



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

LENITA DA SILVA BARBOSA

**ANÁLISES MORFOLÓGICAS E FILOGENÉTICAS DE UM ESPÉCIME DE
PTEROSSAURO DA FORMAÇÃO CRATO (BACIA DO ARARIPE)**

Recife
2023

LENITA DA SILVA BARBOSA

**ANÁLISES MORFOLÓGICAS E FILOGENÉTICAS DE UM ESPÉCIME DE
PTEROSSAURO DA FORMAÇÃO CRATO (BACIA DO ARARIPE)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Geociências da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Geociências.

Área de concentração: Geologia
Sedimentar e Ambiental

Orientadora: Profa. Dra. Juliana Manso Sayão

Coorientador: Prof. Dr. Renan Alfredo Machado Bantim

Recife

2023

Catálogo na fonte
Bibliotecária Margareth Malta, CRB-4 / 1198

B238a	Barbosa, Lenita da Silva. Análises morfológicas e filogenéticas de um espécime de Pterossauro da Formação Crato (Bacia do Araripe) / Lenita da Silva Barbosa. – 2023. 67 f.: il., figs., tabs., abrev. e siglas. Orientadora: Profa. Dra. Juliana Manso Sayão. Coorientador: Prof. Dr. Renan Alfredo Machado Bantim. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. CTG. Programa de Pós-Graduação em Geociências, 2023. Inclui Referências e Apêndices. 1. Geociências. 2. Pterossauro. 3. Crato. 4. Morfologia. 5. Filogenia. I. Sayão, Juliana Manso (Orientadora). II. Bantim, Renan Alfredo Machado (Coorientador). III. Título. 551 CDD (22. ed.)	UFPE BCTG/2024-8
-------	--	--------------------------------

LENITA DA SILVA BARBOSA

**ANÁLISES MORFOLÓGICAS E FILOGENÉTICAS DE UM ESPÉCIME DE
PTEROSSAURO DA FORMAÇÃO CRATO (BACIA DO ARARIPE)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Geociências da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Geociências.

Área de concentração: Geologia Sedimentar e Ambiental

Aprovada em: 15/03/2023

BANCA EXAMINADORA

Participação por videoconferência
Profa. Dra. Flaviana Jorge de Lima (Examinadora Interna)
Universidade Federal de Pernambuco

Participação por videoconferência
Prof. Dr. Gustavo Ribeiro de Oliveira (Examinador Interno)
Universidade Federal de Pernambuco

Participação por videoconferência
Prof. Dr. Rafael César Lima Pedroso de Andrade (Examinador Externo)
Universidade Regional do Cariri

Honro o fechamento dessa fase da minha vida, dedicando este trabalho a minha mãe, Margarida Josefa da Silva, meu maior exemplo e que me proporcionou através do seu esforço, apoio constante. Mesmo não alfabetizada, me agrega ensinamentos os quais carregarei comigo por toda a vida.

AGRADECIMENTOS

Para o desenvolvimento dessa dissertação, contei com o apoio de várias pessoas que me incentivaram e não me deixaram desistir. Me acompanharam e foram fundamentais para a realização de mais um sonho.

- Primeiramente agradeço a Deus por não ter me desamparado em nenhum momento, senti pai, sua presença sempre comigo.

- A senhora Margarida Josefa da Silva, minha mãe, não sei mensurar sua importância nessa conquista. A senhora é minha base e essa vitória é nossa.

- Minha orientadora Prof. Dr. Juliana Manso Sayão, por todos os ensinamentos e oportunidades fornecidas a mim desde o início da minha graduação.

- Ao meu coorientador o Prof. Dr. Renan Alfredo Machado Bantim por toda disponibilidade e assistência durante toda construção desse trabalho.

- As minhas amigas Angra Rita e Welly Evilly, que por inúmeras vezes me receberam de braços abertos em suas casas, me abrigando durante minhas idas ao Recife e a Vitória de Santo Antão.

- Bruno Villa Nova, pelo aporte de informações e dicas sobre os pterossauros, suas informações foram cruciais para minha familiarização com o grupo, a você meus sinceros agradecimentos.

- A Lucy Souza por toda ajuda e paciência nas análises filogenéticas e interpretações dos resultados.

- Aos meus amigos e familiares que por muitas vezes me estimularam e me faziam acreditar em meu próprio potencial que por vez eu mesmo desacreditei.

- A minha amiga irmã Anelyssa Drielly, por todas as vezes que tornou os desafios da caminhada mais leves, sempre esteve ao meu lado e me apoiou em tudo.

- Ao secretário da Pós-graduação em Geociências Krishnamurti, por toda prontidão e disponibilidade para esclarecer minhas dúvidas sempre.

- Agradeço ao Conselho Nacional de Desenvolvimento e Pesquisa (CNPq) pela bolsa de mestrado que me forneceram, a qual foi fundamental para a materialização desse sonho.

- E por fim, agradeço a todos aqueles que de forma direta ou indireta me auxiliaram a chegar até aqui.

RESUMO

Os pterossauros são répteis voadores, com posicionamento filogenético disputado entre uma proposta mais conservadora que os considera arcossauros, grupo irmão dos dinossauros, e outra mais recente que os posiciona como o grupo irmão de Lagerpetidae, formando um grupo menos inclusivo denominado Pterosauromorpha. Fósseis de pterossauros são encontrados frequentemente em rochas Eocretáceas da Bacia do Araripe, localizada no Nordeste do Brasil, com destaque para as Formações Crato e Romualdo que apresentam assembleias fossilíferas com excelente preservação. Aproximadamente 30 espécies de pterossauros já foram descritas na Bacia do Araripe, sendo as ocorrências de maior destaque aquelas dos clados Anhangueridae e Tapejaridae. Neste trabalho, é descrito um exemplar de pterossauro depositado na coleção de vertebrados do Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens (MPSC R- 932), preservado em calcários micríticos laminados da Formação Crato. O espécime, um esqueleto parcial articulado, é composto por elementos do esqueleto axial, cintura pélvica, membros anteriores e posteriores (representados por uma asa incompleta, perna e pé), além da preservação de tecido mole. MPSC R- 932 foi fotografado, descrito, medido e comparado com outros espécimes já descritos na literatura. Para a realização da análise filogenética, os dados morfológicos obtidos foram inseridos em uma matriz já existente, proposta por Holgado *et al.* (2019), contendo 55 táxons e 144 caracteres. MPSC R-932 difere dos Anhangueridae por apresentar fusão do púbis com o ísquio, sem a presença de aberturas entre estes ossos, característica exclusiva do grupo. Assemelha-se com a condição geral apresentada por *Pteranodon* que também forma uma placa ísquio-pubiática bem desenvolvida, difere deste, no entanto, por não apresentar um pequeno forâmen na intercessão do púbis com o ísquio. Os Anhangueridae geralmente apresentam uma configuração óssea onde os membros posteriores são mais curtos diferente dos Tapejaroidea que são alongados. Observou-se que MPSC R-932 apresenta o comprimento da tíbia maior do que o do fêmur (correspondendo a 68%), outra característica dos Tapejaroidea, com posicionamento incerto dentro desse grupo. Um grupo intimamente ligado aos Tapejaroidea é os Azhdarchidae, são considerados o grupo mais variado dentre os pterossauros e apresentam como característica marcante a uma hipertrofia nos membros anteriores e hipotrofia nos posteriores, diferente dos Anhanguerídeos. As tíbias alongadas, as medidas dos membros posteriores em

conformidade com outros exemplares descritos na literatura, nos permite inferir que o espécime aqui descrito, trata-se de um Tapejarídeo. Além de colaborar com estudos que afirmam que a taxa de crescimento ósseo desse grupo seja semelhante, pois as medidas dos ossos longos dos Tapejarídeos são bem parecidas. Exames dos estágios de sutura realizados em um espécime de Anhangueridae da Formação Crato, mostraram que a fusão de alguns ossos como da tíbia e dos tarsais proximais, são indicativos de ontogenia tardia, com base em sua morfologia óssea o espécime MPSC R-932 apresenta o tibiotarso formado, indicando portanto que trata-se de um animal em estado ontogenético adulto.

Palavras-chave: pterossauro; Crato; morfologia; filogenia.

ABSTRACT

Pterosaurs are flying reptiles, with a disputed phylogenetic position between a more conservative proposal that considers them archosaurs, the sister group of dinosaurs, and a more recent one that positions them as the sister group of Lagerpetidae, forming a less inclusive group called Pterosauroomorpha. Pterosaur fossils are often found in Eocretaceous rocks of the Araripe Basin, located in Northeastern Brazil, with emphasis on the Crato and Romualdo Formations that present fossiliferous assemblages with excellent preservation. Approximately 30 species of pterosaurs have already been described in the Araripe Basin, with the most prominent occurrences being those of the Anhangueridae and Tapejaridae clades. In this work, a specimen of pterosaur deposited in the vertebrate collection of the Plácido Cidade Nuvens Museum of Paleontology (MPSC R-932), preserved in laminated micritic limestones of the Crato Formation, is described. The specimen, an articulated partial skeleton, is composed of elements of the axial skeleton, pelvic girdle, forelimbs and hindlimbs (represented by an incomplete wing, leg and foot), plus preservation of soft tissue. MPSC R-932 was photographed, described, measured and compared with other specimens already described in the literature. To carry out the phylogenetic analysis, the morphological data obtained were inserted into an existing matrix, proposed by Holgado *et al.* (2019), containing 55 taxa and 144 characters. MPSC R-932 differs from the Anhangueridae in that it has a fusion of the pubis with the ischium, without the presence of openings between these bones, an exclusive characteristic of the group. It resembles the general condition presented by Pteranodon, which also forms a well-developed ischio-pubiatic plate. The Anhangueridae generally have a bony configuration where the hind limbs are shorter, unlike the Tapejaroidea which are elongated. It was observed that MPSC R-932 has a tibia length greater than that of the femur (corresponding to 68%), another characteristic of the Tapejaroidea, with uncertain placement within this group. A group closely linked to the Tapejaridae is the Azhdarchidae, they are considered the most varied group among the pterosaurs and have as a striking feature a hypertrophy in the forelegs and hypotrophy in the hind limbs, unlike the Anhanguerids. The elongated tibias, the measurements of the hind limbs in conformity with other specimens described in the literature, allow us to infer that the specimen described here is a Tapejarid. In addition to collaborating with studies that claim that the bone growth rate of this group is similar, as the

measurements of the long bones of Tapejarids are very similar. Examinations of the suture stages performed in a specimen of Anhangueridae from the Crato Formation, showed that the fusion of some bones such as the tibia and the proximal tarsals, are indicative of late ontogeny, based on its bone morphology the specimen MPSC R-932 presents the Tibiotarsus formed, thus indicating that it is an animal in an adult ontogenetic state.

Keyword: pterosaur; Crato; morphology; phylogeny.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 –	Réplica em escala real do pterossauro tapejarídeo <i>Thalassodromeus Sethi</i> em primeiro plano e Anhanguera piscator ao fundo	15
Figura 2 –	Localização dos cinco principais <i>fossilagerstätten</i> contendo registros de pterossauros	16
Figura 3 –	Fóssil de <i>Ixalerpeton polesinensis</i>	17
Figura 4 –	Filogenia calibrada no tempo para Archosauria	17
Figura 5 –	Gravura do holótipo <i>Pterodactylus antiquus</i> feita por Egid Verhelst II e publicada pelo cientista italiano Cosimo Alessandro Collini, em 178	18
Figura 6 –	Diversidade de formas de cristas de pterossauros e suas reconstruções em vida	20
Figura 7 –	Mapa de localização da Bacia do Araripe no Nordeste do Brasil, destacando-se sua posição entre os estados do Ceará, Pernambuco e Piauí.....	22
Figura 8 –	Mapa geológico e de localização da Bacia do Araripe.....	23
Figura 9 –	Placa calcária do Membro Crato contendo o espécime MPSC R-932 (A). Esquema de MPSC R-932 indicando seus ossos preservados (B). Escala 3,5cm	30
Figura 10 –	Detalhe da articulação do fêmur com a tíbia direitos de MPSC R- 932, com evidência de tecido mole (cobertura laranja sobre os ossos). Escala 3,5cm	32
Figura 11 –	Detalhe dos membros posteriores de MPSC R- 932 (A) e SMNK PAL 3855 (B). Note a diferença entre a curvatura e comprimento das falanges ungueais nestes dois espécimes da Formação Crato. Escala 3,0cm	36

Figura 12 –	Esquema de MPSC R-938, indicando em preto os ossos preservados, em laranja sua impressão e em rosa o tecido mole (A). Detalhe da preservação de tecido mole sobre o membro posterior direito (B: pé e C: região de articulação do fêmur com a tíbia). Escala 0,5cm (B); 2,1cm (C); fora de escala (A)	38
Figura 13 –	Preservação de estruturas associadas à escamas nos espécimes MPSC R-938 (A) e SMNK PAL 3855 (B). Escala 3,0cm	39
Figura 14 –	Árvore filogenética gerada no <i>Tree analysis using New Technology</i> (TNT)	40

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 –	Envergadura estimada para tapejarídeos e medidas gerais do esqueleto apendicular para tapejarídeos	34
------------	--	----

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

Abreviaturas institucionais

CAV	Centro Acadêmico de Vitória
CTG	Centro de Tecnologia e Geociências
DEGEO	Departamento de Geologia
PPGEOC	Programa de Pós-Graduação em Geociências
UFPE	Universidade Federal de Pernambuco

Abreviaturas Anatômicas

fe	Fêmur
f2d4	Segunda falange do quarto dígito
f3d4	Terceira falange do quarto dígito
f4d4	Quarta falange do quarto dígito
g	Gastrália
il	Ílio
is	Isquiopúis
mt	Metatarsais
Pr.p.	Pré-pubis
Pu	Púbis
Tar	Tarso
Ti	Tíbia
V	Vertebra

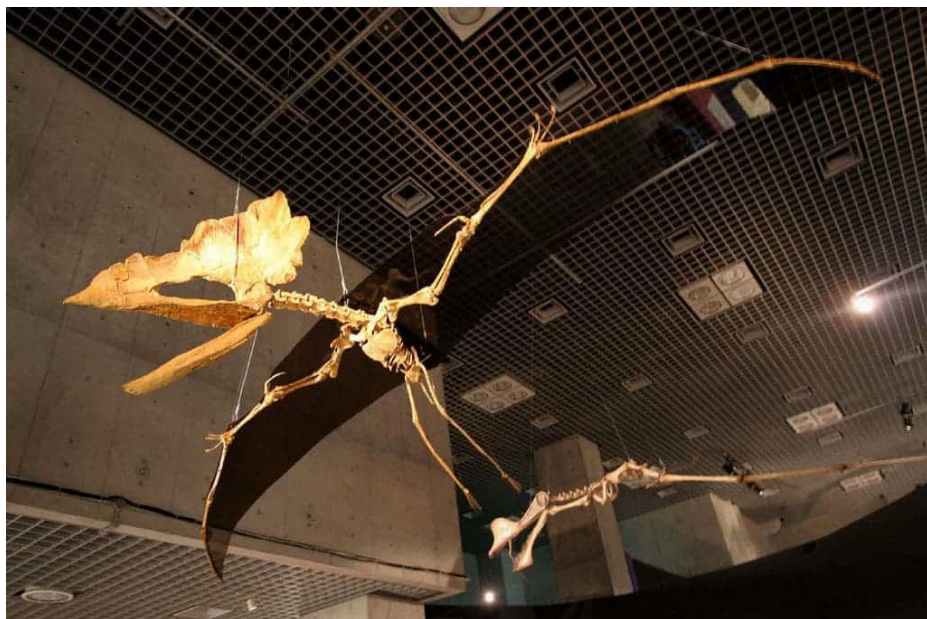
SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	16
	CONTEXTO GEOLÓGICO	23
3	OBJETIVO	27
3.1	OBJETIVO GERAL.....	27
3.2	OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	27
4	MATERIAIS E MÉTODOS	28
4.1	PREPARAÇÃO DO FÓSSIL.....	28
4.2	ANÁLISE FILOGENÉTICA.....	28
5	RESULTADOS E DISCUSSÃO	30
5.1	DESCRIÇÃO E COMPARAÇÕES	30
5.2	PRESERVAÇÃO DE TECIDOS NÃO MINERALIZADOS	38
5.3	ANÁLISE CLADÍSTICA.....	40
6	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	42
	REFERÊNCIAS.....	43
	APÊNDICE A – TABELA COM LISTA DE CARACTERES E CODIFICAÇÃO DO ESPÉCIME MPSC R-932	50
	APÊNDICE B – MATRIZ COM O ESPÉCIME MPSC R-932 INSERIDO	67

1 INTRODUÇÃO

Os pterossauros foram um grupo de répteis voadores (Fig. 1), que viveram na Era Mesozóica (Wellnhofer, 1991a). São considerados os primeiros vertebrados a desenvolverem habilidade para vôo (Wellnhofer, 1991a; Elgin *et al.*, 2011), dentre as adaptações para essa atividade estão um esqueleto delicado, com ossos finos e pneumáticos (Kellner, 1989). Apesar de corresponderem a um grupo cosmopolita, com registros em todos os continentes, apenas cinco depósitos sedimentares (Fig. 2) acumulam a grande maioria dos registros (Barrett *et al.*, 2008; Kellner *et al.*, 2013; Sayão *et al.*, 2012). Localizados na Alemanha (Bacia de Solnhofen), China (Grupo Yehol), Inglaterra (Cambridge Greensand), EUA (Formação Niobrara) e Brasil (Formações Crato e Romualdo), as demais ocorrências são em sua maioria, fragmentadas e incompletas (Kellner *et al.*, 2019).

Figura 1 - Réplica em escala real do pterossauro tapejarídeo *Thalassodromeus Sethi* em primeiro plano e Anhanguera piscator ao fundo



Fonte: ZME SCIENCE (2023)

Figura 2 - Localização dos cinco principais *fossilagerstätten* contendo registros de pterossauros



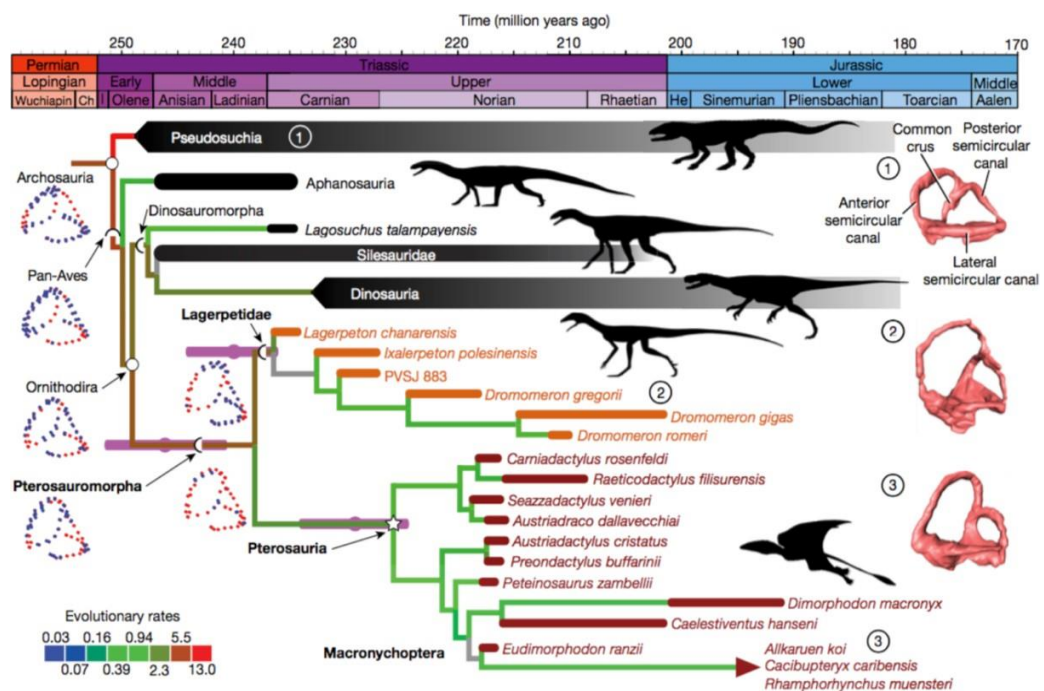
Fonte: Modificado de Sayão *et al.* (2012)

Os pterossauros são répteis voadores, considerados o grupo irmão dos dinossauros, pois filogeneticamente são próximos (Padian, 2020). Recentemente, uma análise baseada em répteis fósseis do período Triássico, preservados em rochas Sulamericanas, indicou os Lagerpetidae como sendo o possível grupo irmão dos pterossauros (Ezcurra *et al.*, 2020). Os lagerpetídeos viveram onde hoje é a América do Sul, América do Norte, África e Madagascar. Durante o Triássico, estas massas de terra estavam unidas, formando o supercontinente Pangea. No Brasil, fósseis de lagerpetídeos são encontrados apenas no Rio Grande do Sul, em rochas da Bacia do Paraná a exemplo da espécie *Ixalerpeton polesinensis* (Fig. 3). Um grupo monofilético denominado Pterosauriormorpha foi proposto (Fig. 4), a partir da junção dos Lagerpetidae e Pterosauria, este grupo por sua vez é considerado grupo irmão dos Dinosauriormorpha (Ezcurra *et al.*, 2020).

Figura 3 - Fóssil de *Ixalerpeton polesinensis*

Fonte: autores do estudo.

Figura 4 - Filogenia calibrada no tempo para Archosauria

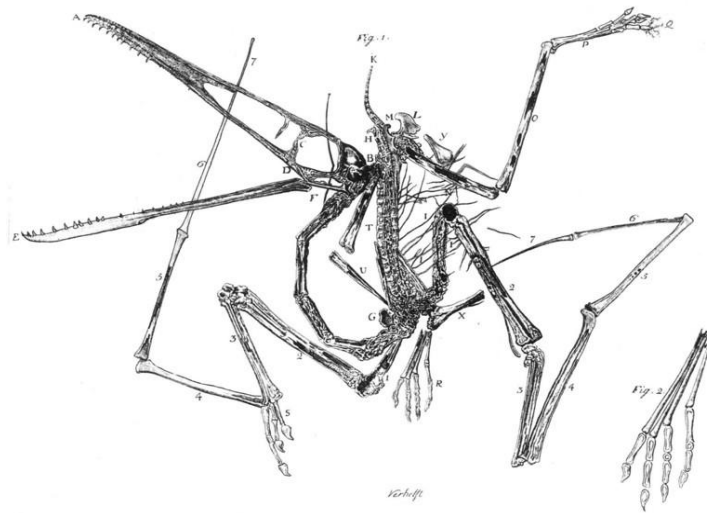


Fonte: Ezcurra et al. (2020).

O pterossauro mais antigo e o primeiro a ser descoberto foi *Pterodactylus antiquius*, encontrado na Bacia de Solnhofen, na Alemanha (Fig. 5). Segundo Collini (1784) este fóssil foi inicialmente considerado um animal de hábitos anfíbios, até aquele momento desconhecido para a ciência. Este por sua vez, já apresentava asas, com um prolongamento do quarto dígito, estudos relacionados a evolução de tal

estrutura, constituíam naquele momento grandes dificuldades, principalmente por se tratar de um grupo totalmente extinto e praticamente desconhecido da ciência na época (Cuvier, 1801).

Figura 5 - Ilustração do holótipo *Pterodactylus antiquus* feita por Egid Verhelst II e publicada pelo cientista italiano Cosimo Alessandro Collini, em 1784.



Fonte: Wellnhofer (2008).

As asas dos pterossauros são estruturas compostas pelos ossos dos membros anteriores, representados pelo úmero, rádio e ulna, metacarpais, carpais e falanges, que apresentam o quarto dígito mais alongado e os demais curtos, com garras em suas extremidades (Kellner, 2006). Uma grande membrana que recebe o nome de patágio é sustentada primordialmente pelo quarto dedo, juntamente aos metacarpo alar, rádio, ulna e úmero (Wellnhofer, 1991a; 2008). Apesar de sua característica voadora, ao “caminharem” em terra firme, os pterossauros apoiavam-se em seus dedos e nos membros posteriores, assumindo uma postura quadrúpede. Por essa razão sua postura é considerada digitígrafa para as mãos, pois os pés são diferentes (Padian, 1983). A ausência do quinto dedo da mão, permite que o quarto dígito super alongado apresente uma articulação que possibilita que sua total flexão, atingindo uma inclinação de 90° graus em relação aos outros três dedos da mão. Apresentam o osso pteróide, uma estrutura exclusiva do grupo, localizado na região dos carpos. O patágio é composto por várias camadas de tecido, apresentando um arranjo com várias fibras colágenas (actinofibrilas), que deixavam a asa bem resistente e ao mesmo tempo flexível, podendo essa conformação variar de acordo com a espécie (Elgin *et al.*, 2011).

Estruturas pneumáticas, estão presentes nos ossos dos pterossauros, compostos por um córtex razoavelmente fino, contendo trabéculas estruturais para fornecer maior rigidez ao osso (Sayão, 2003). Os ossos dos pterossauros apresentam em sua maioria vários forames, abrindo câmeras para o interior do osso, que permitia a passagem desses sacos aéreos. Essa configuração óssea, tornava o esqueleto mais leve e permitia que voassem com mais facilidade, apesar de muitas das linhagens de pterossauros apresentarem um grande porte, essa estrutura reduzia a densidade corporal. (Connor, 2006; Farmer, 2006). Os pterossauros apresentam estaturas amplamente díspares, variando consideravelmente o tamanho das suas respectivas envergaduras. Tal condição, os permitiam explorar os mais diversos nichos ecológicos (Benson *et al.*, 2014).

Uma estrutura bem evidente e característica do grupo, são as cristas sagitais. Inicialmente foi registrado apenas nos pterodactilóides, mas à medida em que mais fósseis foram sendo descobertos, essas estruturas foram sendo registradas, sendo conhecidas desde os primeiros pterossauros, no período Triássico (Stecher, 2008). Sua composição varia a depender da espécie, sendo composta por osso e tecido mole, ou em outros casos apenas um dos dois (Czerkas; Ji 2002). Sua forma e tamanho também são variáveis nos diferentes táxons (Fig. 6), podendo, em alguns casos, ser até mesmo maiores do que o crânio. Apesar das explicações funcionais, ainda são alvo de investigações no meio científico, estudos apontam que essas estruturas poderiam apresentar diversas funções como dimorfismo sexual, auxiliar na estabilidade do voo e em funções aerodinâmicas (Sayão; Kellner, 2006; Bantim, 2013). Pinheiro *et al.* (2019) analisaram tecidos moles da crista de *Tupandactylus imperator* por meio de microscopia eletrônica de varredura e métodos químicos. Identificaram a presença de estruturas ovais (inicialmente descritas como bactérias atuando na preservação e mineralização dessas estruturas). Após análises geoquímicas verificaram se tratar de corpúsculos intracelulares, chamados de melanossomos, que preservava o pigmento das cristas em seu interior.

Figura 6 - Diversidade de formas de cristas de pterossauros e suas reconstruções em vida.



Fonte: Wikimedia Commons (2023)

Sem sombra de dúvidas o tópico mais discutido e controverso acerca dos pterossauros, é a sua filogenia. Muitos posicionamentos foram levantados acerca desse assunto (Bantim, 2013). Atualmente existem 5 propostas mais aceitas que conflitam tanto nas topologias das árvores, quanto na terminologia dos agrupamentos (Kellner, 2003; 2004; Unwin, 2003; 2005; Andrés; Ji, 2008; Wang *et al.*, 2009; Lu *et al.* 2009). Outras propostas mais atuais se apresentam como continuação dos trabalhos anteriores, havendo inclusão de táxons e caracteres, como ocorre com o trabalho de Holgado *et al.* (2019), considerada atualmente uma das mais expandidas e atualizadas filogenias de pterossauros. Diante de tal conjuntura, em consenso, os pterossauros foram divididos em dois grupos: um grupo merofilético nomeado de Rhamphorynchoidea (Wellnhofer, 1991a) sendo posteriormente denominado como “Não pterodactyloides” por Kellner (2003). Um segundo grupo, dos Pterodactyloidea, é monofilético, baseado em 9 sinapomorfias que possibilitaram a subdivisão do mesmo em Archacopteroactyloidea e Dsungaripteroidea (Kellner, 2003; Sayão *et al.*, 2012). A Bacia do Araripe, localizada no Nordeste do Brasil, se destaca no meio científico pela diversidade de fauna e flora fóssil (Viana; Neumann, 2002). As formações Crato e Romualdo apresentam assembléias fossilíferas significativas para os estudos paleontológicos. Dentre os tetrápodes encontrados nessas formações, sem dúvidas os pterossauros são os que ganham destaque (Wellnhofer, 1985; Kellner; Tomida 2000). Ambas as formações são consideradas Fossilagerstätten para

os pterossauros, pois seus achados são frequentes, além de apresentarem uma preservação excepcional e em alguns casos com presença de tecido mole (Kellner, 1996). Os achados fósseis de pterossauros da Bacia do Araripe foram cruciais para o conhecimento das relações filogenéticas, fisiológicas, ecológicas e biomecânica desse grupo extinto (Pinheiro, 2011).

Os pterossauros do Araripe são agrupados aos Ornitocheiroidea o qual se subdivide nos Pteranodontoidea e Tapejaroidea (Kellner, 2003). Aproximadamente 30 espécies de pterossauros já foram descritas na Bacia do Araripe (Pinheiro, 2014; Santos, 2020). Estes são encontrados frequentemente em nódulos calcários da Formação Romualdo e no calcário laminado da Formação Crato (Kellner, 2003). Os clados Tapejaridae e Anhagueridae são evidências de maior destaque nesta bacia. (Kellner, 2006; Leal *et al.*, 2018).

Estes répteis voadores, mesmo sendo conhecidos há mais 200 anos (Cuvier, 1801), ainda necessitam de pesquisa constante, principalmente no que diz respeito aos aspectos filogenéticos e biogeográficos (Sayão *et al.*, 2012). Dentre os vários motivos que podem justificar essa lacuna, temos o fato de se tratar de um grupo extinto por completo e exímio voador. Essa última característica, por sua vez, permitia que esses organismos ultrapassassem as barreiras geográficas (resultado do evento vicariância) e assim, possibilitavam seu processo de especiação (Sayão *et al.*, 2012). A natureza fragmentada dos exemplares, a fragilidade do esqueleto que dificulta a preservação, juntamente com a má preparação que impossibilita a obtenção de mais informações morfológicas (Kellner, 2003), tornam a filogenia dos pterossauros ainda bastante controversa e difícil de confluir para um consenso.

2 CONTEXTO GEOLÓGICO

A Bacia do Araripe está localizada no nordeste do Brasil, entre os estados do Ceará, Piauí e Pernambuco (Fig. 7), encontra-se entre os meridianos $38^{\circ} 30'$ e $40^{\circ} 50'$ de longitude W de Greenwich e os paralelos $7^{\circ} 05'$ e $7^{\circ} 50'$ de latitude S (Bernardes-de-oliveira *et al.*, 2002). Está dividida em duas sub-bacias pré-Aptianas menores, que recebem o nome de Feira Nova (oeste - W) e Cariri (leste - E) (Assine, 2007). Os limites da Bacia do Araripe 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 das Moreiras, e a leste pela falha de Conceição (Rand; Manso, 1984; Castro e Castelo- Branco, 1999; Silva, 2002). A presença de uma feição geomorfológica denominada Chapada do Araripe, nomeou a bacia.

Figura 7 - Mapa de localização da Bacia do Araripe no Nordeste do Brasil, destacando-se sua posição entre os estados do Ceará, Pernambuco e Piauí.



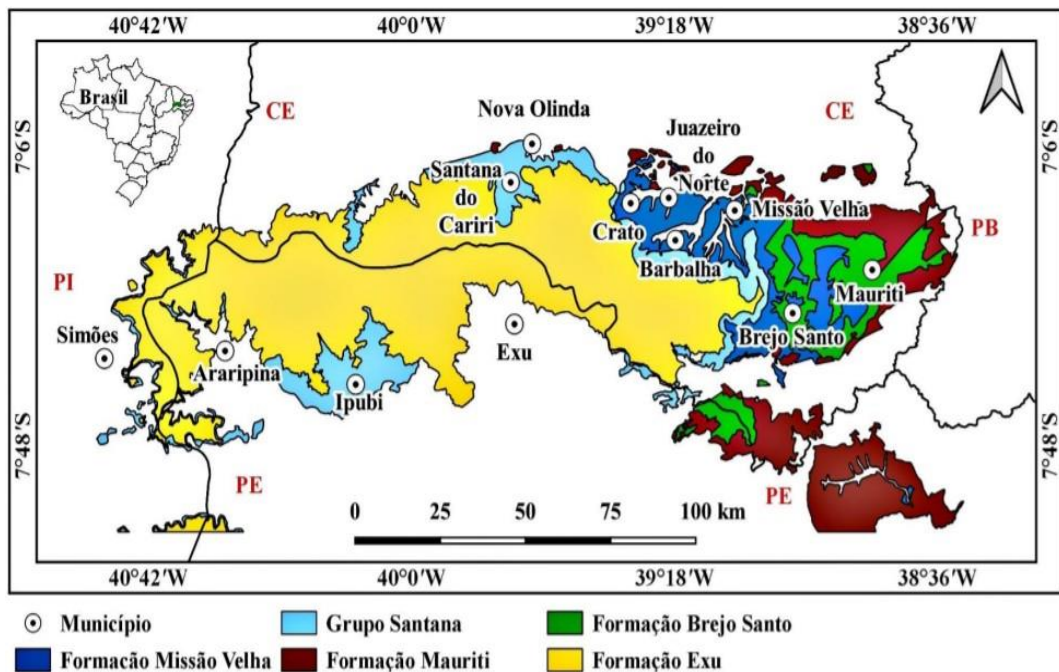
Fonte: Modificado de Kellner (1996).

Eventos tectônicos que causaram fragmentação no Gondwana, como a abertura do Oceano Atlântico Sul, originaram a Bacia do Araripe. A sedimentação e evolução dessa bacia, teve influência direta com o rifteamento originada pela separação das placas continentais da América do Sul e da África (Valença *et al.*, 2003). Segundo Assine (2007), a Bacia do Araripe é tida como a mais complexa e extensa do interior do Nordeste, com 900 m de comprimento, alongada no sentido Leste-Oeste.

Segundo Maisey (1991), o Grupo Santana é tido como a unidade estratigráfica

mais importante no que se refere ao ponto de vista paleontológico, e por esta razão será detalhada aqui. É constituída pelas formações Barbalha, Crato, Ipubi e Romualdo, quando analisadas da base para o topo (Assine *et al.*, 2014). No estado de Pernambuco, afloram as formações Ipubi e Romualdo, do Grupo Santana e do Grupo Araripe as formações Araripina e Exu (Fig.8). Apresenta dois diferentes *fossilagerstätten*, popularmente conhecidos como Formação Crato e Formação Romualdo. Ambos se diferem quanto a seu ambiente de deposição e ao processo de fossilização (Kellner, 1998; Sayão; Kellner, 2000).

Figura 8 - Mapa geológico e de localização da Bacia do Araripe



Fonte: Adaptado de Assine *et al.* (2014).

Na base do grupo Santana está a formação Barbalha, é considerada como o estágio inicial da sequência pós-rifte, com uma espessura aproximada de 200 metros (Neumann; Cabrera, 1999). Apresenta uma fácies basal com associação fluvial, contendo arenitos friáveis, micáceos com intercalações de folhelhos e uma associação lacustre- deltáica de arenitos finos com coloração amarelada a cinza e folhelhos acinzentados. A parte intermediária da formação, uma sequência lutítico-carbonática foi denominada de Camadas Batateiras por Hashimoto *et al.* (1987).

A Formação Crato, apresenta uma área estimada de 5.500 Km². Seus limites apresentam-se nas proximidades da cidade de Santana do Cariri e Bonito de Santa Fé (Rand; Manso 1984; Viana; Neumann, 2002). É constituída principalmente por

calcários micríticos laminados, de cores cinza e creme, com pseudomorfos de sal (halita). A presença de pseudomorfos de halita nos calcários laminados mostra que a bacia experimentou condições de crescente aridez (Martill *et al.*, 2007; Heimhofer *et al.*, 2010). Com espessura entre 20 a 70 metros, representa portanto, a segunda fase lacustre da Bacia do Araripe. Contém seis unidades carbonáticas, as quais se separam entre si por arenitos, siltitos e folhelhos (Neumann; Cabrera, 1999). Na base desta unidade, assim como no seu topo, são encontrados argilas e folhelhos calcíferos com restos de conchas de bivalves, conchostráceos e ostracodes. Os calcários laminados da Formação Crato são ricos em fósseis continentais, apontando a ampliação do sítio deposicional para além dos limites das áreas das sub-bacias rifte, sendo constatada deposição direta sobre o embasamento cristalino (Assine *et al.*, 2014).

A alternância de bancos de calcários laminados e de intervalos dominados por fácies siliciclásticas registra eventos de expansão e retração dos sistemas lacustres. Nas lâminas de calcário são comuns fósseis de artrópodes, peixes, anuros, quelônios, crocodilomorfos, pterossauros, lagartos e aves. Outros fósseis bastante variados são as plantas, com representantes de pteridófitas, gimnospermas e angiospermas (Lima *et al.*, 2012). Esta rica associação fossilífera nos calcários laminados e folhelhos associados, caracterizada pela ausência de formas marinhas, indica ambientes de sedimentação lacustres (Neumann, 1999). Os fósseis da Formação Crato são extremamente abundantes podendo inclusive apresentar tecidos moles preservados. Geralmente esses fósseis são comprimidos ou em forma de impressão. Os principais afloramentos da Formação Crato podem ser encontrados no município de Nova Olinda e Santana do Cariri, mas estes bancos tabulares também são encontrados nas cidades de Crato e Barbalha, municípios do estado do Ceará.

A Formação Ipubi está localizada entre os dois fossilagerstätten (Valença *et al.* 2003). Representa a fácie evaporítica de um sistema lacustre, tendo como composição gipsita e anidrita (Neumann; Cabrera, 1999; Silva, 2002). Seu conteúdo fossilífero ainda é pouco estudado (Lima *et al.*, 2012). Baseado em estudos com palinomorfos, atribuiu-se a idade Albiano Inferior a Médio para os depósitos dessa formação (Lima, 1978; Viana; Cavalcanti, 1990).

A Formação Romualdo apresenta folhelhos e margas fossilíferas, intercalando níveis de calcário, gipsita e arenito friáveis (Neumann; Cabrera, 1999). Segundo Saraiva *et al.*, (2007) as margas fossilíferas apresentam coloração cinza esverdeada e

concreções carbonáticas com formas variadas. Esta unidade litoestratigráfica é considerada a mais fossilífera da Bacia do Araripe (Assine, 1992; 2007; Kellner *et al.*, 2012; Sayão *et al.*, 2012). Reconhecido por apresentar fósseis em um excelente estado de conservação, muitas das vezes em até três dimensões (Maisey, 1991). Constitui um dos principais depósitos de ocorrência de pterossauros no mundo, sendo também, muito comum a preservação de tecidos moles (Kellner *et al.*, 2012).

3 OBJETIVOS

3.1 OBJETIVO GERAL

- Realizar a descrição morfológica e posicionar filogeneticamente um espécime de pterossauro (MPSC R- 932) da Formação Crato.

3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Descrição morfológica do espécime MPSC R- 932;
- Proceder comparações com outros espécimes de pterossauros do mesmo depósito (Formação Crato)
- Posicionar filogeneticamente o espécime MPSC R- 932, utilizando a matriz de Holgado *et al.* (2019).

4 MATERIAIS E MÉTODOS

Para a realização deste trabalho será utilizado um exemplar de pterossauro depositado na coleção de vertebrados do Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens (MPSC R-932). O desenvolvimento do trabalho ocorreu no Laboratório de Paleobiologia e Microestruturas no Centro Acadêmico de Vitória – CAV da Universidade Federal de Pernambuco.

O espécime MPSC R – 932, é composto de elementos do esqueleto axial, cintura pélvica, membros anteriores e posteriores (representados por uma asa incompleta, perna e pé). Fotografias, descrições e medições foram realizadas na amostra. Em seguida, comparações foram feitas mediante a análise de espécimes já descritos na literatura e análise de espécimes depositados no MPSC.

4.1 PREPARAÇÃO DO FÓSSIL

O espécime foi preparado mecanicamente utilizando a metodologia de *May et al.* (1994), para a sua posterior descrição e publicação. Esta preparação prevê a utilização de canetas pneumáticas para a retirada do sedimento que recobre as estruturas fossilizadas. Após a retirada do sedimento, o fóssil exposto, foi coberto por uma resina meta-acrílica (Paralóide B-72), diluída em acetona.

4.2 ANÁLISE FILOGENÉTICA

Para a realização das análises filogenéticas, os dados morfológicos obtidos na amostra, utilizando o programa mesquite, foram inseridos em uma matriz já existente, proposta por *Holgado et al.* (2019), sendo considerada atualmente como uma das mais expandidas e atualizadas. Essa matriz apresenta 55 táxons e 144 caracteres morfológicos. Os dados foram tratados por meio do software TNT (*Tree analysis using New Technology*) version 1.5 (Goloboff; Catalano, 2016) com os seguintes comandos: a memória disponível de 500 mb, comando “hold” para 500.000 árvores. A análise realizada foi utilizando as new technologies: Pesquisa setorial, chave (Parâmetros: 25 substituições feitas ou 99% trocas concluídas, seis probabilidades ponderadas, seis probabilidades reduzidas e um número total de iterações = 10) e “Tree-fusing” em busca dirigida (adesão inicial =15, para encontrar o comprimento mínimo da árvore com “random seed” igual a 0 onde a busca pelas árvores mais parcimoniosas se deu

pela utilização do método de busca heurística e TBR (Goloboff *et al.*, 2000; Swofford, 2003). De posse desses resultados, foi realizada uma comparação com outros resultados apresentados na literatura.

5 RESULTADOS E DISCUSSÃO

5.1 DESCRIÇÃO E COMPARAÇÕES

- SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Espécime MPSC R -932

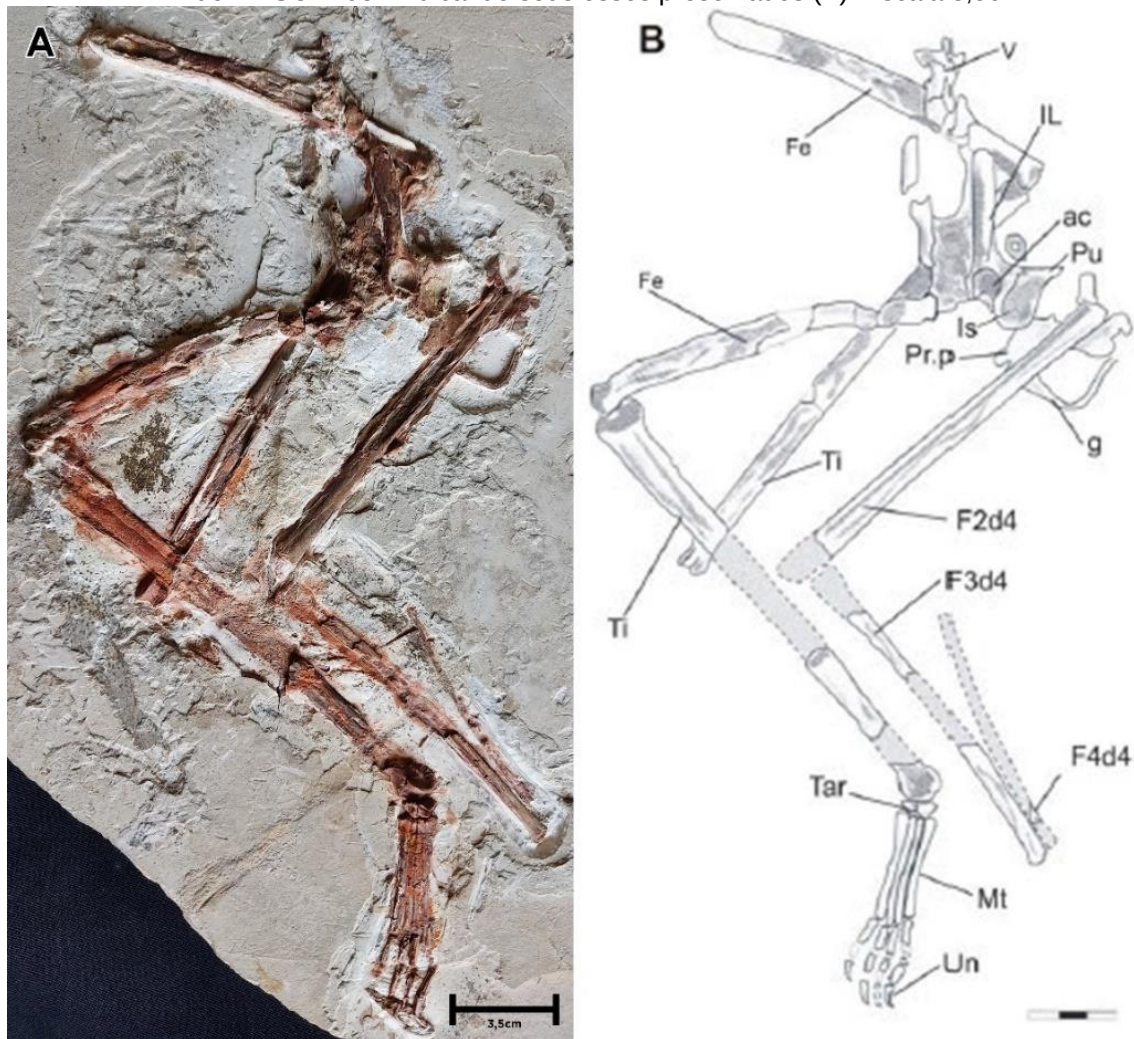
Pterosauria Kaup 1834

Pterodactyloidea Plieninger 1901

Tapejaroidea Kellner, 1996

O espécime MPSC R- 932 compreende elementos do esqueleto axial (uma vértebra cervical, pré pubis e última série da gastrália), cintura pélvica (ílio e isquiopúbis direitos) membros anteriores e posteriores representados por uma asa incompleta (não determinada) constituída das falanges 2, 3 e 4 do quarto dígito e ambos os fêmures e tíbias (direitos e esquerdos), região tarsal e pé (Fig. 9). Além dos elementos esqueléticos preservados MPSC R-932 apresenta ainda a preservação de tecido mole, registrado através da impressão da membrana alar e em parte dos pedais. Os membros posteriores estão preservados, porém apenas um deles está completo. São compostos por ambos os fêmures (em vista lateral), ambas as tíbias e apenas um dos pés (com astrágalos e calcâneo fusionados), metatarsais I-IV, e os dígitos I-IV completos.

Figura 9 - Placa calcária da Formação Crato contendo o espécime MPSC R-932 (A). Esquema de MPSC R-932 indicando seus ossos preservados (B). Escala 3,5cm.



Fonte: Autora (2023)

O membro anterior de MPSC R-932 é constituído pela segunda, terceira e quarta falanges do quarto dígito. A segunda falange não apresenta sua articulação proximal preservada. Sua porção mais anterior encontra-se sobre o ramo medial do pré-púbis direito. Representa a maior falange alar preservada (comprimento= 17,7cm), sua largura é constante ao longo de todo o seu comprimento, tendo sido perdida também a sua articulação, que pode ser observada apenas através de sua impressão.

A terceira falange alar apresenta sua articulação proximal apenas impressa no sedimento, sua região medial foi preservada, apresentando uma nova quebra em direção distal, até que outro fragmento encontra-se preservado. Sua extremidade distal apresenta uma terminação curvada em direção posterior, conforme a morfologia geral deste osso nos pterossauros.

Seu exato comprimento pode ser retirado pois mesmo as partes ausentes

deixaram suas marcas ($f3d4 = 15\text{cm}$), o que indica que estas foram feitas durante a coleta do material. A quarta e última falange alar apresenta apenas um pequeno fragmento de sua região proximal, estando totalmente impressa no sedimento até a sua extremidade distal. Representa a menor das falanges alares, sendo maior do que a metade da terceira falange alar ($f4d4 = 9,3\text{cm}$). Não é possível determinar a que lado pertença este membro anterior, tampouco se as falanges se encontram em vista ventral ou dorsal, devido às extremidades não estarem preservadas.

Ambos os pré-púbis de MPSC R- 932 estão preservados. O ramo anterior esquerdo encontra-se sob o ísquio direito e seu ramo medial sob a segunda falange alar. O ramo anterior se estende anterior e ântero-lateralmente gerando uma expansão de sua extremidade distal para contatar o segmento posterior da gastrália. O ramo anterior do pré-púbis se encontra completamente fusionado a gastrália, conforme observado em alguns exemplares de pterossauros (segundo BENNETT, 1991). O ramo posterior se prolonga, em direção posterior. Pode ser observada uma variação na orientação deste ramo em diferentes táxons de pterossauros onde alguns apresentam orientação postero-lateral. Existe uma proposição de que esta diferença de orientação poderia representar evidência de dimorfismo sexual (Bennett, 1991; 2001) falta, porém, mais material preservado e outras evidências que possam comprovar ou refutar tal proposição. Na extremidade distal o ramo posterior apresenta uma superfície de articulação para o encaixe do púbis.

A cintura pélvica apresenta pélvis direita constituída de ílio e ísquio-púbis (fusionados). O ílio apresenta seu processo anterior completo (comprimento até o início do acetábulo = $4,2\text{cm}$). O púbis encontra-se fusionado ao ísquio, formando uma placa isquiopubiática, sem a presença de qualquer forâmen nesta região. A ausência de forâmen se deve principalmente ao fato de apresentar a borda posterior quebrada, região onde se localizaria o forâmen presente em todos os táxons de pterossauros. O acetábulo está preservado, completo, não sendo perfurado. Uma quebra na região póstero-ventral do ísquio resultou na perda do processo posterior deste osso, assim como a de sua margem caudal.

Os fêmures de MPSC R-932 estão praticamente completos e preservados em vista lateral. Constituem ossos longos e finos (comprimento total $13,3\text{cm}$). Apresentam uma articulação proximal bastante distinta com uma constrição próxima a ela, típica de pterossauros (ver Kellner; Tomida, 2020 para uma revisão). Em vista anterior as margens articulares são côncavas para o encaixe no acetábulo, em vista posterior as

margens são convexas para a articulação da tíbia.

O fêmur direito encontra-se praticamente articulado à pélvis, estando ligeiramente deslocado do acetábulo. Apresenta uma rachadura próxima à articulação proximal e uma pequena quebra na região medial. Sua extremidade distal encontra-se articulada à tíbia direita (Fig. 10). O fêmur esquerdo encontra-se deslocado, próximo a uma vértebra cervical, com a sua região proximal em contato com o processo anterior do ílio. Não há sinais da tíbia esquerda articulando-se a ele.

Figura 10 - Detalhe da articulação do fêmur com a tíbia direitos de MPSC R- 932, com evidência de tecido mole (cobertura laranja sobre os ossos). Escala 3,5cm.



Fonte: Autora (2023)

Apenas a tíbia direita foi preservada. Este osso encontra-se praticamente completo apresentando duas quebras uma em sua região medial e outra próxima à extremidade distal. Representa um osso bastante longo (comprimento= 19,5cm), sendo maior do que o fêmur. Sua articulação proximal é alargada, com a face anterior convexa, dividida em duas pequenas regiões para o encaixe dos côndilos femurais. Em direção medial vai se estreitando, até atingir a extremidade distal. A articulação distal é arredondada e convexa, apresentando uma constrição, que origina côndilos

articulares para o encaixe dos tarsais. Esta articulação se apresenta fusionada aos tarsais proximais formando o tibiotarso, conforme ocorre comumente em pterossauros mais derivados. Não há evidência da presença de fíbula, nem tampouco pode ser observada qualquer estrutura que possa indicar sua presença.

Elgin e Frey (2012) examinaram as sutura de um espécime de Anhangueridae da Formação Crato, observando que a fusão de alguns ossos como da tíbia e dos tarsais proximais, por exemplo, poderia ser considerada um indicador de ontogenia tardia, colaborando com as observações feita por Bennett (1993) e Kellner e Tomida (2000). O espécime SMNK PAL 3854 analisado por eles, não apresentavam fusão desses ossos, diferente de MPSC R- 932, que apresenta o tibiotarso formado, indicando que espécime aqui descrito trata-se de um indivíduo avançado no desenvolvimento ontogenético.

Os Anhangueridae apresentam geralmente os membros posteriores mais curtos em relação aos anteriores (Elgin; Frey, 2012). Enquanto que os tapejaridae são caracterizados por apresentarem os membros posteriores alongados (Wellnhofer, 1991b). Esses dois grupos de pterossauros se destacam dentre os achados das Formações Crato e Romualdo (Kellner; Campos 1999; Neumann; Cabrera 1999; Valença; Cols, 2003; Kellner *et al.*, 2013). Esses diferem entre si não só em sua morfologia corporal consistindo por exemplo pela presença (Anhangueridae) ou ausência (Tapejaridae) de dentes, mas também por suas taxas de crescimento ósseo, analisadas através de estudos osteohistológicos (Sayão, 2003).

Os Azhdarchidae, grupo intimamente ligado aos tapejarídeos, são considerados o grupo mais variado dentre os pterossauros (Kellner, 2003; Unwin, 2003; Andres; Ji, 2008) e estes apresentam como característica do grupo hipertrofia dos membros anteriores e hipotrofia nos posteriores (Wellnhofer, 1991b; Duke *et al.*, 2006), se diferenciando dos Anhanguerídeos que apresentam uma configuração contrária (Vila Nova e Sayão, 2012).

De acordo com Eck *et al.* (2011) juntamente com as análises feitas por Vila Nova e Sayão (2012), a partir de medidas estabelecidas no comprimento dos membros posteriores dos Tapejarídeos é um indicativo que todos do grupo apresentam valores semelhantes ou idênticos.

O comprimento da tíbia (19,5 cm) quando comparado ao fêmur (comprimento total 13,3 cm), é maior. Isto nos permite inferir que o espécime MPSC R-932 pertence a família Tapejaridae. As tíbias alongadas são características dos tapejarídeos, na

Tabela 1 podemos observar algumas espécies de tapejarídeos e as medições do seus esqueletos apendiculares, dentre as quais destacamos tíbia e fêmur. Assim como espécime em análise MPSC R-932, todas os espécimes apresentados na tabela apresenta suas tíbias maiores que o fêmur. As semelhanças no comprimento dos ossos longos dos tapejarídeos, sugerem que as taxas de crescimento ósseo desse grupo são semelhantes (Eck *et al.*, 2011; Beccari *et al.*, 2021).

Tabela 1 - Envergadura estimada para tapejarídeos e medidas gerais do esqueleto apendicular para tapejarídeos

Táxon	<i>Tupandactylus navigans</i> GP/2E 9266	<i>Tapejara wellnhoferi</i> SMNK PAL 1157	<i>Caiuajara dobruskii</i> CP. V 872a	<i>Sinopterus dongi</i> IVPP V 13363	<i>"Huaxiapterus" corollatus</i> ZMNH M8131	MPSC R- 932
Envergadura estimada (ew)	2.7 m	1.23 a 1.3 m	2.35 m*	1.2 m	1.5 m	-
Comprimento do úmero (hu)	131	72	84	59	80	-
Comprimento do rádio (ra)	184	91	-	84	110	-
Comprimento da ulna (ul)	188	96	110	88	114	-
Comprimento do 4 metacarpo (mc4)	184	101	-	95	152	-
Comprimento da primeira falange da asa (fwp)	318	158	-	121	176	-
Comprimento da segunda falange da asa (swp)	196	63	121	88	109	17.7 cm
Comprimento do fêmur (fe)	168	68	84	74	93	13.3 cm (comprimento total dos 2 fêmures)
Comprimento da tíbia (tb)	249	96	103	104	155	19.5 cm
Relação hu/fe	0.78	1.05	1.00	0.80	0.86	-
Relação ra/hu	1.40	1.27	-	1.42	1.38	-
Relação ul/hu	1.44	1.34	1.31	1.49	1.43	-
Relação mc4/hu	1.40	1.41	-	1.61	1.91	-
Relação fwp/hu	2.43	2.21	-	2.05	2.21	-
Relação fwp/swp	1.62	2.50	-	1.38	1.62	-
Relação tb/fe	1.48	1.40	1.23	1.41	1.68	1.47

Fonte: Adaptado de Beccari *et al.* (2021).

Apesar de se enquadrar no padrão dos tapejarídeos o espécime MPSC R- 932 apresenta o fêmur correspondendo a 68% do comprimento da tíbia. Estas proporções são mais baixas do que as apresentadas por outros táxons de pterossauros do Grupo Santana. Em *Arthurdactylus conandoylei* o fêmur corresponde a 81% do comprimento da tíbia, em *Anhanguera spielbergi* esta relação corresponde a 80%, sendo ainda maior em *Anhanguera piscator*, que apesar de não apresentar a tíbia completa possui uma estimativa de que o fêmur corresponda a 82% de seu comprimento. Em *Pteranodon* esta proporção se assemelha mais a de MPSC R- 932, entre os exemplares conhecidos o espécime AMNH 5099 apresenta esta relação equivalendo a 68%, já os demais espécimes (FHSM VP 2062; KUVV 27827; UNSM 50036; YPM 2489) apresentam o fêmur correspondendo de 70% a 75% do comprimento da tíbia (medidas retiradas de BENNETT, 2001). Desta forma MPSC R- 932 indica ter o fêmur

menor do que os demais pterossauros de médio a grande porte com esta estrutura conhecida.

Apenas o tarso direito foi preservado, este encontra-se articulado à tíbia em sua região proximal e aos metatarsais I-IV em sua região distal. Os elementos tarsais distais do espécime MPSC R- 932 apresentam-se não fusionados. O tarso é composto por quatro ossos, dois proximais (astrágalo e calcâneo) e dois distais (Kellner, 2004a). O calcâneo corresponde ao menor elemento, ventralmente representa a metade anterior do côndilo lateral. O astrágalo forma a metade posterior do côndilo lateral e do côndilo medial apresentando uma superfície articular com a tíbia côncava. A face articular entre o astrágalo e o calcâneo é côncava-convexa, com a porção ventral do astrágalo mostrando a concavidade que recebe a convexidade ventral da protuberância do calcâneo. A série tarsal distal é composta por dois elementos não fusionados, sendo o tarsal lateral distal mais desenvolvido.

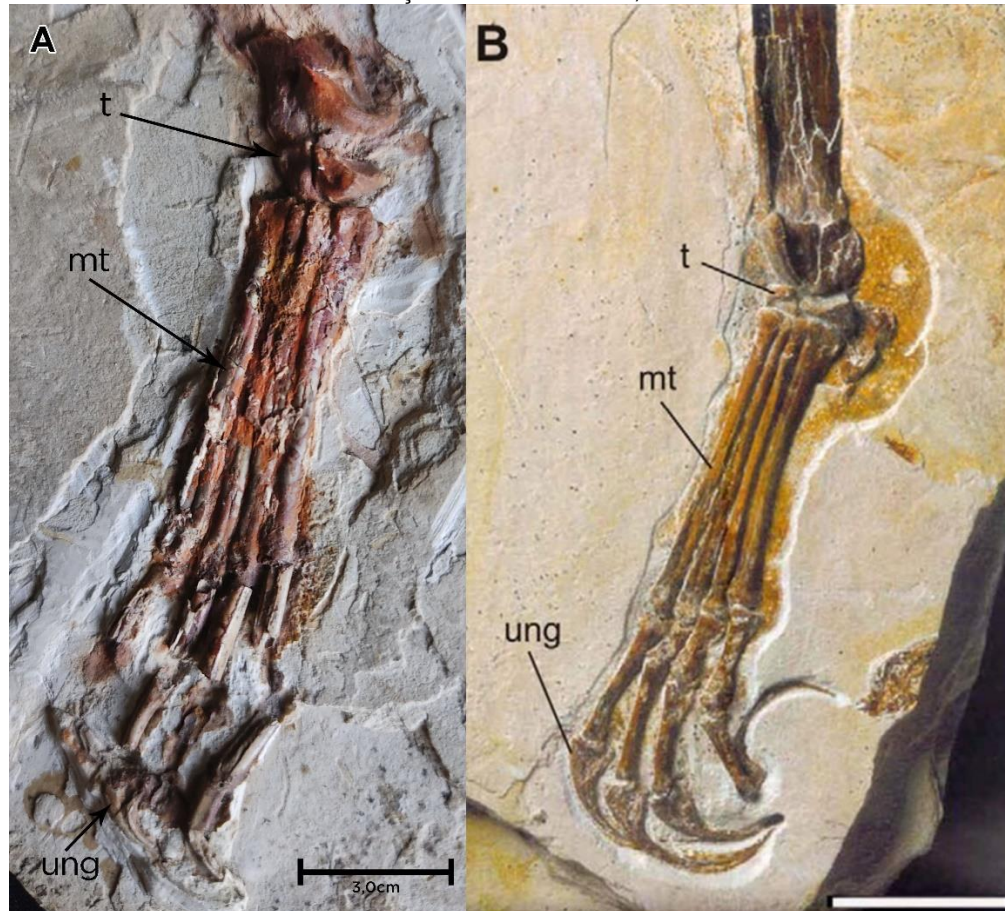
Os metatarsais I-IV estão completos e articulados. São ossos finos e relativamente compridos (comprimento= 5,8cm). Apresentam tamanho constante, não havendo diferenças em suas proporções. Comparações com os metatarsais de outros pterossauros são restritas, em *Anhanguera piscator* correspondem a menos do que 30% do tamanho da tíbia, mesma proporção observada em MPSC R-932. Em *Pteranodon* os metatarsais apresentam comprimentos diferentes sendo o segundo o maior, seguido do primeiro e terceiro (que possuem mesmo comprimento) e o quinto representa o menor destes.

Os dígitos do pé I-IV encontram-se completos, mostrando respectivamente 2, 3, 4 e 5 falanges. Os dígitos III-IV apresentam uma ou duas falanges entre a primeira e a penúltima são bastante reduzidas. Todas as falanges ungueais estão preservadas, estas são bastante reduzidas, com uma pequena curvatura em direção posterior, com uma superfície ventral achatada e a superfície dorsal arredondada. Todas apresentam um sulco lateral, que acompanham a borda látero-posterior.

De uma maneira geral, as falanges ungueais do pé de MPSC R- 932 apresentam-se distintas das descritas para *Anhanguera piscator* e *Pteranodon* que apresentam pouca curvatura em suas ungueais (Wellnhofer, 1978; Kellner; Tomida, 2000). Apesar de apresentar uma curvatura maior do que nos táxons acima, MPSC R- 932 também não apresenta as falanges superdesenvolvidas e curvadas presentes no espécime SMNK PAL 3855 também do Membro Crato atribuído à um Azhdarchidae indet. (FREY *et al.*, 2003) (Fig. 12). MPSC R- 932 também difere da feição das

falanges ungueais dos pterossauros mais primitivos que as apresentam maiores e robustas e mais curvadas do que neste novo espécime.

Figura 11 - Detalhe dos membros posteriores de MPSC R- 932 (A) e SMNK PAL 3855 (B). Note a diferença entre a curvatura e comprimento das falanges ungueais nestes dois espécimes da Formação Crato. Escala 3,0cm.



Fonte: Autora (2023)

Do ponto de vista taxonômico o espécime MPSC R- 932 não apresenta nenhuma das características comumente utilizadas em estudos sistemáticos, dificultando sua identificação. Apresenta, no entanto algumas feições que o excluem de determinados grupos. Entre estas destacam-se aquelas relacionadas à cintura pélvica.

O espécime MPSC R- 932 difere dos Anhangueridae principalmente por características pélvicas. Este espécime apresenta uma fusão do púbis com o ísquio, sem a presença de aberturas entre estes ossos, característica presente em todos os representantes do gênero *Anhanguera* (Kellner; Tomida, 2000). Assemelha-se com a condição geral apresentada por *Pteranodon* que também forma uma placa ísquio-pubiática bem desenvolvida (Bennett, 2001), difere deste, no entanto, por não apresentar um pequeno forâmen na intercessão do púbis com o ísquio. Comparações

com *Arthurdactylus conandoylei* mostraram que MPSC R-932 também não pode ser atribuído a este táxon, que apresenta sua região pélvica bastante similar a dos Anhangueridae.

Outra característica taxonomicamente informativa está na relação das proporções entre o fêmur e a tíbia. Em MPSC R- 932 esta proporção se apresenta distinta da observada em *Anhanguera* e *Arthurdactylus* nos Anhangueridae, sendo mais baixa do que nestes táxons.

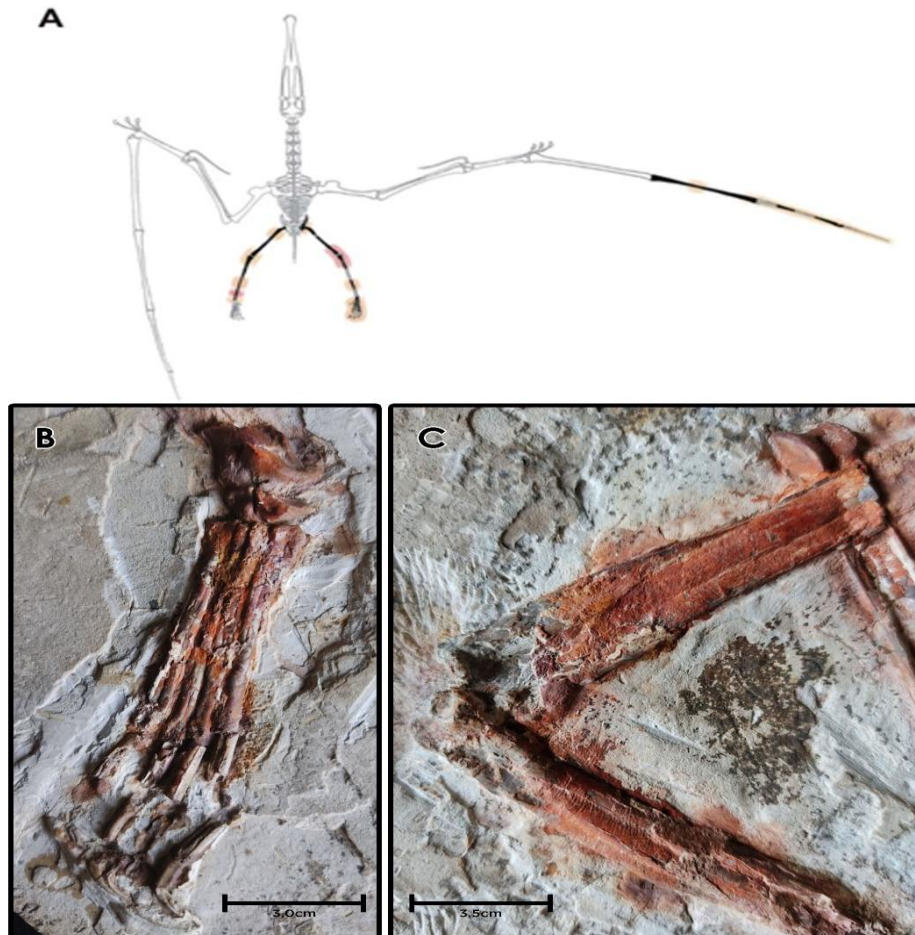
5.2 PRESERVAÇÃO DE TECIDOS NÃO MINERALIZADOS

A preservação de tecidos não mineralizados em pterossauros já foi observada nos depósitos de folhelhos pirobetuminosos de Holzmaden e nos calcários laminados da Bacia de Solnhofen (ambos na Alemanha), em depósitos calcários nas proximidades de Karatau (Cazaquistão), nos depósitos do Grupo Santana, Formações Crato e Romualdo (nordeste do Brasil) e recentemente em Liaoning (China). No Grupo Santana, a preservação de partes moles pode ser observada através de dois padrões diferentes de preservação, atribuídos às Formações Crato e Romualdo.

Na Formação Romualdo este tipo de preservação tende a apresentar um padrão de cores escuro, indicando que parte da matéria orgânica original se manteve preservada. A preservação destas estruturas nos nódulos se dá pela autolitificação de bactérias através do fosfato de cálcio. Este tipo de preservação é comum em vertebrados e invertebrados deste depósito, sendo relatada em Ostracodes (SMITH, 2000); peixes (Martill, 1988; Brito; Ferreira, 1989), dinossauros (Kellner, 1996) e pterossauros (Martill *et al.*, 1990; Kellner, 1996a). Na Formação Crato por sua vez, a preservação geralmente ocorre através da impressão das estruturas não mineralizadas, sem que haja qualquer indício da preservação de matéria orgânica. Apesar de ser pouco comum entre os vertebrados da Formação Crato, a preservação de partes moles foi identificada no espécime estudado aqui.

Dentre as características observadas no espécime MPSC R- 932 destaca-se a preservação de tecido mole correspondente a membrana alar. Este se encontra depositado em três áreas: na região compreendida pela articulação do fêmur com a tíbia direitos, sobre a parte distal da tíbia esquerda e sobre o membro posterior (pé). A preservação de estruturas de natureza não mineralizada se dá através da preservação de linhas paralelas, geralmente atribuídas a remanescentes de actinofibrilas impressas no sedimento (Fig. 12).

Figura 12 - Esquema de MPSC R-938, indicando em preto os ossos preservados, em laranja sua impressão e em rosa o tecido mole (A). Detalhe da preservação de tecido mole sobre o membro posterior direito (B: pé e C: região de articulação do fêmur com a tíbia). Escala 0,5cm (B); 2,1cm (C); fora de escala (A).



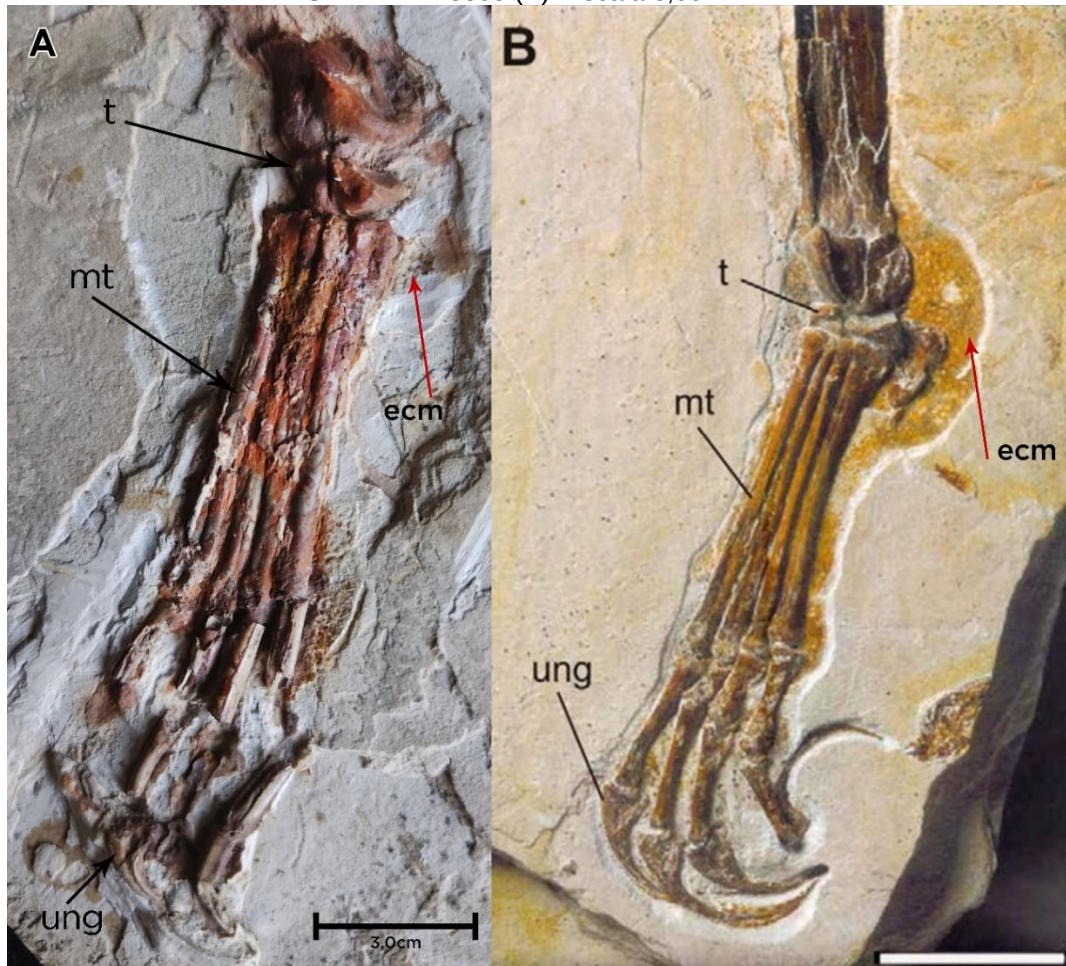
Fonte: Autora (2023)

Outra estrutura distinta da anterior pode ser observada em MPSC R-932. É composta por pequenos círculos convexos impressos da matriz, com aproximadamente 0,1cm a 0,2cm de diâmetro, presentes na região onde se articulava o quinto dígito ao pé e em outra área próxima ao fêmur. Correspondem a pequenas escamas provavelmente presentes na região de interface entre o solo e o pé do animal, constituindo seu revestimento externo. Estas estruturas poderiam ter como uma de suas finalidades amortecer saltos ou aterrissagens destes animais quando em terra firme, assim como a proteção de seus membros posteriores.

Estruturas desta natureza já foram observadas anteriormente, em um espécime de pterossauro encontrado na Formação Crato (FREY & TISCHINLER, 2000; FREY et al., 2003). O espécime considerado um Azdarchidae apresentava escamas sub-

circulares na região compreendida entre o metatarsal V e o quinto dígito do pé (Fig. 13), sendo associadas a estruturas de revestimento externo dos membros posteriores (FREY et al., 2003).

Figura 13 - Preservação de estruturas associadas à escamas nos espécimes MPSC R-938 (A) e SMNK PAL 3855 (B). Escala 3,0cm.



Fonte: Autora (2023)

5.3 ANÁLISE CLADÍSTICA

O espécime estudado aqui foi submetido a uma análise filogenética sob a luz da metodologia cladística. Para tal foi inserido em uma matriz de dados, pré-existente (Holgado *et al.* 2019) utilizando o mesquite. A matriz final ficou com 58 espécie e 144 caracteres morfológicos. A codificação do espécime pode ser vista com mais detalhes em APÊNDICE A. Como resultado obtivemos uma topologia bem resolvida e com grupos tradicionais recuperados, todavia, o espécime estudado ficou posicionado a base da árvore (Figura 14), resultado oriundo de sua natureza fragmetada e por não possuir nenhuma sinapomorfia que possibilitasse a sua identificação filogenética

dentro dos grupos encontrados.

Figura 14 - Árvore filogenética gerada no *Tree analysis using New Tecnology* (TNT)



Fonte: Autora (2023)

6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Diante das análises morfológicas realizadas no trabalho, MPSC R-932 difere dos Anhangueridae por apresentar fusão do púbis com o ísquio, sem a presença de aberturas entre estes ossos, característica exclusiva do grupo. Assemelha-se com a condição geral apresentada por *Pteranodon* que também forma uma placa ísquio-pubiática bem desenvolvida, difere deste, no entanto, por não apresentar um pequeno forâmen na intercessão do púbis com o ísquio. Os Anhangueridae geralmente apresentam uma configuração óssea onde os membros posteriores são mais curtos diferente dos Tapejaroidea que são alongados. MPSC R-932 apresenta o comprimento da tíbia maior do que o do fêmur (correspondendo a 68%), outra característica dos Tapejaroidea, com posicionamento incerto dentro desse grupo. As tíbias alongadas, as medidas dos membros posteriores em conformidade com outros exemplares descritos na literatura, nos permite inferir que o espécime aqui descrito, trata-se de um Tapejarídeo. Além de colaborar com estudos que afirmam que a taxa de crescimento ósseo desse grupo seja semelhante, pois as medidas dos ossos longos dos Tapejarídeos são bem parecidas. Exames dos estagios de sutura realizados em um espécime de Anhangueridae da Formação Crato, mostraram que a fusão de alguns ossos como da tíbia e dos tarsais proximais, são indicativos de ontogenia tardia, com base em sua morfologia óssea o espécime MPSC R-932 apresenta o tibiotarso formado, indicando, portanto que trata-se de um animal em estado ontogenético adulto. Na filogenia, o espécime estudado ficou posicionado na base da árvore, devido a sua natureza fragmentada e por não possuir nenhuma sinapomorfia que possibilitasse a sua identificação filogenética a um dos grupos encontrados.

REFERÊNCIAS

- ANDRÉS, B.; QIANG, J. Um novo pterossauro da província de Liaoning da China, a filogenia do Pterodactyloidea e a convergência em suas vértebras cervicais. **Paleontology**, v. 51. n. 2, p. 453-469, 2008.
- ASSINE, M. L. **Sedimentação e Tectônica da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil, Rio Claro**. 1990. 124p. Dissertação (Mestrado) IGCE – Universidade Estadual de São Paulo, Rio Claro, 1990.
- ASSINE, M. L. Análise estratigráfica da bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Brazilian Journal of Geology**, Curitiba, v. 22, n. 3, p. 289-300, set. 1992.
- ASSINE, M. L. Bacia do Araripe. **Boletim de Geociências da Petrobrás**, Rio de Janeiro, v. 15, n. 2, p. 371-389, mai-nov. 2007.
- ASSINE, M. L. *et al.* Sequências deposicionais do Andar Alagoas da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Boletim de Geociências da Petrobrás**, Rio de Janeiro, v. 22, n. 1, p. 3-28, 2014.
- BANTIM, R. A. M. **Preparação, descrição de um novo crânio de pterossauro (Reptilia, Archosauria) e considerações sobre a morfologia craniana dos Anhangueridae**. 2013. 131f. Dissertação (Mestrado PPGEOC) - Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2013.
- BECCARI, V. *et al.* Osteology of an exceptionally well-preserved tapejarid skeleton from Brazil: Revealing the anatomy of a curious pterodactyloid clade. **PloS one**, Itália, v. 16, n. 8, p. e0254789, ago. 2021.
- BENSON R. B. *et al.* A competição e a restrição impulsionaram o domínio de Cope na evolução dos répteis voadores gigantes. **Nat. Comum**. 5, 3567, 2014.
- BENNETT, S. C. **Morphology of the Late Cretaceous pterosaur Pteranodon and systematics of the Pterodactyloidea**. 1991. 680f. Tese (Doutorado) - University of Kansas, Lawrence, 1991.
- BENNETT, S. C. The ontogeny of Pteranodon and other pterosaurs. **Paleobiology**, Cambridge, v. 19, n. 1, p. 92-106, 1993.
- BENNETT, S. C. A osteologia e morfologia funcional do pterossauro do Cretáceo Superior Pteranodon Parte I. Descrição geral da osteologia. **Paleontographica Abteilung A**, p. 1-112, 2001.
- BARRETT, P. *et al.* Pterosaur distribution in time and space: an atlas. **Zitteliana**, Munchen, v. 28, p. 61-107, 2008.
- BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. *et al.* O estado d'arte da taoflora 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, 2, São Pedro, **Boletim**, São Pedro, Universidade Estadual de São

Paulo, 2002, p. 61-65.

BEURLLEN, K. A geologia da Chapada do Araripe. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 34, n. 3, p. 365-370, 1962.

BEURLLEN, K. As condições ecológicas e faciológicas da Formação Santana na Chapada do Araripe (Nordeste do Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 43, n. Supplement, p. 411-415, 1971.

CAVALCANTI, V. M. M.; VIANA, M. S. S. Faciologia dos sedimentos não lacustres da Formação Santana (Cretáceo inferior da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil). *In*: SIMPOSIO SOBRE A BACIA DO ARARIPE E BACIAS INTERIORES DO NORDESTE, 1, 1990, Crato. **Anais [...]**. p. 193-207. 1990.

COLLINI, C. A. Sur quelques Zoolithes du Cabinet d'Histoire naturelle de SASE Palatine & de Bavière. **Acta Academiae Theodori Palatinae, Mannheim, Part Physica**, Mannheim, v. 5, p. 58-103, 1784.

COSTA, F. R. Biomecânica da postura em Anhangüera piscator Kellner and Tomida, 2000 (Pterosauria, Pterodactyloidea) com utilização de animação virtual tridimensional. **Museu Nacional** - Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2010.

COSTA, F. R.; ROCHA BARBOSA, O.; KELLNER, A. Uma abordagem biomecânica sobre a postura ótima de Anhangüera piscator (Pterodactyloidea) e suas implicações para a marcha de pterossauros em terra. **Biologia Histórica**, v. 26, n. 5, p. 582-590, 2014.

CUVIER, G. 1801. Reptile volant. *Magasin Encyclopédique* 9: 60–82.

CZERKAS, S. A.; JI, Q. A new rhamphorhynchoid with a headcrest and complex integumentary structures. **Feathered Dinosaurs and the origin of flight**, v. 1, p. 15-41, 2002.

DYKE, Gareth J.; NUDDS, R. L.; RAYNER, J. M. V. Disparidade de membros e forma de asa em pterossauros. **Jornal de biologia evolutiva** v. 19, n.4, p.1339-1342, 2006.

ECK, K.; ELGIN, R. A.; FREY, E. On the osteology of Tapejara wellnhoferi Kellner 1989 and the first occurrence of a multiple specimen assemblage from the Santana Formation, Araripe Basin, NE-Brazil. **Swiss Journal of Palaeontology**, v. 130, n. 2, p. 277-296, 2011.

ELGIN, R. A.; HONE, D. W.; FREY, E. The extent of the pterosaur flight membrane. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 56, n. 1, p. 99-111, 2011.

ELGIN, R. A.; FREY, E. Um pterossauro ornitoqueirídeo quase completo da Formação Crato do Aptiano (Cretáceo Inferior) do NE do Brasil. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 57, n.1, p. 101-110, 2012.

EZCURRA, M. D. *et al.* Enigmatic dinosaur precursors bridge the gap to the origin of Pterosauria. **Nature**, v. 588, n. 7838, p. 445-449, 2020.

FARMER, C. G. On the origin of avian air sacs. **Respiratory Physiology & Neurobiology**, v. 154, n. 1-2, p. 89-106, 2006.

GOLOBOFF, P.; FARRIS, S.; NIXON, K. TNT (Tree analysis using New Technology) ver. 1.1. **Published by the authors, Tucumán, Argentina**, 2000.

HABIB, M. B. Comparative evidence for quadrupedal launch in pterosaurs. **Zitteliana**, Munchen, v. 28, p. 159-166, 2008.

HASHIMOTO, A. T. *et al.* O Neo-Alagoas nas bacias do Ceará, Araripe e Potiguar (Brasil): caracterização estratigráfica e paleoambiental. **Revista Brasileira de Geociências**, Rio de Janeiro, v. 17, n. 2, p. 118-122, 1987.

HOLGADO, B. *et al.* On a new crested pterodactyloid from the Early Cretaceous of the Iberian Peninsula and the radiation of the clade Anhangueria. **Scientific Reports**, v. 9, n. 1, p. 4940, 2019.

KELLNER, A. W. A. Os répteis voadores do Cretáceo brasileiro. **Anuário do Instituto de Geociências**, Rio de Janeiro, v. 12, p. 86-106, 1990.

KELLNER, A. W. A.; CAMPOS, D. A. First Early Cretaceous theropod dinosaur from Brazil with comments on Spinosauridae. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen**, Stuttgart, v. 199, n. 2, p. 151-166, 1996.

KELLNER, A. W. A. Panorama e perspectiva do estudo de répteis fósseis no Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 70, n. 3, p. 647-676, 1998.

KELLNER, A. W. A.; CAMPOS, D. A. Vertebrate paleontology in Brazil a review. **Episodes Journal of International Geoscience**, v. 22, n. 3, p. 238-251, 1999.

KELLNER, A. W. A. Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group. **Geological Society, London, Special Publications**, London, v. 217, n. 1, p. 105-137, 2003.

KELLNER, A. W. A. New information on the Tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea) and discussion of the relationships of this clade. **Ameghiniana**, v. 41, n. 4, p. 521-534, 2004.

KELLNER, A. W. A. The ankle structure of two pterodactyloid pterosaurs from the Santana Formation (Lower Cretaceous), Brazil. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 2004, n. 285, p. 25-35, 2004.

KELLNER, A. W. A. **Pterossauros**: os senhores do céu do Brasil: relato inédito da aventura de importantes descobertas da Paleontologia. Rio de Janeiro: Vieira & Lent, 2006.

KELLNER, A. W. A. *et al.* The largest flying reptile from Gondwana: a new specimen of Tropeognathus cf. T. mesembrinus Wellnhofer, 1987 (Pterodactyloidea, Anhangueridae) and other large pterosaurs from the Romualdo Formation, Lower Cretaceous, Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 85, p. 113-135, 2013.

KELLNER, A. W. A.; TOMIDA, Y. Description of a new species of Anhangueridae (Pterodactyloidea) with comments on the pterosaur fauna from the Santana Formation (Aptian-Albian), northeastern Brazil. **National Science Museum Monographs**, v. 17, n.1, p. 1-137, 2000.

KELLNER, Alexander WA *et al.* Pterodactyloid pterosaur bones from Cretaceous deposits of the Antarctic Peninsula. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 91, p. 02-16, 2019.

LEAL, M. E. *et al.* Cervical vertebrae of an enigmatic pterosaur from the Crato Formation (Lower Cretaceous, Araripe Basin, NE Brazil). **Geological Society, London, Special Publications**, v. 455, n. 1, p. 195-208, 2018.

LIMA, M. R. Considerações sobre a subdivisão estratigráfica da Formação Santana, Cretáceo do Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 43, n. 01. p. 411-415, 1978.

LIMA, F. J.; SARAIVA, A. A. F.; SAYÃO, J. M. Revisão da paleoflora das formações Missão Velha, Crato e Romualdo, Bacia do Araripe Nordeste do Brasil. **Estudos Geológicos**, v. 22, p. 99-115, 2012.

LU, J. *et al.* New material of dsungaripterid pterosaurs (Pterosauria: Pterodactyloidea) from western Mongolia and its palaeoecological implications. **Geological Magazine**, v. 146, n. 5, p. 690-700, 2009.

MABESOONE, J. M.; TINOCO, I. D. M. Palaeoecology of the Aptian Santana formation (northeastern Brazil). **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 14, n. 2, p. 97-118, 1973.

MAISEY, J. G. **Santana fossils: an illustrated atlas**. New Jersey, TFH Publications Incorporated, v. 242, 1991.

MARSH, O. C. The wings of pterodactyls. **American Journal of Science**, v. 3, n. 136, p. 251-256, 1882.

MARTILL, D. M.; BECHLY, G.; LOVERIDGE, R. F. **The Crato fossil beds of Brazil: window into an ancient world**. Cambridge University Press, p. 475-524, 2007.

MATOS, R. M. D. The northeast Brazilian rift system. **Tectonics**, v. 11, n. 4, p. 766-791, 1992.

MOLNAR, J. **How giant reptiles flew: visualizing quadrupedal launch in pterosaurs**. 2009, 70f. Tese (Doutorado) - Johns Hopkins University, Baltimore, 2009.

NEUMANN, V. H.; CABRERA, L. Una nueva propuesta estratigráfica para la tectonosecuencia post-rifte de la cuenca de Araripe, noreste de Brasil. *In*: SIMPÓSIO CRETÁCEO BRASILEIRO, 5, 1999, Serra Negra. **Anais [...]**. Serra Negra: UNESP, 1999, p. 279-285.

O' CONNOR, P. M. Postcranial pneumaticity: an evaluation of soft-tissue influences on the postcranial skeleton and the reconstruction of pulmonary anatomy in

archosaurs. **Journal of morphology**, v. 267, n. 10, p. 1199-1226, 2006.

PADIAN, K. A functional analysis of flying and walking in pterosaurs. **Paleobiology**, v. 9, n. 3, p. 218-239, 1983.

PADIAN, K. Closest relatives found for pterosaurs, the first flying vertebrates. **Nature**, v. 588, p. 400-401, 2020.

PINHEIRO, F. L. **Sobre um novo espécime de Tupandactylus Imperator (Archosauria, Pterosauria), proveniente da formação Crato (Eocretáceo) da Bacia do Araripe, Ceará, nordeste do Brasil.** 2011, 135 f. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Rio Grande Sul, Porto Alegre, 2011.

PINHEIRO, F. L. **Contribuição ao conhecimento dos Pterossauros do Grupo Santana (Cretáceo Inferior) da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil.** 2014, 203 f. Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2014.

PINHEIRO, F. L. *et al.* Chemical characterization of pterosaur melanin challenges color inferences in extinct animals. **Scientific reports**, v. 9, n. 1, p. 15947, 2019.

PONTE, F. C.; APPI, C. J. Proposta de revisão da coluna litoestratigráfica da Bacia do Araripe. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 36, 1990, Natal. **Anais [...]**. Natal: SBG, P. 211-226, 1990.

RAND, H. M.; MANSO, V. A. V. Levantamento gravimétrico e magnetométrico da Bacia do Araripe. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA. 33, 1984, Rio de Janeiro, **Anais [...]**. Rio de Janeiro: SBG, p. 2011-2016, 1984.

SAYÃO, J. M.; KELLNER, A. W. A. Description of a Pterosaur Rostrum from the Crato Member, Santana Formation (Aptian-Albian), Northeastern, Brazil. **Boletim do Museu Nacional**, Nova Série Geologia, v.54, p.1-8, 2000.

SAYÃO, J. M. Histovariability in bones of two pterodactyloid pterosaurs from the Santana Formation, Araripe Basin, Brazil: preliminary results. **Geological Society, London, Special Publications**, London, v. 217, n. 1, p. 335-342, 2003.

SAYÃO, J. M.; KELLNER, A. W. A. Novo esqueleto parcial de pterossauro (Pterodactyloidea, Tapejaridae) do Membro Crato (Aptiano), Formação Santana, Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. **Estudos Geológicos**, v. 16, n. 2, p. 16, 2006.

SAYÃO, J. M. **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, 2007.

SAYÃO, J. M.; VILA NOVA, B.; ROMANO, P. S. Considerações sobre os padrões de distribuição geográfica dos Pterodactyloidea (Archosauria, Pterosauria). In: GALLO, V.; SILVA *et al.* (Org.). **Paleontologia De Vertebrados: Relações Entre América Do Sul E África**, v.01, p. 281-300, 2012.

SANTOS, J. C. **Descrição de um novo espécime de pterossauro (Pterodactyloidea, Tapejaridae) da Formação Crato, Cretáceo Inferior da Bacia**

do Araripe (CE, Brasil). 2020, 71 f. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2020.

SILVA, A.L.; NEWMANN, V.H. **Estratigrafia física e deformação do sistema lacustre carbonático (aptiano-albiano) da bacia do araripe em afloramentos selecionados.** 2003, 118 f. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2003.

SWOFFORD, D. L. PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony. Sunderland, MA. **Sinauer Associates, Version**, v. 4, p. 10, 2003.

UNWIN, D. M. On the phylogeny and evolutionary history of pterosaurs. **Geological Society**, London, Special Publications, v. 217, n. 1, p. 139-190, 2003.

Valença, L. M. M. **Estudos dos sedimentos que capeiam a Chapada do Araripe.** 1987, 82 f. Tese (Doutorado) - Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 1987.

VALENÇA, L. M. M.; NEUMANN, V. H.; MABESOONE, J. M. An overview on Callovian-Cenomanian intracratonic basins of Northeast Brazil: Onshore stratigraphic record of the opening of the southern Atlantic. **Geologica Acta**, v. 1, n. 3, p. 261-276, 2003.

VIANA, M. S. S.; CAVALCANTI, V. M. M. Sobre a estratigrafia da Formação Santana, Bacia do Araripe. **Revista de Geologia**, v. 4, p. 51-60, 1991.

VIANA, M. S. S.; NEUMANN, V. H. L. Membro Crato da Formação Santana, Chapada do Araripe, CE. Riquíssimo registro de fauna e flora do Cretáceo. **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil. Brasília: DNPM/CPRM/SIGEP**, p. 113-120, 2002.

VILA NOVA, B. C.; SAYAO, J. M. On wing disparity and morphological variation of the Santana Group pterosaurs. **Historical Biology**, v. 24, n. 5, p. 567-574, 2012.

WANG, X. *et al.* New long-tailed pterosaurs (Wukongopteridae) from western Liaoning, China. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 82, p. 1045-1062, 2010.

WELLNHOFER, P. Neue Pterosaurier aus der Santana-Formation (Apt) der Chapada do Araripe, Brasilien. **Palaeontographica Abteilung A**, p. 105-182, 1985.

WELLNHOFER, P. **The illustrated encyclopedia of pterosaurs. Salamander Books Ltd**, Londres. 192 p., 1991a.

WELLNHOFER, P. Weitere Pterosaurierfunde aus der Santana-Formation (Apt) der Chapada do Araripe, Brasilien. **Palaeontographica. Abteilung A, Paläozoologie, Stratigraphie**, v. 215, p. 43-101, 1991b.

WELLNHOFER, P. Pterosauria. Handbuch der Paläoherpetologie, Teil 19. 82 pp. 1978.

WELLNHOFER, P. A short history of pterosaur research. **Zitteliana**, p. 7-19, 2008.

YANG, Z. *et al.* Pterosaur integumentary structures with complex feather-like branching. **Nature ecology & evolution**, v. 3, n. 1, p. 24-30, 2019.

ZITTEL, K. A. Über Flugsaurier aus dem lithographischen Schiefer Bayerns. **Palaeontographica (1846-1933)**, p. 47-80, 1882.

**APÊNDICE A – TABELA COM LISTA DE CARACTERES E CODIFICAÇÃO DO
ESPÉCIME MPSC R-932**

Holgado 2019 - MPZ- 2014/1	MPSCR- 932
CRÂNIO	CRÂNIO
001 - Narina externa (ou fenestra nasoantorbital), posição em relação à pré-maxila (Andres et al. 21: caractere 48; Modificado de Kellner56: caractere 5) 0 - parte principal dorsal à margem ventral da pré-maxila 1 - parte principal deslocada posteriormente à pré-maxila	?
002 - Narina externa, comprimida dorsoventralmente 0- Ausente 1- Presente	?
003 - Naris externo e fenestra antorbital, configuração (reformulado de Unwin57) 0 - separado 1 - confluyente, formando uma fenestra nasoantorbital	?
004 - Narina externa e fenestra antorbital (ou fenestra nasoantorbital), margem ventral comprimento relativo ao comprimento do crânio (reformulado de Kellner56: caractere 7) 0 - menor que 40% do comprimento do crânio 1 - mais de 40% do comprimento do crânio	?
005 - Fenestra antorbital (ou nasoantorbital), margem posterior, formato (modificado de Unwin57) 0 - direto 1 – côncavo	?
006 - Fenestra nasoantorbital (ou antorbital) estendendo-se dorsalmente à órbita 0 – Ausente 1 – Presente	?
007 - Órbita, forma (modificada de Kellner58 : caractere 10; combinado com Andrés & Ji59 : Caractere 9) 0 - subcircular 1 - quadrangular (base larga) 2 - piriforme (longado dorsoventralmente)	?
008 - Órbita, comparativamente pequena 0 – Ausente 1 – Presente	?

009- Margem ventral da órbita: 0 – fechado	?
010- Órbita, posição (Andres & Myers 60: personagem 45; modificado de Kellner & Langston61 ; Kellner56: Caractere 9; e Andrés & Ji59 : Caractere 10) 0 - meio do crânio, com a margem ventral da órbita abaixo do meio da fenestra antorbital (ou nasoantorbital) e a margem dorsal da órbita acima da margem dorsal da fenestra antorbital (ou nasoantorbital) 1 - alto no crânio, com a margem ventral da órbita no mesmo nível ou acima do meio da fenestra antorbital (ou nasoantorbital) 2 - baixo no crânio, com toda a órbita mais baixa que a margem dorsal da fenestra antorbital (ou nasoantorbital)	
011- Abertura suborbital (Kellner56: Caractere 10) 0 – Ausente 1 – Presente	
012- Fenestra temporal inferior, formato (Wang et al.19 : Caractere 15) 0 - comparativamente amplo, com extensa margem ventral subhorizontal (trapezoidal) 1 - piriforme, com porção dorsal mais larga que a ventral 2- piriforme, com porção ventral mais larga que dorsal 3 - reduzido (semelhante a uma fenda)	
013- Fenestra temporal inferior, posição relativa à órbita (Andres et al.21 : Caractere 57) 0 - posterior à órbita 1 - atingir uma margem posterior da órbita	
014- Coana, separação 0 - separados por vômer 1 – confluyente	
015- Fenestra pós-palatina, forma 0 - quadrangular/subtriangular 1 - oval 2 - em forma de ovo 3 - alongado em forma de ovo 4 - margens arredondadas em forma de pipa 5 - elíptico 6 - reduzido, em forma de fenda	
016- Fenestra subtemporal secundária 0 – Ausente 1 – Presente	

017- Fenestra interpterigóide, tamanho (Kellner 56: Caractere 26) 0 - menor que a fenestra subtemporal 1 - maior que a fenestra subtemporal 2 - extremamente reduzido 1 – aberto	
018 - Fenestra interpterigóide,forma 0 - comprimido lateralmente 1 - largo, mais longo que largo 2 - comprimido anteroposteriormente, mais largo que longo 3 – Redondo	?
019- Fenestra pterigoide 0 – Ausente 1 – Presente	?
020 – Maxilar superior e inferior, lacuna marcada durante a oclusão 0 – Ausente 1 – Presente	?
021 - Maxilar superior e inferior, forma 0 - comprimido lateralmente 1 – comparativamente amplo	?
022 – Crânio, parte principal da margem dorsal, curvatura excluindo a crista craniana (Modificado de Kellner 56: Caractere3) 0 - quase em linha reta 1 - côncavo 2 – convexo	?
023 – Comprimento do rostrum em relação ao comprimento do crânio (pm – sp) (Modificado de Kellner 56: Caractere 1) 0 - reduzido 1 - alongado (cerca ou menos da metade do comprimento do crânio) 2 - extremamente alongado (mais da metade do comprimento do crânio)	?
024 – Rostro, extremidade anterior (pré-maxila), formato 0 - arredondado 1 - pontiagudo 2 - ponta afiada 3 - superfície plana	?
025 – Extremidade rostral da pré-maxila/ maxila voltada para baixo 0 – Ausente 1 – Presente	?

026- Rostro, concavidade distinta na superfície oclusal 0 – Ausente 1 – Presente	?
027 – Rostro, porção anterior formando uma placa alta ossificada 0 – Ausente 1 – Presente	?
028 – Pré-maxila, expansão horizontal anterior (Modificado de Kellner 56: Caractere 12)	?

0 - Ausente 1 - Presente, com extremidade pré-maxilar alta 2 - Presente, com extremidade pré-maxilar achatada dorsoventralmente.	
029 – Expansão anterior da pré-maxila, forma no plano horizontal (Andres e Myers 60: Caractere 37; Modificado de Kellner 56: Caractere 12) 0 - elíptico 1 - expandido anteriormente 2 - quadrangular 3 – ausente	?
030 – Pré-maxila, extremidade anterior em forma de bastonete 0 – Ausente 1 – Presente	?
031 – Processo pré – maxila separando as narinas externas, espessura (Kellner 58: Caractere 2) 0 - Largo 1 – Estreito	?
032 – Pré – maxila, margem posterodorsal da fenestra nasoantorbital (incluindo nasal), largura (Modificado de Andres et al. 21: caractere 58; Reformulado de Lü et al. 62: caractere 8) 0 - Largo 1 – Fino	?
033 – Crista sargital pré – maxilar (Modificado de Kellner 18: caractere 12) 0 – Ausente 1 – Presente	?
034 - Crista sargital pré – maxilar, posição (Modificado de Kellner 18: caractere 12) 0- Confinado à porção anterior do crânio 1- Começando anterior à margem anterior da fenestra nasoantorbital, estendendo-se além da região occipital 2 - Começando na margem anterior da fenestra nasoantorbital, atingindo o teto do crânio acima da órbita, mas não se estendendo sobre a região occipital 3 - Iniciando próximo ou na porção anterior do crânio e estendendo-se sobre a região occipital 4 - Iniciando na metade posterior da fenestra nasoantorbital. 5 - Iniciando na porção média da fenestra nasoantorbital, estendendo-se acima da região occipital	?
035 - Crista sargital pré – maxilar, formato (Andres e Myers 60: Caractere 52) 0 - Estriado, baixo com margem dorsal quase reta 1 - Estriado, alto com margem dorsal quase reta	?

2 - Margem dorsal arredondada, em forma de lâmina 3 - Lisa, expandida anteriormente e formando uma extensão baixa em forma de bastonete posteriormente 4 - Liso, começando baixo anteriormente e muito expandido posteriormente 5 - Estriado, baixo com margem dorsal convexa	
036 - Crista sargital pré – maxilar, projeção pré- maxila dorsal alongada em forma de espiga (Reformulado de Martil e Vaish 63: Caractere 2) 0 – Ausente 1 – Presente	?
037 - Crista sargital pré – maxilar, expansão distinta na parte anterior (Pinheiro et al. ; Caractere 9) 0 – Ausente 1 – Presente	?
038 - Crista sargital pré – maxilar, estrias e sulcos paralelos e curvos para frente bem definidos na região anterior (Novo caractere) 0 – Ausente 1 – Presente	?
039 - Crista sargital pré – maxilar, margem anterior, forte reentrada na base (Novo caractere) 0 – Ausente 1 – Presente	?
040 – Pré- maxila, processo dorsal posterior curvado para cima 0 – Ausente 1 – Presente	?
041 – Maxila, expansão ventral posterior (Kellner 56: Caractere 13) 0 – Ausente 1 – Presente	?
042 – Contato maxila – nasal (Modificado de Unwin65: caractere 13) 0 – Ausente 1 – Presente	?
043 - Contato maxila – nasal, amplitude (Unwin 65: Caractere 13) 0 - Amplo 1 – Estreito	?
044 – Processo descendente nasal, posição (Modificado de Kellner 65: Caractere 14) 0 – Ausente 1 – Presente	?
045 - Processo descendente nasal, posição (Modificado de Kellner 65: Caractere 14) 0 - Colocado lateralmente 1 - Colocado medialmente	?

046 - Processo descendente nasal, comprimento (Modificado de Kellner 18: Caractere 15; Andres e Ji 59: Caractere 23) 0 - longo, quase atingindo a margem ventral do crânio 1 - curto 2 - tipo botão (extremamente reduzido)	?
047 - Processo descendente nasal, orientação (Modificado Kellner 18: Caractere 15) 0 - Inclinado anteriormente 1 – Subvertical	?
048 - Processo descendente nasal, forame lateral (Reformulado de Kellner 18: Caractere 16) 0 – Ausente 1 – Presente	?
049 – Fenestração lacrimal extensa 0 – Ausente 1 – Presente	?
050 – Processo lacrimal, orbital (Modificado de Andres e Myers 60: Caractere 66) 0 – Ausente 1 – Presente	?
051 - Jugal, base do processo lacrimal, largura (Modificado de Kellner 58: Caractere 18) 0 - Amplo 1 – Estreito	?
052 – Jugal, processo lacrimal, inclinação (Modificado de Kellner 58: Caractere 18) 0 - Inclinado anteriormente 1 - Subvertical 2 - Inclinado posteriormente	?
053 – Jugal, presença de crista pronunciada na face lateral 0 – Ausente 1 – Presente	?
054 – Processo jugal, processo pós-orbital, processo orbital (Andres et al. 21: Caractere 98) 0 – Ausente 1 – Presente	?
055 – Quadrado, inclinação em relação à margem ventral do crânio (Baseado em Unwin 57; Reformulado de Kellner 56: Caractere 18) 0 - Anteriormente 1 - Subvertical 2 - Inclinado cerca de 120° posteriormente	?

3 - Inclinado cerca de 150° posteriormente	
056 – Articulação crânio – mandíbula, posição em relação à órbita (Modificado de Kellner 56: Caractere 19) 0 - posterior à margem posterior da órbita 1 - abaixo do centro da órbita 2 - sob a margem anterior da órbita 3 - anterior à margem anterior da órbita	?
057 – Articulação da mandíbula helicoidal (Bennett 66: Caractere 30) 0 – Ausente 1 – Presente	?
058 – Frontal, porção anterior rugosa (Wang et al. 67) 0 – Ausente 1 – Presente	?
059 – Crista frontal ossificada (Bennett 66: Caractere 30) 0 – Ausente 1 – Presente	?
060 – Frontal, crista ossificada, posição (Wang et al. 19) 0 - Confinado à extremidade posterior do crânio 1 - Começando acima da órbita 2 - Começando na metade posterior da fenestra nasointorbital	?
061 – Frontal, crista ossificada, forma (Modificada de Kellner 56: Caractere 15) 0 - Baixo, sem corte 1 - Curto, em forma de espinho, defletido dorsalmente 2 - Em forma de espinho, direcionado posteriormente 3 - Estreito, largo, direcionado posteriormente 4 - Baixo, base larga, em forma de leque 5 - Base alta, larga, em forma de coroa 6 - Base alta, larga, em forma de casqueta 7 - Base alta, larga, direcionada posteriormente, pelo menos dobrando a altura do crânio acima da órbita.	?
062 – Crista ossificada parietal (Modificada de Kellner 56: Caractere 16) 0 – Ausente 1 – Presente	?
063 – Parietal, crista ossificada, forma (Modificada por Kellner 56: Caractere 16) 0 – Sem corte 1 - Constituindo a base da porção posterior da crista craniana 2 - Expandido, com margem arredondada	?
064 – Região posterior do crânio arredondada com esquamosal deslocado ventralmente 0 – Ausente	?

1 – Presente	
065 – Supraoccipital (Kellner 56: Caractere 20) 0 - Não se estende para trás 1 - Estende para trás	?
066 – Supraoccipital, forame (Reformulado de Kellner 56: Caractere 21) 0 – Ausente 1 – Presente	?
067 – Processo paroccipitais, extremidades distais expandidas (Reformulado de Unwin 57) 0 – Ausente 1 – Presente	?
068 – Forame perfurando a porção anterior do palato, número 0 – Ausente 1 – Presente	?
069 – Superfície oclusal palatina 0 - Suave 1 - Crista palatina discreta, afinando anteriormente 2 - Crista palatina forte, afinando anteriormente 3 - Crista palatina forte, confinada à porção posterior do palato	?
070 – Palato, leve expansão próximo a margem anterior do nasoantorbital (ou nariz + antorbital) fenestra 0 – Ausente 1 – Presente	?
071 – Palato, deflexão dorsal (Modificado de Andres e Ji 59; Rodrigues e Kellner 17) 0 - Ausente 1 - Presente, leve; com o primeiro par de alvéolos superiores não ultrapassando completamente o segundo par 2 - Presente, forte; com o primeiro par de alvéolos superiores acima do segundo par	?
072 – Maxila e narinas internas (Reformulado de Kellner 56: Caractere 25) 0 - Contato 1 - Não entre em contato	?
073 – Palatinos, forma (Baseado em Unwin 65: Caractere 15) 0 - Amplo 1 - Barras finas	?
074 – Corpo basisfenóide, comprimento (Modificado de Kellner 59: Caractere 23) 0 - Mais curto que largo 1 - Mais longo que largo	?

MANDÍBULA (Maxilar inferior)	
075 – Extremidade rostral mandibular, dentários opostos (Reformulado de Unwin 56; Kellner 56: Caractere 27) 0 - Não fundido 1 – Fundido	?
076 - Extremidade rostral mandibular, extensão da superfície de contato dos dentes opostos (Kellner 56: Caractere 27; Pêgas et al. 68: caractere 52) 0 - Curto, limitado à ponta 1 - Curto, estendido posteriormente menos de 30% do comprimento da mandíbula 2 - Longo, até 55% do comprimento da mandíbula 3 - Longo, estendido por mais de 55% do comprimento mandibular	?
077 - Extremidade rostral mandibular, forma 0 - Arredondado 1 - Pontiagudo 2 - Ponta afiada	?
078 – Dentário, margem dorsal, eminência posterior distinta próxima a separação dos ramos mandibulares 0 – Ausente 1 – Presente	?
079- Dentário, ponta projetada anteriormente 0 – Ausente 1 – Presente	?
080 – Crista sargital ossificada dentária (Modificado de Kellner 18: Caractere 33) 0 – Ausente 1 – Presente	?
081 - Crista sargital ossificada dentária, posição (Modificado de Kellner 18: Caractere 33) 0 - Confinado ao terço anterior do maxilar inferior 1 - Estendendo-se próximo à porção média da mandíbula	?
082 - Crista sargital ossificada dentária, forma (Modificado de Kellner 56: Caractere 30) 0 - Raso 1 - Em forma de lâmina 2 - profundo, largo em vista lateral 3 - crista alongada	?
083 – Dentária, fossa posteroventral: Fossa dentária 0 – Ausente	?

1 – Presente	
DENTIÇÃO	
084 – Dentes, posição e presença 0 - presente, distribuído uniformemente ao longo dos maxilares 1 - ausente na porção anterior dos maxilares 2 - confinado à parte anterior dos maxilares 3 - maxilares sem dentes	?
085 – Dentes maxilares, maiores posicionados posteriormente (Reformulado de Unwin 57) 0 – Ausente 1 – Presente	?
086 – Dentes, variação e forma 0 - Isodonte 1 - Heterodonte 2 – Ausente	?
087 – Dentes, anteriores, acentuada variação de tamanho 0 – Ausente 1 – Presente	?
088 – Dentes, maxilar superior, variação no tamanho dos dentes anteriores com o 4º maior que o 5º e o 6º (Modificado de Kellner 56: Caractere 33) 0 – Ausente 1 – Presente	?
089 – Dentes, base larga e oval (Reformulado de Unwin 57) 0 – Ausente 1 – Presente	?
090 – Dentes serrilhados 0 – Presente 1 – Ausente	?
091 – Dentes em forma de pino (em forma de cone) (Kellner 56: Caractere 35) 0 - Ausente 1 - Presente, 15 ou menos em cada lado das mandíbulas 2 - Presentes, mais de 15 de cada lado das mandíbulas	?
092 – Dentes pequenos em forma de agulha 0 – Ausente 1 – Presente	?
093- Dentes compridos lateralmente e triangulares 0 – Ausente 1 – Presente	?
094 – Dentes carenas afiadas	?

0 – Ausente 1 – Presente	
095- Dentes alongados (Modificados de Kellner 18: Caractere 40) 0 – Ausente 1 – Presente	?
096 – Dentes de superfície canelada (Modificado de Andres e Myers 60: Caractere 110) 0 – Ausente 1 – Presente	?
097 - XXXXXXXXXXXX	XXXX
098 – Alvéolos, plataforma lateral 0 – Ausente 1 – Presente	?
ESQUELETO AXIAL	
099 – Atlas e áxis 0 - Não fundido 1 – Fundido	0
100 – Vértebras cervicais, pós-exapófise 0 – Ausente 1 – Presente	0
101 - Vértebras cervicais médias, centro, forame lateral 0 – Ausente 1 – Presente	0
102 - Vértebras cervicais médias, comprimento 0 - Curto, sub-igual em comprimento 1 - Mais longo do que largo, com comprimento inferior a 3 vezes a largura 2 - Alongado, com comprimento superior a 3 vezes a largura 3 - Extremamente alongado	?
103- Vértebras cervicais médias, costelas 0 – Presente 1 – Ausente	0
104- Vértebras cervicais médias, espinhas neurais, altura (Andres e Ji 59: Caractere 67) 0 - Alto 1 - Baixo 2 - Extremamente reduzido	?
105- Vértebras cervicais médias, espinhas neurais, formato (Modificado de Kellner 56: Caractere 43; Andres e Ji 59: Caractere 66) 0 - Em forma de lâmina 1 - Em forma de espinho	?

2 – Cume	
106 – Vértébras dorsais, fundidas em um notário	0
0 – Ausente 1 – Presente	
107- Vértébras caudais, quantidade	?
0 - mais de 15 1 - 15 ou menos	
108 – Vértébras caudais, zigapófises formando processos ossificados semelhantes a bastonetes	0
0 – Ausente 1 – Presente	
109 – Centro das vértebras caudais proximais, formato do centro (Reformulado de Bennett 66: Caractere 31)	?
0 - Solteiro 1 – Duplex	
CINTURA ESCAPULAR	
110 – Escápula, comprimento em relação ao comprimento do coracóide	?
0 - subigual ou maior que o coracóide 1 - escápula menor que o coracóide ($1 > sca/cor > 0,80$) 2 - substancialmente menor que o coracóide ($sca/cor < 0,80$)	
111 – Escápula, extremidade proximal (Reformulado de Kellner 18: Caractere 50)	?
0 - Alongado 1 - Sub-oval	
112 – Escápula, forma (Reformulado de Kellner 18: Caractere 51)	?
0 - Alongado 1 - Robusto, com haste construída	
113 – Coracóide, extremidade proximal, forma	?
0 - Achatado 1 – Oval	
114 – Coracóide, articulação esternal (Modificado de Kellner 18: Caractere 52)	?
0 - nenhuma superfície de articulação desenvolvida 1 - articulação reta ou levemente côncava 2 - articulação fortemente côncava	
115 - Coracóide, articulação esternal, expansão posterior	?
0 – Ausente 1 – Presente	
116 – Coracóide, margem ventral, flange profundo	?
0 – Ausente	

1 – Presente	
117 – Coracóide, tubérculo largo na margem ventroposterior (Kellner 58: Caractere 57)	?
0 – Ausente 1 – Presente	
118 – Cristopine, forma (Reformulado de Bennett 66: Caractere 34)	?
0 - Ausente 1 - Raso e alongado 2 - Profundo e curto	
MEMBRO ANTERIOR	
119 – Úmero, comprimento proporcional em relação ao metacarpo IV (hu/ mclV) (Kellner 56: Caractere 46)	?
0 - hu/mclV > 2.50 1 - 1.50 < hu/mclV < 2.50 2 - 0.40 < hu/mclV < 1.50 3 - hu/mclV < 0.40	
120 - Úmero, comprimento proporcional em relação ao fêmur (hu/fe) (Modificado de Kellner 56: Caractere 47)	?
0 - hu/fe ≤ 0.80 1 - 1.4 > hu/fe > 0.80 2 - hu/fe > 1.40	
121 – Úmero mais ulna, comprimentos proporcionais em relação ao fêmur mais tíbia (hu + ul/ Fe+ Ti) (Kellner 56: Caractere 48)	?
0 - úmero mais ulna cerca de 0,80% ou menos do comprimento do fêmur mais tíbia (hu+ul/fe+ti < 0,80) 1 - úmero mais ulna maior que 0,80% do fêmur mais comprimento da tíbia (hu+ul/fe+ti > 0,80)	
122 – Úmero, extremidade proximal, forame na superfície dorsal perto da margem medial (Reformulado de Unwin 65: Caractere 34)	?
0 – Ausente 1 – Presente	
123 – Úmero, extremidade proximal, forame na superfície ventral próximo a margem proximal (Modificado de Kellner 56: Caractere 49)	?
0 – Ausente 1 – Presente	
124 – Úmero, crista deltopeitoral, formato (Modificado de Kellner 18: Caractere 58)	?
0 - reduzido, posicionado próximo ao eixo do úmero 1 - ampliada, posicionada proximalmente, com margem proximal quase Reta	

2 - ampliado, em forma de machado, posicionado proximalmente 3 - alargado, em forma de hachura, posicionado mais abaixo do eixo do úmero 4 - ampliado, deformado 5 - longo, posicionado proximalmente, curvando-se ventralmente 6 - contorno quadrado ampliado	
125 – Úmero, crista medial (= ulnar) (Modificado de Kellner 56: Caractere 51) 0 - reduzido 1 - direcionado posteriormente 2 - presente, maciço, com crista proximal desenvolvida	?
126 – Úmero, articulação distal, forma (Andres e Myers 60: Caractere 159) 0 - oval ou em forma de D 1 – subtriangular	?
127 – Úmero, entre os côndilos distais, forame pneumático (Longrich et al. 69: Caractere 227) 0 – Ausente 1 – Presente	?
128 – Ulna, comprimento proporcional em relação ao metacarpo IV (ul/ mcIV) (Kellner 18: Caractere 61; Modificado de Kellner 56: Caractere 53) 0 - ulna 3,6 vezes maior 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 entre dois tempos e o mesmo comprimento do metacarpo IV ($2 > ul/mcIV > 1$) 3 - ulna aproximadamente do mesmo comprimento ou menor que o metacarpo IV ($ul/mcIV < 1$)	?
129 – Ulna e rádio, diâmetro no meio do eixo (Kellner 12: Caractere 62; Modificado de Bennett 66: Caractere 33) 0 - Subigual 1 - Diâmetro do rádio cerca de metade do da ulna 2 - Diâmetro do rádio menor que a metade da ulna	?
130 – Sicarpós distais, forma (Vista distal) (Modificado de Kellner 56: Caractere 55) 0 - Irregular 1 - Da unidade retangular 2 - Forma unidade triangular	?
131 – Pteróide 0 - Ausente 1 - Menor que a metade do comprimento da ulna 2 - Maior que a metade do comprimento da ulna	?
132 – Pteróide, articulação proximal, expandida em ângulo reto com a diáfise	?

0 – Ausente 1 – Presente	
133 – Metacarpo I – III, relação com o carpo 0 - Articular com o carpo 1 - Metacarpo I articula-se com carpo, metacarpos II e III reduzidos 2 - Não articular com o carpo	?
134 – Dígito manual IV primeira falange, comprimento proporcional em relação ao IV metacarpo (Modificado de Kellner 56: Caractere 58) 0 - Ambos pequenos e reduzidos 1 - Ambos aumentados com ph1d4 mais de quatro vezes o comprimento de mclV ($ph1d4/mclV > 4.0$) 2 - Ambos aumentados com ph1d4 entre quatro e duas vezes o comprimento de mclV ($4.0 > ph1d4/mclV > 2.0$) 3 - Ambos aumentados com ph1d4 aproximadamente ou menos de duas vezes o comprimento de mclV ($2.0 > ph1d4/mclV > 1.0$) 4 - Ambos aumentados com ph1d4 aproximadamente igual ou menor que o comprimento de mclV ($ph1d4/mclV < 1.0$)	?
135 - Dígito manual IV primeira falange, comprimento proporcional em relação tibiotarso ((Modificado de Kellner 56: Caractere 59) 0 - ph1d4 reduzido 1 - ph1d4 alongado e com menos de duas vezes o comprimento de ti ($ph1d4/ti < 2,00$) 2 - ph1d4 alongado aproximadamente ou mais que duas vezes o comprimento de ti ($ph1d4/ti > 2,00$)	?
136 - Dígito manual IV segunda falange, comprimento proporcional em relação a primeira falange (Modificado de Kellner 56: Caractere 60) 0 - Ambos curtos ou ausentes 1 - Alongada com a segunda falange aproximadamente do mesmo tamanho ou maior que a primeira ($ph2d4/ph1d4$ maior que 1,00) 2 - Alongada com segunda falange até 30% mais curta que a primeira ($ph2d4/ph1d4$ entre 0,70 - 1,00) 3 - Alongada com a segunda falange mais de 30% mais curta que a primeira ($ph2d4/ph1d4$ menor que 0,70)	?
137 - Dígito manual IV terceira falange, comprimento proporcional em relação a primeira falange (Kellner 56: Caractere 61) 0 - Ambos curtos ou ausentes 1 - ph3d4 aproximadamente do mesmo comprimento ou maior que ph1d4 2 - ph3d4 mais curto que ph1d4	?
138 - Dígito manual IV terceira falange, comprimento proporcional em relação a segunda falange (Kellner 56: Caractere 62) 0 - Ambos curtos ou ausentes 1 - ph3d4 aproximadamente do mesmo tamanho ou maior que ph2d4	?

2 - ph3d4 mais curto que ph2d4	
139 - Dígito manual IV quarta falange, comprimento proporcional em relação a primeira falange do dígito manual IV 0 - Ambos curtos ou ausentes 1 - Ambas alongadas, com a quarta falange mais longa que a primeira ($ph4/d4/ph1d4 > 1,00$) 2 - Ambas alongadas com a quarta falange do mesmo comprimento ou menor, mas maior que 35% do comprimento da primeira ($1,00 > ph4d4/ph1d4 > 0,35$) 3 - ambas alongadas com a quarta falange menor que 35% do comprimento da primeira ($ph4d4/ph1d4 < 0,35$)	?
MEMBRO TRASEIRO	
140 – Fêmur, comprimento em relação ao comprimento do IV metacarpo (fe + mclV) (Modificado de Kellner 56: Caractere 63; Andres e Ji 58: Caractere 110) 0 - Fêmur cerca de duas vezes ou mais longo que o metacarpo IV ($fe/mclV > 2,00$) 1 - Fêmur mais longo, mas menos que o dobro do comprimento do metacarpo IV ($1,00 < fe/mclV < 2,00$) 2 - Fêmur aproximadamente do mesmo comprimento ou mais curto que o metacarpo IV ($fe/mclV < 1,00$)	?
141 – III Metatarso, comprimento proporcional em relação ao comprimento da tíbia (Kellner 56: Caractere 64) 0 - Mais de 30% do comprimento da tíbia 1 - Menos de 30% do comprimento da tíbia	?
142 – V dígito pedal, número de falanges (Kellner 56: Caractere 65) 0 - Com quatro falanges 1 - Com 2 falanges 2 - Com 1 ou nenhuma falange (extremamente reduzida)	?
143 – Pés, segunda falange do V dígito, forma (Modificado de Kellner 56: Caractere 66) 0- Reduzido ou ausente 1 - Alongado, reto 2 - Alongado, curvo 3 - Alongado, muito curvo (forma de bumerangue)	0
ESTRUTURA DO OVO	
144 – Ovo, camada externa da casca de ovo 0 – Casca dura 1 – Coriáceo, sem camada de carbonato de cálcio 2 – Flexível, com fina camada de carbonato de cálcio	?

