelo Paleoaro PAT-2.5S com uma ponteira de carbide 2.5 *stylus*, acoplada a um sistema de ar comprimido portátil Schulz AIRPlus 2,3MS. Nesta etapa foi possível preparar as estruturas ósseas mais delicadas sob uma lupa de braço articulado com amplificação de 10x, como a crista sagital pré-maxilar, o palato, os dentes e parte das vértebras.

Em todo o processo de preparação o fóssil foi recoberto com resina *Paraloid® B-72/ Acryloide B-72* um copolímero de etilmetacrilato e metilacrilato, que solubilizado em acetona é fundamental para que seja conferida uma maior resistência aos fósseis. Eventuais quebras ocorrentes durante a preparação foram reparadas através da utilização de adesivo a base de cianoacrilato (adesivo instantâneo universal).

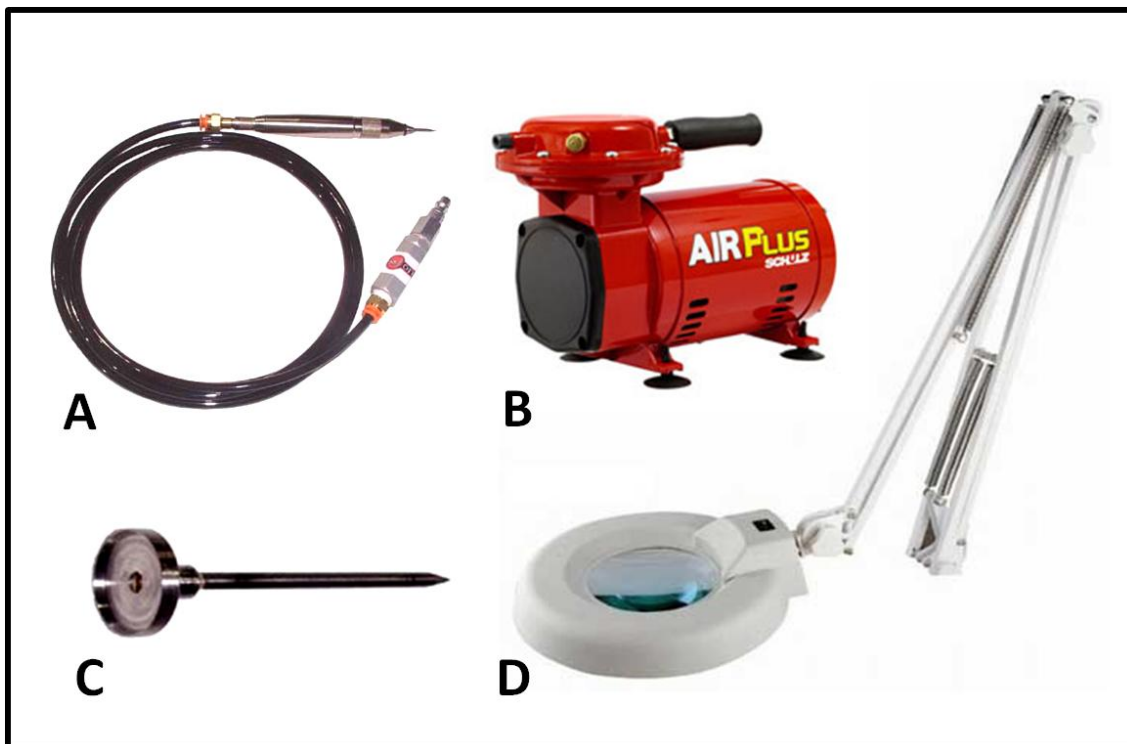


Figura 30 – Material utilizado durante a preparação: (A) caneta pneumática modelo Paleoar PAT-2.5S, (B) sistema de ar comprimido portátil Schulz AIRPlus 2,3MS, (C) ponteira de carbide 2.5 stylus, (D) lupa de braço articulado com amplificação de 10x.

Para a preparação da parte rostral de LPU-017, onde estão preservados alguns dentes, utilizou-se uma cobertura de polietileno-glicol 4000 (*Carbowax*) com corante azul. Após a retirada mecânica de grande parte da rocha matriz onde os dentes estavam preservados, o lado esquerdo do crânio, onde estão preservados dois dentes (Fig. 31), foi fixado em uma base de madeira com *Carbowax*. Toda a superfície óssea foi isolada com uma camada de paralóide. Com um pincel foram aplicadas camadas de *Carbowax* no fóssil, até adquirir uma espessura que tornasse horizontal a superfície do material. Foi colocada uma camada de *Carbowax* na base de madeira no mesmo molde do exemplar, encaixando as duas partes. Esta técnica tem como finalidade proporcionar uma maior resistência ao material, durante a aplicação dos métodos tradicionais de preparação de vertebrados fósseis.

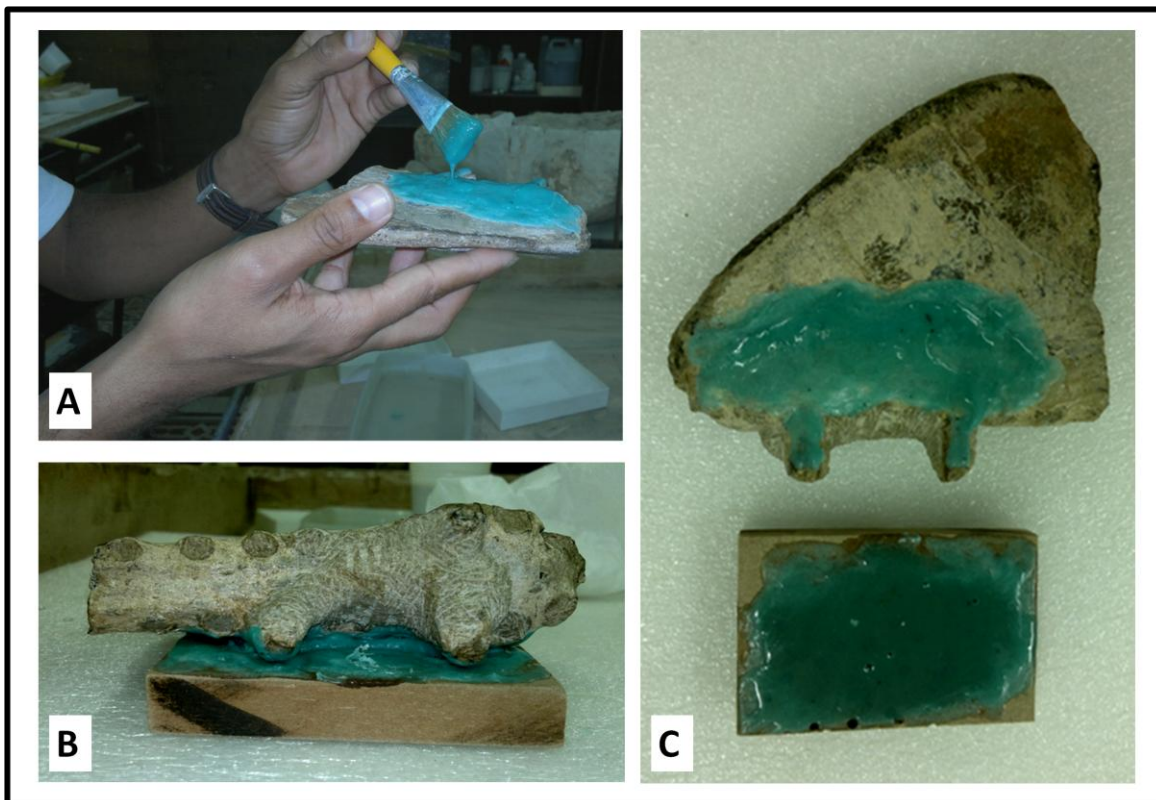


Figura 31 – Aplicação do Polietileno-glicol 4000 (*Carbowax*): (A) Aplicação do *Carbowax* com pincel no lado esquerdo do crânio, (B) vista ventral do rosto com os dentes já fixados com *Carbowax* na base de madeira, (C) área de aplicação do *Carbowax*.

Após o término da preparação mecânica, o exemplar foi tratado com imersão em ácido fórmico a 10%, para retirada de restos da matriz rochosa original (carbonato de cálcio), o espécime foi imerso na solução ácida por cerca de uma hora, alocado em um recipiente plástico em uma capela. Toda a etapa de preparação foi realizada nas dependências do Laboratório de Biodiversidade do Nordeste – BIONE, do Centro acadêmico de Vitória – CAV/UFPE. Após a preparação, foi possível a visualização de todas as vistas do espécime, pois se encontravam livres da matriz, permitindo sua descrição e comparação.

4.2. Descrição e Comparação

Após a preparação, o espécime foi fotografado, medido e descrito. Em seguida foram feitas comparações com outros exemplares descritos na literatura e observação direta dos holótipos depositados na coleção de Paleovertebrados do Museu Nacional/UFRJ. Foram analisados holótipos e

alguns exemplares referidos das espécies: *Anhanguera blittersdorffi*, *Anhanguera santanae*, *Anhanguera robustus*, *Anhanguera piscator*, *Anhanguera araripensis*, *Anhanguera spielbergi* e *Tropeognathus mesembrinus*.

4.3. Análises morfométricas

Para a análise da variação morfológica do crânio de pterossauros anhanguerídeos, foi utilizado o método de morfometria geométrica bidimensional, uma técnica quantitativa usada para resumir e estudar a variação da forma, através de uma coleção de espécimes (Bookstein, 1991; O'Higgins, 2000; Zelditch et al., 2004). Este método é superior as tradicionais técnicas morfométricas, muitas vezes baseadas em análises multivariadas de comprimento e medidas de ângulo, porque preservam a geometria, e então são capazes de separar a forma do tamanho e melhor captar sutis fontes de variação, que não são facilmente resumidas por medições simples (O'Higgins, 2000; Rohlf, 2000).

Para tal utilizamos fotografias dos holótipos e alguns espécimes referidos para cada espécie analisada, sempre atentando para que houvesse a preservação da crista pré-maxilar. Foram incluídas as espécies: *Anhanguera spielbergi* (RGM 401 880), *Anhanguera piscator* (NSM-PV 19892), *Anhanguera araripensis* (SAO 16494), *Anhanguera blittersdorffi* (MN 4805-V), *Anhanguera santanae* (AMNH 22555) e *Tropeognathus mesembrinus* (BSP 1987 I 46). Apesar de dados ausentes reduzirem o poder estatístico da análise, excluímos a espécie *Anhanguera robustus* por apresentar espécimes incompletos.

4.3.1. Imagens e marcos anatômicos

Neste estudo foram utilizadas imagens digitais (formato Jpg) dos crânios de cada espécie em vista lateral. As imagens de *A. araripensis*, *A. blistersdorffi* e *A. piscator* foram retiradas das publicações, já as imagens de *T. mesembrinus*, *A. spielbergii* e *A. santanae* foram retiradas diretamente dos espécimes, utilizando uma câmera Nikon Coolpix P80 (Nikon, Inc., Melville, New York) com uma resolução de 3148 x 796 pixels.

Os tipos de dados que contêm as maiores informações utilizadas pelos métodos morfométricos são os marcos anatômicos ou *landmarks*, neste caso, a homologia é considerada um mapeamento de pontos, onde o importante é a correspondência, relacionando pontos a pontos, e não partes a partes, sendo que um ponto é uma estrutura mais facilmente definida que uma parte estrutural (Bookstein, 1991; Zelditch et al., 2004). Os marcos anatômicos estão relacionados às explicações sobre processos biológicos e, quando selecionados e utilizados na morfometria geométrica, podem reproduzir o objeto ou a estrutura estudada (Monteiro e Reis, 1999). Desta forma, determinamos 26 marcos para a vista lateral esquerda do crânio. Esses marcos foram digitalizados utilizando TPSDig (Rohlf, 2010), onde, 13 marcos foram incluídos nas extremidades do crânio como a região occipital, rostrum, quadrado jugal, jugal, esquelomaxilar, maxila, opistótico, supraorbital e pré-maxila e os 13 marcos restantes foram desenhados na crista sagital pré-maxilar como função de curva (Fig. 32). Posteriormente, esses marcos foram alterados no arquivo de documento de texto (txt) do arquivo tps, para que o software TPSRelw identificasse os marcos na crista.

Os *links* e *sliders* foram marcados em cada crânio utilizando o software TPSUtil. O programa TPSRelw foi utilizado para construir o consenso e visualizar a deformação da grade na medida em que o crânio ou crista aumentavam de tamanho e forma.

4.3.2 Análise de componentes principais (ACP) e sobreposição de procrustes

Para a análise da forma, foi aplicado o método de sobreposição de procrustes (Rohlf e Slice, 1990). Esse método consiste em remover os efeitos de tamanho, translação e rotação nas fotografias. Utilizamos então o software MorphoJ (Klingenberg, 2011), para minimizar a variação de forma entre as amostras, como as causadas por tamanho, posição e rotação. Esse procedimento produziu um conjunto de marcos coordenadas (GPA), que foram então convertidas em uma matriz de covariância e submetidas a análise de componentes principais (ACP).

As Análises de Componentes Principais (ACP) apresentam a vantagem de resumir a informação contida nas variáveis originais em apenas alguns componentes principais (PCs), nos quais maximiza a variância da amostra. Assim, possibilitou-se a visualização dos ordenamentos dos grupos (aqui representado por cada uma das espécies), nos eixos de maior variação. Esta análise multivariada assimila dados de todos os marcos e os reduzem em um conjunto de pontuações que resumem a forma do crânio de cada táxon. De posse destes resultados, foi possível verificar o quão diferente é a crista sagital pré-maxilar em cada uma das espécies analisadas e se esse dado pode ser interpretado como crescimento isométrico ou alométrico, além da relação morfometria/filogenia.

4.4 Posicionamento filogenético

Com a descrição finalizada, o indivíduo foi posicionado na matriz filogenética de Wang et al. (2009). A escolha da matriz em questão se deve por apresentar caracteres cranianos e não-cranianos, além de englobar indivíduos de diversas idades e regiões. Essa matriz corresponde a uma versão mais expandida e atualizada de trabalhos anteriores (Kellner, 2003; 2004; Wang et al., 2008). É composta por 59 táxons e 89 caracteres (51 cranianos e 38 póscranianos).

Para a análise filogenética a matriz foi submetida ao programa TNT (*Tree analysis using New Technology*), utilizando-se o método de busca heurística e TBR (Goloboff et al., 2000; Swofford, 2003). Para a reamostragem, foram empregados os métodos de *bootstrap* e *Bremer*, com 10.000 réplicas para cada um, na matriz estudada. Os resultados foram comparados com outras análises filogenéticas descritas na literatura, e foi gerada uma árvore de consenso incluindo LPU-017 e *Anhanguera spielbergi*.

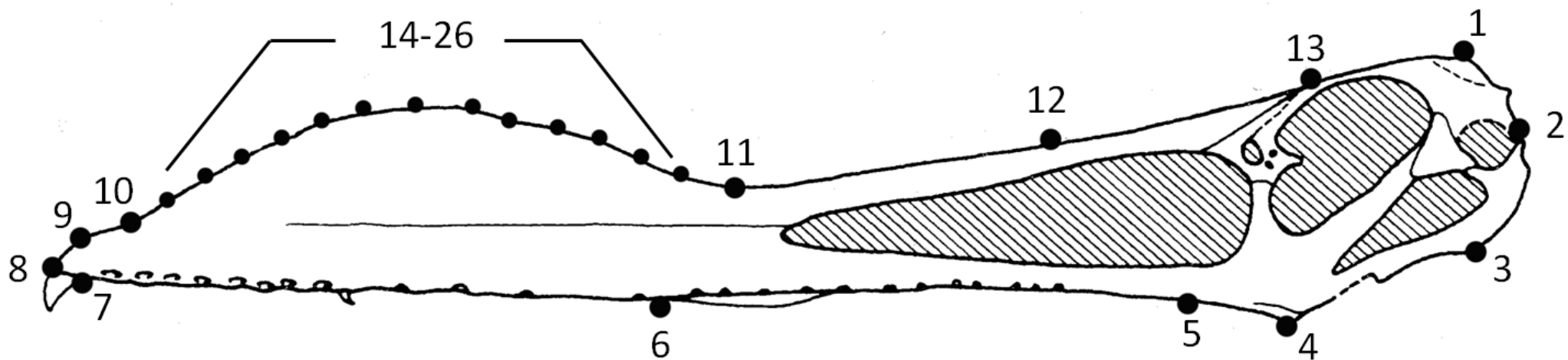


Figura 32 - Marcos anatômicos: 1- crista parietal; 2 – opistótico; 3 – esquamosal; 4 – quadradojugal; 5,6 – jugal; 7 – maxila; 8,9 – pré-maxila (rostro); 10 – início da crista sagital pré-maxilar; 11- término da crista sagital pré-maxilar; 12 – pré-maxila; 13 – supra orbital; 14-26 – marcos anatômicos em função de curva posicionados na borda superior da crista pré-maxilar.

5. RESULTADOS

5.1. Preparação mecânica

O processo de preparação consiste em expor o fóssil, retirando a rocha matriz em que o mesmo encontra-se inserido. Consiste de uma fase crucial da metodologia paleontológica, equiparando-se, em importância, até mesmo ao estudo dos espécimes propriamente ditos (Kellner, 1995).

A preparação de LPU-017 (Fig. 33) durou um período de seis meses. Devido ao material ter sido coletado rolado na superfície, a concreção estava dividida em 5 partes, com os ossos completamente recobertos. Dessa forma a preparação se deu por partes, sendo iniciada com a região rostral, seguida pela pré-maxila e maxila.

A região da fenestra nasoanterorbital não foi totalmente preparada, pois ali o sedimento está apoiando a porção superior preservada da pré-maxila. Teve-se cuidado especial na porção rostral ao retirar o sedimento que envolvia os dentes e a pré-maxila. Na região posterior do crânio verificamos que houve deslocamento dos ossos jugal, quadradojugal e esquamosal em direção da porção anterior do crânio, se posicionando acima da fenestra nasoantorbital e maxila.

Algumas regiões apresentavam erosão da superfície óssea como observado na borda superior da crista sagital pré-maxilar, em parte do frontal, supraorbital, crista frontal, crista parietal, crista supraoccipital e fenestra pós-temporal. Isso se deve ao fato do material ter sido coletado sobre a superfície, passando algum tempo exposto aos agentes intempéricos. Duas vértebras cervicais associadas ao crânio que se situavam ao longo do limite da concreção estão completamente preservadas porém já estavam expostas antes da preparação.



Figura 33 – (A) LPU-017 antes da preparação; (B) preparado. Escala 100mm.

5.2 Sistemática paleontológica

Pterosauria Kaup, 1834

Pterodactyloidea Plieninger, 1901

Anhangueridae Campos e Kellner, 1985

Nov. Gen.

Nov. sp

Holótipo: Crânio completo, atlas e axis (Fig. 34). Depositado no Laboratório de Paleontologia da Universidade Regional do Cariri (LPU-017), Crato-CE. Uma réplica completa da amostra encontra-se depositada no Laboratório de Biodiversidade do Nordeste, Centro acadêmico de Vitória/UFPE, Vitória de Santo Antão - PE;

Stratum typicum: Preservado em uma concreção calcária típica da Formação Romualdo, Grupo Santana (Aptiano/Albiano) da Bacia do Araripe. Foi coletado no sítio São Gonçalo, a cerca de 1km de Santana do Cariri – CE (07° 10' 54" S 39° 43' 06" W e UTM 926286, com 596m de altitude)

Diagnosis: Crista sagital pré-maxilar relativamente longa e alta, estando na mesma altura que o ponto mais alto do crânio (localizado na região occipital). Crista sagital pré-maxilar iniciando-se na região anterior do crânio (rostro) e se estende até o 22º par de alvéolos, não recobrimdo a fenestra nasoanterorbital nem as narinas internas. Presença de 35 pares de alvéolos. Crista palatal suave que se inicia no 5º par de alvéolos e termina no 13º par. Elevada expansão da pré-maxila em forma de colher. Palato com formato convexo na porção rostral. Narinas internas não se estendendo lateralmente. Pequena elevação convexa do palatino. Presença de 5º, 6º e 7º alvéolos menores do que o 4º e o 8º, diminuindo seu diâmetro a partir do 18º par agrupando-se de três em três.

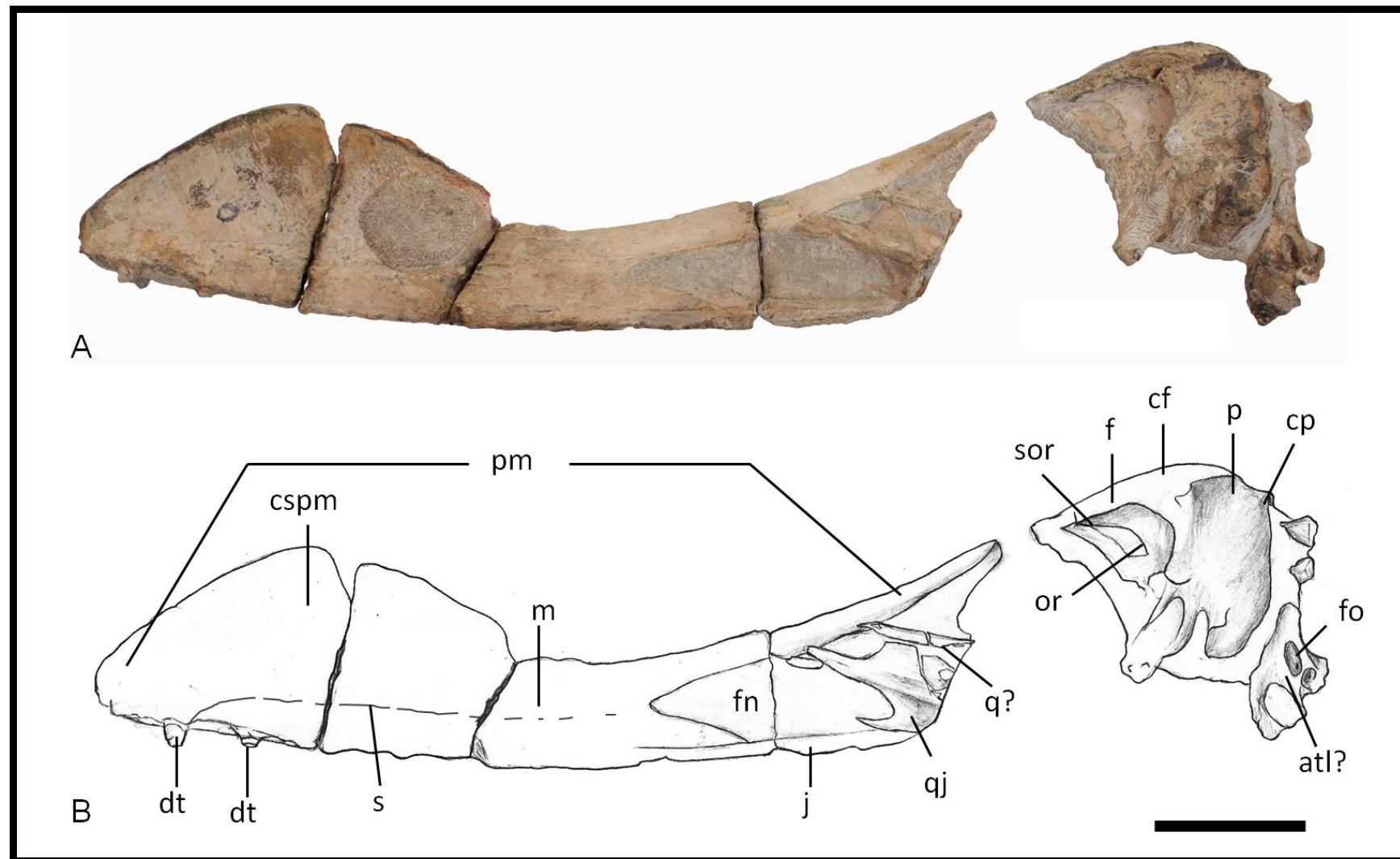


Figura 34 – A, B - LPU-017. Vista lateral esquerda do crânio. Escala 100mm.

5.3 Descrição e comparação

O material em estudo foi coletado em superfície, estando preservado em 5 concreções, que unidas formam a silhueta quase total do crânio. Está preservado tridimensionalmente, tipo de fossilização comumente encontrada nas concreções calcárias da Formação Romualdo. O crânio é alongado, apresentando uma crista sagital pré-maxilar alta e longa que termina antes do início da fenestra nasoanterior. Anteriormente, o crânio expande-se em forma de colher. O rosto é arredondado contendo dois alvéolos, que estão situados acima dos alvéolos subsequentes (Fig. 35). Sua dentição é constituída por pelo menos 35 pares de alvéolos, que aumentam seu espaçamento em direção posterior. As maxilas estão incompletas e deslocadas, o que pode significar que sua dentição poderia ser maior. O crânio apresenta a sutura dos frontais não fusionada, uma vez que o tamanho total do crânio nesse ponto de seu desenvolvimento é maior do que alguns indivíduos adultos pertencentes ao mesmo gênero.

Pré-maxila

Em LPU-017 é possível a visualização da sutura entre a pré-maxila e as maxilas. Uma ranhura que indica o contato entre esses ossos. Inicia-se no 6º par de alvéolos e se estende até a margem superior da fenestra nasoanterior. Esta estrutura também está presente 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 e Tomida, 2000). A margem anterior da pré-maxila é arredondada, formando com a crista sagital um ângulo de 90º, diferente portanto de *Coloborhynchus clavirostris* e *Uktenadactylus wadleighi*, por apresentarem a margem anterior achatada formando quase um ângulo reto (fig. 36).

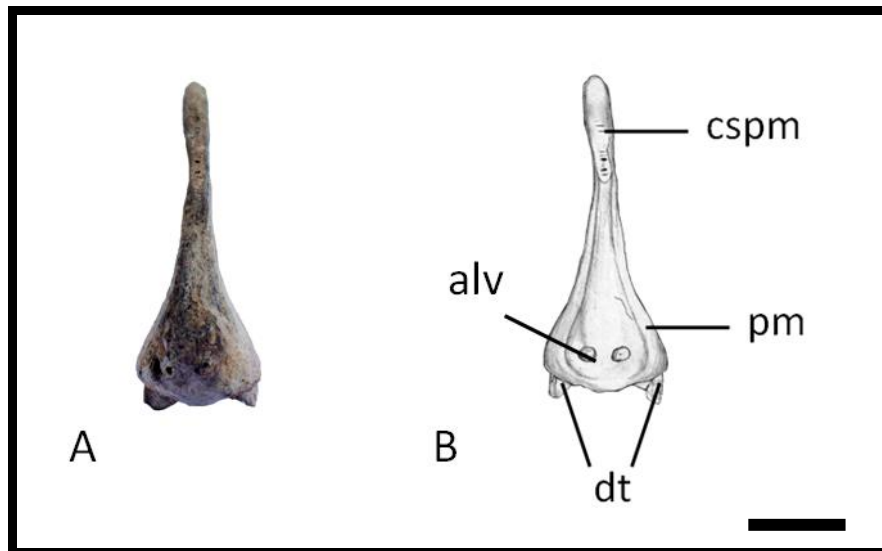


Figura 35 – A,B - LPU-017. Vista anterior do crânio. Escala 50mm.

Na extremidade rostral, apresenta uma crista sagital com altura de 92mm, estando no mesmo nível do ponto mais alto do crânio (região occipital). As bordas anteriores estendem-se lateralmente e formam um aspecto triangular. Essa crista inicia-se no primeiro par de alvéolos (extremidade mais anterior do rostro) e se estende até pelo menos o 22º par de alvéolos da prémaxila com cerca de 285mm. Diferente portanto, de *Tropeognathus mesembrinus* outro gênero que apresenta uma crista sagital localizada anteriormente no crânio, já que neste táxon, ela é mais curta, se estendendo até o 9º alvéolo. Comparações com *Ornitocheirus simus*, que apresenta esta mesma condição de início da crista prémaxilar não foram possíveis por se tratar de um exemplar muito fragmentado. Em outros anhanguerideos, como *Siroccopteryx moroccensis*, *Uktenadactylus wadleighi* e todas as espécies do gênero *Anhanguera*, a crista pré-maxilar começa posteriormente em relação à de LPU-017. Ainda, o novo material apresenta uma expansão na pré-maxila em forma de colher como nos outros Anhangueridae.

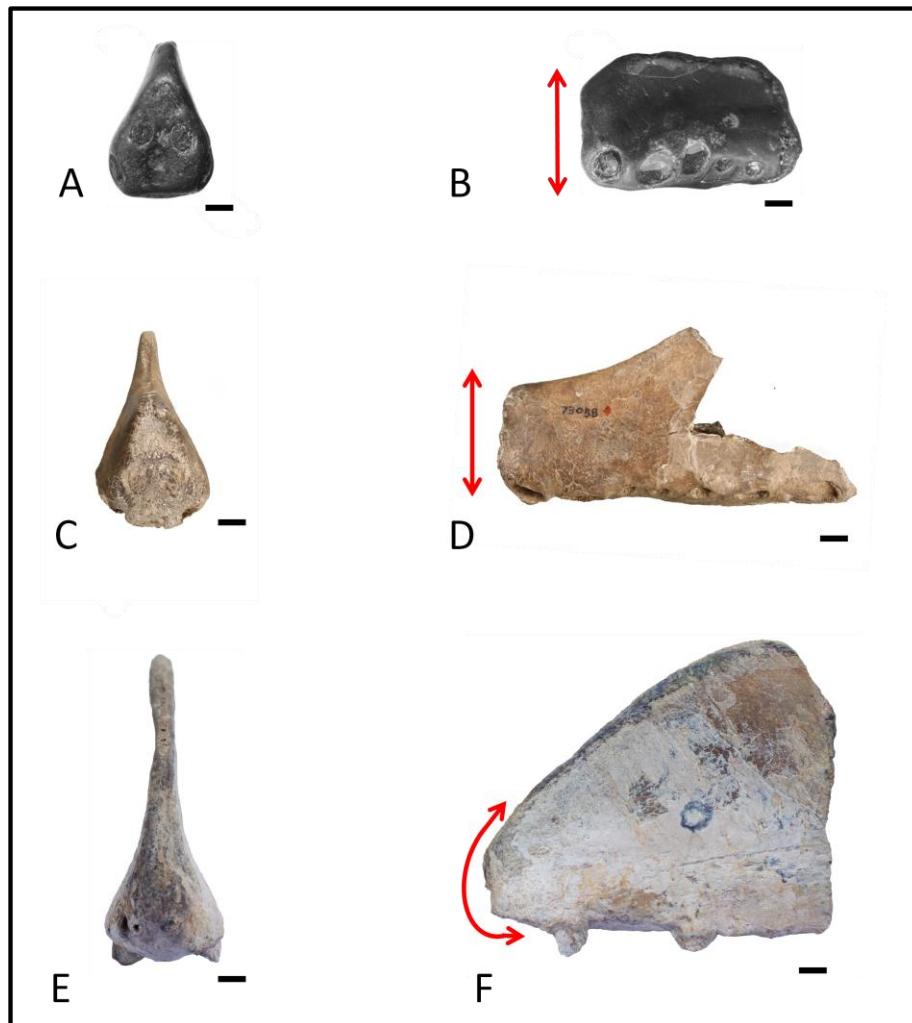


Figura 36 - Comparação entre rostro de *Coloborhyncus*, *Uktenadactylus* e LPU-017 evidenciando o formato reto ou angular. *Coloborhyncus clavirostris* A - vista anterior; B – vista lateral esquerda. *Uktenadactylus wadleighi* C - vista anterior; D - vista lateral esquerda; LPU-017 E – vista anterior; F – vista lateral esquerda. Escala 10mm.

Maxila

A maxila é alongada, com cerca de 405mm, e compõe uma porção significativa da parte ventral do crânio. Encontra-se totalmente preservada, apresentando uma leve compactação ocorrida durante a fossilização, que resultou no seu deslocamento e sobreposição dela sobre ela mesma, ocasionando um leve encurtamento cujas proporções exatas não podem ser definidas (Fig. 37). Em sua margem ventral é ligeiramente curvada para cima, começando aproximadamente no início da expansão da pré-maxila, na altura do 5º dente, como observado também em *Anhanguera spielbergi*, *Anhanguera santanae* e *Anhanguera piscator*. Em vista ventral é possível visualizar o

palatino em formato convexo, a abertura ventral da fenestra nasoanterorbital e a elevação do palato, que se torna mais evidente na porção rostral da pré-maxila, entre o 5º e 8º dentes.

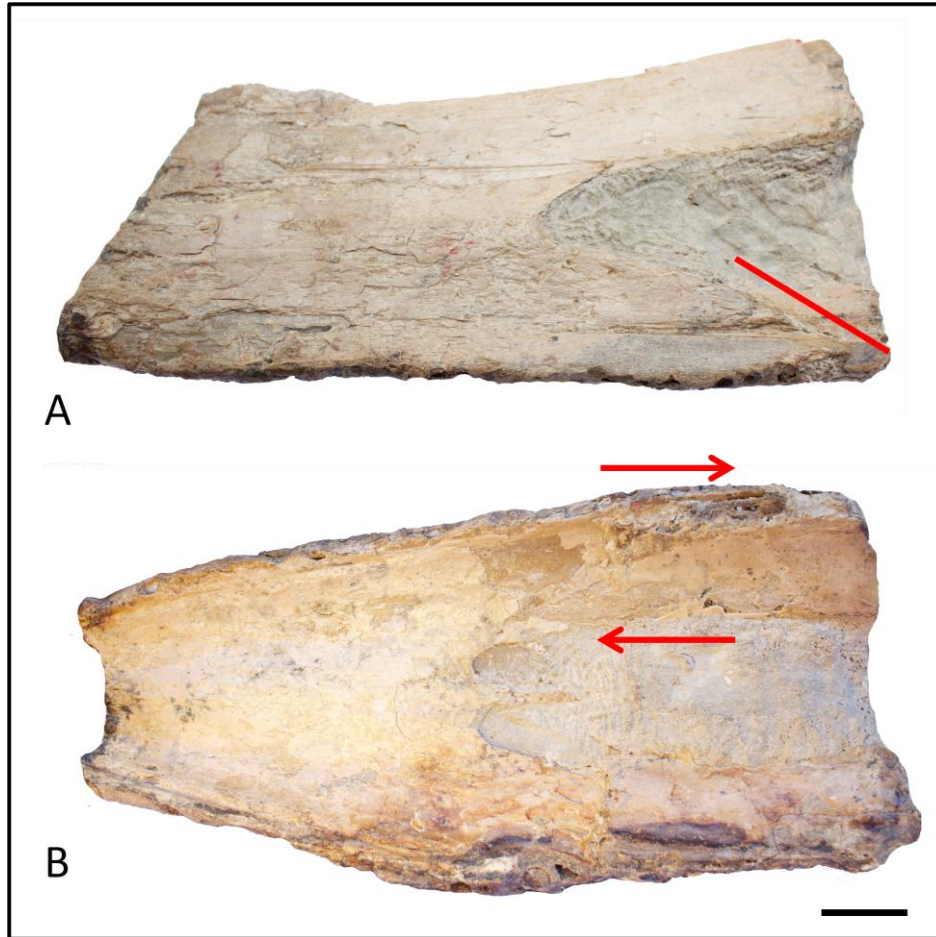


Figura 37 – (A) Maxila de LPU-017 em vista lateral esquerda a barra em vermelho mostra o padrão de deslocamento da maxila; (B) Maxila de LPU-017 em vista ventral, as setas em vermelho demonstram o deslocamento da maxila. Escala 20mm.

Fenestra nasoanterorbital

A fenestra nasoanterorbital, assim como na maioria dos demais Pterodactyloidea, ocupa uma parte considerável do crânio, chegando a cerca de 40% da porção preservada. Seu comprimento total é de 100mm e sua altura máxima de 109mm. Em vista ventral, a fenestra está parcialmente preservada, com seus limites distorcidos, devido ao deslocamento da maxila, jugal e quadrado.

Jugal

O jugal formava a base inferior da fenestra nasoanterorbital, órbita e abertura temporal. Sua fusão com o quadrado-jugal não pode ser observada, uma vez que o quadrado-jugal não se preservou. O jugal forma um ângulo reto na base da fenestra nasoanterorbital, estreitando-se em direção a maxila, terminando em uma fina lâmina óssea. Sua forma geral é semelhante a dos demais anhanguerideos. O processo maxilar de LPU-017 é longo e fino como em *Anhanguera piscator*. Já em *Anhanguera spielbergi*, este processo é curto e robusto (Veldmeijer, 2006), no entanto essa característica não pode ser confirmada devido ao processo maxilar do jugal estar ausente no holótipo, tendo sido reconstruído manualmente.

Quadrado:

O quadrado apresenta uma forma robusta como nos outros Anhangueridae. Somente o quadrado esquerdo está preservado, porém deslocado e fragmentado. Ele está fusionado com o jugal, formando uma estrutura coesa sem nenhuma sutura visível. Não é possível identificar nenhuma articulação com o esquamosal, pois este osso está ausente. *Anhanguera spielbergi* apresenta um forame anteromedial, na junção do quadrado com o basiesfenoide, este forame é ausente em LPU-017, *Anhanguera blittersdorffi*, *Anhanguera araripensis* e *Tropeognathus mesembrinus*.

Supraorbital

O supraorbital é uma fina lâmina óssea dorsoventralmente achatada, que constitui o menor elemento ósseo na região dorsal do crânio. Este osso tem uma forma triangular, e sobrepõe-se a parte caudal do córtex pré-frontal recoberto pelo frontal. O contato entre este osso e a pré-maxila não está preservado em LPU-017.

Frontal

Ao longo da linha mediana, os frontais não estão fundidos (Fig. 38). A sutura medial entre os lados esquerdo e direito está bem desenvolvida,

formando um sulco raso que segue entre os parietais em direção posterior. A superfície de contato do frontal com os pós-orbitais está ausente e não pode ser observada. Na região posterior do crânio possui uma pequena crista em contato com o parietal, formando a crista fronto-parietal. A extensão exata desta crista não pode ser determinada neste espécime, no entanto apresenta alguma variação nas diferentes espécies de *Anhanguera* e em *Tropeognathus* é bastante robusta. É bastante desenvolvida em *Anhanguera blittersdorffi* e *Anhanguera araripensis*, é mais comprida em *Anhanguera santanae* e curta em *Anhanguera piscator* e *Anhanguera spielbergi*.

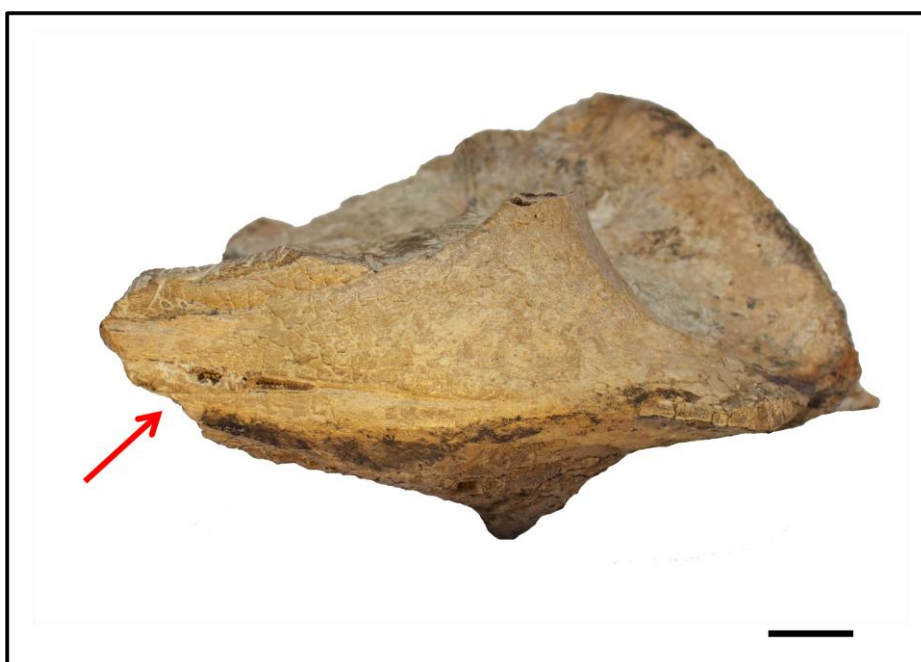


Figura 38 - Crânio de LPU-017, em vista dorsal, a seta em vermelho aponta para a abertura da sutura frontal. Escala 20mm.

Dentição

LPU-017 possui 35 pares de alvéolos preservados dos quais apenas 3 apresentam dentes. Na parte anterior do crânio, os alvéolos estão bem conservados, mas à medida que se direcionam para a porção ventral da fenestra nasoanterorbital, principalmente no lado esquerdo, estão parcialmente intemperizados. Alcançam até a porção medial da fenestra nasoanterorbital. De uma maneira geral os alvéolos são orientados ventralmente, exceto o primeiro par que é orientado anteriormente. No lado direito do crânio 35 alvéolos estão presentes, com o primeiro e quarto dentes parcialmente preservados. No lado

esquerdo, devido a superfície óssea se encontrar erodida, apenas 32 alvéolos estão preservados. Desses apenas o primeiro, quarto e nono alvéolos apresentam dentes, os primeiros dentes estão quebrados em sua base, e o quarto e nono estão quebrados medialmente. O primeiro alvéolo é de tamanho bastante reduzido (5mm), similar a forma presente em *Anhangueridae*. O terceiro e o quarto são os maiores alvéolos (12mm e 13mm respectivamente). O segundo alvéolo é menor do que o terceiro e o quarto. Três alvéolos menores de diâmetro similar estão presentes após o quarto alvéolo (Fig. 39). A partir do oitavo, aumentam seu diâmetro, diminuindo novamente até o 18º, a partir daí os alvéolos permanecem com o pequeno diâmetro até o fim da maxila, e se dispõem em agrupamentos de três em três (Fig. 40). O padrão do diastema mostra um aumento contínuo da largura posteriormente.



Figura 39 - Vista ventral da porção anterior do crânio (rosto) onde é possível visualizar o padrão da dentição de LPU-017. Escala 20mm.

LPU-017 apresenta o maior número de alvéolos de todos os *Anhangueridae*. Dos pertencentes ao gênero *Anhanguera* a espécie que mais se aproximam a LPU-017 são *Anhanguera blittersdorffi* que apresenta uma variação com 26 pares no holótipo (MN 4805-V) e 22 no espécime referido (n. 40 Pz-DBAV-UERJ). Seguido de *Anhanguera santanae* e *Anhanguera piscator* que possuem 20 pares. *Anhanguera spielbergi* e *Anhanguera araripensis* (espécime SAO 16494) apresentam ainda menos alvéolos, com 18 pares cada. Em *Cearadactylus? ligabuei* são 22 pares, enquanto que em *Cearadactylus atrox* são 16 pares. Ainda, com a menor dentição está *Tropeognathus mesembrinus* (BSP 1987 I 46) que possui apenas 14 pares de alvéolos.

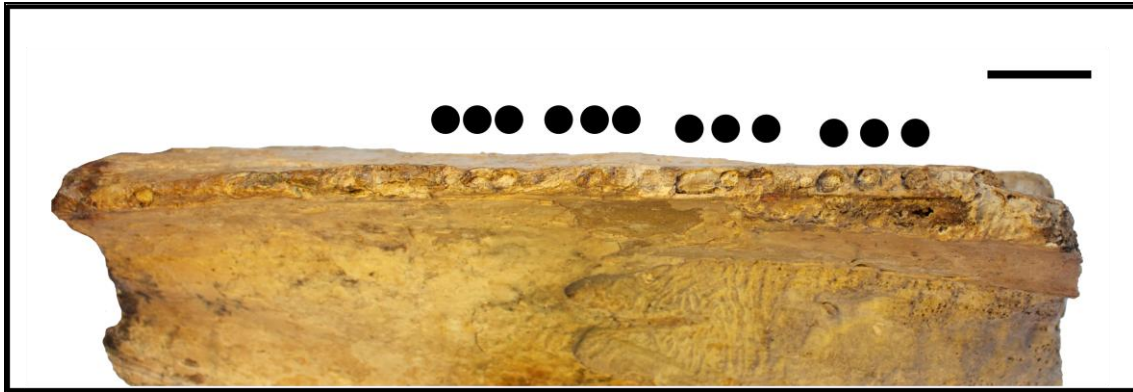


Figura 40 - Vista ventral da maxila, onde é possível visualizar o padrão da dentição de LPU-017, os círculos em preto indicam a posição dos alvéolos, mostrando o padrão particular de dentição. Escala 20mm.

Palato

O palato está em contato lateralmente com a maxila, e posteriormente limita as narinas internas. Mais anteriormente, apresenta uma quilha sagital relativamente suave, que se inicia no 5º alvéolo e termina no 12º alvéolo (Fig. 41). Outras espécies de anhanguerídeos também apresentam esta estrutura tais como *Anhanguera blittersdorffi*, cuja quilha sagital palatal se estende posteriormente, até a borda anterior das narinas internas e anteriormente até a expansão da pré-maxila, desaparecendo entre o 4º e 5º alvéolos. *Anhanguera araripensis* também possui uma pequena quilha no palato, que se inicia no 9º dente e termina no 12º. Em *Anhanguera santanae* a quilha palatal é mais evidente no 6º alvéolo em *Anhanguera spielbergi* é mais tênue, se posicionando entre o 5º e 10º alvéolos. Em *Tropeognathus mesembrinus* e *Cearadactylus atrox* a quilha do palato é bastante elevada, sendo a maior dentre os Anhangueridae.

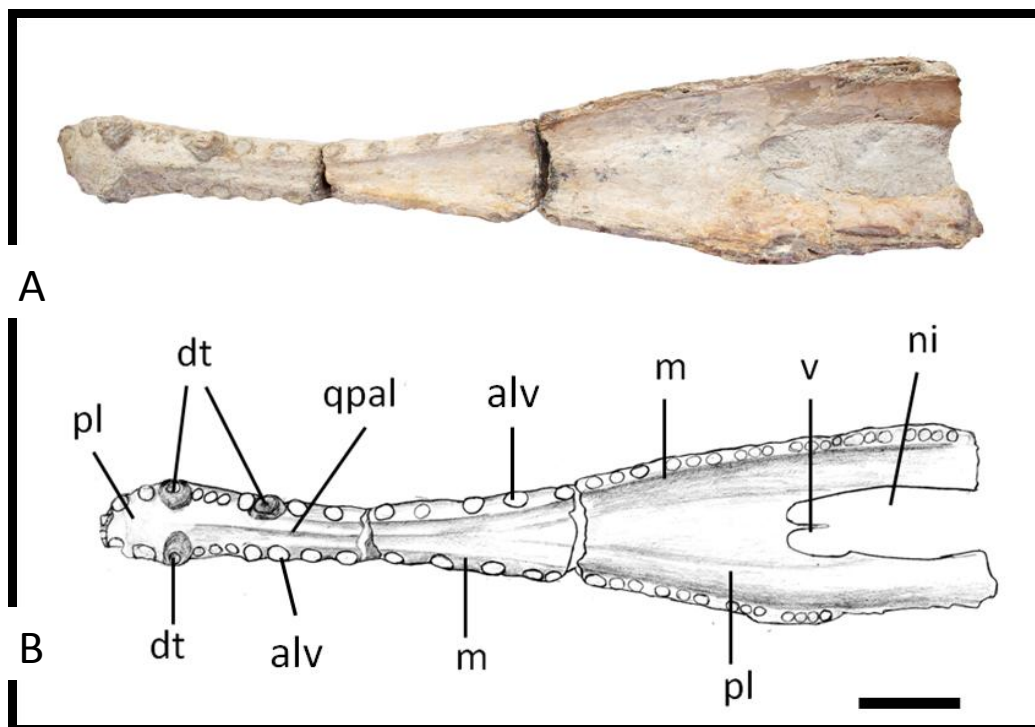


Figura 41 - A, B - LPU-017 em vista ventral do crânio. Escala 50mm.

5.4 Análises morfométricas

Para a verificação das variações apresentadas pela crista sagital pré-maxilar, foi utilizado o método de morfometria geométrica bidimensional, que compara a forma dos organismos, levando em consideração o seu caráter variável. Para isso, foram determinados 26 marcos anatômicos para a vista lateral do crânio (Fig. 42). Esses marcos foram digitalizados utilizando TPSDig (Rohlf, 2010) e posteriormente alterados no documento de texto do arquivo tps, para que o TPSRelw identificasse os marcos na crista. Os *links* e *sliders* foram marcados em cada crânio utilizando o software TPSUtil, e o software TPSRelw foi utilizado para construirmos o consenso e visualizarmos a deformação da grade, a medida que o crânio ou a crista mudavam de tamanho e forma.

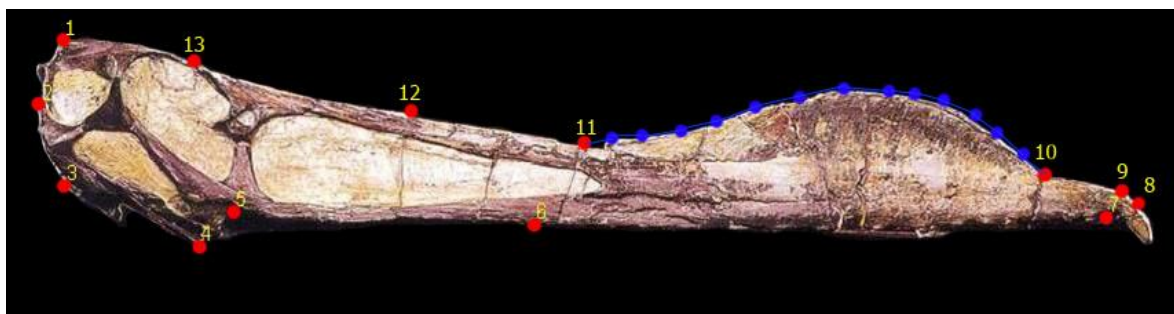


Figura 42 - Marcos homólogos plotados no crânio de *Anhanguera blittersdorffi* em vista lateral direita. Imagem sem escala.

Como resultado da deformação da grade morfométrica, obtida através do software TPSUtil, pudemos verificar que a crista sagital pré-maxilar é uma das estruturas que mais varia, de espécie para espécie, e nesta região a grade morfométrica sofre grande deformação (Fig. 43)

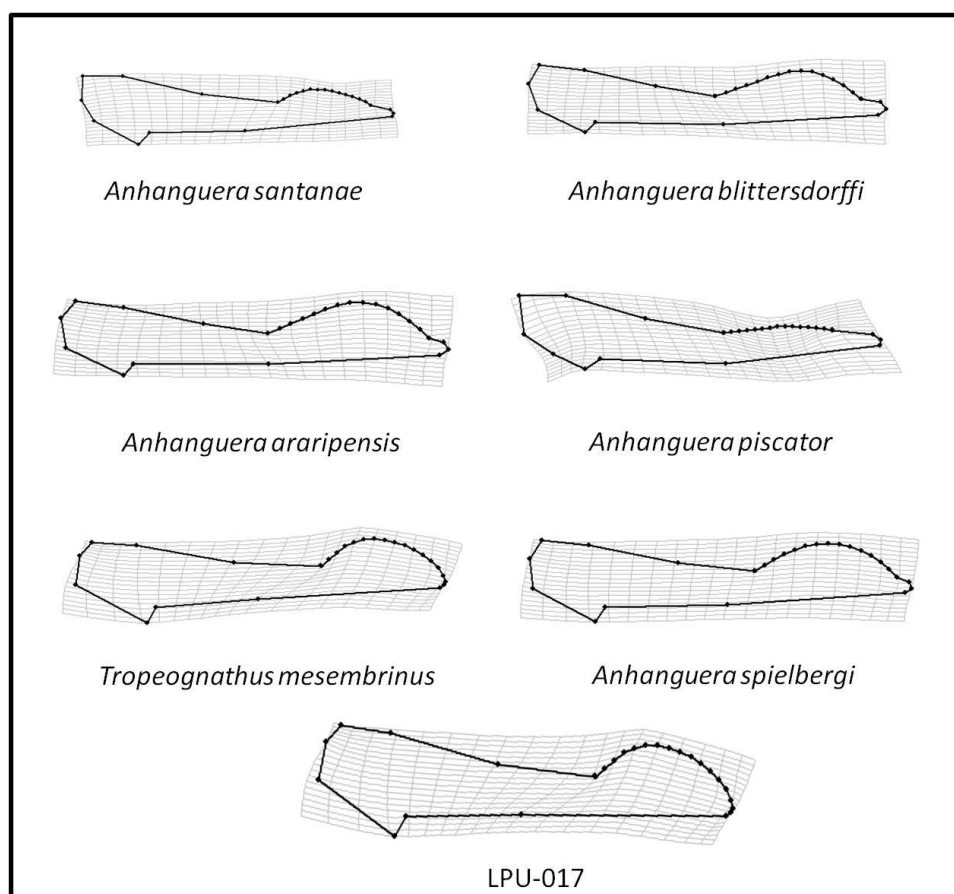


Figura 43 : Grade morfométrica com a deformação para cada espécie de Anhangueridae.

A partir da análise de Procrustes foram obtidos um conjunto de marco coordenadas denominadas GPA, que foram convertidas em uma matriz de covariância e submetidos a análise de componentes principais (PCA). Visualizando o componente principal (PC) resultante, onde o PC1 representa o caráter altura da crista e PC2, o comprimento da crista, ocorreram três agrupamentos (Fig. 44).

O primeiro agrupamento uniu LPU-017, *Tropeognathus mesembrinus* e *Anhanguera spielbergi*. Esse agrupamento é representado por indivíduos de estágios ontogenéticos distintos sendo dois adultos e um imaturo, de crânio longo, com cristas altas e compridas, representando em média 40 % do comprimento do crânio. Segundo o PC1, as espécies *A. spielbergi*, *T. mesembrinus* e LPU-017 que possuem crânio e crista de maior tamanho na análise, não ficaram tão bem relacionadas quando comparadas com os outros dois agrupamentos. Uma vez estabelecido pelos *landmarks* que tanto em *T. mesembrinus* quanto em LPU 017 a crista pré-maxilar em se inicia na extremidade anterior do crânio (rostro), a diferença básica entre essas duas espécies estaria na localização em que a crista termina, determinando diferenças em sua forma e posição. Em *T. mesembrinus* se estende até o 9º par de alvéolos enquanto que em LPU 017 até o 22º par e em *A. spielbergi* até o 17º. Nesse ultimo, no entanto não é possível definir em que ponto do crânio a crista se inicia, uma vez que apresenta a extremidade rostral fragmentada, sabe-se apenas que se inicia pelo menos na altura do 2º alvéolo. Essas diferenças podem ter sido as responsáveis pelo não agrupamento total das três espécies.

O segundo agrupamento uniu *Anhanguera blittersdorffi* e *Anhanguera araripensis*. É composto por indivíduos adulto e sub-adulto respectivamente, e de crânio médio. Em ambas as espécies a crista se inicia um pouco mais posteriormente do que aquelas do primeiro agrupamento, na altura do 4º par de dentes. O PC1 demonstra que nesse agrupamento estão as espécies com crista mais extensa, atingindo até o 15º par de alvéolos em ambas as espécies. De acordo com o PC2 as cristas são mais altas do que em *Anhanguera piscator* e *Anhanguera santanae* e mais baixas do que em LPU-017, *Tropeognathus mesembrinus* e *Anhanguera spielbergi*. As principais características deste

agrupamento são a posição e altura das cristas idênticas proporcional ao tamanho total do crânio.

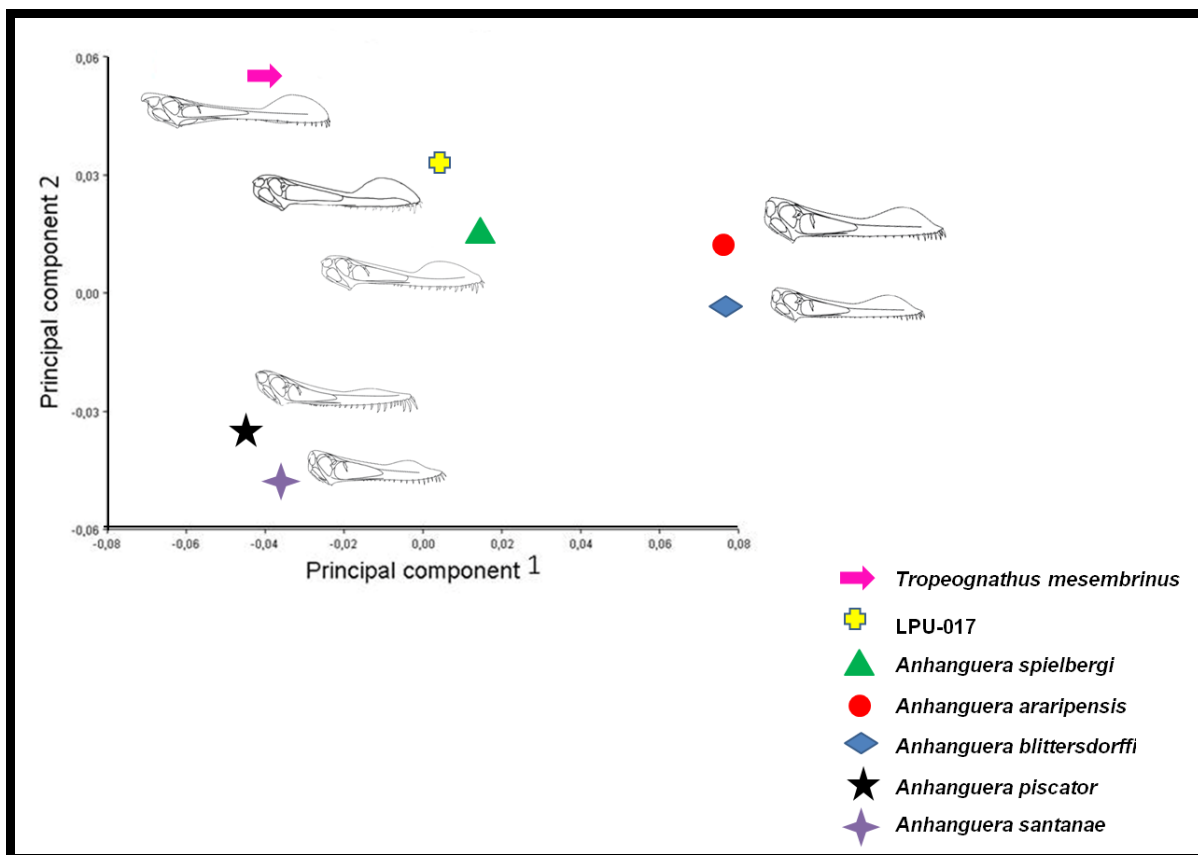


Figura 44 - Gráfico dos principais componentes, onde é possível a visualização da disposição dos espécimes analisados no morfoespaço. Figuras fora de escala .

O último agrupamento uniu *Anhanguera piscator* e *Anhanguera santanae*. São indivíduos sub-adultos, com cristas baixas e curtas iniciando-se posteriormente, na altura do 7º e 4º par de dentes respectivamente. Nessas espécies embora o tamanho do crânio divirja, a forma de suas cristas é bastante semelhante, além da proporção dessa estrutura em relação ao comprimento do crânio bastante similar. De acordo com o PC1 a crista sagital pré-maxilar destes indivíduos é um pouco mais curta do que as dos indivíduos do primeiro agrupamento, apenas ocorrendo uma proximidade quanto a extensão da crista pré-maxilar de *T. mesembrinus*. Já os valores de PC2 indicam que estas são as espécies de Anhangueridae com a crista mais baixa.

Tabela 1 - Porcentagem da crista sagital pré-maxilar em cada crânio de Anhangueridae.

TÁXON	COMPRIMENTO/mm	ALTURA/mm	PORCENTAGEM
<i>A. spielbergi</i>	730	110	30,13%
<i>T. mesembrinus</i>	630	105	36,50%
<i>A. piscator</i>	617	63	29,17%
<i>A. araripensis</i>	600	120	36,66%
<i>A. blittersdorffi</i>	499	61	38,47%
<i>A. santanae</i>	465	25	31,18%

A análise dos crânios no programa TPSRw1 mostrou que na medida em que a crista cresce, o crânio também aumenta de tamanho. O inverso também pôde ser observado, na mesma medida em que a crista diminui o crânio também, consequentemente as partes mais deformadas na grade foram a pré-maxila, a crista sagital e a região occipital.

5.5 Análise cladística

Atualmente existem sete propostas filogenéticas de autores diferentes para Pterosauria (Kellner, 2003; Unwin, 2003; Andres e Ji, 2008; Wang et al., 2009; Lü et al., 2010; Wang et al., 2012; Andres, 2013), mas nenhuma destas chega a um consenso, o que gera um grande problema quanto a tentativa de elaborar uma história evolutiva para este grupo. Estas filogenias variam desde a nomenclatura empregada para os clados, até na topologia das árvores filogenéticas (Sayão et al., 2012). No entanto, algumas análises filogenéticas como as de Kellner (2003) e Unwin (2003), têm começado a convergir em uma topologia comum na base da árvore filogenética dos pterossauros (Muhlberger, 2008).

A fim de definir as relações entre LPU-017 e as demais espécies de pterossauros, o espécime foi ranqueado na matriz filogenética de Wang et al. (2009). Representa uma versão expandida e atualizada da proposta filogenética de Kellner (2003) com a inclusão de novos caracteres e táxons, além de uma reavaliação dos estados dos caracteres (Kellner, 2003, 2004; Wang e Kellner, 2008). Ela representa a menor matriz das propostas filogenéticas conhecidas para

o grupo dos pterossauros e sua topologia tem um alto nível de sustentação, com alguns ramos apresentando valores de *bootstrap* superiores a 80% (Vila Nova, 2010). Nesta matriz foi incluído além de LPU-017, *Anhanguera spielbergi*. Após a inclusão desses dois novos táxons, contém 56 táxons e 89 caracteres, sendo sua maioria relativos ao crânio.

Como resultado desta análise, obtivemos 9 árvores igualmente parcimoniosas com um comprimento de 225 passos. Seu índice de consistência foi de 0.650 e o de retenção de 0.864. A busca heurística posicionou LPU-017 juntamente com *Tropeognathus mesembrinus* em uma politomia, em um ramo aqui denominado de Tropeognatinae, sendo posicionado como grupo irmão sucessivo de *Anhanguera* (Fig 45). Juntos estes dois ramos correspondem ao clado Anhangueridae (Fig. 46).

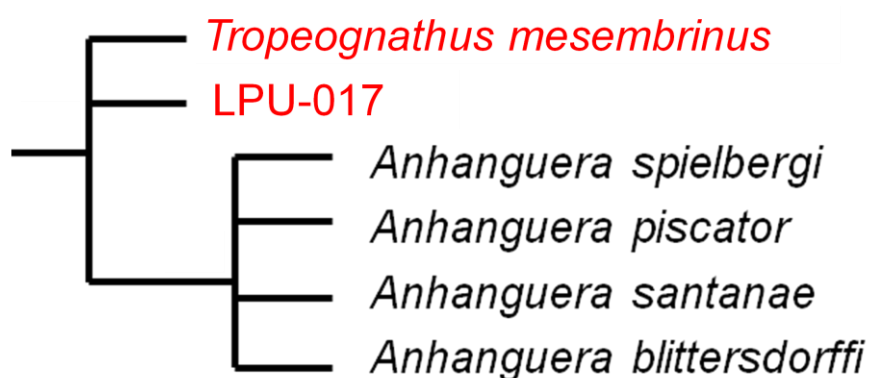


Figura 45 - Detalhe em vermelho da posição do ramo Tropeognatinae dentro do clado Anhangueridae.

Os caracteres que agruparam LPU-017 no clado Anhangueridae foram: caráter 15 – posição da crista sagital pré-maxilar no estado 1 (confinada a porção anterior do crânio); caráter 16 – forma da crista sagital da pré-maxila no estado 3 (margem dorsal arredondada, em forma de lâmina); caráter 17 – expansão da extremidade da pré-maxila no estado 1 (presente, com a extremidade da pré-maxila alta); caráter 24 – crista óssea frontal no estado 1 (baixa e curta) e caráter 25 – crista óssea parietal no estado 1 (presente, curta).

O agrupamento Tropeognatinae foi separado dos *Anhanguera* por não apresentarem a sinapomorfia desse gênero que está sustentado pelo caráter 45 – variação no diâmetro dos alvéolos anteriores com o 5º e 6º menores do que o 4º e o 7º, já LPU 017 e *T. mesembrinus* não apresentam esta característica.

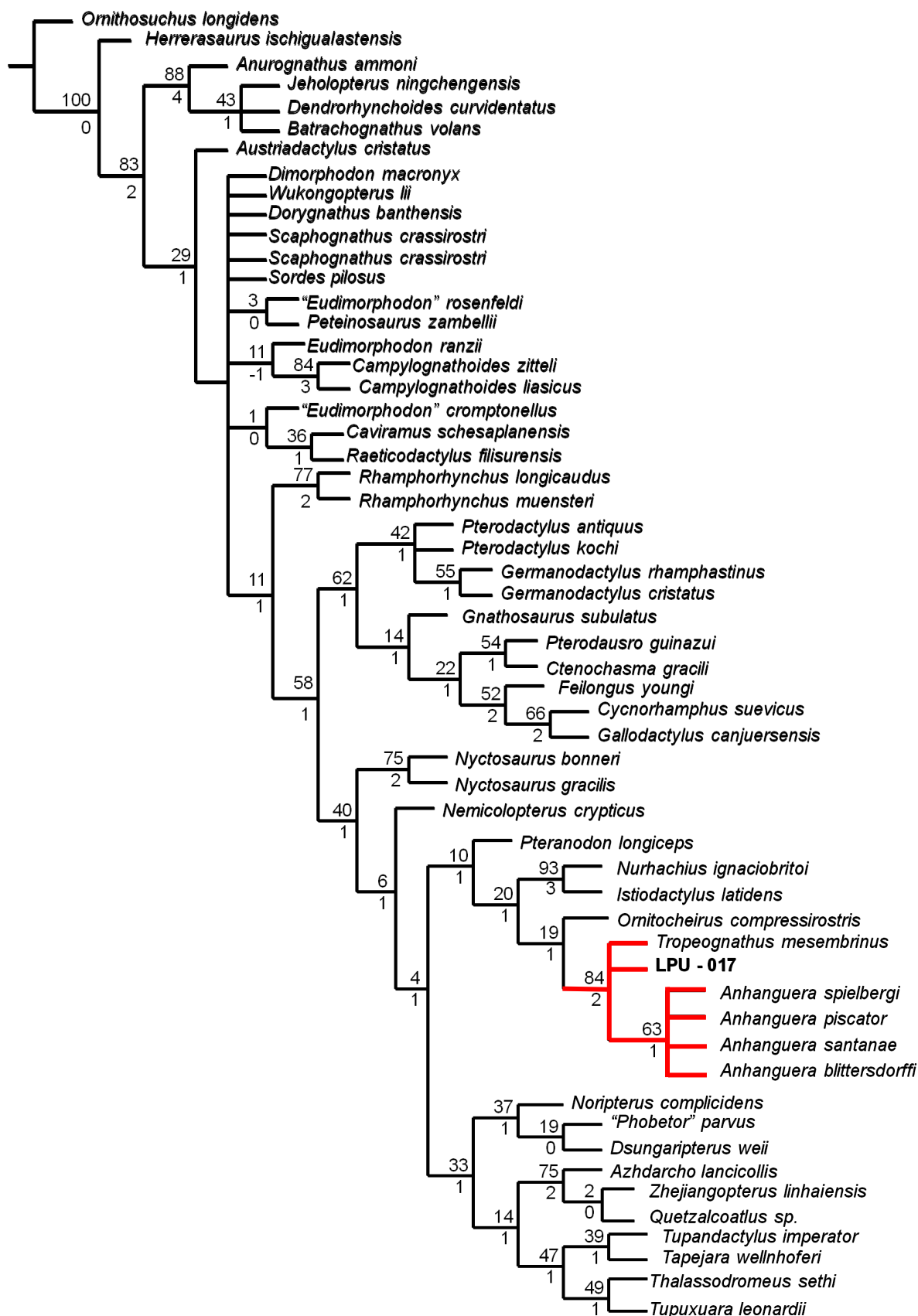


Figura 46 - Árvore de consenso de 9 árvores igualmente parcimoniosas com os valores de bootstrap (superiores) e os valores de Bremer (inferiores), utilizando a matriz de Wang et al. (2009). O clado Anhangueridae está em destaque.

6 – DISCUSSÃO

Ossos de pterossauros ocorrem com frequência na Formação Romualdo e representam os restos de tetrápodes mais abundantes e diversificados taxonomicamente da Bacia do Araripe (Kellner, 1999). Seu registro demonstra um conjunto complexo de estados tafonômicos com considerável variação de estilos preservacionais (Martill e Witton, 2008). A maioria dos restos de pterossauros encontrados na Bacia do Araripe são preservados em três dimensões, e encontrados em concreções calcárias (Rodrigues e Kellner, 2008; Vila nova et al. 2011). A integralidade de restos esqueléticos de pterossauros varia desde a preservação de indivíduos completos, até a fossilização de fragmentos isolados que podem apresentar vários estados de articulação, inicialmente tendo sido interpretados como uma grande diversidade faunística (e.g. Maisey, 1991; Wellnhofer, 1996; Kellner e Tomida, 2000; Barrett et al., 2008). Estudos recentes, no entanto, indicam que essa diversidade pode ter sido superestimada (Kellner e Tomida, 2000; Martill e Naish, 2006; Unwin e Martill, 2007), de maneira semelhante as etapas iniciais das pesquisas de pterossauros nos depósitos fossilíferos de Cambridge Greensand, na Inglaterra e da Bacia de Solnhofen, na Alemanha (Bennett, 1995; 1996; Unwin, 2001). Nesses depósitos, a grande quantidade de indivíduos descobertos originou a criação de vários táxons, posteriormente análises filogenéticas e revisões auxiliaram no entendimento sobre a variação dos clados encontrados, propondo uma redução no numero de espécies válidas (Bennett, 1996; Unwin, 2001; Rodrigues e Kellner, 2008).

Embora a ideia de uma superestimagem de clados para a Formação Romualdo exista, até o presente poucos foram os trabalhos de revisão dos mesmos, esses resultaram na redução de alguns nomes inicialmente propostos. Dentre estes, *Araripesaurus castilhoi* Price, 1971; *Araripedactylus dehmi* Wellnhofer, 1977; *Santanadactylus brasiliensis* de Buisonjé, 1980; *Santanadactylus pricei* Wellnhofer, 1985 e *Santanadactylus spixi* Wellnhofer, 1985 são algumas das espécies que foram relocadas em outros grupos taxonômicos, tendo seus nomes originais invalidados. Nesse contexto *Araripesaurus castilhoi* foi considerado como *Pterodactyloidea* ident. Não sendo possível assigná-lo a nenhum táxon mais exclusivo (Kellner, 1991), o mesmo para *Araripedactylus dehmi* que foi realocado

em Ornitocheiroidea (Kellner, 1996c). *Santanactylus brasiliensis* foi considerado como Pteranodontoidea (Kellner, 1996c) e *Santanadactylus araripensis* foi renomeado como *Anhanguera araripensis* (Kellner, 1991; Kellner e Tomida 2000; Rodrigues e Kellner, 2008), sendo seus nomes originais invalidados. Sabe-se portanto que nesse depósito existem dois grandes agrupamentos morfologicamente bastante distintos (ver, Maisey, 1990; Kellner, 1989b, 2006). O primeiro é composto por pterossauros sem dentes denominados Tapejaridae representado pelos clados Thalassodrominae + Tapejarinae (Pinheiro et al., 2011). Outro representado por pterossauros com dentes, alguns apresentando cristas sagitais, como é o caso dos Anhangueridae (Campos e Kellner 1985a; Wellnhofer, 1987, 1991b; Bennett, 2002; Kellner e Tomida 2000; Kellner 2003) e *Cearadactylus atrox* (Vila Nova et al., 2010), outros sem essa estrutura como é o caso dos táxons *Barbosania gracilirostris* (Elgin e Frey, 2011) e *Brasileodactylus araripensis* (Kellner, 1984).

LPU-017 difere de *Barbosania gracilirostris*, o pterossauro mais recentemente descrito para a Formação Romualdo, por essa espécie não apresentar crista sagital pré-maxilar. Além dessa característica, outras feições são também distintivas entre as espécies. LPU-017 e *Barbosania gracilirostris* tratam-se de animais com proporções diferentes, sendo o crânio de LPU-017 quase o dobro do comprimento total de crânio de *Barbosania gracilirostris* ($LPU-017/Barbosania\ gracilirostris = 1,89$). A aparência craniana semelhante entre *Barbosania gracilirostris* e os Anhangueridae poderia sugerir que a ausência de crista, assim como sua proporção diminuta representaria dimorfismo sexual ou variação ontogenética ao invés de feições específicas, assim como previamente proposto para outros táxons de um mesmo depósito (Wellnhofer e Kellner 1991; Kellner, 2006; Bennett, 2002; Martill e Naish, 2006; Martill, 2007). Existe a ideia de que cristas crescem de acordo com a ontogenia e que indivíduos sem crista representariam formas jovens (Bennett, 2002). Além da dificuldade em se comprovar características dessa natureza em organismos totalmente extintos como é o caso dos pterossauros (Cuvier, 1801; Seeley, 1901; Kellner, 1989b; Maisey, 1991; Wellnhofer, 1991b; Martill, 2007; Veldmeijer, 2012), essa possibilidade não se aplica aqui, devido a outras diferenças apresentadas por esses táxons. Em *Barbosania gracilirostris* o primeiro par de dentes é localizado ventralmente, difere,

portanto do posicionamento frontal acima dos posteriores, presente em LPU-017 e nos demais Anhangueridae (Kellner e Tomida, 2000). *Barbosania gracilirostris* não possui a pré-maxila expandida em forma de colher, nesse táxon a pré-maxila é relativamente fina e pontiaguda (Elgin e Frey, 2011). Ainda, indivíduos considerados jovens e adultos em Anhangueridae apresentam cristas, refutando a ideia de variação ontogenética neste agrupamento.

A ausência de uma crista sagital pré-maxilar também é compartilhada pelos táxons *Brasileodactylus araripensis* (Kellner, 1984; Sayão e Kellner, 2000; Veldmeijer et al., 2009) e *Ludodactylus sibbicki* descrito para a Formação Crato (Frey et al., 2003a) que os difere de LPU-017.

Um trabalho recente de revisão do holótipo de *Cearadactylus atrox*, após sua preparação completa, demonstrou que apesar de ausente na descrição original (Leonardi e Borgomanero, 1985), este pterossauro apresentava uma crista sagital pré-maxilar (Vila Nova et al., 2010). Comparações desse táxon com LPU-017 mostraram não se tratar da mesma espécie devido a órbita e narina de *C. atrox* estarem em uma posição mais elevada em relação a fenestra nasoanterorbital enquanto em LPU-017 a posição da órbita está um pouco mais acima do ponto mais alto da fenestra nasoanterorbital. Além de diferença na dentição com *C. atrox* possuindo um total de 30 dentes contra 70 de LPU-017.

Dentre os Anhangueridae observou-se que a posição e extensão da crista sagital na pré-maxila de LPU-017 e sua dentição, são as características que mais o diferenciam dos outros táxons desse grupo. Até então a variação da posição da crista pré-maxilar nos Anhangueridae é considerada a nível específico (Campos e Kellner 1985; Wellnhofer 1987; Wellnhofer 1991b; Unwin 2001; Fastnacht 2001). A crista pré-maxilar de LPU-017 inicia-se no primeiro par de dentes (extremidade mais anterior do rosto) e se estende até pelo menos até o 22º par de dentes com um comprimento total de 285mm e altura máxima de 115mm. Em *Anhanguera blittersdorffi*, espécie tipo do gênero *Anhanguera*, a crista sagital pré-maxilar se inicia na altura do 5º par de dentes e se estende até o 18º par, com um comprimento total de 200mm e altura máxima de 50mm. O crânio de *A. blittersdorffi* é menor do que o de LPU-017 (500mm contra 750mm respectivamente). Em relação à dentição, *Anhanguera blittersdorffi* apresenta menos dentes do que LPU-017 (52, contra 70). *Anhanguera blittersdorffi* possui os 5º e 6º alvéolos com menor

diâmetro do que o 4º e o 7º, característica comum a *Anhanguera* (Kellner e Tomida, 2000; Kellner, 2003). Esta característica não é observada em LPU-017, cujos maiores dentes são o 4º e o 8º pares (Fig. 47).

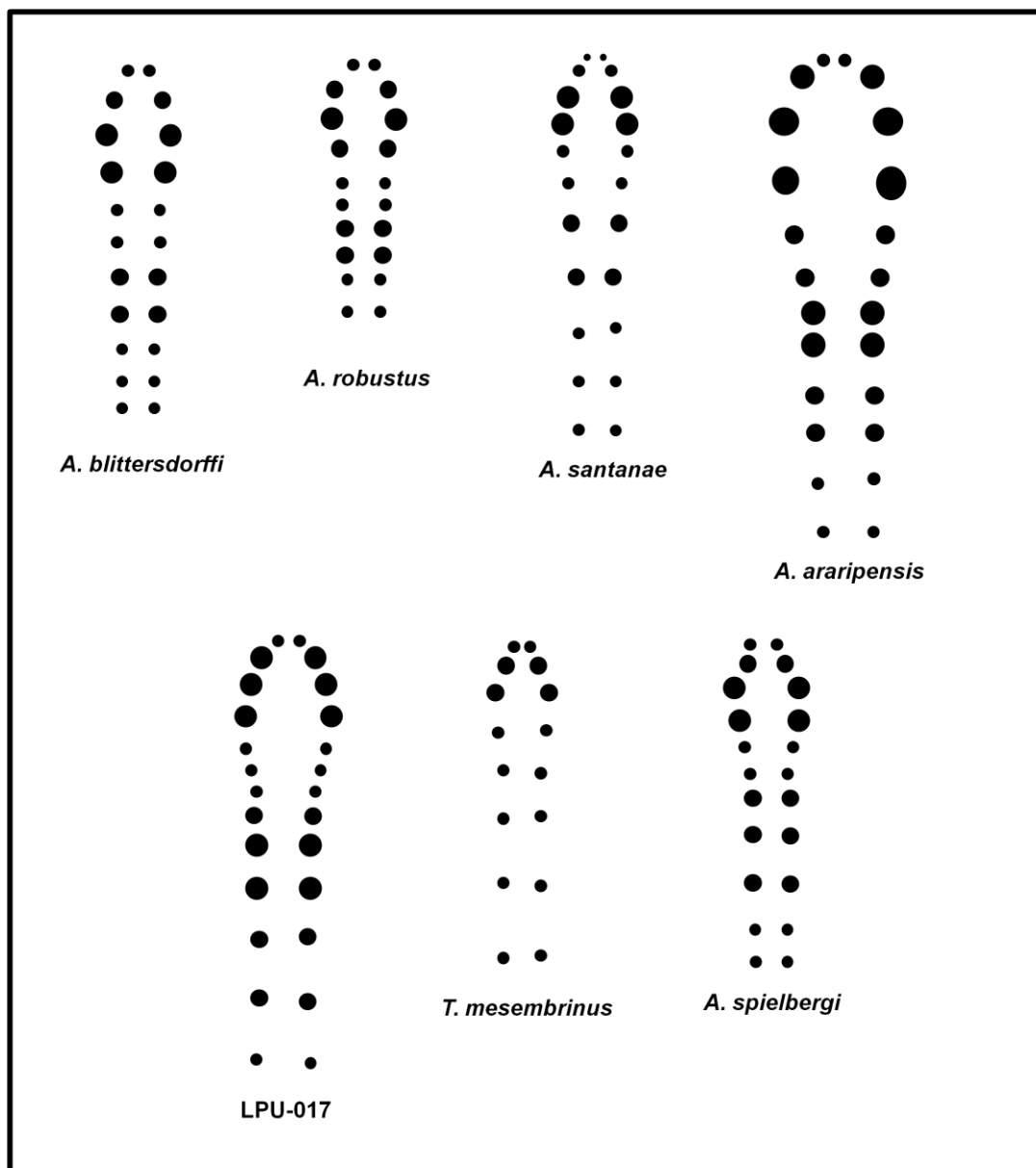


Figura 47 - Variação na dentição dos Anhangueridae. Imagens fora de escala.

LPU-017 compartilha com *Tropeognathus mesembrinus* uma configuração da crista sagital pré-maxilar semelhante, ambas se iniciam no primeiro par de dentes (extremidade mais anterior do rostro), apenas ocorre uma variação no término da crista pré-maxilar, em *Tropeognathus mesembrinus* ela se estende até o 9º par, e em LPU-017 a crista se estende até o 22º par de dentes. Outra

similaridade está no fato de não apresentarem os 5º e 6º alvéolos com menor diâmetro do que o 4º e o 7. Apesar disso possuem muitas diferenças, o crânio de *T. mesembrinus* é menor do que o de LPU-017 (630mm contra 750mm respectivamente). A fenestra nasoanterorbital de *T. mesembrinus* é bastante alongada, com razão altura/comprimento de 0.19 a menor dentre os Anhangueridae (Wellnhofer, 1987; Kellner e Tomida, 2000; Fastnacht, 2001) já em LPU-017 é de 0.40. Ainda *T. mesembrinus* apresenta a menor dentição dentre os Anhangueridae (Wellnhofer, 1987; Kellner e Tomida, 2000), com 26 dentes (Wellnhofer, 1987) tendo LPU-017 duas vezes e meia seu total de dentes. Apesar da similaridade na crista pré-maxilar dos dois pterossauros, estes apresentam diferenças mais marcantes, não podendo ser considerados do mesmo táxon.

Anhanguera piscator é uma das espécies do gênero *Anhanguera* com maior quantidade de informações anatômicas devido a seu holótipo ser um dos espécimes mais completos já encontrados na Bacia do Araripe (Kellner e Tomida, 2000). Isso propiciou um alto grau de conhecimento sobre esta espécie, podendo ser utilizada para diversas comparações e estudos (Veldmeijer et al., 2006; Wilkinson, 2008; Costa, 2010). Difere de LPU-017 pois sua crista sagital pré-maxilar se inicia no 7º par de dentes e termina no 17º par, antes do início da fenestra nasoanterorbital (Kellner e Tomida, 2000). Possui a altura da crista relativamente baixa (23mm contra 115mm de LPU-017), com um comprimento de 200mm contra 285mm de LPU-017. *Anhanguera piscator* apresenta menos dentes em relação a LPU-017 (52, contra 70). *Anhanguera piscator* possui características típicas de *Anhanguera*, como os 5º e 6º dentes menores do que o 4º e 7º (Kellner e Tomida, 2000), que não são observadas em LPU-017.

Anhanguera spielbergi, um exemplar de pterossauro também contendo uma grande quantidade de elementos ósseos, foi publicado inicialmente como "*Coloborhynchus*" *spielbergi* (Veldmeijer, 2003a, 2006) e posteriormente realocado no gênero *Anhanguera* (Kellner, 2006; Rodrigues e Kellner, 2008). Sob uma rápida análise é o crânio mais semelhante a LPU-017 uma vez que apresentam proporções parecidas. Dentre elas está a grande crista sagital na pré-maxila com altura máxima aproximada de 110mm (Veldmeijer, 2006), 5 mm a menos do que a

de LPU-017 (com 115mm) e comprimento total aproximado de 270mm contra 285mm de LPU-017, alcançando até a base da fenestra nasoanteriorbital (Veldmeijer, 2003b; 2006). No entanto existem alguns problemas ao tratar de *Anhanguera spielbergi*, devido a uma fragmentação do holótipo na região rostral, não se sabe ao certo onde se inicia sua crista pré maxilar (Rodrigues e Kellner, 2008). O primeiro par de dentes pode ser observado apenas através de tomografia computadorizada (Veldmeijer, 2006; Rodrigues e Kellner, 2008). Além disto, apresenta muitas áreas do crânio reconstruídas, não sendo possível obter, por exemplo, o comprimento e altura exatos de crista sagital pré-maxilar, nem ser possível a visualização original dos alvéolos e a forma exata da fenestra nasoanteriorbital. Baseado nas comparações, *Anhanguera spielbergi* possui dentição similar a outros pterossauros do gênero *Anhanguera*, com sua distribuição, chegando até a porção mediana da fenestra nasoanteriorbital (Veldmeijer, 2003; 2006). Difere de LPU-017 por apresentar menor número de dentes sendo pelo menos 36 (Veldmeijer, 2006), contra 70 de LPU-017 e pela presença dos 5º e 6º dentes menores do que o 4º e 7º, ausente em LPU 017.

Além da variação morfológica na crista pré-maxilar dos Anhangueridae, também existe uma variação na expansão rostral da pré-maxila e no formato e tamanho da quilha sagital do palato (Campos e Kellner, 1985; Wellnhofer, 1985; Kellner e Tomida, 2000; Kellner, 2003; Veldmeijer, 2006), que pode ser suave ou robusta (Fig. 48). LPU-017 apresenta uma quilha palatal relativamente longa e suave, iniciando-se no 5º par de dentes e estendendo-se até o 13º par, com comprimento de 200mm. Já a expansão da pré-maxila tem uma largura máxima de 45mm. Em *Anhanguera blittersdorffi* a expansão da pré-maxila não é tão notável (22mm contra 45mm de LPU-017), a quilha palatal se inicia no 5º par de dentes e se estende até o início das narinas internas com um comprimento total de 111mm. A mandíbula e crânio de *Anhanguera piscator* estão ocluídas, firmemente ligadas pela matriz sedimentar, não sendo possível determinar a existência da quilha palatal, conforme observado em outros anhanguerídeos, muito menos a sua extensão (Kellner e Tomida, 2000). Em *Tropeognathus mesembrinus* a expansão da pré-maxila também é de pequenas proporções (27mm contra 45mm de LPU-017), a quilha palatal se inicia no 5º par de dentes e se estende até o início das narinas internas com um comprimento total de 175mm, apresentando uma forma

bastante robusta, correspondente ao sulco mandibular (Wellnhofer 1987; Kellner e Tomida, 2000; Fastnacht, 2001; Kellner, 2003; Veldmeijer, 2006). *Anhanguera spielbergi* é o anhanguerídeo que apresenta quilha palatal mais suave e de menor comprimento, iniciando-se no 5º par de dentes e estendendo-se até o 9º par, atingindo um comprimento total de 57mm.

Vários são os problemas envolvendo os estudos filogenéticos com pterossauros. Talvez a principal limitação esteja relacionada com pouco conhecimento sobre a diversidade dos pterossauros em geral (Kellner, 2003). Apenas quatro depósitos (Grupo Jehol, Solnhofen, Grupo Santana, Cambridge Greensand e Niobrara) representam mais de 90% dos espécimes descritos e cerca de 50% de toda a diversidade conhecida (Kellner, 1994). Ainda um problema amostral não inclui material fragmentado nas análises, impedindo que a real relação entre os táxons seja conhecida (Vila Nova et al., 2011). A inclusão de dois novos táxons em uma matriz já conhecida proporcionou topologias similares ao resultado apresentado na proposta original (Wang et al., 2009), o que indica uma confiabilidade nessa proposta.

Alguns caracteres foram importantes nesta análise para posicionar LPU-017 dentro do clado Anhangueridae. O clado Anhangueridae é definido aqui como o ancestral comum mais recente de *Anhanguera*, *Tropeognathus* + LPU-017 e todos os seus descendentes. Outros caracteres são potenciais sinapomorfias mas aparecem compartilhados por outros táxons distantemente relacionados.

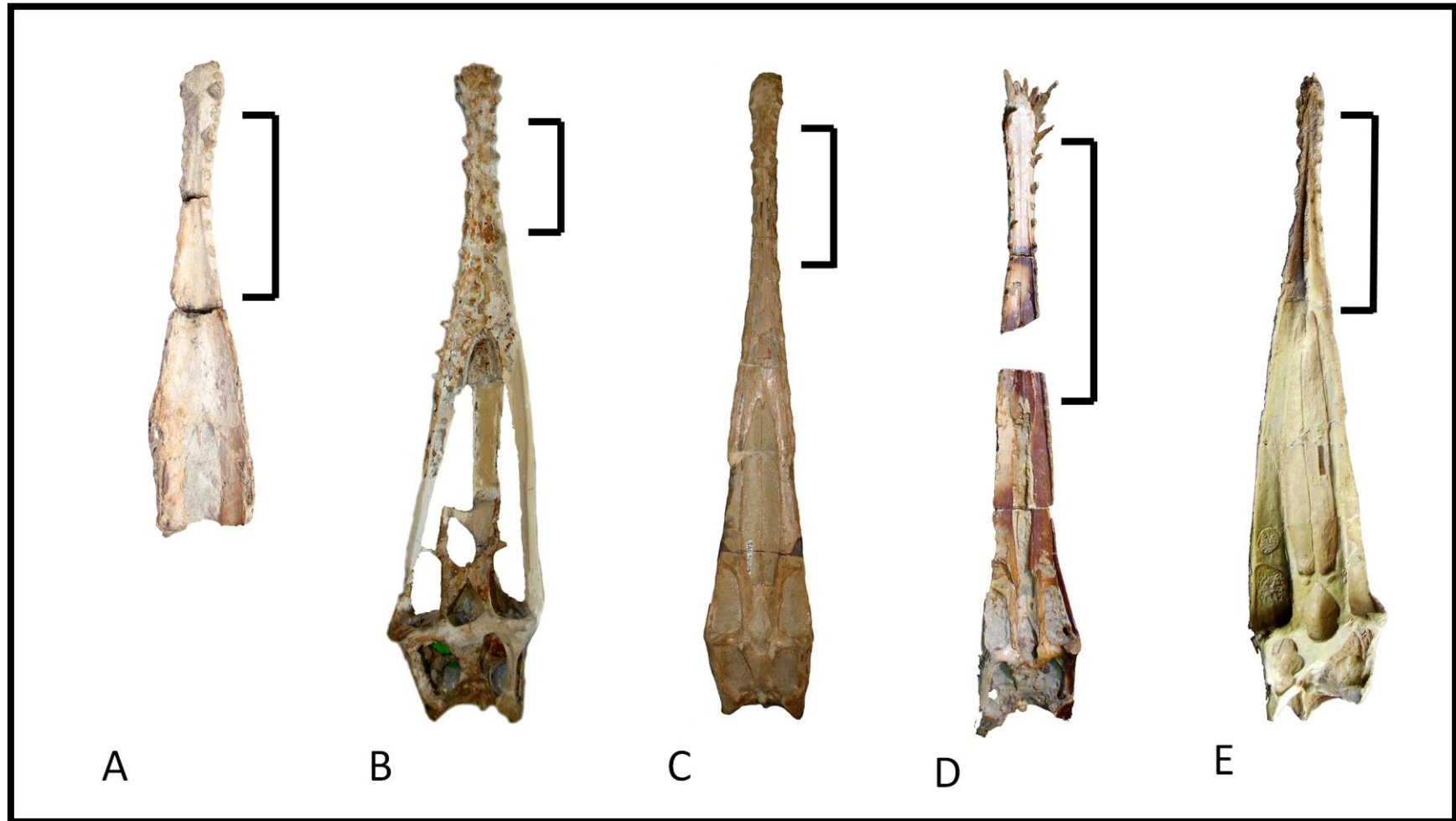


Figura 48 – Variação no formato e extensão da quilha palatal sagital nos Anhangueridae, demonstrando a extensão dessa estrutura. (A) LPU-017; (B) *Anhanguera spielbergi*; (C) *Anhanguera araripensis*; (D) *Anhanguera blittersdorffi*; (E) *Tropeognathus mesembrinus*. Imagens fora de escala.

A exemplo está o caráter 15 no estado 1 (posição da crista sagital pré-maxilar, confinada a porção anterior do crânio) esta é presente em todos os Anhangueridae, tendo sido considerada anteriormente como a principal característica exclusiva desse clado (Campos e Kellner, 1985; Kellner e Tomida, 2000; Kellner, 2003). Posteriormente com a publicação de *Feilongus youngi*, um pterossauro basal pertencente ao clado Archeopterodactyloidea (Wang et al., 2005) verificou-se que este compartilha o mesmo estado dos Anhangueridae. A crista sagital em *Feilongus youngi*, no entanto, é bastante diferente daquela observada nos Anhangueridae, por ser tênue, bastante baixa e alongada, quase imperceptível. Como observado nas comparações morfológicas, todos os Anhangueridae possuem uma variação na posição de suas cristas sagitais pré-maxilares. Propostas anteriores sugeriram que a variação morfológica da crista dos Anhangueridae se trataria de uma característica específica (Kellner e Tomida, 2000; Kellner, 2003). O que verificamos no entanto é que existe uma similaridade entre as formas em alguns dos táxons que compõem esse agrupamento, a exemplo de *A. araripensis* e *A. blittersdorffi* cujas cristas se iniciam no quinto par de dentes, já em *Tropeognathus* e LPU-017 no primeiro par. Assim podemos considerar que uma revisão do caráter 15 detalhando as cristas e não apenas apontando sua presença ou ausência pode representar um bom caráter para resolver a politomia que ocorre no gênero *Anhanguera*, gerando uma melhor resolução desse ramo, assim como o compartilhamento desta feição com táxons basais. Na presente forma, podemos considerar que a crista sagital pré-maxilar apareceu em dois momentos diferentes na evolução dos pterossauros.

Outro caráter que é compartilhado por todos os Anhangueridae mas que aparece no mesmo estado em *Gnathosaurus*, um Ctenochasmatidae do Jurássico da Alemanha (Unwin, 2003) é o caráter 17 no estado 1 (expansão da pré-maxila). Diferem, no entanto de *Gnathosaurus* por não compartilhar a condição “em forma de colher” apresentada exclusivamente pelos Anhangueridae (Campos e Kellner, 1985; Kellner e Tomida, 200; Kellner, 2003). A presença desse tipo de estrutura pode estar associada ao provável hábito alimentar piscívoro compartilhado por *Gnathosaurus* e pelos Anhangueridae (Bennett, 2002) podendo ser considerado como uma

convergência adaptativa. É notável que ocorre uma variação eminente na expansão da pré-maxila e da quilha palatal nos Anhangueridae, estas poderiam. Além disso em LPU-017, *Tropeognathus Mesembrinus* e *Cearadactylus atrox* a profundidade da quilha palatal é maior em comparação com *Anhanguera*,

Sete foram os caracteres considerados exclusivos do agrupamento Anhangueridae. Os caracteres 16 no estado 3 (formato da crista sagital pré-maxilar, estriada, alta e com uma margem dorsal quase reta), a presença de uma crista óssea no frontal baixa e curta (caráter 24 no estado 1) e de uma crista óssea parietal curta e pequena (caráter 25 no estado 1) são únicas para esse clado, portanto podendo ser consideradas como um bom suporte para o ramo. O único táxon que apresenta crista parietal na matriz de Wang et al. (2009) é *Pteranodon*. Neste táxon a crista parietal é longa e alta, recebendo o estado 3. Outras espécies que também apresentam um prolongamento do parietal são *Ludodactylus sibbicki* e *Guidraco venator* (Frey et al. 2003a; Wang et al., 2012) apesar de não incluídas na matriz utilizada nesse estudo, um trabalho posterior agrupou estas duas espécies em uma politomia, sendo consideradas grupo irmão de Anhangueridae (Wang et al., 2012).

Alguns caracteres aparecem mais exclusivos dentro de Anhangueridae, estando presentes apenas nos táxons *Anhanguera piscator* e *Anhanguera santanae*. São eles os caracteres 20 no estado 3 (processo nasal, longo e localizado medialmente), e 21 no estado 1 (presença de forâmen no processo nasal). Esta exclusividade, no entanto, pode ser considerada artificial, uma vez que os demais Anhangueridae não apresentam esta estrutura preservada (Campos e Kellner, 1985; Wellnhofer, 1989; 1991b; Kellner e Tomida, 2000; Veldmeijer, 2006) não permitindo atribuição de um estado. Na árvore de consenso estrito, estas espécies formam juntamente com as demais do gênero *Anhanguera* uma politomia, o que já era de se esperar uma vez que estamos tratando de um mesmo gênero, o que apresenta baixa variação morfológica (Kellner, 2003).

O caráter 45 no estado 1 (variação no tamanho dos dentes anteriores com o 5º e o 6º menores do que o 4º e o 7º) é o responsável pela exclusão dos Tropeognathinae (LPU-017 + *Tropeognathus mesembrinus*) de *Anhanguera*.

Em LPU-017 o 5º, 6º e 7º alvéolos são menores do que o 4º e o 8º e em *Tropeognathus mesembrinus* o 2º e 3º pares são os maiores. Esta característica se mantém exclusiva de *Anhanguera*, corroborando propostas prévias (Kellner, 2003; Rodrigues e Kellner, 2008) que utilizaram essa feição para descartar a presença de táxons europeus tais como *Coloborhynchus* e *Ornithocheirus* na Bacia do Araripe (Unwin, 2003; Veldmeijer 2003; 2006; Fastnach, 2001; Martill, 2011; Martill e Unwin, 2012).

O caráter 34 no estado 2 (elevação palatal forte, estreitando anteriormente) separa *Tropeognathus mesembrinus* de *Anhanguera*, que apresenta este caráter no estado 1 (discreta, estreitando anteriormente) (Wang et al., 2009). Embora LPU-017 possua uma elevação suave no palato, o que lhe conferiu estado 1, difere de ambos na parte anterior do crânio (rostro), o que indica a necessidade de revisão dessa característica com a inclusão de novos estados.

Alguns táxons que são aqui considerados como membros do clado Anhangueridae foram anteriormente classificados como pertencentes ao clado Ornithocheiridae (*Anhanguera santanae*) e Criorhynchidae (*Tropeognathus*) (Unwin, 2003). Segundo Kellner (2003) estes dois clados de pterossauros englobam materiais muito fragmentados, o que os tornou um “saco de gatos” contendo várias espécies principalmente do Cambridge Greensand, alguns dos quais podem pertencer a diferentes grupos de pterossauros (Kellner, 1989a; Rodrigues e Kellner, 2008). Em nossa análise, os resultados foram semelhantes aos de Kellner (2003) e Wang et al., (2009) *Ornithocheirus compressirostris* está intimamente relacionado com os Anhangueridae, sendo seu grupo irmão sucessivo.

LPU-017 foi posicionado juntamente com *Tropeognathus mesembrinus* em uma politomia, em um ramo aqui denominado de Tropeognatinae, sendo posicionado como grupo irmão sucessivo de *Anhanguera*. Juntos estes dois ramos correspondem ao clado Anhangueridae (Kellner, 2003; Veldmeijer, 2006; Wang et al., 2008, 2009). Todo o clado Anhangueridae apresenta ainda *Ornithocheirus compressirostris* (= *Lonchodectes compressirostris*), um táxon encontrado nos depósitos europeus do Cambridge Greensand (Rodrigues e Kellner, 2008) como grupo irmão desse ramo. As características que unem

Ornithocheirus aos Anhangueridae são a presença de uma quilha palatal e de uma crista sagital pré-maxilar.

Para filogenias envolvendo fósseis, este resultado foi bastante notável, uma vez que a grande maioria do registro é incompleto, resultando em índices razoavelmente baixos (Wilkinson, 2003; Kerney e Clark, 2003; Strauss e Atanassov, 2006). Esses resultados mostram que diferente do que foi proposto para a Formação Crato, onde gerou-se uma politomia entre os táxons da China e do Brasil, *Ludodactylus* e *Guidraco* (Wang et al., 2012), as espécies dentadas da Formação Romualdo são mais próximas entre si do que em relação a qualquer outro depósito. Sem descartar um parentesco a níveis mais distantes.

Comparando os resultados obtidos aqui, com outras filogenias existentes para pterossauros, pudemos observar que para a topologia do ramo Anhangueridae ocorrem poucas mudanças. Na filogenia publicada por Andres e Ji (2008), ocorre um posicionamento de *Tropeognathus mesembrinus* como grupo irmão de *Anhanguera*, o mesmo que ocorre para a matriz de Wang et al. (2009) e para esta análise. Isto se deve pela presença de cristas sagitais tanto na pré-maxila como no dentário de ambos (caracteres 15 e 46, respectivamente), este caráter já foi considerado como um dos principais fatores a agrupar os indivíduos pertencentes à Anhangueridae (Kellner, 2003; Wang et al., 2009). Nesta filogenia ainda estão presentes as espécies “*Lonchodectes*” *compressirostris* como grupo irmão de Anhangueridae e *Liaoningopterus gui* como pertencente ao gênero *Anhanguera*, por possuir uma crista sagital na pré-maxila, mas não no dentário, “*Lonchodectes*” *compressirostris* está agrupado fora de Anhangueridae. Neste trabalho o clado Anhangueridae é sustentado por valores de bootstrap e jackknife de 50%, embora próximo ao mínimo aceitável, encontra-se dentro da média obtida com material fóssil.

Na filogenia de Lü et al. (2009b) ocorre o posicionamento de *Ornithocheirus* como grupo irmão de *Coloborhynchus* + *Anhanguera*. Versões anteriores desta matriz consideram indivíduos de grupos distintos como pertencentes ao mesmo clado (Unwin, 2001; Unwin, 2003; Lü et al., 2008). *Tropeognathus mesembrinus* e *Ornithocheirus compressirostris* são nomeados apenas como *Ornithocheirus*. As espécies do gênero *Anhanguera* são todas

escoradas como *Coloborhynchus*, produzindo dificuldades na definição da filogenia que une diversas unidades taxonômicas distintas como sendo uma única UTO (Fastnacht, 2001; Unwin, 2001; Unwin, 2003; Veldmeijer, 2006; Lü et al., 2008; Lü et al., 2009b). Difere portanto da presente análise, onde *Ornithocheirus compressirostris* é grupo irmão de Anhangueridae e *Coloborhynchus* não foi incluída. Os valores de bootstrap e jackknife neste trabalho são de 59% e 65%, indicando um resultado aceitável.

Outras ferramentas disponíveis para a caracterização e indentificação das espécies é a abordagem morfométrica (Begg et al., 1999) e geométrica (Strauss e Bookstein, 1982). Para aprimorar os resultados obtidos em nossa árvore filogenética, utilizamos da morfometria geométrica, para avaliar a variação craniana no clado Anhangueridae, e determinar padrões de crescimento, afinidades filogenéticas e variação morfológica da crista sagital pré-maxilar. Segundo Monteiro e Reis (1999), a análise da forma desempenha um papel importante em muitos tipos de estudos biológicos, para isso a variedade dos processos biológicos produzem diferenças na forma entre os indivíduos ou suas partes, como doença ou lesão, desenvolvimento ontogenético, adaptação a distintos locais geográficos, ou a longo prazo, diversificação evolutiva (Zelditch et al., 2004). As diferenças na forma podem sinalizar diferentes papéis funcionais, desempenhado pelas mesmas peças, respostas diferentes para as mesmas pressões seletivas (ou diferenças nas pressões seletivas em si), bem como as diferenças nos processos de crescimento e morfogênese (Zelditch et al., 2004). Análise da forma é uma abordagem para a compreensão dessas diversas causas de variação e transformação morfológica. Variações morfológicas não são propriamente patologias e devem ser avaliadas com atenção, pois muitas vezes podem levar a erros taxonômicos (Ferigolo, 1987).

Trabalhos referentes a morfometria geométrica de fósseis são escassos (Gould, 1991; Wills et al., 1994; Gallo et al., 2002; Marugán-Lobón e Buscalioni, 2003; Erwin, 2007; Brusatte et al., 2011; Figueirido et al., 2011; Tseng e Wang, 2011). O panorama se agrava quando verificamos o emprego desse método no estudo dos pterossauros. Até a presente data apenas dois trabalhos levaram em conta o estudo da forma em répteis voadores (Foth et al., 2012; Vila Nova e

Sayão, 2012). Análises foram feitas a fim de verificar a disparidade dos pterossauros durante o Mesozóico (Foth et al., 2012), caracterizando os padrões de disparidade morfológica craniana usando a morfometria geométrica. Com base nos resultados obtidos, concluíram que os pterossauros monofenestrados eram mais diversificados cranialmente do que os pterossauros basais não monofenestrados, e que o pico de disparidade craniana pode ter ocorrido no início do Cretáceo, relativamente tarde na evolução dos pterossauros. Além disso, afirmaram que a filogenia é significativamente correlacionada com o mapeamento do morfoespaço craniano, mas para isso, apenas compararam os resultados morfométricos obtidos com a filogenia proposta por Lü et al. (2009), que trata as unidades terminais dos ramos como gêneros, produzindo dificuldades na definição da filogenia (Fastnacht, 2001; Unwin, 2001; Unwin, 2003; Veldmeijer, 2006; Lü et al., 2008; Lü et al., 2009b). Outro estilo foi o de morfometria linear em ossos apendiculares, a fim de determinar características morfológicas no esqueleto apendicular dos Anhangueridae e Tapejaridae (Vila Nova e Sayão, 2012).

Cristas sagitais cranianas são uma característica evidente em vários grupos de pterossauros, e apesar de ainda não ter sido determinada a sua função, correspondem a estruturas amplamente utilizadas em análises taxonômicas e filogenéticas (Wellnhofer, 1991a; Kellner, 1994, 2003; 2006; Bennett, 1997, 2001, 2002; Martill e Frey 1999; Unwin, 2003; Barrett e Hilton 2006). Dessa forma, muitos dos caracteres sinapomórficos baseiam-se em crânios e cristas, tornando o esqueleto cranial a região mais importante para fins taxonômicos nestes animais (Wellnhofer, 1991a; Kellner, 2006).

Basicamente os agrupamentos que ocorreram no morfoespaço, separaram indivíduos com um maior comprimento de crânio + crista alta, dos indivíduos com um comprimento intermediário entre os de maior porte e os de menor porte + crista mediana (intermediária) e um ultimo agrupamento de um indivíduo com um comprimento do crânio pequeno, e um individuo com um comprimento do crânio grande + crista relativamente baixa em comparação aos demais. Apesar desta separação no morfoespaço, a diferença entre a morfologia da crista pré-maxilar não foi tão extravagante, como ocorre em

outros táxons de pterossauros pterodactylóides (Bennett, 2003; Martill e Naish, 2006; Elgin et al., 2008; Tomkins et al., 2010; Hone et al., 2012).

Ao analisar o crânio dos Anhangueridae notamos que existe uma semelhança entre os agrupamentos resultantes do formato do crânio, com algumas filogenias existentes para Pterosauria. Um dos agrupamentos observados no morfoespaço do ACP, também está presente na filogenia de Andres e Ji (2008), que une *Anhanguera piscator* e *Anhanguera santanae* em uma politomia. O agrupamento de *Anhanguera blittersdorffi* e *Anhanguera araripensis* não pôde ser observado em nenhuma das análises cladísticas existentes, pois *Anhanguera araripensis* nunca foi ranqueado em uma matriz filogenética. É possível que ao incluí-lo em uma análise, haja proximidade entre os táxons. Klingenberg e Gidaszewski (2010) afirmaram que a filogenia é um forte sinal de que espécies estreitamente relacionadas tendem a ficar mais distantes de espécies relacionadas no morfoespaço. Essa ideia pôde ser observada aqui, já que o gênero *Anhanguera* apresentou-se de forma politômica na filogenia. Ao invés de gerar um único agrupamento contendo todas as espécies desse gênero, o ACP gerou vários agrupamentos confluindo gêneros diferentes conforme observado no agrupamento 1 (*Anhanguera spielbergi* + *Tropeognathus mesembrinus* + LPU-017).

O modelo final apresentado pelo software TPSutil, sugere como hipótese mais parcimoniosa, que o ancestral dos Anhangueridae deveria ter uma pequena crista sagital pré-maxilar, evoluindo para uma estrutura robusta e alongada, seguindo a regra de Cope, uma teoria ontogenética em que as dimensões corporais das espécies de uma linhagem, tendem a tornar-se maiores ao longo do tempo evolutivo (Brown e Lomolino, 2006). O tamanho do corpo é um atributo muito observado em diversas espécies e se mostra de fundamental importância para o entendimento de padrões macroecológicos (Peters, 1983; Brown e Lomolino, 2006). Analisando a distribuição das espécies de Anhangueridae no morfoespaço, verificamos que a relação crânio e crista crescem de forma isométrica, o oposto da realidade dos membros posteriores, onde o crescimento ósseo é alométrico (ver, Wellnhofer, 1970, 1975; Mateer, 1976; Brower e Veinus, 1981). O crescimento isométrico ocorre

quando todas as partes do esqueleto se transformam/alteram na mesma taxa, de forma que a forma dos vários ossos permanece estável durante a ontogenia. Seguindo a regra tradicional para pterossauros, em que o crescimento é alométrico, como mamíferos, aves e crocodilomorfos, a crista pré-maxilar deveria ser mais curta, e as órbitas deveriam ser proporcionalmente maiores.

Alguns trabalhos na literatura relatam isometria, e alometria para o crescimento do esqueleto apendicular de pterossauros (Wellnhofer, 1970; Sayão, 2003; Codorniú e Chiappe, 2004; Tomkins et al., 2010; Elgin e Frey, 2012), mas poucos tratam sobre o crescimento isométrico ou alométrico do crânio (Wellnhofer, 1970;). Verificou-se que em *Pterodactylus elegans* o crescimento é essencialmente isométrico no crânio, pescoço e metacarpos (Wellnhofer, 1970). Já *Barbosania gracilirostris* possui relações alométricas negativas para o metacarpo alar e o fêmur, assim como os demais “Ornitocheiridae” e Anhangueridae (Elgin e Frey, 2012). Uma análise histológica cogita a presença de crescimento isométrico na terceira falange do dígito alar de alguns exemplares juvenis de *Pterodaustro guinazui* (Codorniú e Chiappe, 2004). Outro estudo dessa natureza verificou a presença de crescimento alométrico nos membros apendiculares de Anhangueridae e Tapejaridae (Sayão, 2003). Bennett (2006) relatou para dos depósitos de Solnhofen, dois pterossauros muito pequenos, considerados juvenis de *Germanodactylus*. Estes indivíduos apresentam uma conformação craniana muito diferente dos adultos, com uma grande órbita e um rostro curto contra um rostro alongado e uma pequena órbita nos adultos, afirmando assim a presença de um crescimento alométrico. Neste trabalho não foi realizada nenhuma análise cladística para apoiar as suposições afirmadas com base no tamanho e comprimento do rostro. Uma análise morfométrica, seria ideal neste caso para um melhor entendimento sobre o crescimento ósseo nestes pterossauros. Em *Pteranodon* o crânio cresce de forma alométrica positiva, tendo como função básica auxílio durante a alimentação, contrapesos, e locais de inserção muscular, desde o nascimento de um indivíduo até a sua morte (Tomkins et al., 2010). Com isso, verificamos não haver um padrão de

crescimento craniano para todos os pterossauros, cada clado apresentando particularidades em seu desenvolvimento.

7 - CONCLUSÃO

Tanto a comparação com demais espécies, como as análises filogenética e morfométrica sustentam LPU-017 como um novo gênero e uma nova espécie. Após a comparação de LPU-017 com os crânios de pterossauros da Bacia do Araripe, ficou evidente que representa um táxon diferente de todos os já descritos para a região. As autapomorfias incluem: Crista sagital pré-maxilar relativamente longa e alta, estando na mesma altura que o ponto mais alto do crânio (localizado na região occipital). Crista sagital pré-maxilar iniciando-se na região anterior do crânio (rosto) e se estende até o 22º par de alvéolos, não recobrimdo a fenestra nasoanterorbital nem as narinas internas. Presença de 35 pares de alvéolos. Crista palatal suave que se inicia no 5º par de alvéolos e termina no 13º par. Elevada expansão lateral e ventral da pré-maxila, em forma de colher. Palato com formato convexo na porção rostral. Narinas internas não se estendendo lateralmente. Pequena elevação convexa do palatino. Presença de 5º, 6º e 7º alvéolos menores do que o 4º e o 8º, diminuindo seu diâmetro a partir do 18º par agrupando-se de três em três.

Uma análise filogenética através do programas TNT posicionou *Tropeognathus mesembrinus* + LPU-017, como grupo irmão de *Anhanguera*, formando um clado nomeado aqui de Tropeognatinae, dentro de Pteranodontoidea (*sensu* Kellner, 2003). Este posicionamento mostra a importância da preparação correta e minuciosa de indivíduos antes de seu estudo, e vem trazer novos conhecimentos para a classificação de pterossauros da Bacia do Araripe.

A variação da crista pré-maxilar nos Anhangueridae é eminente, e é considerada aqui como não específica, apresentando alguns padrões de semelhança entre as espécies de anhanguerídeos, como a forma e o início desta estrutura na pré-maxila, ainda, evidenciamos aqui a presença de crescimento isométrico para a relação crista pré-maxilar e crânio. A maioria dos trabalhos se refere ao crescimento ósseo de pterossauros como alométrico.

Poucos ou quase nenhum evidenciam isto para o crânio, e não trazem consigo suportes cladísticos, morfométricos ou taxonômicos suficientes para inferir que o crescimento isométrico não ocorra em pterossauros, visto que aqui indivíduos estritamente relacionados possuem cristas pequenas e similares, ambos sendo adulto, ou juvenil. Com a descoberta de novos indivíduos, de estágios ontogenéticos diferentes, será possível um melhorar o entendimento sobre esta situação. Ainda assim, a ontogenia não interferiu nos resultados obtidos, pois ocorreram agrupamentos de indivíduos adultos e imaturos, como no agrupamento de *Anhanguera piscator* e *Anhanguera santanae*. O ancestral basal dos Anhangueridae, portanto, deveria ter uma pequena crista pré-maxilar, e à medida em que este grupo foi evoluindo ela se tornou mais robusta e alongada, esta variação também pode ser atribuída a outros fatores biológicos tais como dimorfismo sexual, como previamente proposto para o gênero *Pteranodon*, ou a fatores ontogenéticos expressando a existência de jovens, subadultos e adultos, entre este clado de pterossauros.

Referências bibliográficas

- Agassiz, L.**, 1841. On the Fossil Fishes found by Mr. Gardner in the Province of Ceará, in the North of Brazil. *Edinburgh New Philosophical Journal*. Edinburgh, v. **30**, 82-84.
- Agassiz, L.**, 1844. Sur quelques poissons fossiles du Brésil. *Compte Rendus de l'Academie des Sciences*, Paris, v. **18**, 1007-1015.
- Amorim, D.S.**, 2002. *Fundamentos de Sistemática Filogenética*. Ribeirão Preto, Holos Editora. 156p.
- Andres, B.**, 2012. The early evolutionary history and adaptive radiation of Pterosauria. *Acta Geologica Sinica*, v. **86**, 1356-1365.
- Andres, B. e Ji, Q.**, 2008. A new pterosaur from the Liaoning Province of China, the phylogeny of the Pterodactyloidea, and convergence in their cervical vertebrae. *Palaeontology*, **51**: 453-469.
- Assine, M.L.**, 1990. Sedimentação e Tectônica da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil, Rio Claro. Dissertação (Mestrado) IGCE, Universidade Estadual de São Paulo, Rio Claro, 124p.
- Assine, M.L.**, 1992. Análise estratigráfica da Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, **22**(3): 289-300.
- Assine, M.L.**, 1994. Paleocorrentes e paleogeografia na Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, **24**(4): 1-10.
- Assine, M.L.**, 2007. Bacia do Araripe. *Boletim de Geociências*. Petrobras, **15** (2): 371-389.
- Barrett, P.M., Butler, R.J., Edwards, N.P. e Milner, A.R.**, 2008. Pterosaur distribution in time and space: an atlas. *Zitteliana B*, (**28**): 61-107.
- Barrett, P.M. e Hilton, J.**, 2006. The Jehol Biota (Lower Cretaceous, China): new discoveries and future prospects. *Integrative Zoology*, **1**, 15-17.
- Begg, G.A., Hare, J.A. e Sheehan, D.D.** 1999. The role of life history parameters as indicators of stock structure. *Fisheries Research*; **43**: 141-163.

Bennett, S.C., 1991. Morphology of the Late Cretaceous Pterosaur *Pteranodon* and systematics of the Pterosauria. Tese de Doutorado não publicada. University of Kansas, Lawrence, Kansas, 680p.

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., 1995. The phylogenetic position of the Pterosauria within the Archosauromorpha, *Zoological Journal of the Linnaean Society*. **118**, 261-308.

Bennett, S.C., 1996. Year-classes of pterosaurs from the Solnhofen Limestones of Germany: taxonomic and systematic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **16** (3): 432-444.

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 Abt A*, Stuttgart, 260 (1-6): 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. Buffetaut, E. e Mazin, J.M. (eds) *Evolution and Paleobiology of Pterosaurs. Geological Society Special Publications*, Londres, **217**: 191-215.

Bennett, S.C., 2006. Juvenile specimens of the Pterosaur *Germanodactylus cristatus*, with a review of the genus. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **26**(4): p. 872-878.

Benton, M.J., 1985. Classification and phylogeny of the diapsid reptiles, *Zoological Journal of the Linnean Society*, **84**: 97-164.

Bernardes-de-Oliveira, M.E., Dilcher, D., Barreto, A.M.F., Ricardi-Branco, F., Mohr, B. e Castro-Fernandes, M.C., 2002. O estado d'arte da tafoflora do membro Crato, Formação Santana, Eocretáceo da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. In: Boletim do Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil, 6 / Simpósio sobre el Cretácico de América Del Sur, 6, São Pedro, Atas..., São Pedro, Universidade Estadual de São Paulo, p. 61-65.

Beurlen, K., 1962. A geologia da Chapada do Araripe. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **34** (3): 365-370.

Beurlen, K., 1963. *Geologia e estratigrafia da chapada do Araripe*. In: Congresso Brasileiro de Geologia, 17, Rio de Janeiro, 1963. SBG, Anais: 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*, Rio de Janeiro, **43**: 411-415.

Bonaparte, J.F., 1970. Pterodaustro guinazui gen. et sp. nov. Pterosaurio de la formación Lagarcito, provincia de San Luis, Argentina. *Acta Geologica Lilloana*, **10**: 207-226.

Bonaparte, J., 1978. El Mesozoico de America del Sur y sus tetrapods. *Opera Lilloana*, **10**: 207-226.

Bonaparte, J.F., Schultz, C.L., e Soares, M.B., 2010. Pterosauria from the Late Triassic of southern Brazil. In S. Bandyopadhyay (ed.), New Aspects of Mesozoic Biodiversity, *Lecture Notes in Earth Sciences*, **132**: 63-71.

Bookstein, F.L., 1991. Morphometric Tools for Landmark Data. *Cambridge University Press*, Cambridge, 175p.

Bramwell, C.D. e Whitfield, G.R., 1974. Biomechanics of Pteranodon. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **267**: 503-581.

Braun, O.P.G., 1966. *Estratigrafia dos sedimentos da parte interior da região nordeste do Brasil (Bacias do Tucano-Jatobá, Mirandiba e Araripe)*. Rio de Janeiro. DGM/DNPM, Boletim nº 236.

Brito Neves, B.B., 1990. A Bacia do Araripe no contexto geotectônico regional. In: I Simp. Bacia do Araripe e Bacias Interiores do Nordeste. Crato, Atas, DNPM/SBP/SBG. p. 21-33.

Brito, L.S.M. e Perinotto, A.R.C., 2012. Difusão da Ciência no Geopark Araripe, Ceará, Brasil. *Anuário do Instituto de Geociências – UFRJ - Vol. 35 - 1/2012* p. 42-48.

Brito, P.M. e Ferreira, P.L.N., 1989. First Hibodont from Chapada do Araripe. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, v. 61, n. 1, p. 53-57.

Brower, J.C. e Veinus, J., 1981. Allometry in Pterosaurs. University of Kansas *Paleontological Contributions*. 105, p. 1-32.

Brown, J.H e Lomolino, M.V., 2006. Biogeografia. Funpec. 2ª Ed.

Brusatte, S.L., Sakamoto, M., Montanari, S., e Harcourt Smith, W.E.H., 2011. The evolution of cranial form and function in theropod dinosaurs: insights from geometric morphometrics. *Journal of Evolutionary Biology*, **25**: 365-377.

Buckland, W., 1829. On the discovery of a new species of Pterodactyle in the Lias at Lyme Regis, *Transactions of the Geological Society*, London. Ser. 2, vol. 3, 217-222.

Campos, D.A. e Kellner, A.W.A., 1985a. Panorama of the flying reptiles study in Brazil and South America (Pterosauria/ Pterodactyloidea/ Anhangueridae), *Anais Acad. Bras. Cienc.* **57**, 141-142 e 453-466.

Campos, D.A. e Kellner, A.W.A. 1985b. Um novo exemplar de Anhanguera blittersdorffi (reptilia, Pterosauria) da formação Santana, Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil. In: 9ºCongresso Brasileiro de Paleontologia, 1985. Boletim de Resumo : 9ºCongresso Brasileiro de Paleontologia, 1985. p. 13.

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

Carvalho, M.S.S. e Santos, M.E.C.M., 2005. Histórico das Pesquisas Paleontológicas na Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Anuário do Instituto de Geociências*, **28**: 15-35.

Carvalho, I.S., Viana, M.S.S. e Lima Filho, M.F., 1995. Os icnofósseis de dinossauros da Bacia do Araripe (Cretáceo Inferior, Ceará-Brasil). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **67**: 433-442.

Castro, D.L. e Castelo-Branco, R.M.G., 1999. Caracterização da arquitetura interna das bacias do Vale do Cariri (NE do Brasil) com base em modelagem gravimétrica 3-D. *Revista Brasileira de Geofísica*, **17** (2-3): 130-144.

Cavalcanti, V.M.M. e Viana, M.S.S., 1992. *Faciologia dos sedimentos não lacustres da Formação Santana (Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil)*. In: Simpósio Sobre a Bacia do Araripe e Bacias Interiores do Nordeste, 1. Atas... DNPM/PICG/CPCA/SBP/SBG-NF, 193-207.

Coimbra, J.C., Arai, M. e Carreño, A.L., 2002. Biostratigraphy of Lower Cretaceous microfossils from the Araripe Basin, northeastern Brazil. *Geobios* **35**: 687-699.

Codorniú, L. e Chiappe, L.M., 2004. Early juvenile pterosaurs (Pterodactyloidea: Pterodaustro guinazui) from the Lower Cretaceous of Central Argentina. *Canadian Journal of Earth Sciences*, vol.41, no.1, p. 9-18.

Costa, F.R., 2010. Biomecânica da postura em Anhanguera piscator Kellner e Tomida, 2000 (Pterosauria, Pterodactyloidea) com utilização de animação virtual tridimensional. Museu Nacional. Rio de Janeiro, Universidade Federal do Rio de Janeiro. M.Sc. 132 p.

Cuvier, G., 1801. “Extrait d’un ouvrage sur les especes de quadrúpedes. Dont on a trouvé les ossements dans l’intérieur de la terre, adressed 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*, tomo LII, PP: 253-267. Paris.

Da Rosa, A.A.S. e Garcia, A.J.V., 2000. Palaeobiogeographic aspects of northeast Brazilian basins during the Berriasian before the break up of Gondwana. *Cretaceous Research*, v. 21, p. 221-239.

Da Rosa, A.A.S., 2008. Paleontological tourism at Santa Maria city, Southern Brazil: potential versus reality. *Arquivos do Museu Nacional*, Rio de Janeiro, v.66, n.1, p. 291-304.

De Buisonjé, P. H., 1980. Santanadactylus brasiliensis nov. gen., nov. sp., a long necked, large pterosaur from the Aptian of Brasil, *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, Proc B 83, 145-157.

Duarte, L., 1985. Vegetais fósseis da Chapada do Araripe, Brasil. In: *Coletânea de Trabalhos Paleontológicos*. DNPM, Série Geologia, n. 27, Brasília, p.585-617.

Eaton, C.F., 1910. Osteology of Pteranodon. *Memoirs of the Connecticut Academy of Arts and Science*, **2**: 1-38.

Elgin, R.A. e Frey, E., 2011. A new ornithocheirid, Barbosania gracilirostris gen. et sp. Nov. (Pterosauria, Pterodactyloidea) from the Santana Formation (Cretaceous) of NE Brazil, *Swiss Journal of Palaeontology*. V. 130, [2](#), p 259-275.

Elgin, R.A. e Frey, E., 2012. A nearly complete ornithocheirid pterosaur from the Aptian (Early Cretaceous) Crato Formation of NE Brazil, *Acta Palaeontologica Polonica*, **57** (1): 101-110.

Elgin, R.A., Grau, C.A., Palmer, C., Hone, D.W.E., Greenwell, D. e Benton M.J., 2008. Aerodynamic characters of the cranial crest in Pteranodon, In: Flugsaurier: Pterosaur papers in honour of Peter Wellnhofer. 2008. Hone, D.W.E. and Buffetaut, E. (eds). *Zitteliana B*, 28. p169-176: 264p.

Elgin, R.A., Hone, D.W.E. e Frey, E., 2011. The extent of the pterosaur flight membrane. *Acta Palaeontologica Polonica*, **56** (1): 99–111.

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

Erwin, D., 2007. Disparity: morphological pattern and developmental context. *Paleontology*, 50: 57-73.

Fara, E., Saraiva, A.A.F., Campos, D.A., Moreira, J.K.R., Siebra, D.C. e Kellner, A.W.A., 2005. Controlled excavations in the Romualdo Member of the Santana Formation (Early Cretaceous, Araripe Basin, northeastern Brazil): stratigraphic, palaeoenvironmental and palaeoecological implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **218**: 145-161.

Fastnacht, M., 2001. First record of *Coloborhynchus* (Pterosauria) from the Santana Formation (Lower Cretaceous) of the Chapada do Araripe, Brazil. *Paläontologische Zeitschrift*, **75** (1): 23 -36.

Ferigolo, J., 1987. Anatomia Comparada, Paleontologia e Paleopatologia de Vertebrados. *Paula-Coutiana*, **1**: 105-127.

Figueirido, B., MacLeod, N., Krieger, J., Renzi, M., Pe´rez-Claros, J.A. e Palmqvist, P., 2011. Constraint and adaptation in the evolution of carnivoran skull shape. *Paleobiology*, 37(3), p. 490–518.

Foth, C., Brusatte, S.L. e Butler, R.J., 2012. Do different disparity proxies converge on a common signal? Insights from the cranial morphometrics and evolutionary history of Pterosauria (Diapsida: Archosauria). *Journal of Evolutionary Biology*. **25**, 904-915.

Frey, E., Martill, D.M. e Buchy, M., 2003a. A new crested ornithocheirid from the Lower Cretaceous of northeastern Brazil and the unusual death for an unusual pterosaur. In: Buffetaut, E. e Mazin, J.M. (eds) *Evolution and*

Paleobiology of Pterosaurs. *Geological Society Special Publications*, Londres, **217**: 55-63.

Frey, E., Martill, D.M. e Buchy, M., 2003b. A new species of tapejarid pterosaur with soft-tissue head crest. In: Buffetaut, E. e Mazin, J.M. (eds) *Evolution and Paleobiology of Pterosaurs. Geological Society Special Publications*, Londres, **217**: 65-72.

Gaffney, E.S., Campos, D.A. e Hirayama, R., 2001. *Cearachelys*, a New Side-Necked Turtle (Pelomedusoides: Bothremydidae) from the Early Cretaceous of Brazil. *American Museum Novitates*, New York, **33**, **19**: 1-20.

Gallo, V., Cavalcanti, M.J. e Tintori, A., 2002. Using geometric morphometrics to study ontogenetic shape changes in *Paralepidotus ornatus* (AGASSIZ 1833-43) (Actinopterygii: Semionotidae). *Arquivos do Museu Nacional*, Rio de Janeiro, v. 60, n.3, p. 117-120.

Gaspary, J. e Anjos, N.F.R., 1964. Estudo Hidrogeológico de Juazeiro do Norte – Ceará. Recife, SUDENE, *Série Hidrogeologia* 3. 25p.

Goloboff, P., Farris, S. e Nixon, K., 2000. TNT (Tree analysis using New Technology) (BETA) ver. 1.0 Published by the authors, Tucumán, Argentina.

Gould, S.J., 1991. The disparity of the Burgess Shale arthropod fauna and the limits of cladistic analysis: why we must strive to quantify morphospace. *Paleobiology*, **17**: 411-423.

Hashimoto, A.T., Appi, C.J., Soldan, A.L. e Cerqueira, J.R., 1987. O neo-Alagoas nas Bacias do Ceará, Araripe e Potiguar (Brasil): caracterização estratigráfica e paleoambiental. *Revista Brasileira de Geociências*, v. 17, n. 2, p. 118-122.

Heer, O., 1881. Contributions à la Flore fossile du Portugal, Lisboa, 20, est. 17.

Heptonstall, W.B., 1971. An analysis of the flight of the Cretaceous pterodactyl *Pteranodon ingens* Marsh. *Scottish Journal of Geology*, **7**: 61–78.

Hirayama, R., 1998. Oldest known sea turtle. *Nature*, London, **392**: 705-708.

Hone, D.W.E., Tischlinger, H., Frey, E. e Roper, M., 2012. A New Non-Pterodactyloid Pterosaur from the Late Jurassic of Southern Germany. *PLoS ONE* **7**(7).

Jordan, D.S. e Branner, J.C. 1908. The Cretaceous fishes of Ceara, Brazil. *Smithsonian Miscellaneous Collection*, Washington, 52 (Quart Issue), **5** (1): 1-29.

Kaup, J.J., 1834. Versuch einer Eintheilung der Säugethiere in 6 Stämme und der Amphibien in 6 Ordnungen. *Isis* **3**: 311-315.

Kearney, M. e Clark, J.M., 2003. Problems due to Missing data in Phylogenetic analyses including Fossils: a critical review. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **23**(2): 263-275.

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 Cong. Brasil. de Geol. Rio de Janeiro. p.578-590.

Kellner, A.W.A., 1987. Ocorrência de um novo crocodiliano no Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, **59** (3): 219-232.

Kellner, A.W.A., 1989a. Os répteis voadores do Cretáceo Brasileiro, *An. Inst. Geociênc.* p. 86-106.

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. M. Sc. Thesis, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 543p.

Kellner, A.W.A., 1994. Remarks on the Pterosaur Taphonomy and Paleoecology. *Acta Geologica Leopoldensia*, **39** (1): 175-189.

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

Kellner A.W.A., 1996. Pterosaur phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology*. **16** (3), 45A.

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

Kellner, A.W.A., 2003. Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group. In: Buffetaut, E. e Mazin, J.M. (eds). *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*. Geological Society, Special Publication, **217**: 105-137.

Kellner, A.W.A., 2004. New information on the Tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea) and discussion of the relationships of this clade, Ameghiniana, (*Rev. Assoc. Paleontol. Argent.*) vol.41, nº 4, p.521-534.

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, 175p.

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

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

Kellner, A.W.A. e Campos, D.A., 1996. First Early Cretaceous theropod dinosaur from Brazil with comments on Spinosauridae. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, abhandlungen, Stuttgart, **199**: 151-166.

Kellner, A.W.A. e Campos, D.A., 2002. The function of the cranial crest and jaws of a unique pterosaur from the early Cretaceous of Brazil., *Science*. vol. 297, p. 389-392.

Kellner, A.W.A., Gallo, V., Saraiva, A.S.F., Sayão, J.M. e Silva, H.P., 2002. On the fossil locality 'Ladeira do Berlenga' (Santana Formation, Araripe Basin) in Piauí, Northeastern Brazil, *Arquivos do Museu Nacional*, **60** (3): 111-116.

Kellner, A.W.A. e Tomida, Y., 2000. Description of a new species of Anhangueridae (Pterodactyloidea) with comments on the Pterosaur Fauna from the Santana Formation (Aptian-Albian), Northeastern Brazil. National Science Museum, Tóquio, *Monographs*, **17**: 1-135.

Klingenberg, C.P., 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, **11**: 353-357.

Klingenberg, C.P. e Gidaszewski, N.A., 2010. Testing and quantifying phylogenetic signals and homoplasy in morphometric data. *Systematic Biology*, **59**: 245–261

Lapparent de Broin, F., 2000a. The oldest pre-Podocnemidid turtle (Chelonii, Pleurodira), from the early Cretaceous, Ceará state, Brasil, and its environment. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona*, Barcelona **9**: 43-95.

Leonardi, G. e Borgomanero, G., 1985. *Cearadactylus atrox* nov. gen., nov. sp.: novo Pterosauria (Pterodactyloidea) da Chapada do Araripe, Ceará, Brasil - *Coletânea de Trabalhos Paleontológicos*, Série Geologia: 75-80.

Lima, F.J., Saraiva, A.A.F. e Sayão, J.M., 2012. Revisão da paleoflora das Formações Missão Velha, Crato e Romualdo, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Estudos Geológicos*, v. 22 (1).

Lima, M.R., 1978. Considerações sobre a subdivisão estratigráfica da Formação Santana, Cretáceo do Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, **43** (supl.): 411-415.

Lopes, E.R.N. e Chacon, S.S., 2012. *Formulação de políticas públicas para a promoção do ecoturismo no Geoparque Araripe, Ceará, Nordeste do Brasil*. VII Congresso Português de Sociologia, Porto, Portugal. Anais, 57-60.

Lu, J.; Unwin, D. M.; Jin, X.; Liu, Y.; Ji, Q. 2009a. Evidence for modular evolution in a longtailed pterosaur with a pterodactyloid skull. *Proceedings of the Royal Society B*. Published online: 8.

Lu, J.; Azuma, Y.; Dong, Z.; Barsbold, R.; Kobayashi, Y.; Lee, Y. N. 2009b. New material of dsungaripterid pterosaurs (Pterosauria: Pterodactyloidea) from western Mongolia and its palaeoecological implications. *Geological Magazine*, **146** (5): 690 - 701.

Lü, J., Unwin, D.M., Jin, X., Liu, Y. e Ji, Q., 2010. Evidence for modular evolution in a long tailed pterosaur with a pterodactyloid skull. *Proc R Soc.B*. **277** (1680): 383-389.

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

Mabesoone, J.M. e Tinoco, I.M., 1973. Paleoeecology of Aptian Santana Formation (Northeastern Brazil). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **14** (2): 87-118.

Marsh, O.C., 1876. Notice of anew sub-order of Pterosauria. *American Journal of Science*, **11**: 507-509.

Marsh, O.C., 1882. The wings of pterodactyls. *American Journal of Science*, **23**: 251-256.

Martill, D.M., 1993. *Fossil of the Santana and Crato formations, Brazil*. London: Palaeontological Association. 159p. (Palaeontological Association field guides to fossils 5).

Martill, D.M., 2007. *The Crato Fossil Beds of Brazil: Window into an Ancient World*. Cambridge University Press (Cambridge), p. 475-524.

Martill, D.M., 2011. A new pterodactyloid pterosaur from the Santana Formation (Cretaceous) of Brazil, *Cretaceous Research*. **32**, 236-243.

Martill, D.M., Cruickshank, A.R.L., Frey, E., Small, P.G. e Clark, M., 1996. A new crested maniraptoran dinosaur from the Santana Formation (Lower Cretaceous) of Brazil. *Journal of the Geological Society*, **153**: 5-8.

Martill, D.M e Frey, E., 1999. A possible azhdarchid pterosaur from the Crato Formation (Early Cretaceous, Aptian) of northeast Brazil. *Geologie Mijnbouw*, Amsterdam, **78**: 315-318.

Martill, D.M. e Naish, D., 2006. Cranial crest development in the Azhdarchoid pterosaur Tupuxuara, with a review of the Genus and Tapejarid morphology, *Palaeontology*, vol. 49, part 4, p 925-941.

Martill, D.M. e Unwin, D.M., 2012. The world's largest toothed pterosaur, NhMuK R481, an incomplete rostrum of coloborhynchus capito (seeley, 1870) from the Cambridge greensand of England. *Cretaceous Research*, **34**: 1-9.

Martill, D.M. e Witton, M.P., 2008. Catastrophic failure in a pterosaur skull from the Cretaceous Santana Formation of Brazil, In: Flugsaurier: Pterosaur papers in honour of Peter Wellnhofer. 2008. Hone D. W. E. and Buffetaut E. (eds). Zitteliana B, 28. P177-185.

Maisey, J.G., 1986. Coelacanths from the lower cretaceous of Brazil. *American Museum Novitates*, New York, nº 2866, p. 1-30.

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

Marugán-Lobón, J. e Buscalioni, A.D. 2003. Disparity and geometry of the skull in Archosauria. *Biological Journal of Linnean Society*, **80**: 67-88.

Mateer, N.J., 1976. A study of Pteranodon. *Bulletin of the Geological Institutions of the University of Uppsala*, New Series, 6, 2-33.

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

Monteiro, L.R. e Reis, S.F., 1999. *Princípios de morfometria geométrica*. Ribeirão Preto, Ed. Holos, 198p.

Muhlberger, C.D., 2008. A comparative assessment of Pterodactyloid philogenies.

Naish, D. e Martill, D.M., 2003. Pterosaurs - a successful invasion of prehistoric skies, *Biologist* (October 2003) vol. 50, nº 5, p 213-216.

Naish, D., Martill, D.M. e Frey, E., 2006. Ecology, systematics and biogeographical relationships of dinosaurs, including a new theropod, from the Santana Formation (?Albian, Early Cretaceous) of Brazil. *Hist Biol*, **16**: 57-70.

Neumann, V.H.M.L. et al., *no prelo*. Reappraisal on the Araripe Basin Sedimentology and Stratigraphic. *Cretaceous Research*. *In press*.

Neumann, V.H.M.L. e Cabrera, L., 1999. *Una nueva propuesta estratigráfica para la tectono-secuencia post-rifte de la cuenca de Araripe, noreste de Brasil*. In: Boletim de resumos do Simpósio Cretáceo Brasileiro, **5**: 279-285.

O'higgins, P., 2000. The study of morphological variation in the hominid fossil record: biology, landmarks and geometry. *J. Anat.* **197**: 103-120.

Oliveira, G.R., 2006. Novos Testudines (Pleurodira) da Formação Santana (Cretáceo Inferior) Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. 83p. Dissertação (Mestrado em Zoologia) - Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) do Museu Nacional / UFRJ.

Oliveira, G.R. e Kellner, A.W.A., 2007. A new side-necked turtle (Pleurodira, Pelomedusoides) from the Santana Formation (Early Cretaceous), Araripe Basin, northeastern Brazil. *Zootaxa*, 14, **25**: 53-61.

Oliveira, G.R., Saraiva, A.A.F., Silva, H.P., Andrade, J.A.F.G. e Kellner, A. W.A. 2011. First turtle from the Ipubi Formation (Early Cretaceous), Santana Group, Araripe Basin, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **14** (1): 61-66.

Padian, K., 1983. *Osteology and functional morphology of *Dimorphodon macronyx* (Buckland) (Pterosauria: Rhamphorhynchoidea) based on new material in- the Yale Peabody Museum*. Postilla (Peabody Museum of Natural History, Yale University) **189**: 1-44.

Penny, D., Hendy, M.D. e Steel, M.A., 1992. Progress with methods for constructing evolutionary trees. *Trends in Ecology and Evolution*, **7**: 73-79.

Peters, R.H., 1983. *The ecological implications of body size*. Cambridge: Cambridge University Press. 255p.

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

Ponte, F.C. e Appi, C.J., 1990. Proposta de revisão da coluna litoestratigráfica da Bacia do Araripe. In *Anais do Congresso Brasileiro de Geologia*, **36** (1): 211-226.

Ponte, F.C. e Ponte-Filho, F.C., 1996. Estrutura Geológica e Evolução Tectônica da Bacia do Araripe. Recife. *DNPM*. 68 p.

Pough, F.H., Janis, M.C. e Heiser, J.B. 2008. *A vida dos vertebrados*. 4. ed. São Paulo: Atheneu. c. 10, p. 220-263.

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., 1959. Sobre um crocodilídeo Notossuquio do Cretáceo Brasileiro. *Departamento Nacional da Produção Mineral/Divisão de Geologia e Mineralogia*. Boletim 188, 56 p.

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** (Supl.): 451-461.

Price, L.I., 1973. Quelônio Amphichelydia no Cretáceo Inferior do nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, São Paulo, **3** (2): 84-96.

Rand, H.M. e Manso, V.A.V., 1984. *Levantamento gravimétrico e magnetométrico da Bacia do Araripe*. In: Congresso Brasileiro de Geologia, 33. Rio de Janeiro. Anais..., SBG, **4**: 2011-2016.

Riff, D., Romano, P.S.R., Oliveira, G.R. e Aguilera, O.A., 2010. Neogene crocodile and turtle fauna in northern South America. *In* Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past. Editores Hoorn, C. e Wesselingh, E. P.. Blackwell Publishing.

Rodrigues, T. e Kellner, A.W.A., 2008. Review of the pterodactyloid pterosaur *Coloborhynchus*. *Zitteliana B*, **28**: 219-228.

Rohlf, F.J. e Slice, D., 1990. Extensions of the Procrustes Method for the Optimal Superimposition of Landmarks. *Systematic Zoology*, **39**(1): 40-59.

Rohlf, F.J., 2000. Statistical power comparisons among alternative morphometric methods. *Am. J. Phys. Anthropol.* **111**: 463-478.

Rohlf, F.J., 2010. TpsDig 2. Department of Ecology and Evolution. *State University of New York*, Stony Brook, NY.

Rolim, J.L. e Mabesoone, J.M., 1982. *Um modelo de grande rio para as bacias rift do Recôncavo-Tucano-Jatobá (Purbeckiano-Aptiano, Nordeste do Brasil)*. In: CONGR. BRÁS. GEOL., 32, Salvador, 1982. Anais... Salvador, SBG, v.4, p. 1406-1412.

Sales, A.M.F., 2005. Análise tafonômica das ocorrências fossilíferas de Macroinvertebrados do Membro Romualdo (Albiano) da Formação Santana, Bacia do Araripe, NE do Brasil: Significado Estratigráfico e Paleoambiental. Tese de doutorado. Universidade de São Paulo. 131p.

Salisbury, S.W., Frey, E., Martill, D.M. e Buchy, M.C. 2003. A new crocodilian from the Lower Cretaceous Crato Formation of north-eastern Brazil. *Palaeontographica. Abteilung A, Palaeozoologie - Stratigraphie* **270** (1-3): 3-47.

Saraiva, A.A.F., Barros, O.A., Bantim, R.A.M e Lima, F.J., 2010. *Guia para trabalhos de campo em paleontologia na Bacia do Araripe*. Ed. Francyscópia, 88p, Crato.

Saraiva, A.A.F., Hessel, M.H., Guerra, N.C. e Fara, E., 2007. Concreções Calcárias da Formação Santana, Bacia do Araripe: uma proposta de classificação. *Estudos Geológicos*, **17**(1): 40-58.

Sayão, J.M., 2003. Histovariability of two pterodactyloid pterosaurs from the Santana Formation, Araripe Basin, Brazil: preliminary results. In: Buffetaut, e. e Mazin, J.M. (eds) Evolution and Paleobiology of Pterosaurs. *Geological Society Special Publications*, Londres, **217**: 335-342.

Sayão, J.M., 2007. Pterossauros do Membro Crato (Bacia do Araripe): Descrição de novos exemplares e Revisão Sistemática. Museu Nacional. Rio de Janeiro, Universidade Federal do Rio de Janeiro. PhD: 166p.

Sayão, J.M. e Kellner, A.W.A., 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., Vila Nova, B.C. e Romano, P.S., 2012. Considerações sobre os padrões de distribuição geográfica dos Pterodactyloidea (Archosauria, Pterosauria). In: Valéria Gallo; Hilda M. A. Silva; Paulo M. Brito; Francisco J. de Figueiredo.. (Org.). *Paleontologia de Vertebrados: Relações entre América do Sul e África*. Rio de Janeiro: Interciência, 2012, v1, p. 281-300.

Seeley, H.G., 1901. *Dragons of the Air: an account of extinct flying reptiles*. London, New York (reprint - Dover Paperback, 1967), 240p.

Silva, A.L., 2002. Estratigrafia física e deformação do sistema lacustre carbonático (Aptiano-Albiano) da Bacia do Araripe em afloramentos selecionados. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Pernambuco. 108p.

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

Silva Santos, R., 1968. A paleoictiofauna da Formação Santana - Euselachi. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, **40**(4): 491-497.

Small, H.L., 1913. *Geologia e Suprimento d'água subterrânea no Ceará e parte do Piauí*. Rio de Janeiro, Inpet. Fed. de Obras contra as secas. Série 7D. Publicação nº 25: 80p.

Stein, R.S., 1975. Dynamic analysis of Pteranodon ingens: a reptilian adaptation to flight. *Journal of Paleontology*, **49**: 534-548.

Strauss, R.E. e Atanassov, M.N., 2006. Determining best complete subsets of specimens and characters for multivariate morphometric studies in the presence of large amounts of missing data. *Biological Journal of the Linnean Society*, **88**: 309-329.

Strauss, R.E. e Bookstein, F.L., 1982. The truss: body form reconstructions in morphometrics. *Systematic Zoology*; **31**: 113-135.

Swofford, D.L., 2003. PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (* and other methods), Version 4.0b 10. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates.

Tomkins, J.L., LeBas, N.R., Witton, M.P., Martill, D.M. e Humphries, S. 2010. Positive allometry and the prehistory of sexual selection. *Am Nat.* **176**: 141-148.

Tseng, Z.J. e Wang, X. 2011. Do convergent ecomorphs evolve through convergent morphological pathways? Cranial shape evolution in fossil hyaenids and borophagine canids (Carnivora, Mammalia). *Paleobiology* **37**(3):470-489.

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

Unwin, D.M., 2003. On the phylogeny and evolutionary history of pterosaurs. In: Buffetaut, e. e Mazin, J.M. (eds) *Evolution and Paleobiology of Pterosaurs. Geological Society Special Publications*, Londres, **217**: 139-190.

Unwin, D.M., 2006. *The Pterosaurs: From Deep Time*. New York: Pi Press. p. 273.

Unwin, D.M. e Martill, D.M., 2007. Pterosaurs of the Crato Formation, In: Martill, D. M., Bechly, G. and Loveridge, R. F. (eds) *The Crato Fossil Beds of Brazil: Window into an Ancient World*. Cambridge University Press (Cambridge), p. 475-524.

Valença, L.M.M., 1987. Estudo dos sedimentos que capeiam a chapada do Araripe (CE-PE). Dissertação de Mestrado, Departamento de Geologia, Universidade Federal de Pernambuco.150p.

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

Veldmeijer, A.J., 2003a. Preliminary description of a skull and wing of a Brazilian Cretaceous (Santana Formation: Aptian-Albian) pterosaur (Pterodactyloidea) in the collection of the AMNH, *Vertebrate Palaeontology*, p.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., 2012. *Pterosaurs Flying contemporaries of the dinosaurs*. Sidestone Press. 133p.

Veldmeijer, A.J., Meijer, H.J.M. e Signore, M., 2006. *Coloborhynchus* from the Lower Cretaceous Santana Formation, Brazil (Pterosauria, Pterodactyloidea, Anhangueridae); na update. *Vertebrate Palaeontology*, **3** (2): 15-19.

Veldmeijer, A.J., Meijer, H.J.M. e Signore, M., 2009. Description of Pterosaurian (Pterodactyloidea: Anhangueridae, *Brasileodactylus*) remains from the Lower Cretaceous of Brazil, *DEINSEA*. **13**: 9-40.

Viana, M.S.S. e Cavalcanti, V.M.M., 1989. *Faciologia das formações Missão Velha e Brejo Santo na região de Missão Velha, Ceará*. 13º Simpósio de Geologia do Nordeste, Fortaleza, 166-169.

Viana, M.S.S. e Neumann, V.H.M.L., 2002. Membro Crato da Formação Santana, Chapada do Araripe, CE, riquíssimo registro de fauna e flora do Cretáceo. In: Schobbenhaus, C.; Campos, D.A.; Queiroz, E.T.; Winge, M.; Berbert- Born, M.L.C. (Edit.) 2002. *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil*. DNPM/CPRM - Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e Paleobiológicos (SIGEP) - Brasília 2002; 554p.

Vila Nova, B.C., 2010. Preparação, descrição e posicionamento filogenético de *Cearadactylus atrox* (Leonardi e Borgomanero, 1985). Universidade Federal de Pernambuco. Dissertação de mestrado. 107p.

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

Vila Nova, B. e Sayão, J.M., 2012. On wing disparity and morphological variation of the Santana Group pterosaurs. *Historical Biology (Print)*, v. 24, p. 567-574.

Wang, X., Kellner, A.W.A., Zou, Z. e Campos, D.A., 2005. Pterosaur diversity and faunal turnover in Cretaceous terrestrial ecosystems in China, *Nature*, vol.437, p.875-879.

Wang, X., Kellner A.W.A., Zhou, Z. e Campos, D.A., 2008. Discovery of a rare arboreal forest-dwelling flying reptile (Pterosauria, Pterodactyloidea) from China. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**(6): 1983-1988.

Wang, X., Kellner, A.W.A., Jiang, S. e Cheng, X., 2012. New toothed flying reptile from Asia: close similarities between early Cretaceous pterosaur faunas from China and Brazil. *Naturwissenschaften* 99.

Wang, X., Kellner, A.W.A., Jiang, S. e Meng, X., 2009. An unusual long tailed pterosaur with elongated neck from western Liaoning of China. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. **81**(4): 793–812.

Wang, Z. e Zhou, Z.H., 2003. Two new pterodactyloid pterosaurs from the Early Cretaceous Jiufotang Formation of western Liaoning, China, *Vertebrata Palasiatica*, vol.41, nº1, p.34-41.

Wellnhofer, P., 1970. *Die Pterodactyloidea (Pterosauria) der Oberjura-Plattenkalke Süddeutschlands*. Abhandlung der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Neue Folge, 141,133p.

Wellnhofer, P., 1975. Die Rhamphorhynchoidea (Pterosauria) der oberjura-Plattenkalke Süddeutschlands, Teil II, Systematische Beschreibung, *Palaeontographica*, 148, p.132-186.

Wellnhofer, P. 1978. *Araripidactylus dehmi* Nov. gen., Nov. sp., ein neuer Flugsaurier aus der Unterkreide Von Brasilien. Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, **17**: 157 – 167.

Wellnhofer, P., 1985. Neue Pterosaurier aus der Santana Formation (Apt) der Chapada do Araripe, Brasilien. *Palaeontographica A*, **187**: 105-182.

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, Londres. 192p.

Wellnhofer, P., 1991b. Weitere Pterosaurierfunde aus der Sanatna-Formation (Atp) der Chapada do Araripe, Brasilien. *Palaeontographica Abt. A.*, **215** (1-3): 43-101.

Wellnhofer, P., 1996. Solnhofen und die Paläontologie – Fossilien, 3/96: 147-158; Korb (Goldschneck-Verlag).

Wellnhofer, P., 1997. Welche Form hatte die Flughaut der Pterosaurier?, Spektrum der Wissenschaften, Digest: Saurier und Urvogel, p. 26-27.

Wellnhofer, P., 2008. A short history of pterosaur research. *Zitteliana*. B28, 7-19.

Wellnhofer, P. e Kellner, A.W.A., 1991. The skull of *Tapejara wellnhoferi* Kellner (Reptilia: Pterosauria) from the Lower Cretaceous Santana Formation of the Araripe Basin, Northeastern Brazil. *Mitt. bayer. Staatsslg Paläont. hist. Geol.* **31**, 89-106.

Wills, M.A., Briggs, D.E.G. e Fortey, R.A., 1994. Disparity as an evolutionary index: a comparison of Cambrian and Recent arthropods. *Paleobiology*, **20**: 93-130.

Wilkinson, M.T., 2003. Missing entries and multiple trees: instability, relationships, and support in parsimony analysis. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **23**: 311 - 323.

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.

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

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, London, n. 64, p. 358-362, pl. 42-43.

Zelditch, M.L., Sheets, H.D. e Fink, W.L., 2004. *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer*. Elsevier Academic Press, San Diego. 250p.

Zhijie, J.T. e Xiaoming, W., 2011. Do convergent ecomorphs evolve through convergent morphological pathways? Cranial shape evolution in fossil hyaenids and borophagine canids (Carnivora, Mammalia). *Paleobiology*, **37**(3), p. 470-489.

Zittel, K.A., 1882. Über Flugsaurier aus dem lithographischen Schiefer Bayerns. *Paläontographica*. **29**: 47-8

Anexos:

Anexo A: scores da matriz de Wang et al. (2009) com a inclusão de LPU-017 e *Anhanguera spielbergi*.

LPU-017: 00101 00-1- 000?1 3102? ?0011 0???0 ???11 ?? ??? ??000 00100
0?1?1 ????? ????? ????? ????? ????? ?????

Anhanguera spielbergi: 00101 00-1- 00001 3102? ?0011 01210 ?0111 20100
10001 00100 01?11 0?1?? 21120 02?11 01611 ?22?? ?????

Ornithosuchus longidens (Huxley, 1877)

0000000000 00000-0000 -0000000000 0000000000 0000000000 0000000000
0000000000 0000000000 0000000000

Herrerasaurus ischigualastensis Reig, 1963

0000000000 00000-0000 -0000000000 0000000000 0000000000 0000000000
0000000000 0000000000 000000020

Scleromochlus taylori Woodward, 1907

000?0?0000 0?000-0000 -0?00000??? ?????0?0?0 000?00?00? 0???00?00?
???????00? ?0???0?0?? ????????

Anurognathus ammoni Döderlein, 1923

01000100?? ?0??0-00?0 -?00??????? ?????00000 0000001100 0???0???10?
???????011? ?10000?101 1???001?

Batrachognathus volans Rjabinin, 1948

?1000100?? ?????0-00?0 -??0??????? ???0?00000 0000001100 ??0?0?0???
001????21? ?10??????? ????????

Dendrorhynchoides curvidentatus (Ji and Ji, 1998)

01000100?? ?????0-00?0 -??0??????? ??????0?00 0000000110 00???00?10
0?0100?021 ??1??00?10 1122200??

Jeholopterus ningchengensis Wang, Zhou, Zhang and Xu 2002

0100010??? ?????0-00?? ???00??0?? ??????0?00 0000000110 00???01?10
000100?021 ??1??00?10 112221011

Austriadactylus cristatus Dalla Vecchia, Wild, Hopf and Reitner, 2002

0010100100 0000610000 -000?000?? ?????????? ??00000000 0???00?00
????0????? ??????0??? ????1????

Sordes pilosus Sharov, 1971

001010000? 00000-00?0 -?000010?0 ?0????0000 00000001?0 00?0?00001
000100?011 ??10000?10 211110013

Preondactylus buffarinii Wild, 1984

0010100?0? 0?000-00?0 -??000?0?? ???????000 0?0?00?00 00???0?0?
 ???????111 ??1??10?10 2111100??

Scaphognathus crassirostris (Goldfuss, 1861)

0010100000 00000-0000 -000001000 ?000010?00 0000000100 00?0000001
 0001001111 0010010?10 211110013

Dorygnathus banthensis (Theodori, 1830)

0010100100 00000-0000 -000001000 ?0???10101 0000000100 00???00001
 00010??111 0030010?10 211111013

Wukongopterus lii Wang et al., 2009

001010???? ??????00?? ?0???1??? ??????0000 0000000120 00??010201
 000?0??111 ?01??10?10 211111013

Dimorphodon macronyx (Buckland, 1829)

0010100102 00000-0010 -0000000?0 ?0???0000 0000000100 00?0000001
 00010??111 0010011110 211111011

Raeticodactylus filisurensis Stecher, 2008

0010100000 0000220000 -00??010?? ??????1000 2100001100 00???00???
 ?????????21 ??20?????? ?1211?0??

Caviramus schesaplanensis Fröbisch and Fröbisch, 2006

?0????????? ?????????? ?????????? ??????1000 0100?01100 0?????????
 ?????????? ?????????? ??????????

Peteinosaurus zambellii Wild, 1978

?0????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?000?01100 00???????01
 0001???111 ??10011?10 211110011

“Eudimorphodon” rosenfeldi Dalla Vecchia, 1995

?01?1?00? ???????0?? ?????????? ???????0?? ??00001100 00?000????
 0???00?111 0???1???? 2111100??

“Eudimorphodon” cromptonellus Jenkins, Shubin, Gatesy and Padian, 2001

?????????? ?????????? ???00????? 000??????? ?0???011?? 00?????????
 ???????111 ?????1???0 21211101?

Eudimorphodon ranzii (Zambelli, 1973)

0010100000 00000-0000 -0000010?0 ?0???0010 0000001100 00?0000?0?
 000100?11? 0020011?10 ?????1???

Campylognathoides liasicus (Quenstedt, 1858)

0010100101 00000-0000 -100001000 ?000110010 0000000100 0000000001
 0001001111 0020011?10 121221010

Campylognathoides zitteli (Plieninger, 1894)

0010100101 00000-0000 -1000010?0 ??????0010 0000000100 0000000001
000100?1?? ?12??11?10 121220010

Cacibupteryx caribensis Gasparini, Fernández and Fuente, 2004

001?100000 00000-?000 -000000000 000010???? ????0????? ??????????
???????????? ?????????? ??????????

Harpactognathus gentryi Carpenter, Unwin, Cloward, Miles and Miles, 2003

0010101?0? ?????2?0??? ???????????? ???01????? ??0???????? ??????????
???????????? ?????????? ??????????

Angustinarapterus longicephalus He, Yan and Su, 1983

0010101003 000020101? ?00????0?? ???????00?? ??000000100 0?????????
???????????? ?????????? ??????????

Rhamphorhynchus muensteri (Goldfuss, 1831)

0010100200 00000-0000 -000001100 0000110101 0000000100 0000000001
0001001111 0040011?10 122221012

Rhamphorhynchus longicaudus (Münster, 1839)

0010100200 00000-0000 -000001100 ?000??0101 0000000100 0000?00001
0001001111 0040011?10 222221012

Pterodactylus kochi (Wagner, 1837)

0010100-1- 00000-0021 00000121?0 ?0?0??0100 0000000120 0000011210
0001001211 0070021?20 312222020

Pterodactylus antiquus (Soemmerring, 1812)

0010100-1- 00000-0021 00000121?0 ?0?0??0100 0000000120 0000011210
0001001211 0070021?10 312222020

Germanodactylus cristatus (Wiman, 1925)

0010100-1- 0000400021 00000121?0 ?0????0100 0000000120 00????11???
000100?211 ???021??? 3122221??

Germanodactylus rhamphastinus (Wagner, 1851)

0010100-1- 0000400021 00000121?0 ??????0?00 0000000120 00????11???
?001???211 ???021??? 31???2???

Gnathosaurus subulatus Meyer, 1834

0020100-1- 0000202025 00000121?0 ?0??020100 0000000100 0?????????
???????????? ?????????? ??????????

Ctenochasma gracile Oppel, 1862

1020100-1- 0?000-0020 -0?00121?0 ?0????0100 0000000101 0??00112?0
?001???211 ???021??? 312??2020

Pterodaustro guinazui Bonaparte, 1970

1020100-1- 00000-0021 00000121?0 ?0????0100 0000000101 0??011210
?001???211 ???021??? 312222020

Feilongus youngi Wang, Kellner, Zhou and Campos, 2005

1020100-1- 0000100021 0000212?00 ?0?0?0?00 0020000100 0?????????
?????????? ?????????? ??????????

Gallodactylus canjuersensis Fabre, 1974

1010100-1- 0?000-0022 0??02??1?? ?0????0??0 0020000100 0?????????
0001?????? ??????????? ?1222?1??

Cycnorhamphus suevicus (Quenstedt, 1855)

1010100-1- 00000-0022 00002121?? ?0?0??0100 0020000100 0?00?112??
0001???210 ??70021??0 3122221??

Nyctosaurus gracilis (Marsh, 1876)

0010100-1- 00000-0020 -00000?110 ?010120100 0030000100 0111001010
0001001311 1050?21222 3222220??

Nyctosaurus bonneri Miller, 1972

0010100-1- 00000-0020 -00000?1?0 ?0????0100 0030000100 01?1?010?0
???????31? ??50?????? 322222???

Nemicolopterus crypticus Wang, Kellner, Zhou and Campos, 2008

0010100-1- 00000-0026 001000?2?? ??????0100 0030000100 00??001?10
000?0???11 ?17??2???? 31?222120

Pteranodon longiceps Marsh, 1876

1020100-1- 00000-0024 0003301210 1010120100 0030000100 0111101110
1101001211 1061121222 322222020

Istiodactylus latidens (Seeley, 1901)

0010100-2- ?0??0-0?20 -?2?????0? ???0???100 0?20000100 11?1?0????
1111002?1? ??611?2??? ?1???????

Nurhachius ignaciobritoi Wang, Kellner, Zhou and Campos, 2005

0010100-2- 00000-002? ?02???12?? ??????0?00 0020000100 110??011??
1?1?0?2211 0?61?222?1 312???21??

"Ornithocheirus" compressirostris (Owen, 1851)

00101????? ???0-00?? ?????????? ???1????00 0?00000100 0?????????
?????????? ?????????? ??????????

Tropeognathus mesembrinus Wellnhofer, 1987

0010100-1- 000013102? ?001101210 1012120100 1000000100 0?????????
?????????? ?????????? ??????????

Anhanguera santanae (Wellnhofer, 1985)

0010100-1- 0000131023 1001101210 1011120100 ?000100100 001110111?
211200???? 01611?22?1 ??????????

Anhanguera blittersdorffi Campos and Kellner, 1985

0010100-1- 000013102? ?001101210 1011120100 1000100100 0?????????
 ?????????? ?????????? ??????????

Anhanguera piscator Kellner and Tomida, 2000

0010100-1- 0000131023 1001101210 101?120100 1000100100 0011101110
 2112002211 01611222?1 ?????2120

Dsungaripterus weii Young, 1964

2010100-1- 1001310120 -002301211 1111120100 0011010100 0111101010
 00010?2200 ???0211?1 312222120

"Phobetor" parvus (Bakhurina, 1982)

0010100-1- 1001310120 -0023012?1 ?1????0100 0011010100 0?????????
 ?????????? ????????1?? ??????????

Noripterus complicitens Young, 1973

?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????10?00 ???11010??
 ????????200 01720211?? 312??2120

Tupuxuara leonardii Kellner and Campos, 1994

0010100-2- 011056002? ?012301211 1113120100 0030000100 01111010??
 0001012200 10720211?? 313??2???

Thalassodromeus sethi Kellner and Campos, 2002

0010100-2- 0110560024 0012301211 1113120100 0030000100 0?????????
 ?????????? ?????????? ??????????

Tapejara wellnhoferi Kellner, 1989

0011100-2- 011055002? ?012301201 1110120100 2030000100 00?11010?0
 000101?200 117202112? 31???2120

Tupandactylus imperator (Campos and Kellner, 1997)

0011100-2- 011055002? ?0123012?1 ?????????? ??30000100 0?????????
 ?????????? ?????????? ??????????

Quetzalcoatlus sp.

0010100-1- 00107?0020 -00???121? ???01?0100 0030000100 01110213?0
 000110?200 10720211?? 313222?20

Azhdarcho lancicollis Nesov, 1984

?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??30000100 ?1110213??
 ?????????? 107?0????? ??????????

Zhejiangopterus linhaiensis Cai and Wei, 1994

0010100-1- 00100-0020 -000?012?1 ??????0?00 0030000100 011??213?0
 000?10?200 ?????21?2? 313??2???

Anexo B: Listas de caracteres para a matriz utilizada na análise filogenética.

Wang et al., 2009:

CRÂNIO

01. Margem dorsal do crânio:

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

02. Mandíbula superior e inferior:

0 - comprimidas lateralmente; 1 - comparativamente largas

03. Parte rostral do crânio anterior as narinas externas:

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

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

0 - ausente; 1 - presente

05. Posição das narinas externas:

0 - sobre a fileira de dentes pre-maxilares; 1- deslocada posteriormente a fileira de dentes pre-maxilares

06. Processo separando as narinas externas:

0 - largo; 1 - estreito

07. Narina alongada e comprimida dorsoventralmente:

0 - ausente; 1 - presente

08. Tamanho da narina relativo a fenestra anteorbital:

0 - narina menor do que a fenestra anteorbital; 1- narina maior do que a fenestra anteorbital; 2 - ambos muito reduzidos (em forma de fenda)

09. Narina e fenestra anteorbital:

0 - separadas; 1 - confluentes, menor do que 45% do comprimento do crânio; 2 - confluentes, maior do que 45% do comprimento do crânio

10. Forma da fenestra anteorbital:

0 - elíptica ou ovóide; 1 - triangular, com a base e a altura sub-iguais; 2 - triangular com a altura maior do que a base; 3 - muito alongada anteroposteriormente

11. Orbita comparativamente pequena e posicionada muito acima do crânio:

0 - ausente; 1 - presente

12. Órbita periforme:

0 - ausente; 1 - presente

13. Posição da órbita relativa a fenestra nasoanterior (narina + fenestra anterior):

0 - mesmo nível ou acima; 1 - órbita mais baixo do que a margem dorsal da fenestra nasoanterior

14. Abertura suborbital:

0 - ausente; 1 - presente

15. Posição da crista sagital pré-maxilar:

0 - ausente; 1 - confinada a porção anterior do crânio; 2 - começando anteriormente a margem anterior da fenestra nasoanterior, sem alcançar o topo do crânio sobre a órbita; 3 - começando anteriormente a margem anterior da fenestra nasoanterior, se estendendo além da região occipital; 4 - começando na região anterior da fenestra nasoanterior, alcançando o topo do crânio sobre a órbita mas não se estendendo sobre a região occipital; 5 - começando próximo ou na porção anterior do crânio e se estendendo sobre a região occipital; 6 - começando próximo ou na porção anterior do crânio, alcançando a órbita mas não se estendendo sobre a região occipital; 7 - começando na metade posterior da fenestra nasoanterior

16. Forma da crista sagital da pré-maxila:

0 - estriada, baixa com uma margem dorsal quase reta; 1 - estriada, alta com uma margem dorsal quase reta; 2 - estriada, alta, em forma de espinho; 3 - margem dorsal arredondada, em forma de lâmina; 4 - lisa, moderadamente expandida anteriormente e formando uma longa extensão em forma de vara posteriormente; 5 - lisa, muito expandida anteriormente e formando uma baixa extensão em forma de vara posteriormente; 6 - lisa, começando baixa anteriormente e muito expandida posteriormente

17. Expansão da extremidade da pré-maxila:

0 - ausente; 1 - presente, com a extremidade da pré-maxila alta; 2 - presente, com a extremidade da pré-maxila achatada dorsoventralmente

18. Expansão postero-ventral da maxila:

0 - ausente; 1 - presente

19. Contato maxila-nasal:

0 - largo; 1 - estreito; 2 - ausente

20. Processo nasal:

0 - ausente; 1 - localizado lateralmente, longo, reto, e direcionado ventralmente (não fusionado com a maxila); 2 - Localizado lateralmente, reduzido; 3 - localizado medialmente, longo; 4 - localizado medialmente, reduzido; 5 - localizado lateralmente, pequeno e direcionado anteriormente

21. Forâmen no processo nasal:

0 - ausente; 1 - presente

22. Processo anterior do jugal em forma de bastão e defletido dorsalmente:

0 - ausente; 1 - presente

23. Processo lacrimal do jugal:

0 - largo; 1 - fino, subvertical; 2 - fino fortemente inclinado posteriormente

24. Crista óssea do frontal:

0 - ausente; 1 - baixa e curta; 2 - baixa e alongada; 3 - alta e expandida posteriormente

25. Crista óssea parietal:

0 - ausente; 1 - presente, curta; 2 - presente, comprimida lateralmente e expandida posteriormente, com a margem posterior arredondada; 3 - presente, constituindo a base da porção posterior da crista craniana

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

0 - ausente; 1 - presente

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

0 - vertical ou subvertical; 1 - inclinada cerca de 120° para trás; 2 - inclinada cerca de 150° para trás

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

0 - abaixo da metade posterior da órbita ou ainda mais para trás; 1 - abaixo da parte média da órbita; 2 - abaixo da metade anterior da órbita

29. Junta da mandíbula helical:

0 - ausente; 1 - presente

30. Supraoccipital:

0 - não se estende para trás; 1 - se estende para trás

31. Forâmen pneumático atravessando o supraoccipital:

0 - ausente; 1 - presente

32. Extremidade distal expandida do processo paraoccipital:

0 - ausente; 1 - presente

33. Basisfenóide:

0 - curto; 1 - alongado

34. Elevação palatal:

0 - ausente; 1 - discreta, estreitando anteriormente; 2 - forte, estreitando anteriormente; 3 - forte, confinada a parte posterior do palato

35. Maxila excluída da narina interna:

0 - ausente; 1 - presente

36. Abertura entre o pterigoide e basoesfenóide (abertura interpterigoide):

0 - ausente ou muito reduzida; 1 - presente e maior do que a fenestra subtemporal; 2 - presente mas menor do que a fenestra subtemporal

37. Forâmens grandes e distintos (estruturas em forma de copo) no lado lateral da porção anterior do dentário

0 - ausente; 1 - presente

38. Sínfise mandibular:

39. Extremidade anterior do dentário voltada para baixo:

0 - ausente; 1 - presente

40. Extremidade do dentário projetada anteriormente:

0 - ausente; 1 - presente

41. Crista sagital óssea do dentário:

0 - ausente; 1 - em forma de lâmina e curta, localizada anteriormente; 2 - grande e profunda

42. Processos articular e retroarticular distintamente alongados e orientados posteriormente:

0 - ausente; 1 - presente

43. Posição e presença de dentes:

0 - dentes presentes, igualmente distribuídos ao longo das maxilas; 1 - dentes ausentes nas porções anterior das maxilas; 2 - dentes confinados as porções anteriores das maxilas; 3 - maxilas sem dentes

44. Maiores dentes maxilares posicionados posteriormente:

0 - ausente; 1 - presente

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

0 - ausente; 1 - presente

46. Dentes com uma base larga e oval:

0 - ausente; 1 - presente

47. Dentes multicúspides:

0 - ausente; 1 - presente

48. Dentes finamente serrilhados:

0 - ausente; 1 - presente

49. Dentes em forma de estaca:

0 - ausente; 1 - presente, 15 ou menos em cada lado da mandíbula superior; 2 - presente, mais de 15 em cada lado da mandíbula superior

50. Dentes longos e finos:

0 - ausente, ou menos de 150; 1 - presente, mais de 150

51. Dentes lateralmente comprimidos e triangulares:

0 - ausente; 1 - presente

ESQUELETO AXIAL

52. Notário:

0 - ausente; 1 - presente

53. Atlas e axis:

0 - não fusionados; 1 - fusionados

54. Pos-exapofises nas vértebras cervicais:

0 - ausente; 1 - presente

55. Forâmen pneumático lateral no centro das vértebras cervicais:

0 - ausente; 1 - presente

56. Vértebras mesocervicais:

0 - curta, sub-igual em comprimento; 1 - alongada; 2 - extremamente alongada

57. Costelas cervicais nas vértebras mesocervicais:

0 - presente; 1 - ausente

58. Espinhos neurais das vertebrae mesocervicais:

0 - altos, em forma de lâmina; 1 - alto, em forma de espinhos; 2 - baixos, em forma de lâmina; 3 - extremamente reduzidos ou ausentes

59. Número de vértebras caudais:

0 - mais de 15; 1 - 15 ou menos

60. Vértebras caudais com zigapófises alongadas formando um processo ósseo em forma de vara:

0 - ausente; 1 - presente

CINTURA PEITORAL

61. Tamanho da escápula:

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

62. Superfície proximal da escápula:

0 - alongada; 1 - sub-oval

63. Forma da escápula:

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

64. Superfície de contato do coracóide com o esterno:

0 - sem superfície de articulação desenvolvida; 1 - superfície de articulação achatada, faltando expansão posterior; 2 - superfície de articulação oval, com expansão posterior

65. Borda coracoidal profunda:

0 - ausente; 1 - presente

66. Tubérculo largo na margem ventroposterior do coracóide:

0 - ausente; 1 - presente

67. Cristospino:

0 - ausente; 1 - raso e alongado; 2 - profundo e curto

MEMBROS ANTERIORES

68. Comprimento proporcional do úmero relativo ao metacarpo IV (um/mcIV):

0 - $um/mcIV > 2.50$; 1 - $1.50 < um/mcIV < 2.50$; 2 - $0.40 < um/mcIV < 1.50$; 3 - $um/mcIV < 0.40$

69. Comprimento proporcional do úmero relativo ao fêmur (um/fe):

0 - $um/fe = 0.80$; 1 - $1.4 > um/fe > 0.80$; 2 - $um/fe > 1.40$

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

0 - úmero mais ulna cerca de 80% ou menos do que o comprimento do fêmur mais a tíbia ($um+ul/fe+ti = 0.80$); 1 - úmero mais ulna maior do que 80% do comprimento do fêmur mais a tíbia ($um+ul/fe+ti > 0.80$)

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

0 - ausente; 1 - presente

72. Forâmen pneumático presente no lado dorsal da parte proximal do úmero:

0 - ausente; 1 - presente

73. Crista deltopeitoral do úmero:

0 - reduzida, posicionada próximo a ponta do úmero; 1 - alargada, localizada proximamente, com a margem proximal quase reta; 2 - sub-retangular, se entendendo pela ponta do úmero por aproximadamente 30% do comprimento do úmero; 3 - expandida distalmente; 4 - alargada, em forma de machado, localizada proximamente; 5 - alargada, em forma de machado, posicionada mais para baixo pela ponta do úmero; 6 - alargada, torcida; 7 - longa, localizada proximamente, curvando ventralmente

74. Crista medial (= ulnar) do úmero:

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

75. Extremidade distal do úmero:

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

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

0 - ulna 3.6 vezes maior do que o metacarpo IV ($ul/mcIV > 3.6$); 1 - comprimento da ulna entre 3.6 e duas vezes o comprimento do metacarpo IV ($3.6 > ul/mcIV > 2$); 2 - ulna menor do que duas vezes o comprimento do metacarpo IV ($ul/mcIV < 2$)

77. Diâmetro do rádio e da ulna:

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

78. Sincarpós distais:

0 - não fusionados; 1 - fusionados em uma unidade retangular; 2 - fusionados em uma unidade triangular

79. Pteróide:

0 - ausente; 1 - menor do que metade do comprimento da ulna; 2 - maior do que metade do comprimento da ulna
80. Metacarpós I-III: 0 - articulando com o carpo; 1 - metacarpo III articula com o carpo, metacarpós I e II reduzidos; 2 - não articulando com o carpo

81. Comprimento proporcional da primeira falange do dígito anterior IV relativo ao metacarpo IV ($f1d4/mcIV$):

0 - ambos pequenos e reduzido; 1 - ambos grandes com o $f1d4$ mais de quatro vezes o comprimento do $mcIV$ ($f1d4/mcIV > 4.0$); 2 - ambos grandes com o $f1d4$ entre duas e quatro vezes o comprimento do $mcIV$ ($4.0 > f1d4/mcIV > 2.0$); 3 - ambos grande com o $f1d4$ menor do que duas vezes o comprimento do $mcIV$ ($f1d4/mcIV < 2.0$)

82. Comprimento proporcional da primeira falange do dígito anterior IV relativo ao tibiotarso ($f1d4/ti$):

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

83. Comprimento proporcional da segunda falange do dígito anterior IV relativo a primeira falange do dígito anterior IV ($f2d4/f1d4$):

0 - ambos curtos ou ausentes; 1 - alongados com a segunda falange cerca do mesmo tamanho ou maior do que a primeira ($f2d4/f1d4$ maior do que 1.00); 2 - alongados com a segunda falange até 30% menor do que a primeira ($f2d4/f1d4$ entre 0.70-1.00); 3 - alongados com a segunda falange mais do que 30% menor do que a primeira ($f2d4/f1d4$ menor do que 0.70)

84. Comprimento proporcional da terceira falange do dígito anterior IV relativo a primeira falange do dígito anterior IV ($f3d4/f1d4$):

0 - ambos curtos ou ausentes; 1 - $f3d4$ cerca do mesmo tamanho ou maior do que $f1d4$; 2 - $f3d4$ menor do que $f1d4$

85. Comprimento proporcional da terceira falange do dígito anterior IV relativo a segunda falange do dígito anterior IV ($f3d4/f2d4$):

0 - ambos curtos ou ausentes; 1 - $f3d4$ cerca do mesmo tamanho ou maior do que $f2d4$; 2 - $f3d4$ menor do que $f2d4$

MEMBROS POSTERIORES

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

0 - fêmur cerca de duas vezes ou maior do que o metacarpo IV ($fe/mcIV = 2.00$); 1 - fêmur maior mas menos de duas vezes o comprimento do metacarpo IV ($1.00 < fe/mcIV < 2.00$); 2 - fêmur com cerca do mesmo tamanho ou menor do que o metacarpo IV ($fe/mcIV = 1.00$)

87. Comprimento do metatarso III:

0 - mais do que 30% do comprimento da tíbia; 1 - menos do que 20% do comprimento da tíbia

88. Quinto dígito posterior:

0 - com quatro falanges; 1 - com duas falanges; 2 - com uma ou nenhuma falange (extremamente reduzido)

89. Última falange do dígito posterior V:

0 - reduzida ou ausente; 1 - alongada, reta; 2 - alongada, curva; 3 - alongada, muito curva (formato de bumerangue)