



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO

DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

BACHARELADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

DEIVSON CHAVES DA SILVA

Descrição morfológica e análise morfométrica de um exemplar de pterossauro (Archosauria, Pterosauria) do Grupo Santana, Bacia do Araripe.

RECIFE, 2022

UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO

DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

BACHARELADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Descrição morfológica e análise morfométrica de um exemplar de pterossauro (Archosauria, Pterosauria) do Grupo Santana, Bacia do Araripe.

Aluno: Deivson Chaves da Silva

Orientador: Prof. Dr. Gustavo Ribeiro de Oliveira

Monografia apresentada ao
Departamento de Biologia da
Universidade Federal Rural de
Pernambuco, como parte dos requisitos
para obtenção do título de Bacharel em
Ciências Biológicas.

RECIFE, 2022

FICHA CATALOGRÁFICA

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal Rural de Pernambuco
Sistema Integrado de Bibliotecas
Gerada automaticamente, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

S586d SILVA, Deivson Chaves da
Descrição morfológica e análise morfométrica de um exemplar de pterossauro (Archosauria,
Pterosauria) do Grupo Santana, Bacia do Araripe. / Deivson Chaves da SILVA. - 2022.
54 f. : il.

Orientador: Gustavo Ribeiro de Oliveira.
Inclui referências e anexo(s).

Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação) - Universidade Federal Rural de Pernambuco,
Bacharelado em Ciências Biológicas, Recife, 2022.

1. Anhangueridae. 2. fóssil. 3. morfometria geométrica bidimensional. 4. paleontologia. I. Oliveira,
Gustavo Ribeiro de, orient. II. Título

CDD 574

DEIVSON CHAVES DA SILVA

**Descrição morfológica e análise morfométrica de um exemplar de
pterossauro (Archosauria, Pterosauria) do Grupo Santana, Bacia do
Araripe.**

Monografia apresentada ao Departamento de Biologia da Universidade Federal Rural de Pernambuco, como parte dos requisitos para obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas, avaliada no dia 27 / 05 / 2022 pela banca examinadora:

Orientador:

Prof. Dr. Gustavo Ribeiro de Oliveira (1º Titular)
Universidade Federal Rural de Pernambuco

Examinadores:

Dr. Renan Alfredo Machado Bantim (2º Titular)
Universidade Regional do Cariri

Dr. Thiago Fiorillo Mariani (3º Titular)
Universidade Federal de Viçosa

Suplente:

Dra. Mariana Valeria de Araujo Sena
Universidade Regional do Cariri

RECIFE, 2022

Dedico este trabalho a todos os pesquisadores do Brasil, em reconhecimento às grandes adversidades em se fazer pesquisa no país.

Agradecimentos

Agradeço primeiramente a Deus, por ter tornado possível e por me fazer suportar toda essa difícil jornada. Também agradeço a minha mãe, Sueli, pelo respeito e apoio em minhas decisões, pelos ensinamentos e conselhos e, principalmente, paciência em todos esses anos, sei o quanto foi difícil para nós e você sempre soube que esse era um grande sonho meu. Agradeço à minha família pelos bons momentos e suporte durante os anos de curso.

Agradeço aos Laboratório de Paleontologia e Sistemática (LAPASI) e Laboratório de Ambientes Recifais (LAR) e a todos os seus integrantes por terem me recebido e se tornado minha casa ao longo da minha graduação. Foi muito bacana compartilhar momentos descontraídos e de muito aprendizado da qual tenho certeza que seria muito menos enriquecedor sem a participação de qualquer uma dessas pessoas. Desde o primeiro momento, foi uma enorme honra compor parte dessas equipes.

Agradeço ao professor Gustavo Oliveira, meu orientador e a quem expresso grande admiração, por todos os aprendizados, dentro e fora da vida acadêmica, que foram passados para mim e para todos que estavam ao seu redor, também por ter me acolhido, me guiado e aconselhado durante a realização de um sonho. Muito obrigado pela orientação, apoio e incentivo, pelo aprendizado adquirido durante o tempo de laboratório e pela confiança que sempre depositou em mim.

Aos meus colegas de sala Carlos, Danilo, Letícia, Duda, Yanara, Ueliton. Obrigado por compartilharem comigo momentos de descontração e apoio durante a graduação. Deixo ainda um obrigado a todos os amigos que fiz ao longo da graduação, fazendo uma menção especial a Edpo Silva, uma pessoa muito querida e de enorme brilho que jamais esquecerei, descanse em paz, amigo.

Agradeço a todo o corpo docente da UFRPE por compartilhar seus conhecimentos comigo e um agradecimento em especial aos professores que certamente levarei comigo na lembrança por toda minha vida: profs. Gustavo Oliveira, Marcos Souto, Valeria Teixeira, Martín Montes, Fernanda Amaral, Paula

Braga, Clélia Rocha, Emmanuel Pontual, Elisangela Santana, Caroline Biondi, Ana Carla El-Deir, Suzene Izidio, Thiago Gonçalves e Pabyton Cadena. Além de outros dos quais não tive a oportunidade conhecer em sala de aula, apenas fora dela, mas que me auxiliaram de alguma forma.

E agradeço à minha grande parceira, Alice, por tudo que nos aconteceu. Sempre falei que você merecia uma página inteira de agradecimentos, pelos incontáveis apoios que recebi de você, principalmente relacionados nosso desafio no curso. Sem você, não teria chegado até aqui. Muito obrigado por me entender e apoiar minhas decisões, por todo conhecimento compartilhado, pelas ajudas naquelas disciplinas que parecia não ter entendido nada, por ter me motivado tanto até o fim, além dos momentos que passamos juntos e todo o resto. Amo você!

Enfim, agradeço a todas as pessoas que fizeram e fazem parte dessa grande etapa da minha vida. Muito obrigado a todos!

“Nada na Biologia faz sentido exceto à luz da Evolução”

Theodosius Dobzhansky

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	11
2. OBJETIVOS	15
2.1 OBJETIVO GERAL	15
2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	15
3. DESENVOLVIMENTO.....	16
3.1 MATERIAL	16
3.2 PREPARAÇÃO	18
3.3 DESCRIÇÃO MORFOLÓGICA	20
3.3.1 Maxila e Pré-Maxila	21
3.3.2 Crista Sagital	22
3.3.3 Palato	22
3.3.4 Dentição	23
3.3.5 Fenestra nasoanterorbital	23
3.4 COMPARAÇÕES.....	24
3.4.1 <i>Tropeognathus mesembrinus</i> Wellnhofer, 1987	24
3.4.2 <i>Maaradactylus kellneri</i> Bantim et al. 2014	25
3.4.3 <i>Anhanguera blittersdorffi</i> Campos & Kellner, 1985	26
3.4.4 “<i>Anhanguera santanae</i>” (Wellnhofer, 1985)	27
3.4.5 “<i>Anhanguera robustus</i>” (Wellnhofer 1987)	28
3.4.6 <i>Anhanguera piscator</i> Kellner & Tomida 2000	28
3.4.7 <i>Anhanguera spielbergi</i> (Veldmeijer 2003)	29
3.4.8 “<i>Anhanguera arariensis</i>” (Wellnhofer 1985)	30
3.5 MORFOMETRIA GEOMÉTRICA.....	37
4. CONCLUSÕES	44
5. REFERÊNCIAS	45

RESUMO

Os pterossauros compreendem uma linhagem de arcossauros extintos com adaptações morfológicas para o voo que surgiu durante o final do Período Triássico e foi extinta no limite Cretáceo-Paleógeno. A primeira descrição de uma espécie de pterossauro na Bacia do Araripe foi realizada no início da década de 1970 e, atualmente, mais de 350 espécimes foram encontrados, com cerca de 30 espécies descritas. Sendo assim, a presença de um novo espécime, representado por um crânio parcial de pterossauro acentua a relevância deste estudo, pois é comum que espécies estejam baseadas por exemplares incompletos e únicos. Este estudo analisa, descreve e compara aspectos morfológicos e morfométricos de um exemplar (MPSC R 1126) de pterossauro, material emprestado pelo Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens, da Universidade Regional do Cariri. O material foi descrito através da identificação das partes preservadas e em seguida esses dados foram utilizados para comparação com outros exemplares de pterossauros anhanguerídeos, além de comparação através da morfometria qualitativa. Além disso, utilizou-se o método de morfometria geométrica bidimensional para analisar a variação nos crânios de anhanguerídeos, onde foram utilizados 7 marcos anatômicos plotados em vista lateral dos materiais. Como resultado, o exemplar revelou um crânio composto pela região da pré-maxila e maxila; uma crista sagital pré-maxilar alongada; cerca de 15 alvéolos preservados do lado direito, onde estão preservados dois dentes na porção posterior do crânio, além do palato, que conta com uma pequena quilha sagital. Pela análise dos componentes principais (PCA), os três primeiros componentes apontam aproximadamente 93,1% e de acordo com as análises dos componentes, tal como com as comparações morfológicas, o material revelou ter maiores afinidades morfológicas com os exemplares que foram atribuídos a espécie "*Anhanguera arariensis*", mais especificamente com o material pertencente ao Museu Nacional (MN 4735-V), sendo assim, associamos aqui este exemplar (MPSC R 1126) a *Anhanguera* sp.

Palavras-chave: Anhangueridae; fóssil; morfometria geométrica bidimensional; paleontologia.

ABSTRACT

The pterosaurs are a lineage of extinct archosaurs with morphological adaptations for flight. They originated in the late Triassic and became extinct at the Cretaceous-Paleogene boundary. The first description of a pterosaur species in the Araripe Basin was in the early 1970s, and to date more than 350 specimens have been found, of which about 30 species have been described. The presence of a new specimen represented by a partial pterosaur skull highlights the relevance of this study, as it is common for species to be based on incomplete and unique specimens. This study analyses, describes, and compares morphological and morphometric aspects of a specimen (MPSC R 1126) of a pterosaur borrowed from the Plácido Cidade Nuvens Paleontological Museum of the Regional University of Cariri. The material was described by identifying the preserved parts and these data were then used for comparison with other specimens of anhanguerid pterosaurs, in addition to comparison by qualitative morphometry. In addition, the two-dimensional geometric morphometric method was used to analyse variation in anhanguerid skulls, with 7 anatomical landmarks recorded in a lateral view of the material. The result was a skull composed of premaxilla and maxilla; an elongate premaxillary sagittal crest; about 15 alveoli on the right side, where two teeth are preserved in the posterior part of the skull, and the palate, which has a small sagittal keel. In the principal component analysis (PCA), the first three components show about 93.1% and after the component analysis, as in the morphological comparisons, the material showed greater morphological affinities with the specimens assigned to the species "*Anhanguera arariensis*", more specifically with the material belonging to the National Museum (MN 4735-V), therefore we assign this specimen (MPSC R 1126) to *Anhanguera* sp.

Keywords: Anhangueridae; fóssil; two-dimensional geometric morphometrics; paleontology.

1. INTRODUÇÃO

Pterossauros são um grupo extinto de arcossauros que possuem adaptações para o voo, com registros datados da Era Mesozoica, entre o Triássico Superior e o final do Cretáceo, do qual há os principais depósitos e maior abundância de pterossauros registrados no mundo (BONAPARTE *et al.*, 2010). São os fósseis de arcossauros mais bem representados na Bacia do Araripe (KELLNER & CAMPOS, 2002; KELLNER, 2006), onde são encontrados, em sua maioria, preservados em três dimensões em concreções calcárias na Formação Romualdo, um dos depósitos mais relevantes do mundo no quesito qualidade de preservação e quantidade de fósseis (ASSINE *et al.*, 2014). São caracterizados pelo alongamento do quarto dígiito dos membros anteriores, que são responsáveis pela sustentação de uma membrana alar ossos extremamente delgados e pneumatizados, esterno largo, membro anterior com ossos alongados, incluindo metacarpais e presença do osso pteroide (MARSH, 1882; WELLNHOFER, 1991; 2008) (Fig. 1).

Na classificação dos pterossauros, o grado que possui as formas mais basais e que viveram durante o Triássico e o Jurássico é tradicionalmente chamado de “Rhamphorhynchoidea” ou não Pterodactyloidea (KELLNER, 2003), enquanto que o agrupamento monofilético é denominado Pterodactyloidea (KELLNER, 2003; SAYÃO *et al.*, 2012) que possui nove sinapomorfias (KELLNER, 2003; WANG *et al.*, 2009) e são divididos em dois grandes grupos: Archaeopterodactyloidea e Dsungaripteroidea – no qual está incluso o grupo Anhangueridae (KELLNER, 2003).

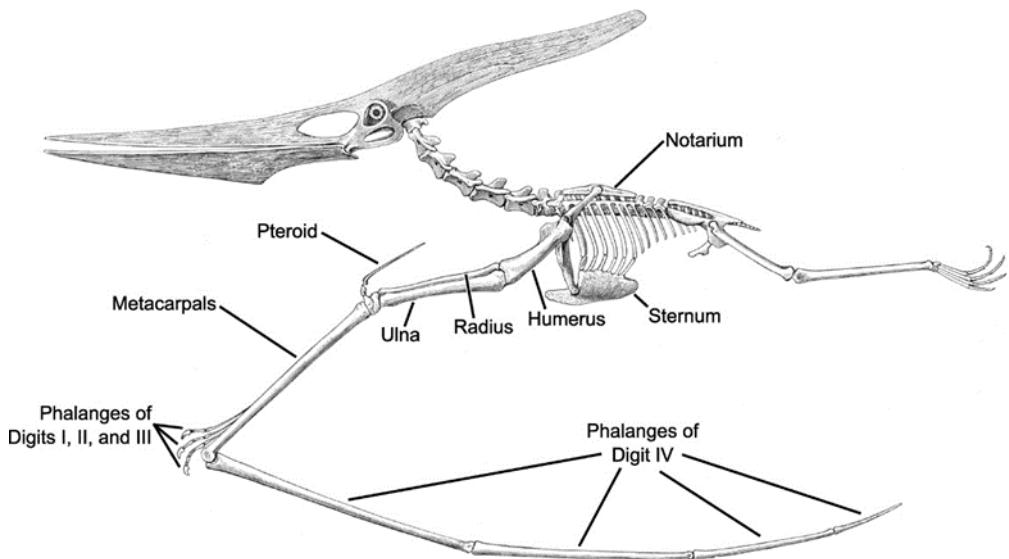


Figura 1: características gerais encontradas nos pterossauros. Imagem por MIDDLETON & ENGLISH (2015).

Até o momento, Anhangueridae é composto por oito gêneros, a saber: *Anhanguera* Campos & Kellner, 1985; *Tropeognathus* Wellnhofer, 1987; *Coloborhynchus* Owen, 1874; *Liaoningopterus* Wang & Zhou, 2003; *Siroccopteryx* Mader & Kellner, 1999; *Uktenadactylus* Rodrigues & Kellner, 2008; *Caulkicephalus* Steel et al., 2005 (RODRIGUES & KELLNER, 2013), e *Maaradactylus kellneri* Bantim et al., 2014, e apresenta as seguintes características sinapomórficas: presença de uma crista sagital pré-maxilar na porção anterior do crânio, a ponta da pré-maxila ligeiramente expandida e uma crista sagital dentária curta (KELLNER, 2003). Os anhanguerídeos representam os achados mais expressivos e os melhores exemplares identificáveis na Formação Romualdo e estão presentes também em diversas localidades do mundo como, por exemplo, Estados Unidos, Marrocos, China e Inglaterra (RODRIGUES & KELLNER, 2013).

A primeira descrição de uma espécie de pterossauro na Bacia do Araripe foi realizada no início da década de 1970 (PRICE, 1971) e, atualmente, mais de 350 espécimes foram encontrados, com cerca de 30 espécies descritas (PINHEIRO, 2014), o que faz notório a diversidade do grupo nesta bacia (ECK et al., 2011). Apesar do número de espécies, muitos táxons são intimamente relacionados, levando algumas espécies a serem consideradas atualmente como *nomina dubia*, ou em situação taxonômica incerta ou em sinonímia, o que

leva a contestações em relação à validade da taxonomia por diversos autores (SAYÃO *et al.*, 2012; PINHEIRO & RODRIGUES, 2017).

Baseado em elementos cranianos, somente para o gênero *Anhanguera*, foram descritas seis espécies (Fig. 2): *A. blittersdorffi* (MN 4805-V); “*A. arariensis*” (BSP 1982 I 89); “*A. santanae*” (BSP 1982 I 90); “*A. robustus*” BSP 1987 I 47 Wellnhofer, 1987; *A. piscator* (NSM-PV 19892) e *A. spielbergi* (RGM 401 880). Ainda em Anhangueridae, para o gênero *Tropeognathus*, foram descritas duas espécies baseadas também em características cranianas: *Tropeognathus mesembrinus* (BSP 1987 I 46) (Fig. 6) e “*Tropeognathus*” *robustus* Wellnhofer, 1987 (BSP 1987 I 47), tendo este sido posteriormente repositionado ao gênero *Anhanguera* (KELLNER & CAMPOS, 1988). Já para o gênero *Maaradactylus*, a espécie *Maaradactylus kellneri* Bantim *et al.*, 2014 foi descrita baseada num crânio quase completo (Fig. 2).

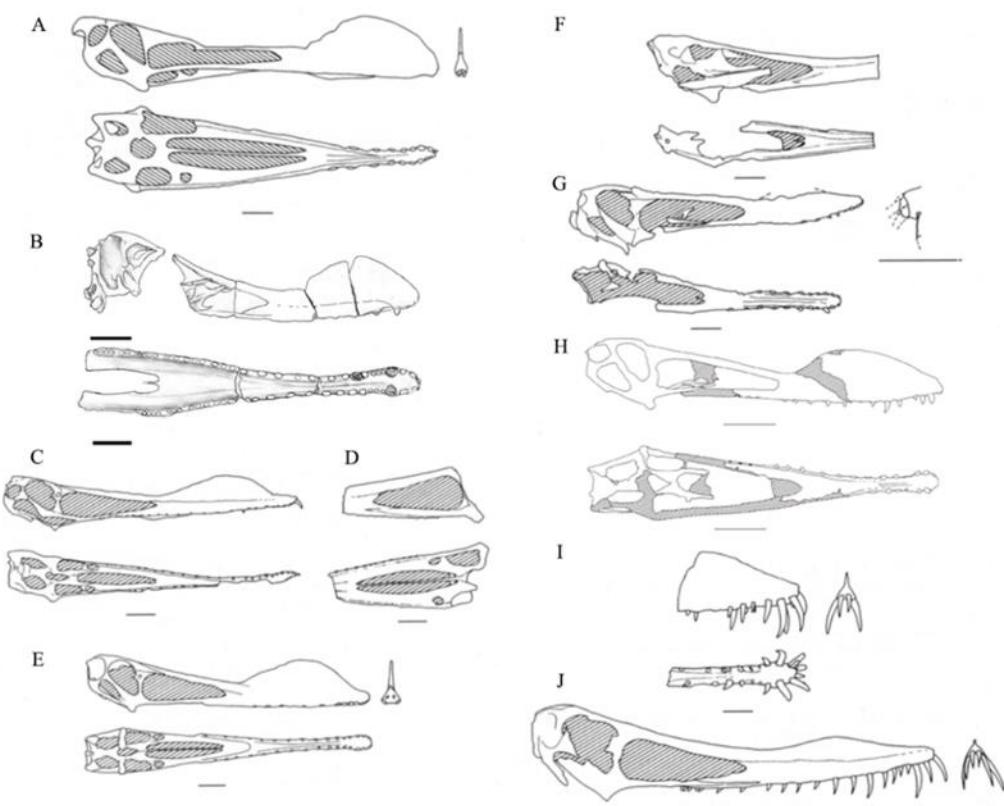


Figura 2: desenhos anatômicos dos crâneos de pterossauros Anhanguerídeos: (A) *T. mesembrinus* (BSP 1987 I 46); (B) *M. kellneri* (LPU-017); (C) *A. blittersdorffi* (MN 4805-V); (D) “*A. arariensis*” (BSP 1982 I 89); (E) “*A. arariensis*” (SAO 16494); (F) “*A. santanae*” (BSP 1982 I 90); (G): “*A. santanae*” (AMNH 22555); (H) *A. spielberg* (RGM 401 880); (I) “*A. robustus*” (SMNK

2302 PAL); (J) *A. piscator* (NSM-PV 19892). Escala: 50mm, exceto para (B) e (H), com escala de 100mm. Modificado de VELDMEIJER (2003, 2006) e BANTIM (2013).

1.1 GEOLOGIA REGIONAL

A Bacia do Araripe está localizada entre os estados de Pernambuco, Ceará e Piauí e possui a Chapada do Araripe como feição geomorfológica principal (ASSINE, 1992). No entanto, sua ocorrência não se limita à Chapada do Araripe, estendendo-se também pelo Vale do Cariri em um total de aproximadamente 9.000 km² (ASSINE, 2007). A bacia engloba dois dos mais importantes depósitos fossilíferos no Brasil: as formações Crato e Romualdo do Grupo Santana (SARAIVA *et al.*, 2013). Essas unidades litoestratigráficas são mundialmente famosas pela enorme concentração de fósseis e o excelente estado de preservação destes, recebendo a denominação de assembléia fossil-lagerstätten (OLIVEIRA, 2007; BARRETO *et al.*, 2013).

A Formação Romualdo (Albiano) (Fig. 3) é um marco estratigráfico importante e tem como característica os arenitos conglomeráticos, que são revestidos por uma sequência de folhelhos verdes e pretos (ASSINE, 2007). Dentro dos folhelhos pretos, há várias camadas ricas em concreções carbonáticas, que possuem continuidade lateral ao longo de toda a bacia (VILA NOVA *et al.*, 2011). Nesta formação, os depósitos indicam um grande corpo de água salgada (mas não um mar aberto) visto que, no topo, há um nível de moluscos marinhos e equinoides, atestando as condições ambientais marinhas (SALES, 2005; ASSINE, 2007).

O conteúdo fossilífero da Formação Romualdo, que está preservado em três dimensões e com recorrente preservação de tecidos não biomíneralizados (KELLNER, 1998), inclui uma variedade de plantas (LIMA *et al.*, 2012; SILVA *et al.*, 2013), invertebrados (SANTANA *et al.*, 2013), peixes (MAISEY, 1991), crocodilianos (PRICE, 1959), tartarugas (OLIVEIRA & KELLNER, 2007; OLIVEIRA *et al.*, 2011), dinossauros (BITTENCOURT & LANGER, 2011) e pterossauros (SAYÃO *et al.*, 2012). A enorme concentração de peixes e outros vertebrados neste depósito sugerem que a gênese dessas camadas está associada a eventos de mortalidade em massa, seguidos pela formação de

concreções diagenéticas precoces que preservaram muitos elementos da biota do Romualdo (FARA *et al.*, 2005).



Figura 3: Afloramento da Formação Romualdo, Bacia do Araripe na Mina Pedra Branca. Fonte: BANTIM (2013).

A presença de um novo material craniano de pterossauro acentua a relevância deste estudo, permitindo ampliar o conhecimento da paleobiologia, taxonomia e evolução dos pterossauros, uma vez que organismos fossilizados são raros na natureza, sendo comum que espécies estejam baseadas por exemplares incompletos e únicos ou com informações escassas que podem ser completadas e melhor entendidas a partir dos novos espécimes estudados. Além disso, auxiliará a consolidar a coleção científica paleontológica da UFRPE, tal como desenvolver a linha de pesquisa “Paleontologia” nesta universidade.

2. OBJETIVOS

2.1 OBJETIVO GERAL

Analizar, descrever e comparar o espécime MPSC R 1126, visando a identificação do material e ampliação do conhecimento do grupo.

2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Preparar mecânica e quimicamente o material;
- Descrever a morfologia do exemplar MPSC R 1126 para fins de comparação com outros pterossauros do Grupo Santana;

- Realizar análise de morfometria geométrica bidimensional no exemplar MPSC R 1126 e outras Unidades Taxonômicas Operacionais (UTOSs) de anhanguerídeos;
- Reconhecer as variações morfológicas e características compartilhadas entre os exemplares a partir da comparação dos dados morfológicos e da análise morfométrica;

3. DESENVOLVIMENTO

3.1 MATERIAL

O exemplar estudado (MPSC R 1126 – Fig. 4) é proveniente da Formação Romualdo (Bacia do Araripe) e consiste em um crânio parcial de um pterossauro Anhangueridae, depositado na coleção do Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens, da Universidade Regional do Cariri (URCA) e emprestado ao Laboratório de Paleontologia e Sistemática (LAPASI) da Universidade Federal Rural de Pernambuco para estudo.

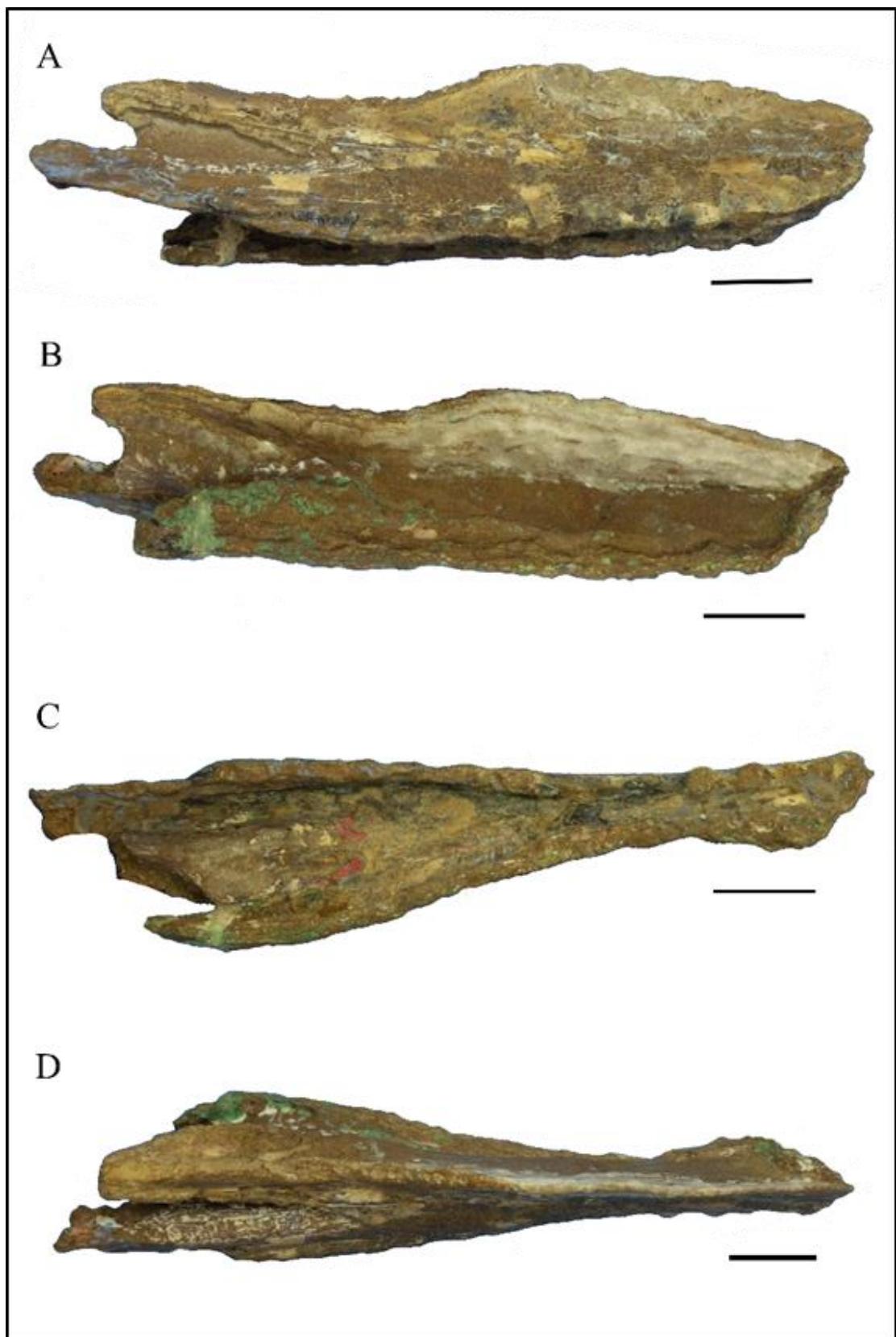


Figura 4: Crânio fragmentado de um pterossauro Anhangueridae MPSC R 1126 proveniente do Grupo Santana, Bacia do Araripe. Em A: espécime em vista lateral direita; B: espécime em vista lateral esquerda; C: espécime em vista inferior; D: espécime em vista superior. Escala: 50mm.

3.2 PREPARAÇÃO

Para o processo de preparação de um fóssil, é necessário primeiramente o conhecimento anatômico do organismo em estudo e o entendimento da maneira em que o ele foi preservado. Portanto, a primeira etapa deste trabalho consistiu em realizar um levantamento bibliográfico, com intuito de reunir informações pertinentes para o entendimento da paleofauna e geologia da Bacia do Araripe.

A preparação consiste na exposição do material fóssil a partir da remoção da rocha matriz que o envolve, permitindo a realização de estudos no exemplar e, por tanto, é uma etapa fundamental, sendo tão importantes quanto o estudo dos espécimes propriamente ditos (KELLNER, 1995). No Brasil, apesar de poucos, há dados disponíveis no estudo de SANTOS (1985), que aborda a preparação mecânica de forma introdutória; KELLNER (1995), que publica de uma forma detalhada a preparação química empregando o ácido fórmico dissolvido para exemplares de tetrápodes conservados em rochas calcárias do Formação Romualdo (Bacia do Araripe) e DUTRA (2002), que aborda técnicas de preparação e estudo de diversos grupos e categorias fósseis. Neste estudo, o material foi preparado utilizando a combinação de dois métodos: a preparação mecânica e química, empregando a metodologia proposta por SILVA & KELLNER (2006).

Devido à rigidez da matriz rochosa envolvendo o fóssil, primeiramente foi empregado o uso da preparação mecânica no exemplar, que consiste na retirada quase ou totalmente completa do sedimento da rocha matriz que envolve todo o fóssil. Para dar início ao processo de preparação, o exemplar foi acomodado em uma base estável para mitigar os riscos de danos ao material. A maioria dos fósseis são preparados de forma mecânica e, para empregar esta técnica, é necessário objetos e equipamentos que dão a possibilidade de desgaste ou fratura da rocha matriz, mas que ocorra pouco ou nenhum dano ao espécime fóssil (FELDMANN *et al.*, 1989). Neste estudo, utilizou-se uma micro-retífica para a preparação mecânica, até que a matriz rochosa fosse nivelada ao fóssil, seguindo a metodologia proposta por Santos (1985) (Fig. 5).



Figura 5: esquerda: espécime em preparação mecânica com caneta pneumática na região palatal; direita: espécime após preparação mecânica finalizada.

Após a nivelação da matriz rochosa, iniciou-se a preparação química utilizando ácido fórmico e ácido acético, seguindo a metodologia de KELLNER (1995) e SILVA & KELLNER (2006). Visando evitar fraturas no fóssil, devido a fragilidade do material, as regiões onde havia exposição de partes ósseas foram protegidas com uma resina metacrílica (Paralóide B72, com concentração entre 2 e 10%), dissolvida em acetona e, posteriormente, aplicou-se plastilina para reforçar a proteção, deixando exposta apenas a área da rocha a ser removida. Durante o processo de preparação, o material foi submerso em uma solução contendo ácido fórmico entre 2 e 5% e, para a preparação da região do palato, utilizou-se uma solução de ácido acético, com concentração de 5%; este processo foi realizado no decorrer de várias sessões. Em cada sessão, foi selecionado um intervalo de 1 (em ácido fórmico) e 2 horas (em ácido acético) para verificação do material, visando encontrar novas partes expostas e protegê-las utilizando a resina metacrílica e a plastilina. Ao final de cada sessão, o material era retirado da solução ácida, sendo submerso em um recipiente com água, durante o período de 24 horas, para neutralização e redução da ação do ácido, visando evitar a fragilização das estruturas.

A maioria dos fósseis de vertebrados encontrados na Formação Romualdo apresentam a morfologia original dos ossos ou do corpo e, muitas vezes, preservando, inclusive, tecidos moles, sofrendo pouca ou nenhuma alteração durante a fossilização (KELLNER *et al.*, 2002). O espécime aqui analisado representa esta exceção, pois está bastante fragilizado devido à presença de vários veios de calcita percolando o fóssil. Além disso, a matriz que o envolve é muito resistente, tornando a preparação química mais favorável para a exposição completa do espécime e reduzindo o risco de perda de informações por fragmentação.

Levando-se em consideração que o material é extremamente frágil, principalmente por se tratar de um pterossauro, pois possuem ossos pneumáticos, apresentando uma parede óssea fina (WELLNHOFER, 2008) algumas regiões do fóssil não foram completamente preparadas para que o sedimento sirva de sustentação ao fóssil. A exemplo de regiões que não foram totalmente preparadas, são: alguns alvéolos, a região que liga o palato e as aberturas das fenestras nasoanterorbital.

Depois de preparado, o material foi fotografado em vistas laterais, superior e inferior, utilizando uma câmera fotográfica e teve suas fotografias utilizadas para construção do desenho anatômico a partir do Software *Inkscape*. Em seguida, o material teve suas estruturas medidas com o auxílio de um paquímetro digital, para então ser submetido à descrição morfológica, consistindo na identificação das partes do esqueleto preservadas e comparações anatômicas com outros pterossauros, através da consulta de literatura especializada.

3.3 DESCRIÇÃO MORFOLÓGICA

O material possui cerca de 351mm comprimento total de uma extremidade a outra (Tab. 1) e está preservado tridimensionalmente, tipo de fossilização comumente encontrada nas concreções calcárias da Formação Romualdo (KELLNER *et al.*, 2002), entretanto, se encontram ausentes diversas regiões do crânio que não foram preservadas, como a região occipital, órbita, jugal, quadrado, quadrado-jugal, esquamosal, rostro e outros. Além disso, o material apresenta uma deformação de um dos lados do crânio, decorrente do processo

de fossilização, o que levou ao deslocamento de alguns elementos cranianos, impossibilitando a mensuração de suas dimensões.

Após a preparação do espécime, foi possível identificar um crânio alongado ântero-posteriormente e composto pela região da pré-maxila e maxila; uma crista sagital pré-maxilar alongada; cerca de 15 alvéolos preservados do lado direito, onde estão preservados dois dentes na porção posterior do crânio, além do palato, que conta com uma pequena quilha sagital (Fig. 6).

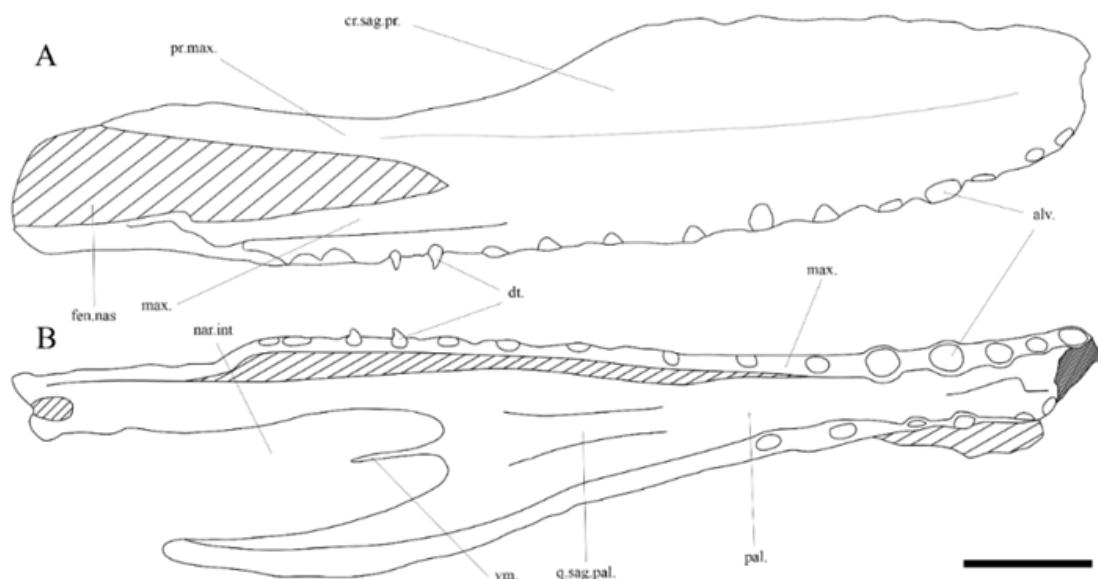


Figura 6: desenho anatômico de MPSC R 1126, demonstrando estruturas expostas utilizadas na descrição do material. Em A: vista lateral direita; B: vista inferior. Abreviações das estruturas craneais de MPSC R 1126: pr.max. – Pré-maxila; cr.sag.pr. – Crista sagital pré-maxilar; fen.nas. – Fenestra nasoanteriorbital; nar.int. – Narinas internas; vm. – Vômer; q.sag.pal. – Quilha sagital palatal; pal. – Palato; max. – Maxila; alv. – Alvéolo; dt. – Dente. Escala: 50mm.

3.3.1 Maxila e Pré-Maxila

Na borda inferior da maxila ao lado direito, iniciando pouco à frente da fenestra nasoanteriorbital e tendo sua extensão seguindo até depois do início dessa fenestra, há uma projeção lateral, separando a borda mais inferior da maxila (em contato com os alvéolos) e a superfície superior. Apresenta uma ligeira curvatura para cima a partir da margem inferior, começando aproximadamente na altura do 5º alvéolo preservado, o que é observado também em *Anhanguera spielbergi* Velmeijer, 2003, “*Anhanguera santanae*” Wellnhofer, 1985 e *Anhanguera piscator* Kellner & Tomida, 2000.

A margem anterior da pré-maxila (rostro) não está preservada, impossibilitando analisar o ângulo formado em associação com a crista sagital, o que o permitiria inferir sobre aproximações com determinados táxons, p. ex: *Maaradactylus kellneri* Bantim et al., 2014, *Coloborhyncus clavirostris* Owen, 1874 e *Uktenadactylus wadleighi* Rodrigues & Kellner, 2008.

3.3.2 Crista Sagital

A crista sagital pré-maxilar presente no exemplar é alongada, localizada na região anterior e se estende até o início da fenestra nasoanterorbital. O início da crista não está preservado, mas tem sua borda reduzida aos poucos em direção à ponta da pré-maxila e sua extensão segue até a altura do 12º par de alvéolo preservado. Além disso, possui aproximadamente 205mm de comprimento e, apesar de estar levemente fragmentada na borda superior, possui cerca de 80,3mm de altura no ponto mais alto (Tab. 1). Alguns estudos apontam, ainda, que a ausência de crista, tal como uma menor proporção dela, representaria dimorfismo sexual ou variação no estágio ontogenético e não características específicas (MARTILL et al., 2007; PINHEIRO & RODRIGUES, 2017).

3.3.3 Palato

Em vista inferior, está visível a placa maxilar, alvéolos dentais posicionados na pré-maxila – que é elevada em relação ao palato, o vómer e uma quilha sagital pequena, com cerca de 60mm (Tab. 1) e que se estende, aproximadamente, na altura do 8º ao 10º alvéolo preservado. Outras espécies de anhanguerídeos também apresentam esta estrutura, como *Maaradactylus kellneri* Bantim et al., 2014, que possui a quilha relativamente sutil entre o 5º e o 12º alvéolo; *Anhanguera blittersdorffi* Campos & Kellner, 1985, cuja quilha se estende posteriormente, até a borda anterior das narinas internas e anteriormente até a expansão da pré-maxila, desaparecendo entre o 4º e 5º alvéolos; “*Anhanguera arariensis*” Wellnhofer, 1985 também possui uma pequena quilha, que se inicia no 9º dente e termina no 12º; “*A. santanae*” com a quilha mais evidente na altura do 6º par de alvéolos e em *A. spielbergi* é mais sutil, se posicionando entre o 5º e 10º alvéolos. Em *Tropeognathus mesembrinus*

Wellnhofer 1987 e *Cearadactylus atrox* Leonardi & Borgomanero, 1985 a quilha do palato é bastante elevada, sendo a maior dentre os Anhangueridae.

3.3.4 Dentição

Na dentição, o exemplar MPSC R 1126 possui preservado dois dentes cônicos e afiados no lado direito da porção posterior da maxila, que corresponde ao 12º e 13º par de alvéolos e apresenta, também, cerca de 15 pares de alvéolos preservados (Tab. 2). Além disso, como a porção anterior da pré-maxila (rostro) e a porção posterior do crânio não se encontram preservadas no espécime, possivelmente sua dentição deveria ser maior, o que o aproxima de *A. spielbergi* e “*A. arariensis*” (espécime SAO 16494), que apresentam 18 pares de alvéolos cada ou de “*A. santanae*” e *A. piscator*, ambos com 20 pares de alvéolos. No entanto, difere da característica presente nas espécies *T. mesembrinus*, com 14 pares de alvéolos; *A. blittersdorffi*, que apresenta 26 pares no holótipo e 22 no espécime n. N40PZ-DBAV-UERJ e *M. kellneri*, com 35 pares de alvéolos.

Na parte anterior da pré-maxila, os alvéolos são relativamente maiores e encontram-se em melhor estado de conservação, mas à medida que se direcionam para a porção posterior, principalmente no lado esquerdo, estão deformados (Fig. 6). Não é possível a visualização original da maioria dos alvéolos, contudo, os anteriores tiveram o diâmetro e diastema mensurados, que variou de 6,3mm à 11,6mm de diâmetro entre o primeiro e sétimo alvéolo preservado (Tab. 2).

Os pterossauros possuíam uma dentição variável, sendo inclusive ausentes em alguns grupos, que acabaram por desenvolver um bico semelhante ao das aves, como é o caso de Tapejaridae e Azhdarchidae (Wellnhofer, 1991). No entanto, o exemplar MPSC R 1126 possui dentição similar a outros pterossauros do gênero *Anhanguera*, com os dentes distribuídos até a parte da fenestra nasoanterorbital.

3.3.5 Fenestra nasoanterorbital

A fenestra nasoanterorbital está parcialmente preservada neste exemplar e, assim como na maioria dos Pterodactyloidea, ocupa uma parte considerável do crânio. Porém, a ausência da porção mais posterior da fenestra no exemplar

impossibilita determinar o volume total. A área da abertura da fenestra que está preservada no espécime, possui cerca de 133mm de comprimento, além de 37mm de altura no ponto mais alto entre as bordas superior e inferior internas (Tab. 1).

Tabela 1: medidas de diversas estruturas mensuradas no exemplar MPSC R 1126. Valores aproximados (devido ao estado de conservação).

Medidas	
Comprimento total de uma extremidade a outra do crânio	351mm
Altura máxima acima da fenestra nasoanteriorbital	57,5mm
Ponto mais alto da crista pré-maxilar	80,3 mm
Largura da crista pré-maxilar	205mm
Altura máxima da fenestra nasoanteriorbital	37mm
Largura da fenestra nasoanteriorbital	133mm
Quantidade de alvéolos preservados	15 direito, 6 esquerdo
Tamanho da quilha palatal	60mm

Tabela 2: medidas do diâmetro dos alvéolos e tamanho dos diastemas mensurados do exemplar MPSC R 1126. Valores aproximados (devido ao estado de conservação), em milímetros.

Alvéolos		Diastema	
Número do Alvéolo	Diâmetro	Número do diastema	Tamanho
1º	10	1-2	5,1
2º	6,3	2-3	7,9
3º	8	3-4	7,9
4º	11,4	4-5	9,5
5º	11,6	5-6	11,7
6º	8,8	6-7	14,3
7º	8,8	7-8	15
12º	4,6	8-9	19,7
13º	4,3	9-10	15
		12-13	8

3.4 COMPARAÇÕES

3.4.1 *Tropeognathus mesembrinus* Wellnhofer, 1987

Holótipo: BSP 1987 I 46, um crânio completo, com mandíbula associada (Fig. 7).

Seguindo as propostas taxonômicas de WELLNHOFER (1987) e KELLNER & TOMIDA (2000) para *T. mesembrinus*, para que MPSC R 1126 seja diagnosticado como pertencente ao gênero *Tropeognathus*, é necessário apresentar, além da crista pré-maxilar e mandibular, uma disposição dos dentes bem desenvolvida e que vão diminuindo progressivamente de tamanho. Essa característica não é observada no material referido, visto que MPSC R 1126 possui uma variação no diâmetro alveolar.

Além de não possuir características para que seja incluso ao gênero, o MPSC R 1126 não possui a típica crista sagital alta e arredondada observada em *T. mesembrinus*. Em comparação, MPSC R 1126 tem a crista alongada, terminando, supostamente, até, no máximo o 14º par de alvéolo e com razão entre a altura e comprimento máximo da crista de 39, contrário à característica de crista terminando no 9º par de alvéolo e razão de 47 da crista para *T. mesembrinus*. Além disso, *T. mesembrinus* apresenta uma quilha medial bem desenvolvida, sendo a sua (MPSC R 1126) quilha palatal pequena e, tampouco, apresenta a dentição composta por 13 pares de dentes como em *T. mesembrinus*. Como sugerido KELLNER & TOMIDA (2000), as coanas de *T. mesembrinus* estão posicionadas mais rostralmente do que as margens anteriores das fenestradas nasoanterorbitais e essa morfologia também não está presente no exemplar aqui estudado.



Figura 7: holótipo de *Tropeognathus mesembrinus* (BSP 1987 I 46). Escala: 50mm. Fonte: BANTIM, 2013.

3.4.2 *Maaradactylus kellneri* Bantim, Saraiva, Oliveira & Sayão, 2014

Holótipo: MPSC R 2357, composto por um crânio quase completo (Fig. 8).

As principais características que diferem o exemplar estudado (MPSC R 1126) de *M. kellneri* são a posição da crista e padrão de dentição, sendo em *M. kellneri* a crista posicionada bem anteriormente ao início da fenestra nasoanteriororbital onde corresponde ao 22º par de alvéolos e tendo, também, 35 pares de alvéolos no total, diferenciando dos 15 pares preservados no material estudado. Além disso, a disposição alveolar organizada em trios no *M. kellneri* a partir do 18º par e uma quilha palatal moderada também não corroboram com algumas das características observáveis em MPSC R 1126.



Figura 8: holótipo de *Maaradactylus kellneri* (LPU-017). Escala: 100mm. Fonte: BANTIM, 2013.

3.4.3 *Anhanguera blittersdorffi* Campos & Kellner, 1985

Holótipo: MN 4805-V, composto por crânio praticamente completo, sem mandíbula associada (Fig. 9).

Baseado nas características cranianas propostas por KELLNER (2003) e PINHEIRO & RODRIGUES (2017) para o gênero *Anhanguera*, observou-se diversas semelhanças com MPSC R 1126, apesar de algumas características diagnósticas não estarem preservadas aqui, tal como processo nasal medial com um forame o perfurando e o rostro, que em *Anhanguera* é expandido.

Considerando a descrição e revisão taxonômica mais recente para *A. blittersdorffi*, percebe-se que não há a presença da curvatura no crânio, tal como ocorre no espécime MPSC R 1126, onde, a partir da margem inferior, localizada na altura do 5º par de dentes, possui uma leve curvatura para cima; uma razão entre comprimento e altura máxima da crista de 32 (contra os 39 de MPSC R 1126) e, além disso, destoa consideravelmente no número de pares de alvéolos

(26 no holótipo e 22 no material N40PZ-DBAV-UERJ), sendo em *A. blittersdorffi* a maior quantidade do que qualquer outra espécie do gênero.



Figura 9: holótipo de *Anhanguera blittersdorffi* (MN 4805-V). Escala: 100 mm. Fonte: PINHEIRO, 2014.

3.4.4 “*Anhanguera santanae*” (Wellnhofer, 1985)

Holótipo: BSP 1982 I 90, composto por crânio parcial, faltando a extremidade rostral e elementos de um membro anterior direito (Fig. 10).

“*A. santanae*” foi, na descrição original de WELLNHOFER (1985), referido a outro gênero (*Araripesaurus*). Após a descrição de um novo material (AMNH 22555) referido como “*A. santanae*”, WELLNHOFER (1991) modificou a diagnose original. Apesar de apresentar uma inclinação na região anterior da pré-maxila, tal como ocorre em MPSC R 1126, de acordo com KELLNER & TOMIDA (2000) a única característica diagnóstica para a espécie é a posição da crista pré-maxilar bem anterior à fenestra nasoanteriorial, o que não se observa no espécime MPSC R 1126. Portanto, a diferença clara na posição da crista leva a considerar que o espécime estudado não pertence à espécie “*A. santanae*”. Além disso, em estudos de revisão recentes, “*A. santanae*” é considerado um *nomen dubium*, pois carece de características diagnósticas inequívocas (PINHEIRO & RODRIGUES, 2017).



Figura 10: holótipo de “*Anhanguera santanae*” (BSP 1982 I 90) Escala: 100 mm. Fonte: PINHEIRO, 2014.

3.4.5 “*Anhanguera robustus*” (Wellnhofer, 1987)

Holótipo: BSP 1987 I 47, composto por uma mandíbula completa (Fig. 11).

Em sua descrição original, “*A. robustus*” foi descrito por WELLNHOFER (1987) como “*Tropeognathus robustus*”. Como o material é composto unicamente por uma mandíbula completa, torna impossível comparar com MPSC R 1126. No entanto, KELLNER & TOMIDA (2000) afirmam que, uma de suas características diagnósticas, a mandíbula expandida anteriormente e dentes rostrais mais desenvolvidos, estão amplamente distribuídos em Anhangueridae. Além disso, FREY et al. (2003) propõem que *A. piscator* represente um sinônimo júnior de “*A. robustus*” (que seguindo a proposta taxonômica destes autores, é denominado “*Coloborhynchus*” *robustus* sob afirmação de não ser possível distinguir “*A. robustus*” de *A. piscator*) e, ainda, PINHEIRO & RODRIGUES (2017), sugerem que “*A. robustus*” venha a ser considerado *nomen dubium* associando as características da espécie a um avançado estágio ontogenético.



Figura 11: holótipo de “*Anhanguera robustus*” BSP 1987 I 47. Escala: 100 mm. Fonte: Adaptado de PINHEIRO, 2014.

3.4.6 *Anhanguera piscator* Kellner & Tomida, 2000

Holótipo: NSM-PV 19892, composto por esqueleto parcial, apresentando um crânio completo, mandíbula, parte da coluna vertebral, costelas, esterno, elementos alares, cinturas escapular e pélvica (Fig. 12).

Comparando com MPSC R 1126, a crista sagital pré-maxilar de espécime aqui descrito é consideravelmente maior em relação ao tamanho do crânio, já que ocupa toda a região da pré-maxila que está preservada. Em *A. piscator*, de acordo com sua descrição, possui um crânio consideravelmente maior do que

MPSC R 1126 (620mm do crânio juvenil do *A. piscator* com razão para altura e comprimento máxima da crista de 31, contra 351mm do crânio parcial de MPSC R 1126 com razão da crista de 39), além da disposição da crista no crânio estar entre o 7º e 17º alvéolo, diferente dos supostos pares mais anteriores de MPSC R 1126. Além disso, os caracteres diagnósticos pós-craniais de *A. piscator* não podem ser comparados com outras espécies do gênero *Anhanguera* sem material pós-craniano, inclusive com o material aqui estudado.



Figura 12: holótipo de *Anhanguera piscator* (NSM-PV 19892). Escala: 50 mm. Fonte: BANTIM, 2013.

3.4.7 *Anhanguera spielbergi* (Veldmeijer, 2003)

Holótipo: RGM 401 880, composto por crânio incompleto, mandíbula, algumas vértebras, elemento de cintura escapular e pélvica, além de ossos de membros anteriores e posteriores (Fig. 13).

A. spielberg foi descrito por VELDMEIJER (2003), que considera o espécime como pertencente ao gênero *Coloborhynchus*, sendo posteriormente associado ao gênero *Anhanguera*. O holótipo de *A. spielbergi* compartilha diversas características com MPSC R 1126, como a presença de uma elevação no crânio – que o início em MPSC R 1126 não pode ser mensurado; e quantidade de pares de alvéolos, sendo 18 em *A. spielbergi* e, no mínimo, 15 no material aqui descrito. No entanto, no holótipo RGM 401 880, a quilha palatal inicia mais anteriormente, na altura do 5º ao 10º par de alvéolo, enquanto no material analisado, a quilha se inicia posteriormente no palato. Além disso, as narinas

internas no holótipo de *A. spielbergi* iniciam anteriores à abertura da fenestra, o que não é observado em MPSC R 1126.



Figura 13: holótipo de *Anhanguera spielbergi* (RGM 401 880) Escala: 100 mm. Fonte: Adaptado de PINHEIRO, 2014.

3.4.8 “*Anhanguera arariensis*” (Wellnhofer, 1985)

Holótipo: BSP 1982 I 89, tendo, como composição, um crânio e mandíbula parciais, dentes isolados, elementos alares (Fig. 14).

“*A. arariensis*” (Wellnhofer, 1985) foi descrito originalmente como “*Santanadactylus*” *arariensis*, tendo sido posteriormente alocado ao gênero *Anhanguera*. Seguindo as propostas de WELLNHOFER (1985), KELLNER & TOMIDA (2000) e VELDMEIJER (2003, 2006), observou-se diversas características compartilhadas entre “*A. arariensis*” e MPSC R 1126, apesar do holótipo de “*A. arariensis*” (BSP 1982 I 89) carecer da parte anterior do crânio, sendo composto apenas pela região intermediária. Entretanto, em outro espécime referido a este táxon (SAO 16494) por Veldmeijer (2003, 2006), que segue proposta taxonômica que considera “*A. arariensis*” como pertencente ao gênero *Coloborhynchus*, mostra que a crista pré-maxilar inicia anterior e se estende em direção ao início da fenestra nasoantorbital. No espécime descrito neste estudo, há uma pequena elevação a partir da margem inferior da região anterior da maxila e essa característica não está presente em “*A. arariensis*”.

Em material referido a “*A. arariensis*”, observou-se uma pequena quilha no palato, que se inicia na altura do 9º dente e termina no 12º, característica observada em MPSC R 1126 que também possui uma pequena quilha, apesar de estar localizada em posições relativamente diferentes, principalmente por não saber ao certo a quantidade de dentes totais de MPSC R 1126. Além disso, não

se sabe se esse caráter é afetado pela ontogenia no grupo. Em relação a dentição, sabe-se que no material analisado, seria maior do que 15 pares e isso também o aproxima de “*A. arariensis*”, com 18 pares no espécime SAO 16494. A proporção entre a altura e o comprimento da crista é maior (48) no espécime MN 4735-V, também referido a “*A. arariensis*” (KELLNER & TOMIDA, 2000), mas é a mesma (39) no SAO 16494, compartilhando essa característica com MPSC R 1126.



Figura 14: exemplares atribuídos a *Anhanguera arariensis*, (A) Parte do holótipo de *A. arariensis* BSP 1982 I 89. (B) material referido MN 4735-V. (C) material referido SAO 16494. Escala 50mm. Fonte: BANTIM, 2013.

Para inferir com mais precisão táxons inferiores a que MPSC R 1126 pertence, que carece de diversas características diagnósticas, realizou-se comparações mais específicas, tal como o diâmetro dos alvéolos, tamanho dos diastemas e tamanho e disposição da crista sagital pré-maxilar, que são elementos relativamente visíveis em MPSC R 1126. Primeiramente, comparou-se os dados disponíveis do diâmetro dos alvéolos superiores entre os espécimes do gênero *Anhanguera*. Esses dados, retirados da descrição de cada exemplar, mostraram um padrão na denticção da porção anterior do crânio, entre o 1º e 8º alvéolo, (Fig. 15) apesar da grande variação entre os valores nas espécies e até entre exemplares da mesma espécie.

Sendo assim, partir do 2º par de alvéolos, pode-se observar um aumento no diâmetro, que segue até o 3º par ou, em alguns casos, como “*A. arariensis*” (MN 4735-V e SAO 16494) e *A. blittersdorffi* (MN 4805-V), mais um sutil aumento até o 4º par. Em seguida, há uma diminuição no diâmetro alveolar, que se dá a partir do 4º par na maioria dos espécimes (ou no 5º, para os exemplares citados anteriormente em que o aumento ocorre até o 4º par e não o 3º), que segue até o 6º com um diâmetro menor, em comparação ao 7º par, que aumenta significativamente em vários exemplares e tende a seguir em crescimento ou mantém o diâmetro aproximado no 8º par (Fig. 15). Essa característica, inclusive, corrobora com proposta de KELLNER (2003) como uma das sinapomorfias do gênero *Anhanguera*, que diz que os 5º e 6º alvéolos dentários superiores são menores que os 4º e 7º.

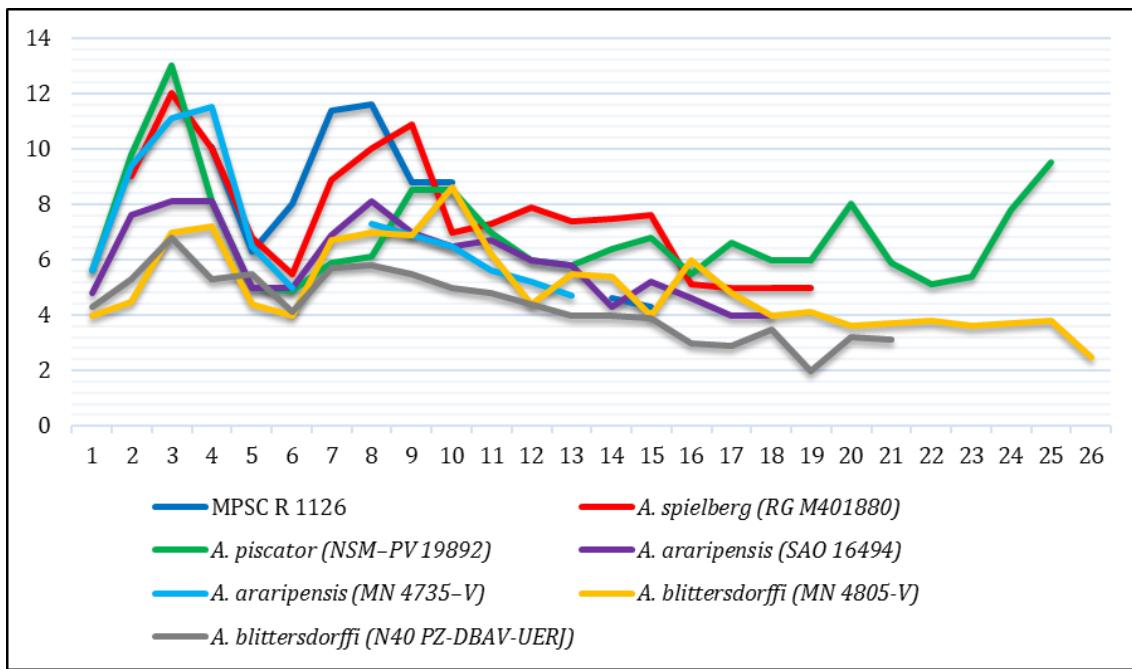


Figura 15: gráfico do diâmetro alveolar superior do gênero *Anhanguera*. Vertical: o diâmetro em mm (valores aproximados devido ao estado de conservação dos materiais); horizontal: o número do alvéolo (aproximado em MPSC R 1126, considerando o primeiro alvéolo preservado como o 4º alvéolo – ver anexo A para demais gráficos testando possíveis disposições alveolares deste material), iniciando anteriormente.

Após analisar a configuração no diâmetro alveolar, analisou-se o padrão do tamanho do diastema da porção superior dos mesmos materiais (Fig. 16). Esses dados demonstraram uma baixa variação no tamanho do diastema na porção anterior, aproximadamente entre os diastemas 1-2 e 6-7, mas à medida

em que vão em direção aos diastemas intermediários (a partir do diastema 7-8), há um grande aumento em relação aos anteriores, tanto entre indivíduos da mesma espécie, quanto entre os de espécies diferentes, voltando, em seguida, a um padrão de baixa variação nos diastemas posteriores, com algumas exceções (p. ex. *A. spielberg* (RG M401880) que difere consideravelmente dos demais no diastema 15-16), mas isso se dá provavelmente porque o material tem estruturas da mandíbula que foram reconstruídas, como é apontado em sua descrição (VELDMEIJER, 2003). É possível observar também uma grande similaridade no padrão de tamanhos de quase todos os diastemas entre *A. piscator* (NSM-PV 19892) e “*A. arariensis*” (SAO 16494), apesar de, em *A. piscator*, o número de diastemas ser maior (1-2 a 24-25 contra 1-2 a 16-17) (Fig. 16).

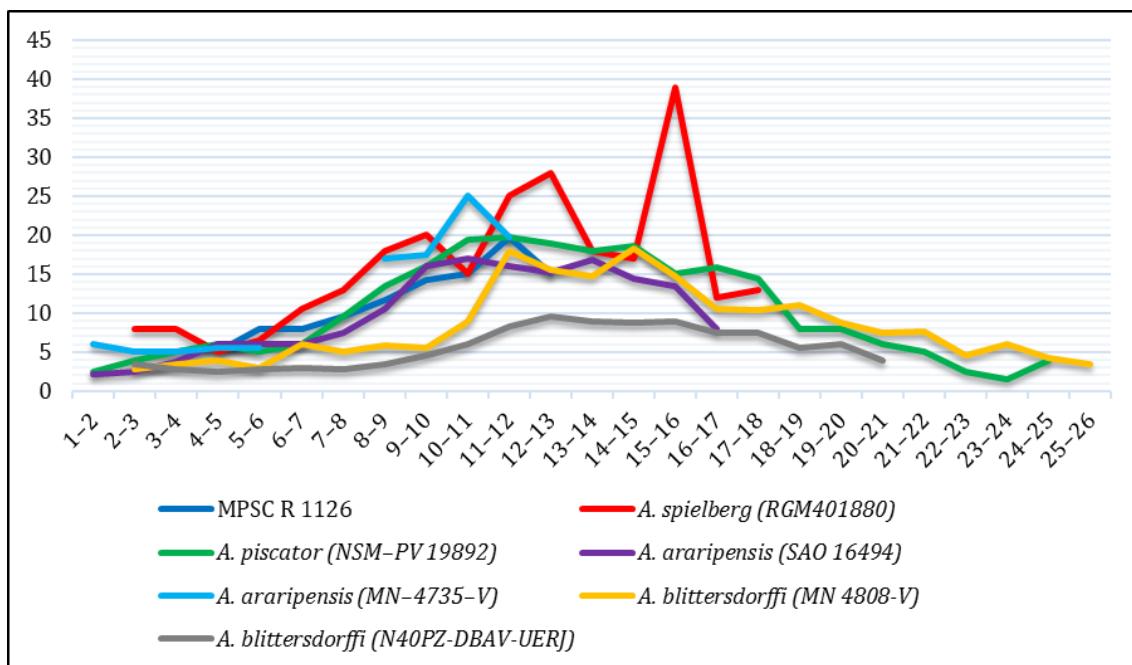


Figura 16: gráfico do tamanho do diastema superior do gênero *Anhanguera*. Vertical: o tamanho em mm (valores aproximados devido ao estado de conservação dos materiais); horizontal: o número do diastema (aproximado em MPSC R 1126, considerando o primeiro alvéolo preservado como o 4º alvéolo – ver anexo A para demais gráficos testando possíveis localizações dos diastemas deste material), iniciando anteriormente.

A partir desses resultados, foi possível inferir que o primeiro alvéolo superior preservado em MPSC R 1126 corresponde, muito provavelmente, ao 4º par de alvéolos, partindo da região mais anterior, considerando os padrões de aumento e diminuição dos diâmetros dos alvéolos anteriores, tal como a distância entre eles. Apesar de não ser possível visualizar a tendência de

aumento no diâmetro alveolar dos 2º e 3º pares, considerando o primeiro par de alvéolos preservado em MPSC R 1126 como o 4º, nota-se que há uma diminuição no diâmetro dos dois pares de alvéolos seguintes, em comparação com o 1º par preservado, e que aumenta significativamente a partir do 4º e 5º pares preservados em relação aos dois anteriores, o que corresponderia ao 7º e 8º pares, como ocorre semelhante em exemplares do gênero *Anhanguera*.

Em relação ao tamanho do diastema, considerando o exemplar MPSC R 1126 como tendo os diastemas iniciais preservados como correspondentes ao 4-5, observa-se uma configuração que se encaixa no padrão em *Anhanguera*, tendo uma similaridade com os demais exemplares comparados, onde há uma pequena variação até o diastema 6-7 e, em seguida, um aumento contínuo no tamanho até o diastema 11-12 e, nos finais (15-16 e 16-17), se assemelha especificamente a “*A. arariensis*” (SAO 16494).

Além dos dados mencionados, levantou-se também os dados a respeito da disposição da crista sagital pré-maxilar, seu comprimento e altura máxima (Tab. 3), já que, apesar de não ter sua função determinada, são estruturas muito utilizadas em análises filogenéticas (BANTIM, 2013). Assim, considerando o início da crista em MPSC R 1126 na altura do 4º alvéolo, a extensão da sua crista ocorre até aproximadamente o 14º. Esse resultado é muito diferente ao encontrado para os exemplares *M. kellneri* e *T. mesembrinus*, que tinham a extensão da crista entre os alvéolos 1-22 e 1-9 respectivamente, e a razão entre altura e comprimento (R) da crista de 47 em *T. mesembrinus* e em *M. kellneri*, se assemelha ao MPSC R 1126 com R=40 (Tab. 3). Quanto a proximidade entre os exemplares, existe alguma semelhança com todos os indivíduos do gênero *Anhanguera*, o que entra em acordo com os resultados obtidos quando analisados o diâmetro alveolar e tamanho do diastema. Destaca-se ainda uma maior similaridade com “*A. arariensis*” (AI=3, AT=14 e R=39) (Tab. 3).

Tabela 3: comparação da disposição e tamanho da crista sagital pré-maxilar em Anhangueridae. Disposição mensurada a partir do alvéolo inicial e terminal superior e tamanho calculado a partir da razão entre altura e o comprimento máximo da crista. Valores aproximados devido ao estado de conservação dos materiais.

	<i>A. spielberg</i> (RGM 404880)	<i>A. blittersdorffi</i> (MN 4805-V)	<i>A. piscator</i> (NSM-PV 19892)	“ <i>A. arariensis</i> “ SAO 16494)	<i>M. kellneri</i> (LPU-017)	<i>T. mesembrinus</i> (BSP 1987 I 46)
Alvéolo inicial (AI) (MPSC R 1126 = máximo 4)	3	5	7	3	1	1
Alvéolo terminal (AT) (MPSC R 1126 = máximo 14)	12	18	17	14	22	9
Razão altura/comprimento (R) (MPSC R 1126 = 39)	36	32	31	39	40	47

Considerando os resultados obtidos, pôde-se observar variações intraespecíficas nas espécies em que há mais de um exemplar descrito. Portanto, essas características são de baixo valor taxonômico, uma vez que podem variar de espécime para espécime, de acordo com a ontogenia e/ou dimorfismo sexual. Servem, porém, para tentar visualizar o padrão nestas características dentro de Anhangueridae e, mais especificamente, em *Anhanguera*, onde MPSC R 1126 demonstrou ter mais afinidades, permitindo mensurar, a partir da comparação, as características ausentes no material referido.

De modo geral, materiais de pterossauros variam de indivíduos completos até fragmentos isolados, que podem apresentar vários estados de articulação, e foram interpretados inicialmente como uma grande diversidade em sua fauna (BANTIM, 2013). Para o gênero *Anhanguera*, as características diagnósticas são tão discretas e, muitas vezes, ambíguas, que dificulta a atribuição de novos materiais a qualquer um dos táxons existentes com certeza, o que também indica uma provável inflação artificial da diversidade de espécies dentro do gênero (KELLNER & TOMIDA, 2000; UNWIN & MARTILL, 2007). Isso se dá, principalmente ao entendimento relativamente baixo da variação intraespecífica das espécies de *Anhanguera*, como quais características podem variar de acordo com as diferenças de sexo e ontogenia.

Entre os táxons mais específicos, o material apresentou mais semelhanças com as espécies *A. spielberg* e “*A. arariensis*”, apesar de diferir de ambos em alguns aspectos. Como já mencionado, a posição da quilha no palato mais anteriormente em *A. spielberg* é um exemplo que difere de MPSC R 1126, além das narinas internas anteriores à abertura da fenestra nasoanteriororbital e do diastema 15-16, que difere consideravelmente dos demais materiais, apesar de se assemelhar na elevação anterior do crânio, quantidade e tamanho de alguns alvéolos e nas dimensões da crista.

Em relação a “*A. arariensis*”, embora não tenha a elevação na porção anterior do crânio como descrito no material estudado, o exemplar SAO 16494 se assemelha a MPSC R 1126 em mais aspectos do que qualquer outro exemplar, tal como tamanho e posição da quilha do palato, quantidade de pares de alvéolos (18), compartilham os valores mais próximos para o tamanho dos diastemas 15-16 e 16-17, além da maior proximidade entre a disposição da crista e razão da altura e comprimento. Portanto, devido suas semelhanças com o exemplar SAO 16494, o material descrito neste estudo poderia vir a ser considerado como *Anhanguera cf. arariensis*.

Entretanto, depois da revisão de KELLNER & TOMIDA (2000) para “*A. arariensis*”, apenas dois caracteres permaneceram como diagnóstico para esta espécie: a margem superior aguda das pré-maxilas até a extremidade anterior da fenestra nasoanteriororbital e a presença de pequenas projeções laterais nos processos basioccipitais dos pterigóides. Mas na revisão taxonômica mais recente para a espécie, PINHEIRO & RODRIGUES (2017) sugerem que a margem superior aguda das pré-maxilas esteja provavelmente relacionada à presença e morfologia da crista pré-maxilar e que as projeções laterais dos pterigoides no interior das fenestradas subtemporais estão relacionadas ao crescimento ósseo entre diferentes elementos da musculatura adutora. Além disso, propuseram também que essas projeções laterais foram desgastadas em crânios não tão bem preservados e que, no holótipo de *T. mesembrinus* (SNSB-BSPG 1987 I 46) e *A. blittersdorffi* (MN 4805-V), há protuberâncias muito discretas no mesmo local. Assim, o holótipo de “*A. arariensis*” apresenta como diagnose características que podem ser duvidosas ou encontradas em exemplares de outras espécies. Por esse motivo, “*A. arariensis*” deve ser

considerado como um *nomen dubium*, associando o material SAO 16494 como *Anhanguera* sp.

3.5 MORFOMETRIA GEOMÉTRICA

As análises morfométricas são capazes de quantificar variação da forma de estruturas biológicas, sendo a morfometria geométrica uma ferramenta construída a partir do conjunto de novas técnicas no estudo da forma, da qual a principal ferramenta utilizada para a análise são os marcos anatômicos ou landmarks, que são pontos que demarcam estruturas anatômicas, permitindo amostragem e identificação das variações de forma de uma mesma estrutura entre diferentes exemplares (ROHLF & MARCUS, 1993). Pode também verificar e quantificar a variação entre formas – processo denominado de Distância de Procrustes (ROHLF, 1999).

Para a análise da morfometria dos exemplares, utilizou-se a morfometria geométrica bidimensional, seguindo o protocolo de FOTH *et al.*, (2012) para analisar a variação da forma em pterossauros anhanguerídeos. A escolha deste método se deu por ser superior às tradicionais técnicas morfométricas, já que preservam a geometria e, portanto, são capazes de separar a forma do tamanho e captar melhor as sutis fontes de variação (ROHLF, 2000). Neste método, os tipos de dados que contêm as maiores informações utilizadas são os marcos anatômicos ou *landmarks*, no qual a homologia é considerada para o mapeamento de pontos (ZELDITCH *et al.*, 2004).

Para proceder com a análise, primeiramente são realizados desenhos vetoriais em vista lateral dos exemplares de anhanguerídeos que fazem parte deste estudo, utilizando o software *Inkscape*. Esses desenhos foram salvos no formato de imagem digital (formato JPEG) e posteriormente transformados em arquivos no formato TPS, utilizando o software TPSUtil versão 1.79 (Fig. 17). Em seguida, obteve-se a geometria do crânio dos espécimes a partir dos *landmarks*, plotados nas imagens utilizando o programa TPSDig2 versão 2.31 (Fig. 17), onde utilizou-se marcos do tipo 2 (boa evidência para homologia geométrica, tais como pontos de curvatura máxima ou extremidades) e *semilandmarks* (pontos construídos entre dois marcos homólogos, que definem a forma do crânio ou de aberturas cranianas).

Para a análise da forma, aplicou-se o método de sobreposição de procrustes (ROHLF & SLICE, 1990) a partir do software MorphoJ versão 1.06 (Fig. 17), com intuito de remover os efeitos de orientação, escala e posição, minimizando as variações entre os espécimes. O conjunto de coordenadas geradas a partir da sobreposição de procrustes (GPA) foram convertidas em uma matriz de covariância e submetidas à análise de componentes principais (PCA), que apresentam a vantagem de resumir a informação contida nas variáveis originais em apenas alguns componentes principais (PC) nos quais maximizam a variância da amostra.

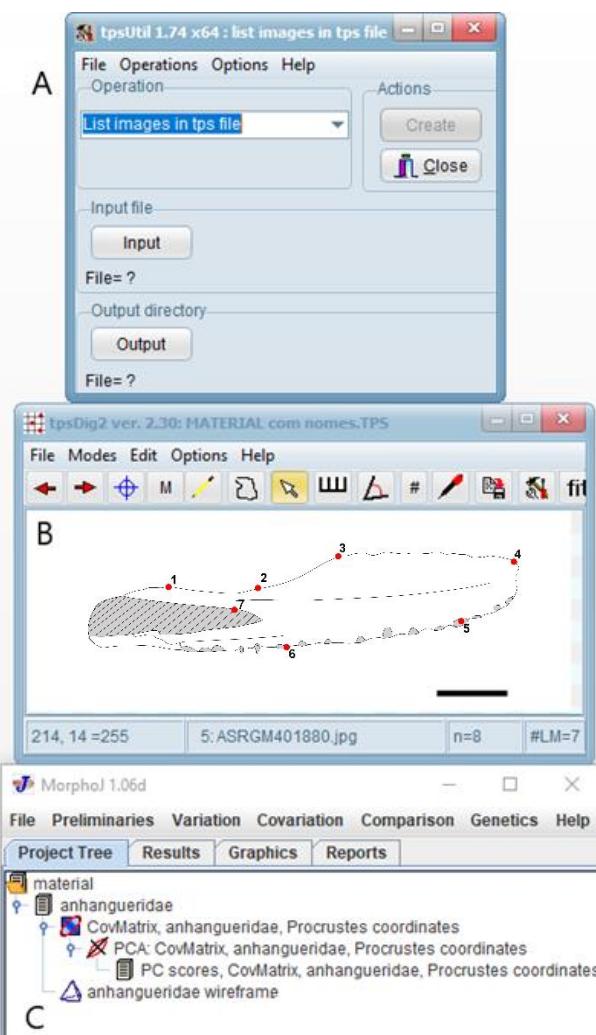


Figura 17: ferramentas utilizadas na análise morfométrica. Em A: TPSUtil; B: TPSDig2; C: MorphoJ.

A partir disso, foi possível a visualização dos ordenamentos dos grupos (aqui representado por cada uma das espécies), nos eixos de maior variação. Sendo assim, foi possível verificar e inferir sobre as diferenças na morfologia do

crânio de MPSC R 1126 e de cada um dos exemplares de anhanguerídeos analisados, além de ser possível inferir sobre as relações taxonômicas.

Os exemplares selecionados para análise foram: *Anhanguera arariensis* (MN 4735-V), *Anhanguera arariensis* (SAO 16494), *Anhanguera blittersdorffi* (MN 4805-V), *Anhanguera piscator* (NSM-PV 19892), *Anhanguera spielbergi* (RGM 401 880), *Maaradactylus kellneri* (MPSC R 2357) e *Tropeognathus mesembrinus* (BSP 1987 I 46).

Alguns exemplares, tais como o holótipo de "*Anhanguera santanae*" (SNSB-BSPG 1982 I 90) e o exemplar AMNH 22555 (referido como "*A. santanae*" por WELLNHOFER, 1991), além do holótipo de "*A. arariensis*" (SNSB-BSPG 1982 I 89), não foram incluídos porque a crista não está preservada nestes espécimes. Além disso, os materiais referidos a *Anhanguera robustus* (holótipo BSP 1987 I 47 e material referido SMNK 2302 PAL) também não foram incluídos na análise, uma vez que os materiais são descritos baseando-se somente na região mandibular, região que está totalmente ausente em MPSC R 1126, material aqui descrito.

Com isso, a forma do crânio de cada espécime foi resumida em um conjunto de pontos, e os táxons foram arranjados e ordenados em um morfoespaço, podendo ser comparados nos eixos de maior variação. Os pontos de referência foram escolhidos da seguinte forma: 1, borda superior da pré-maxila; 2, extensão posterior da crista pré-maxilar; 3, fim da superfície convexa da região posterior da crista pré-maxilar; 4, extensão anterior da crista pré-maxilar; 5, alvéolo dental com maior diâmetro; 6, início da projeção anterior do jugal e 7, contato entre pré-maxila e maxila, na margem superior da fenestra nasoanterorbital (Fig. 18).

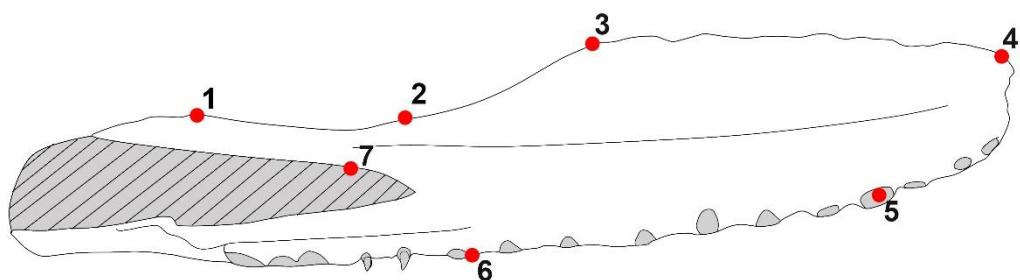


Figura 18: pontos anatômicos selecionados para análise da morfometria geométrica nos exemplares de Anhanguerídeos em vista lateral.

De acordo com os dados obtidos pela PCA, os três primeiros componentes principais explicam aproximadamente 93,1% da variação da forma, onde o PC1, PC2 e PC3 representaram 68,1%, 13,4% e 11,6%, respectivamente. Dessa forma, verificou-se a variação entre os eixos do PC1, PC2 e PC3, com os demais componentes descartados da análise, pois explicam muito pouco a variação da forma.

Alguns espécimes se agrupam, quando se relacionam em PC1 e PC2 simultaneamente, como ocorre em “*A. arariensis*” (MN 4735-V), *T. mesembrinus* e MPSC R 1126, o que sugere alta similaridade morfológica nos pontos analisados. O PC1 demonstra, principalmente, espécies que possuem a projeção do jugal iniciando mais anteriormente em relação à média de exemplares, além do contato entre pré-maxila e maxila, na margem superior da fenestra nasoanterorbital ocorrer mais posteriormente (Fig. 19), enquanto o PC2 indica, principalmente, a variação nas características: crista maior e mais alta e com o maior diâmetro do alvéolo dental ocorrendo mais posteriormente (Fig. 19). Como demonstra o gráfico da análise entre PC1 e PC2 (Fig. 20), os espécimes de *A. spielbergi*, “*A. arariensis*” (SAO 16495), MPSC R 1126 e *A. blittersdorffi* são diferenciadas pelo PC1, enquanto o PC2 explica a variação entre *A. piscator*, “*A. arariensis*” (SAO 16494), MPSC R 1126, “*A. arariensis*” (MN 4735-V), *T. mesembrinus* e *M. kellneri*.

Ao analisar PC1 e PC3, a configuração de diferenciação de espécimes se mantém como mencionado acima, no entanto, há um agrupamento formado por MPSC R 1126 e “*A. arariensis*” (MN 4725-V), onde *A. arariensis* (SAO 16494) também se aproxima, mas varia. E há também outro agrupamento formado por *M. kellneri* e *A. piscator* e *T. mesembrinus*. O PC3 indica indivíduos cujo a borda superior da pré-maxila está localizada mais anteriormente, a extensão posterior da crista pré-maxilar se inicia mais posteriormente e o fim da superfície convexa da região posterior da crista pré-maxilar acompanha, sendo mais posterior em relação à média dos exemplares, além da extensão anterior da crista pré-maxilar se posicionar mais anteriormente em relação à média (Fig. 19).

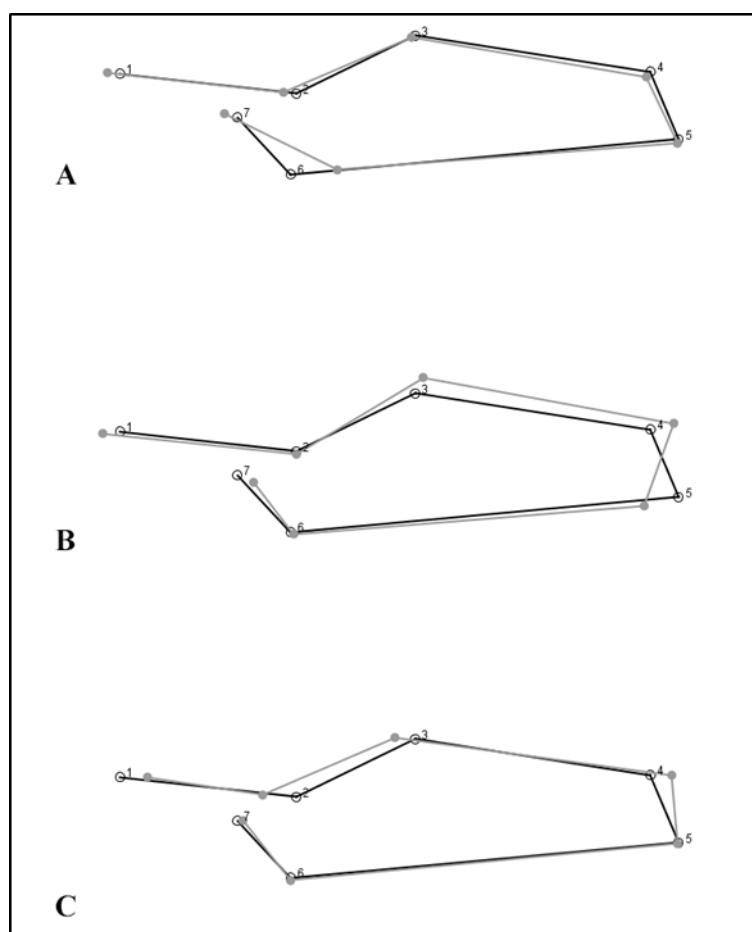


Figura 19: pontos de variação de cada componente principal no morfoespaço, materiais em vista lateral. (A): PC1; (B): PC2; (C): PC3.

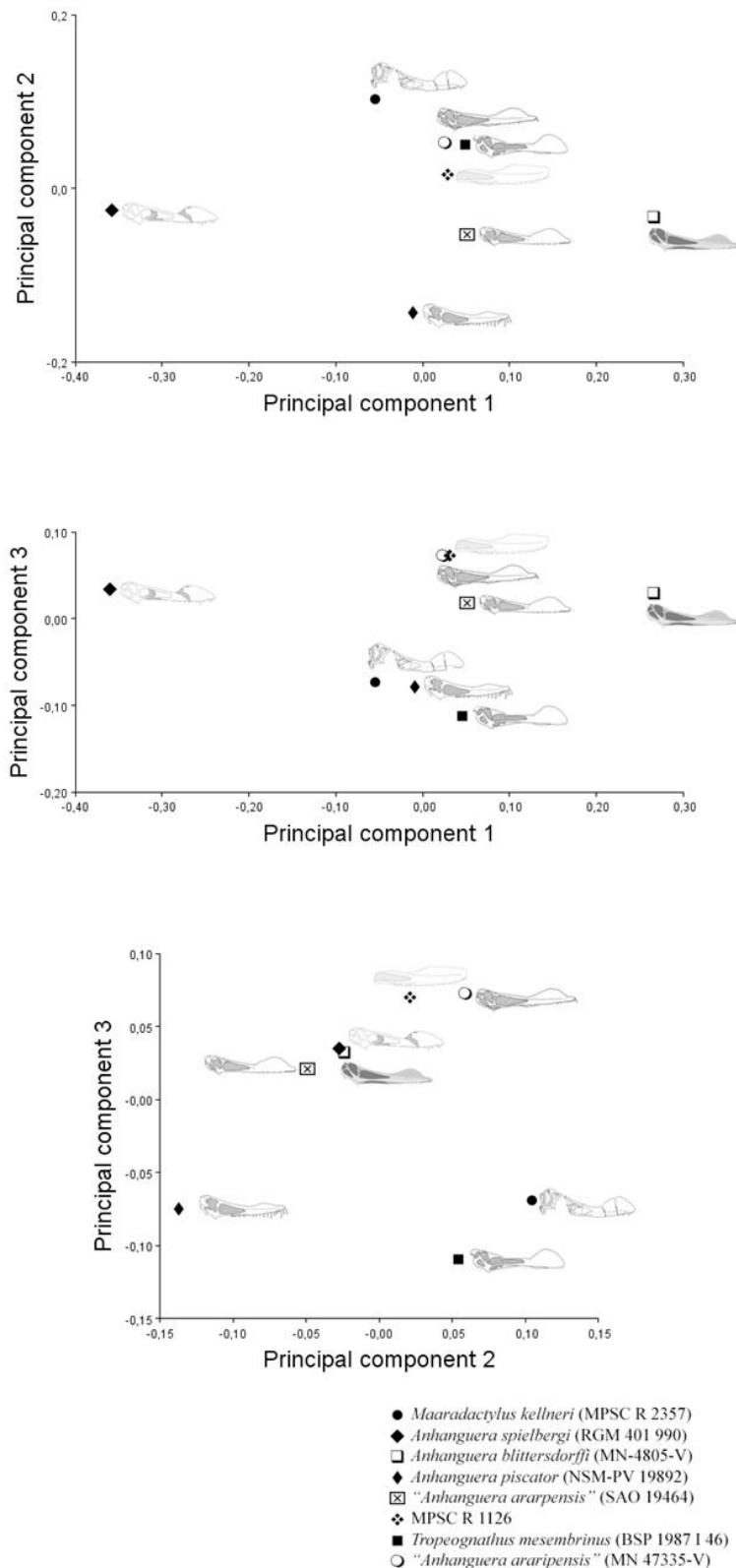


Figura 20: gráficos dos componentes principais, permitindo a visualização das disposições dos espécimes analisados no morfoespaço, materiais analisados em vista lateral. Imagens dos crânios estão fora de escala.

Considerando-se os dados de PC2 e PC3, observou-se que as espécies *A. piscator*, *T. mesembrinus* e *M. kellneri* foram diferenciadas pelo PC2, mas houve agrupamento entre *A. spielbergi*, *A. blittersdorffi* e *A. arariensis* (SAO 16494) e outro entre os espécimes MPSC R 1126 e “*A. arariensis*” (MN 4735-V), indicando alta similaridade morfológica.

Os dados encontrados indicam que o material MPSC R 1126 tem maiores afinidades morfológicas com o material MN 4735-V, referido como “*A. arariensis*” por KELLNER & TOMIDA (2000), explicados pela relação entre os 3 componentes principais. Os exemplares compartilham mais características relacionadas aos PC1 e PC3, quando estão agrupados no mesmo ponto. Isso indica que compartilham principalmente características relacionadas ao tamanho e posição da crista, posição do jugal e do contato entre a maxila e pré-maxila a partir da superfície superior da fenestra nasoanterorbital. Além disso, ainda ao analisar os resultados combinados entre os PC1 e PC3, os dados apontam para uma similaridade morfológica também com o exemplar SAO 19464, que também é referido como “*A. arariensis*” (VELDMEIJER *et al.*, 2006). No entanto, em alguns pontos, as características variam na grade morfológica, o que pode ser influenciado por diversos fatores.

Apesar da aproximação entre os espécimes, o holótipo de “*A. arariensis*” foi descrito por WELLNHOFER (1985) baseado em um crânio muito incompleto. PINHEIRO & RODRIGUES (2017) propuseram um estudo de revisão taxonômica do gênero *Anhanguera*, no qual “*A. arariensis*” foi considerado como *nomen dubium*, por possuir características diagnósticas que estão amplamente atribuídas ao gênero *Anhanguera*, ou que estão associados à ontogenia ou dimorfismo sexual. Sendo assim, os espécimes MN 4735-V e SAO 19464 são considerados, por PINHEIRO & RODRIGUES (2017), como *Anhanguera* sp.

De acordo com os dados de BANTIM *et al.* (2014), que analisou a variação do crânio e o formato da crista pré-maxilar de anhanguerídeos da Bacia do Araripe, a crista sagital pré-maxilar é uma das estruturas que mais varia entre as espécies, possuindo uma grande deformação na grade morfométrica. Em comparação, neste estudo observou-se pouca variação na crista somente no

PC1, tendo o PC2 e PC3 variações maiores em relação a crista sagital. No entanto, devido às condições de preservação do material analisado (MPSC R 1126), vale ressaltar que este estudo utilizou apenas 7 marcos anatômicos, dos quais 4 deles estão relacionados à crista sagital, o que pode influenciar no resultado.

Ainda de acordo com BANTIM et al. (2014), além de outros estudos (SAYÃO, 2003; CODORNIÚ & CHIAPPE, 2004; CODORNIÚ 2007; TOMKINS et al., 2010; ELGIN & FREY, 2012), o crescimento da crista sagital pré-maxilar em pterossauros é alométrico, ou seja, as cristas deviam crescer mais em relação ao crânio ao longo do desenvolvimento ontogenético. Sendo assim, se faz necessário o melhor entendimento acerca dos estágios ontogenéticos do grupo, tal como de MPSC R 1126, o que também pode influenciar nas características de tamanho da crista.

4. CONCLUSÕES

Baseado nos resultados obtidos, mediante as comparações e análises, associamos aqui o material MPSC R 1126 ao gênero *Anhanguera*, uma vez que o exemplar apresentou maiores semelhanças entre os espécimes do gênero. Como analisado, a variação na disposição e tamanho alveolar encontrada em MPSC R 1126 pode sugerir que o quinto e sexto alvéolos são menores que o quarto e sétimo, levando-se em consideração a inclusão de supostos 1º - 3º pares de alvéolos rostrais que não foram preservados, tal como associado à característica de crista não confinada a região anterior do crânio, configura a diagnose para o gênero.

Além disso, baseado nas análises morfométricas tal como dos componentes principais, o material revelou possuir maiores afinidades morfológicas com os exemplares que foram atribuídos a espécie “*A. arariensis*”. No entanto, não se sabe ao certo se algumas características estão associadas, por exemplo, ao estágio ontogenético dos exemplares ou ao dimorfismo sexual ou se são características específicas do táxon. Além disso, PINHEIRO & RODRIGUES (2017) já relataram que “*A. arariensis*” é um *nomen dubium*, o que leva os exemplares atribuídos a este táxon a serem alocados como *Anhanguera* sp.

Esses dados evidenciam que se faz necessário uma grande revisão taxonômica, comparando os exemplares antes atribuídos à espécie "*A. arariensis*" com outros materiais, tal como com MPSC R 1126, para averiguar se há características unicamente compartilhadas entre esses espécimes, o que forneceria dados sobre uma possível validade do táxon, mediante tal comparação; se configuram outra espécie ou, ainda, se representam uma nova espécie. Para MPSC R 1126, a descoberta e fornecimento de dados de novos indivíduos de diferentes estágios ontogenéticos contribui para o melhor entendimento acerca do grupo. Por essas razões, se faz necessário um estudo mais aprofundado sobre o material, aplicando novas análises morfométricas (no palato) e análises filogenéticas em estudos futuros.

REFERÊNCIAS

- ASSINE, M. L. **Análise Estratigráfica da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil.** São Paulo, Sociedade Brasileira de Geologia-SBG, Revista Brasileira de Geociências, 1992. 289-300 p.
- ASSINE, M. L. **Bacia do Araripe.** Boletim de Geociências, 2007. 371–389 p.
- ASSINE, M. L.; PERINOTTO J. A. J.; CUSTODIO, M. A.; NEUMANN, V. H.; VAREJÃO, F. G. & MESCOLOTTI, P. C. **Sequências deposicionais do Andar Alagoas da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil.** Boletim de Geociências. Petrobrás, 2014. 3-28 p.
- BANTIM, R. A. M. **Preparação e descrição de um novo crânio de pterossauro (Reptilia, Archosauria) e considerações sobre a morfologia craniana dos Anhangueridae.** Recife, 2013. 111 f. Dissertação (mestrado) - UFPE, Centro de Tecnologia e Geociências, Programa de Pós-graduação em Geociências.
- BANTIM, R. A. M.; SARAIVA, A. A. F.; OLIVEIRA, G. R. & SAYAO, J. **A new toothed pterosaur (Pterodactyloidea: Anhangueridae) from the Early Cretaceous Romualdo Formation, NE Brazil.** Zootaxa, 2014. 201-230 p.
- BARRETO, A. M. F.; BRILHA, J. B. R.; ALMEIDA, J. A. C.; SALES, A.; OLIVEIRA, E. V.; GUILARD, A. & RAMOS, F. **Tesouros do Araripe.** 1. ed. Recife: Editora Universitária - UFPE. 2013. 56 p.
- BITTENCOURT, J. S. & LANGER, M. C. **Mesozoic dinosaurs from Brazil and their biogeographic implications.** Anais da Academia Brasileira de Ciências, 2011. Pg. 23–60.
- BONAPARTE, J. F.; SCHULTZ, C. L. & SOARES, M. B. **Pterosauria from the Late Triassic of southern Brazil.** In: BANDYOPADHYAY, S. New Aspects of Mesozoic Biodiversity, Lecture Notes in Earth Sciences, 2010. 63-71 p.
- CAMPOS, D. A. & KELLNER, A. W. A. **Um novo exemplar de *Anhanguera blittersdorffi* (reptilia, Pterosauria) da formação Santana, Cretaceo Inferior**

- do Nordeste do Brasil.** In: 9º Congresso Brasileiro de Paleontologia, 1985. Boletim de Resumo: 9º Congresso Brasileiro de Paleontologia, 1985. 13 p.
- CODORNIÚ, L. Evidencias de cambios alométricos en las cervicales de *Pterodaustro guinazui* (Pterosauria, Pterodactyloidea).** Ameghiniana, Suplemento de Resúmenes, 2007. 44 p.
- CODORNIÚ, L. & CHIAPPE, L. M. Early juvenile pterosaurs (Pterodactyloidea: *Pterodaustro guinazui*) from the Lower Cretaceous of Central Argentina.** Canadian Journal of Earth Sciences, 2004. vol. 41, 9-18 p.
- DUTRA, T. L. Técnicas e procedimentos para o trabalho com fósseis e formas modernas comparativas.** São Leopoldo, 2002. Unisinos, 58 p.
- ECK, H.; 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, 2011. 277–296 p.
- ELGIN, R. A. & FREY, E. A nearly complete ornithocheirid pterosaur from the Aptian (Early Cretaceous) Crato Formation of NE Brazil,** Acta Palaeontologica Polonica, 2012. 57 (1): 101-110 p.
- FARA, E.; SARAIVA, A. A. F.; CAMPOS, D. A.; MOREIRA, J. K. R.; SIEBRA, D. C. & KELLNER, A. W. A. Controlled excavations in the Romualdo Member of the Santana Formation (Early Cretaceous, Araripe Basin, northeastern Brazil): stratigraphic, palaeoenvironmental and palaeoecological implications.** Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 2005. 218: 145-161 p.
- FELDMANN, R. Whitening fossils for photographic purposes.** The paleontological Society Special Publications, 1989. 4. 342-346 p.
- FOTH, C.; BRUSATTE, S. L. & BUTLER, R. J. Do different disparity proxies converge on a common signal? Insights from the cranial morphometrics and evolutionary history of Pterosauria (Diapsida: Archosauria): Pterosaur skull morphometrics and disparity.** Journal of Evolutionary Biology, 2012. 904–915 p.
- KELLNER, A. W. A. Técnicas de preparação para tetrápodes fósseis preservados em rochas calcárias.** A Terra em Revista, 1995. 1(0): 24-31 p.
- KELLNER, A. W. A. Panorama e Perspectiva do Estudo de Répteis Fósseis No Brasil.** Anais da Academia Brasileira de Ciências, 1998. 70: 647-676 p.
- KELLNER, A. W. A. Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group.** In: BUFFETAUT, E. & MAZIN, J. M. (eds). Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs. Geological Society, Special Publication, 2003. 217: 105-137 p.
- KELLNER, A. W. A. Pterossauros os senhores do céu do Brasil: relato inédito da aventura de importantes descobertas da paleontologia.** Vieira e Lent, Rio de Janeiro, 2006. 175 p.
- 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, 2000. 17:1-135 p.

KELLNER, A. W. A. & CAMPOS, D. A. **The function of the cranial crest and jaws of a unique pterosaur from the early Cretaceous of Brazil.**, Science, 2002. 297: 389-392 p.

KELLNER, A. W. A.; GALLO, V.; SARAIVA, A. S. F.; SAYÃO, J. M. & SILVA, H. P. **On the fossil locality 'Ladeira do Berlenga' (Santana Formation, Araripe Basin) in Piauí, Northeastern Brazil**, Arquivos do Museu Nacional, 2002. 60 (3): 111-116 p.

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, 2012. 22 (1), 99–115 p.

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

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

MARTILL, D. M.; BECHLY, G. & LOVERIDGE, R. F. **The Crato Fossil Beds of Brazil: Window into an Ancient World**. Cambridge University Press (Cambridge), 2007. 475-524 p.

MIDDLETON, K. M., & ENGLISH, L. T. **Challenges and advances in the study of pterosaur flight**. Canadian Journal of Zoology, 2015. 93(12), 945–959 p.

OLIVEIRA, G. R. **Aspectos Tafonômicos de Testudines da Formação Santana (Cretáceo Inferior), Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil.** Anuário do Instituto de Geociências, 2007. 30: 83–93 p.

OLIVEIRA, G. R. & KELLNER, A. W. A. **A new side-necked turtle (Pleurodira, Pelomedusoides) from the Santana Formation (Early Cretaceous), Araripe Basin, northeastern Brazil.** Zootaxa, 2007. 1425, 53–61 p.

OLIVEIRA, G. R.; SARAIVA, A. A. F.; SILVA, H. P.; ANDRADE, J. A. F. G. & KELLNER, A. W. A. **First turtle from the Ipubi Formation (Early Cretaceous), Santana Group, Araripe Basin, Brazil.** Revista Brasileira de Paleontologia, 2011. 14: 61-66 p.

PINHEIRO, L. F. **Contribuição ao conhecimento dos pterossauros do Grupo Santana (cretáceo inferior) da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil.** 2014. 499 f. Dissertação de Mestrado. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul Instituto de Geociências. Porto Alegre.

PINHEIRO, F. L & RODRIGUES, T. **Anhanguera taxonomy revisited: is our understanding of Santana Group pterosaur diversity biased by poor biological and stratigraphic control?** PeerJ, 2017. 5: 3285 p.

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

PRICE, L. I. **A presença de Pterosauria no Cretáceo Inferior da Chapada do Araripe, Brasil.** Anais da Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, 1971. 43 (Supl.): 451-461 p.

RODRIGUES, T. & KELLNER, A. W. A. **Taxonomic review of the Ornithocheirus complex (Pterosauria) from the Cretaceous of England.** ZooKeys, 2013. 308: 1-112 p.

ROHLF, F. J. & SLICE, D. **Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks.** Systematic Zoology, 1990. 40 p.

ROHLF, F. J. & MARCUS, L. F. **A revolution morphometrics.** Trends in Ecology & Evolution, 1993. 8(4), 129–132 p.

ROHLF, F. J. **Shape Statistics: Procrustes Superimpositions and Tangent Spaces.** J. of Classification, 1999. 16, 197–223 p.

ROHLF, F. J. **NTSYS-pc: Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System Version 2.1.** Exeter Publishing Setauket, New York, 2000.

SARAIVA, A. A. F.; ALCÂNTARA, O. A. B.; BANTIM, R. A. M. & LIMA, F. J. **Guia para trabalhos de campo em Paleontologia na Bacia do Araripe.** Francy Cópias, Crato, Ceará, 2013. 88 p.

SALES, A. M. F. **Análise tafonômica das ocorrências fossilíferas de Macroinvertebrados do Membro Romualdo (Albiano) da Formação Santana, Bacia do Araripe, NE do Brasil:** Significado Estratigráfico e Paleoambiental. 2005. Universidade de São Paulo-Phd thesis, São Paulo.

SAYÃO, J. M. **Histogramability of two pterodactyloid pterosaurs from the Santana Formation, Araripe Basin, Brazil: preliminary results.** In: BUFFETAUT, E. E MAZIN, J. M. (eds) Evolution and Paleobiology of Pterosaurs. Geological Society Special Publications, Londres, 2013. 217: 335-342 p.

SAYÃO, J. M.; VILA NOVA, B. C. & ROMANO, P. S. **Considerações sobre os padrões de distribuição geográfica dos Pterodactyloidea (Archosauria, Pterosauria).** In: GALLO, V.; SILVA, H. M. A.; BRITO, M. P.; FIGUEIREDO, F. J. (Org.). Paleontologia de Vertebrados: Relações entre América do Sul e África. Rio de Janeiro: Interciência, 2012, 1: 281-300 p.

SANTANA, W.; PINHEIRO, A. P.; SILVA, C. M. R. & SARAIVA, A. A. F. **A new fossil caridean shrimp (Crustacea: Decapoda) from the Cretaceous (Albian) of the Romualdo Formation, Araripe Basin, northeastern Brazil.** Zootaxa, 2013. 3620 (2): 293–300 p.

SANTOS, O. S. **Técnicas de Preparação de Fósseis,** In: CAMPOS, D. A. & ARMESTO, R. C. G (Eds.), Série Geologia, Seção Paleontologia e Estratigrafia, 1985. 26(1): 101-127 p.

SILVA, H. P. E KELLNER, A. W. A. **A combinação de técnicas na preparação de vertebrados fósseis: o exemplo de Thalassodromeus sethi (Pterosauria, Tapejaridae).** Em Paleontologia de Vertebrados: Grandes Temas e Contribuições Científicas. Editores: GALLO, V.; BRITO, P. M.; SILVA, H. M. A.; FIGUEIREDO, F. J. Interciência, Rio de Janeiro, 2006. 293-301 p.

SILVA, J. H.; FREIRE, P. T. C.; ABAGARO, B. T. O.; SILVA, J. A. F.; SARAIVA, G. D.; LIMA, F. J.; BARROS, O. A.; BANTIM, R. A. M.; SARAIVA, A. A. F. &

- VIANA, B. C. **Spectroscopic studies of wood fossils from the Crato Formation, Cretaceous Period.** Spectrochimica Acta. Part A, Molecular and Biomolecular Spectroscopy, 2013. 115: 324–329 p.
- TOMKINS, J. L.; LEBAS, N. R.; WITTON, M. P.; MARTILL, D. M. & HUMPHRIES, S. **Positive allometry and the prehistory of sexual selection.** The American Naturalist, 2010. 176: 141-148 p.
- UNWIN, D. M. & MARTILL, D. M. **Pterosaurs of the Crato Formation,** In: MARTILL, D. M.; BECHLY, G. & LOVERIDGE, R. F. (eds) *The Crato Fossil Beds of Brazil: Window into an Ancient World*. Cambridge University Press (Cambridge), 2007. 475-524 p.
- VELDMEIJER, A. J. **Description of *Coloborhynchus spielbergi* sp. nov. (Pterodactyloidea) from the Albian (Lower Cretaceous) of Brazil.** Scripta Geologica, 2003. 125: 35-139 p.
- VELDMEIJER, A. J. **Thoothed pterosaur from the Santana Formation (Cretaceous, Aptian-Albian) of northeastern Brazil. A reappraisal on the basis of newly described material.** PhD Thesis, Utrecht, Netherlands: Utrecht University, 2006.
- VELDMEIJER, A. J; MEIJER, H. J. M. & SIGNORE, M. ***Coloborhynchus* from the Lower Cretaceous Santana Formation, Brazil (Pterosauria, Pterodactyloidea, Anhangueridae); an update.** Vertebrate Palaeontology, 2006. (2): 15-19 p.
- VILA NOVA, B. C.; SARAIVA, A. A. F.; MOREIRA, J. K. R. & SAYÃO, J. M. **Controlled excavations in the Romualdo Formation Lagerstatte (Araripe Basin, Brazil) and pterosaur diversity: remarks based on new findings.** Palaios, 2011. 26: 173-179 p.
- WANG, X.; KELLNER, A. W. A.; JIANG, S. & MENG, X. **An unusual long tailed pterosaur with elongated neck from western Liaoning of China.** Anais da Academia Brasileira de Ciências, 2009. 81 (4): 793–812 p.
- WELLNHOFER, P. **Neue Pterosaurier aus der Santana Formation (Apt) der Chapada do Araripe, Brasilien.** Palaeontographica A, 1985. 187: 105-182 p.
- WELLNHOFER, P. **New cristated pterosaur from the Lower Cretaceous of Brazil.** Mitteilungen der Bayerischen Staatsammlung für Paläontologie und Historische Geologie, 1987. 175-186 p.
- WELLNHOFER, P. **The illustred encyclopedia of pterosaurs.** Salamander Books Ltd, Londres, 1991. 192 p.
- WELLNHOFER, P. **A short history of pterosaur research.** Zitteliana, 2008. B28, 7-19 p.
- ZELDITCH, M. L.; SWIDERSKI, D. L.; SHEETS, H. D. & FINK, W. L. **Introduction. In Geometric Morphometrics for Biologists.** Elsevier, 2004. 1–20 p.

ANEXOS: Gráficos com diferentes posições para MPSC R 1126 em relação a diâmetro alveolar e tamanho do diastema.

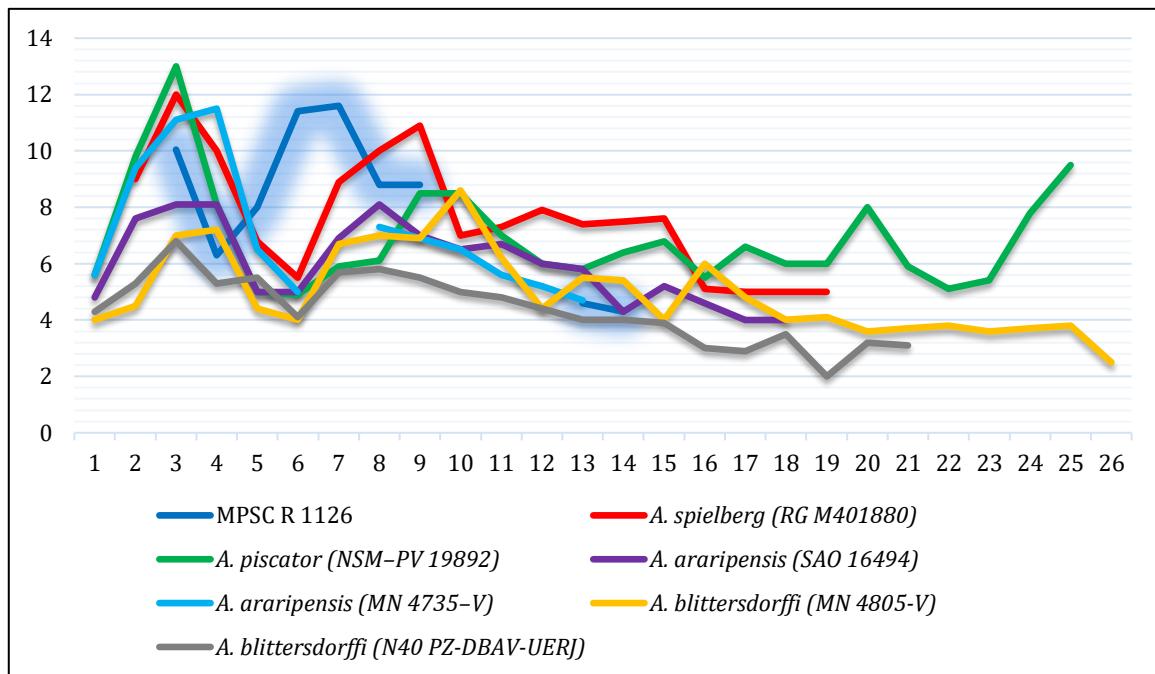


Gráfico do diâmetro alveolar superior do táxon *Anhanguera*. Vertical: o diâmetro em mm (valores aproximados); horizontal: o número do alvéolo (aproximado em MPSC R 1126, considerando o primeiro alvéolo preservado como o 3º alvéolo), iniciando anteriormente.

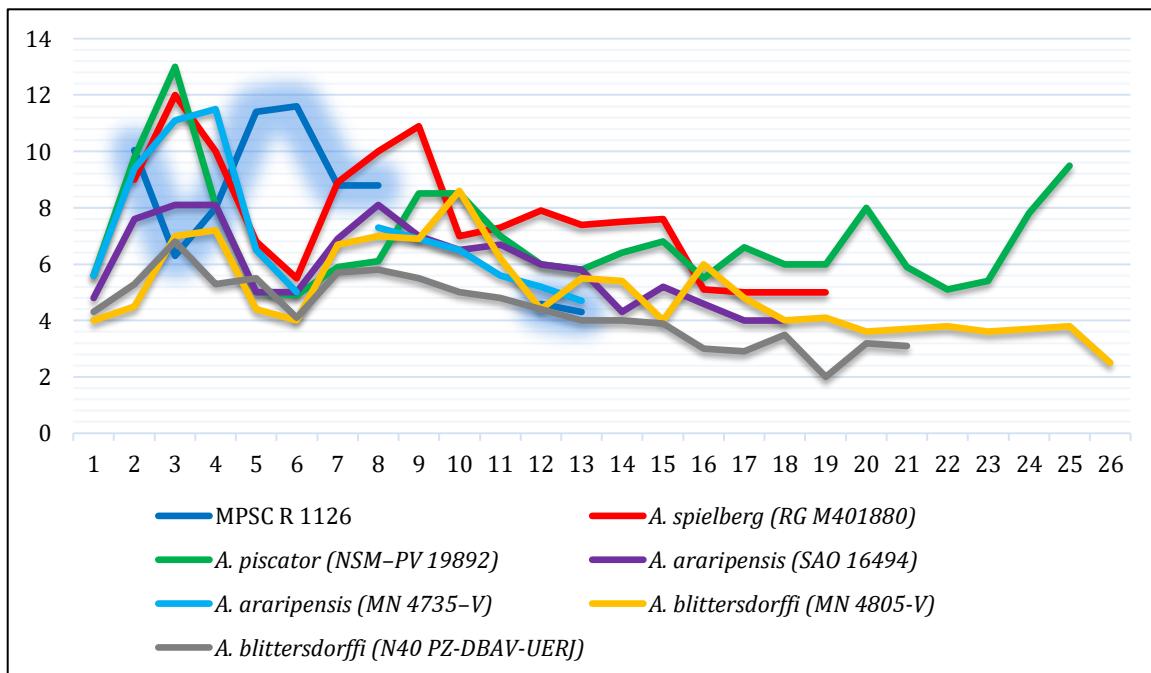


Gráfico do diâmetro alveolar superior do táxon *Anhanguera*. Vertical: o diâmetro em mm (valores aproximados); horizontal: o número do alvéolo (aproximado em MPSC R 1126, considerando o primeiro alvéolo preservado como o 2º alvéolo), iniciando anteriormente.

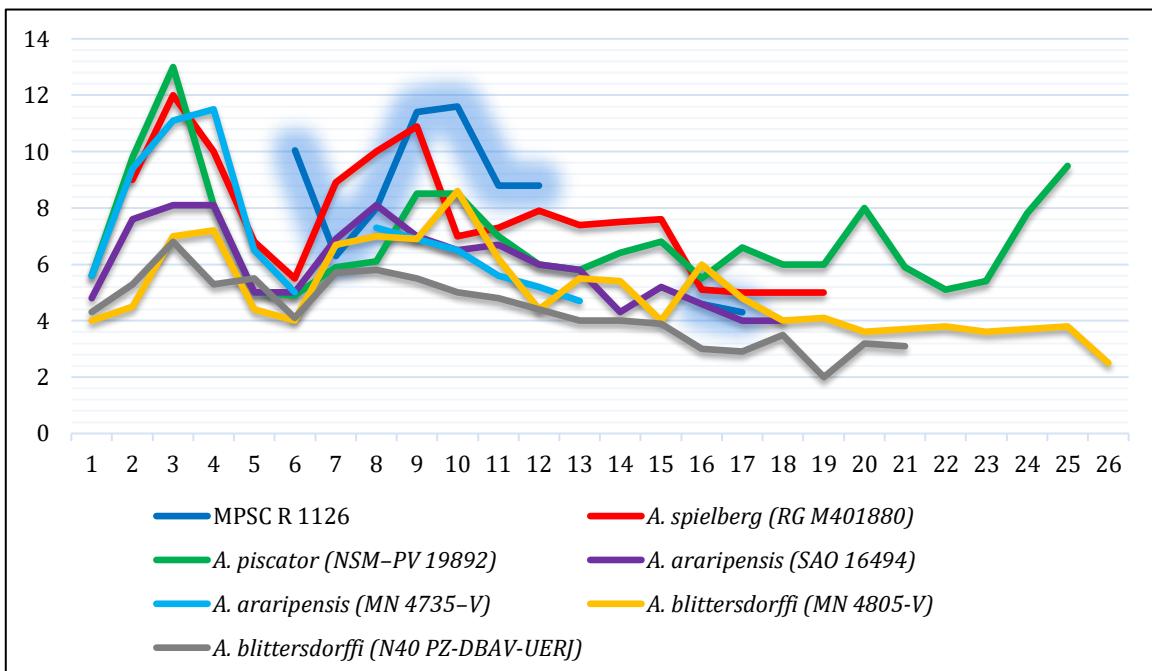


Gráfico do diâmetro alveolar superior do táxon *Anhanguera*. Vertical: o diâmetro em mm (valores aproximados); horizontal: o número do alvéolo (aproximado em MPSC R 1126, considerando o primeiro alvéolo preservado como o 6º alvéolo), iniciando anteriormente.

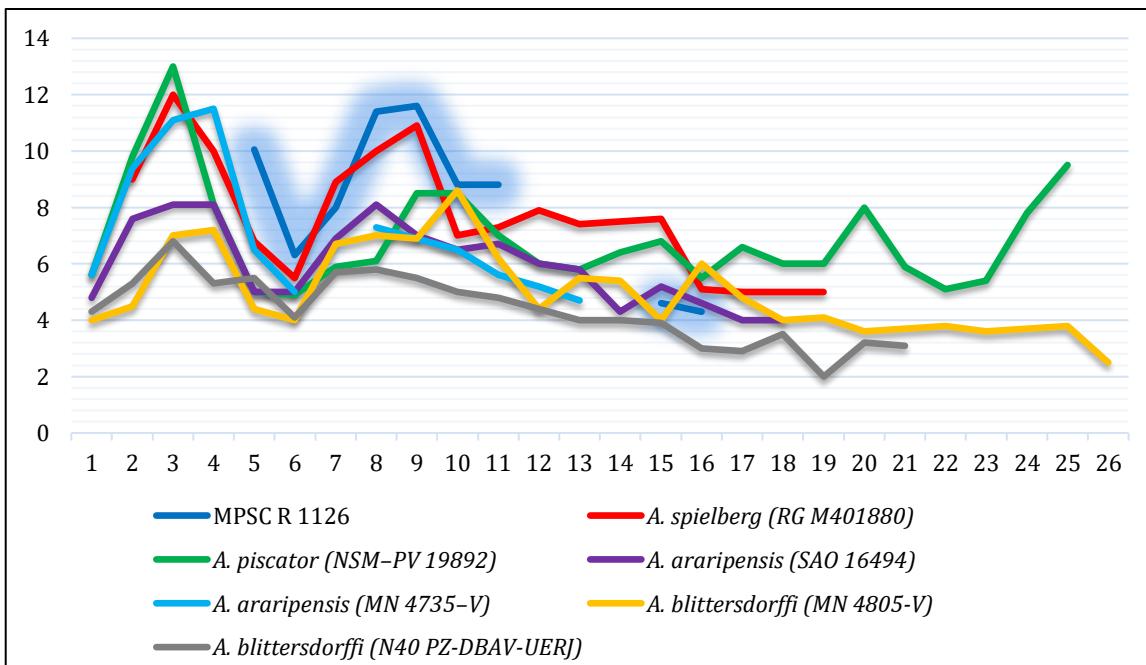


Gráfico do diâmetro alveolar superior do táxon *Anhanguera*. Vertical: o diâmetro em mm (valores aproximados); horizontal: o número do alvéolo (aproximado em MPSC R 1126, considerando o primeiro alvéolo preservado como o 5º alvéolo), iniciando anteriormente.

ANEXO B: Gráficos com diferentes posições para MPSC R 1126 em relação ao tamanho do diastema:

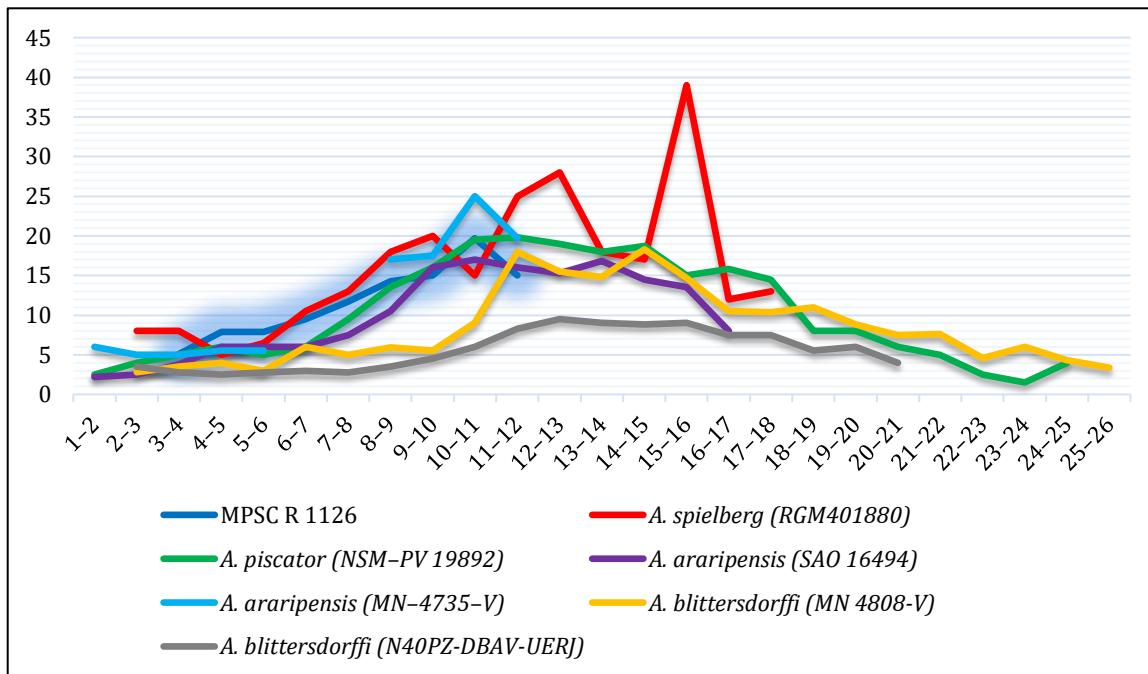


Gráfico do tamanho do diastema superior do táxon *Anhanguera*. Vertical: o tamanho em mm (valores aproximados); horizontal: o número do diastema (aproximado em MPSC R 1126, considerando o primeiro alvéolo preservado como o 3º alvéolo), iniciando anteriormente.

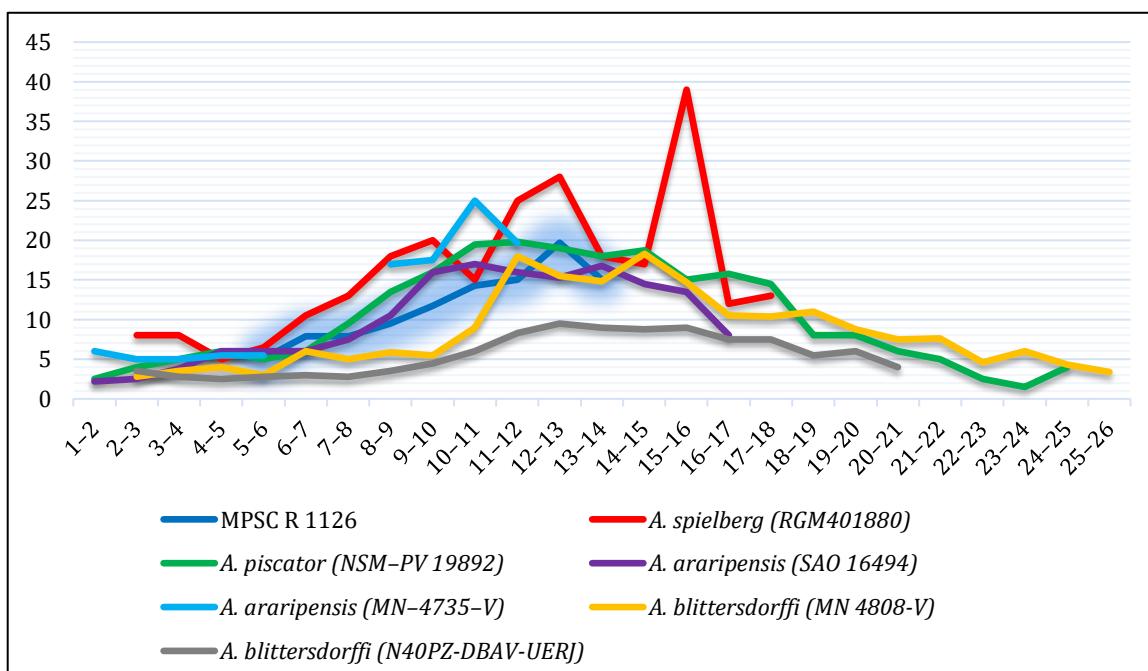


Gráfico do tamanho do diastema superior do táxon *Anhanguera*. Vertical: o tamanho em mm (valores aproximados); horizontal: o número do diastema (aproximado em MPSC R 1126, considerando o primeiro alvéolo preservado como o 5º alvéolo), iniciando anteriormente.

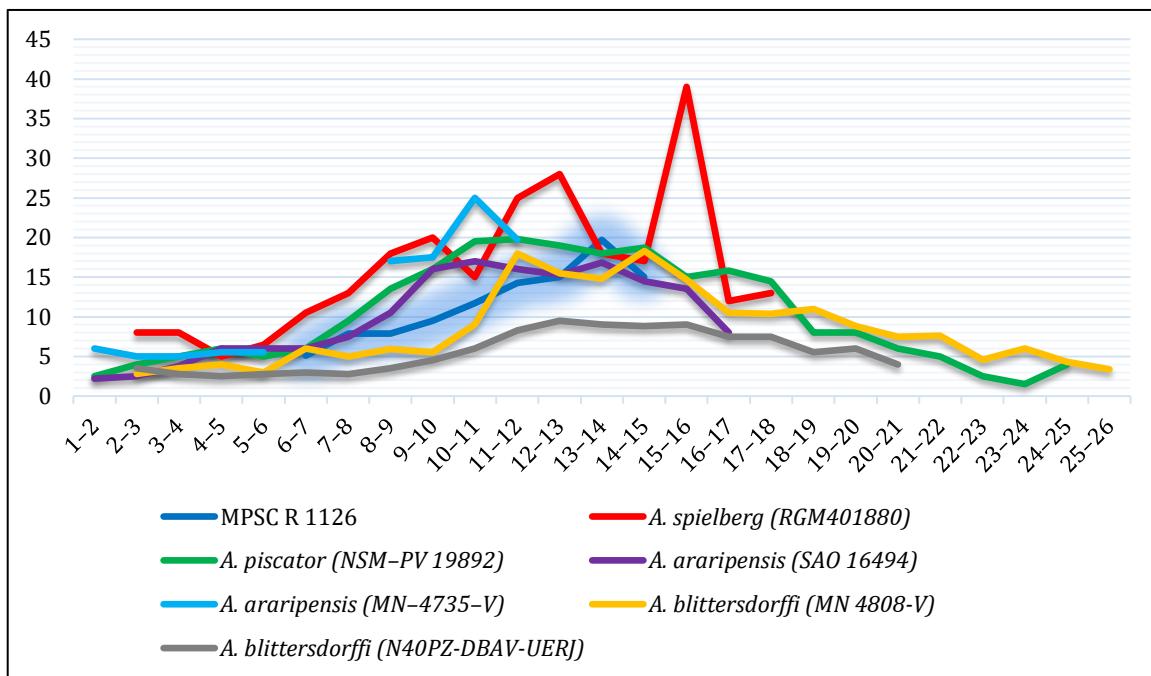


Gráfico do tamanho do diastema superior do táxon *Anhanguera*. Vertical: o tamanho em mm (valores aproximados); horizontal: o número do diastema (aproximado em MPSC R 1126, considerando o primeiro alvéolo preservado como o 6º alvéolo), iniciando anteriormente.

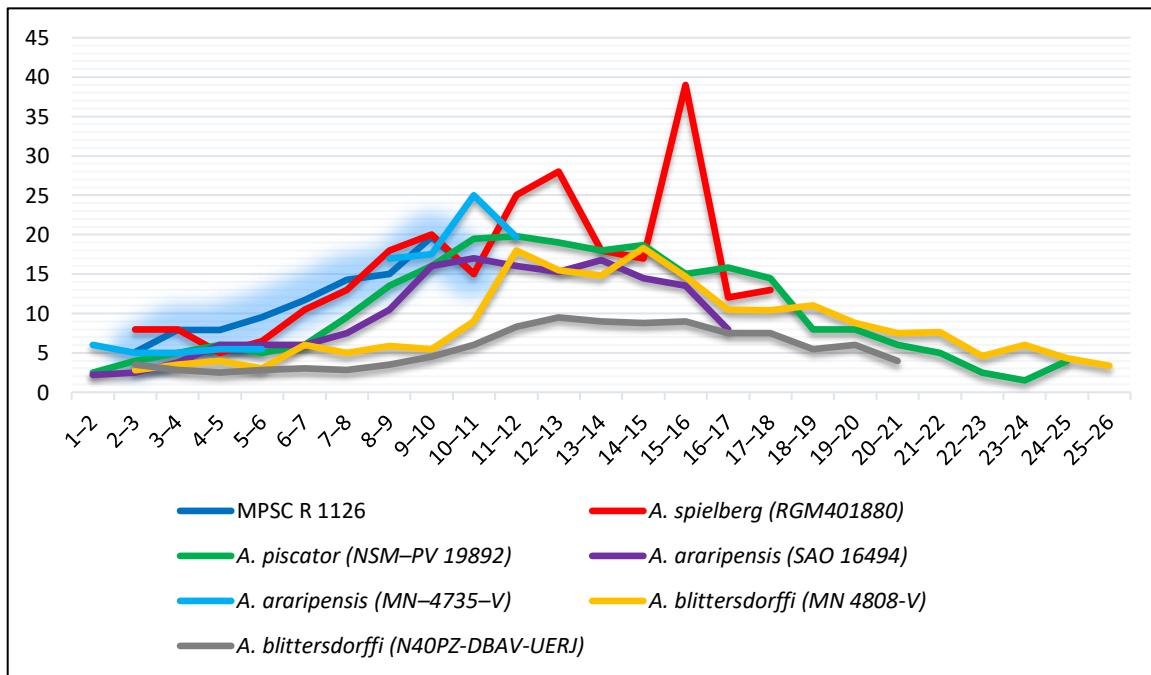


Gráfico do tamanho do diastema superior do táxon *Anhanguera*. Vertical: o tamanho em mm (valores aproximados); horizontal: o número do diastema (aproximado em MPSC R 1126, considerando o primeiro alvéolo preservado como o 2º alvéolo), iniciando anteriormente.