

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PAMPA

VITOR SILVA PEREIRA

**SOBREPOSIÇÃO DE NICHOS ENTRE PTEROSAURIA E AVIALAE: UM ESBOÇO
DE COMUNIDADES DO CRETÁCEO**

São Gabriel

2024

VITOR SILVA PEREIRA

**SOBREPOSIÇÃO DE NICHOS ENTRE PTEROSAURIA E AVIALAE: UM ESBOÇO
DE COMUNIDADES DO CRETÁCEO**

Trabalho de Conclusão de Curso
apresentado ao Curso de Ciências
Biológicas da Universidade Federal do
Pampa, como requisito parcial para
obtenção do Título de Bacharel em
Ciências Biológicas.

Orientador: Felipe Lima Pinheiro

Coorientadora: Arielli Fabrício Machado

São Gabriel

2024

Ficha catalográfica elaborada automaticamente com os dados fornecidos
pelo(a) autor(a) através do Módulo de Biblioteca do
Sistema GURI (Gestão Unificada de Recursos Institucionais).

VITOR SILVA PEREIRA

**SOBREPOSIÇÃO DE NICHOS ENTRE PTEROSAURIA E AVIALAE: UM ESBOÇO
DE COMUNIDADES DO CRETÁCEO**

Trabalho de Conclusão de Curso
apresentado ao Curso de Ciências
Biológicas da Universidade Federal do
Pampa, como requisito parcial para
obtenção do Título de Bacharel em
Ciências Biológicas.

Trabalho de Conclusão de Curso defendido em 10 de julho de 2024:

Banca examinadora:

Dr. Felipe L. Pinheiro

Orientador

Dr. Rodrigo Vargas Pêgas

Dr. Leonardo Corecco de Queiroz

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer, primeiramente, à minha família que me apoiou durante todo o período de graduação e acreditou a todo momento no meu desenvolvimento. Em especial, à minha mãe que ao receber a notícia que seu filho poderia ir para uma universidade começou a trabalhar por si e superou obstáculos diversos apostando tudo no meu futuro sem nunca pedir nada em troca desse esforço.

Sou especialmente grato ao meu orientador que me recebeu no laboratório de braços abertos fornecendo uma área de estudo logo nos primeiros dias. À minha coorientadora que abraçou todas as minhas ideias, me ensinou tudo que eu precisava e incentivou durante todo o percurso de aprendizagem enaltecendo as partes boas do trabalho e o João Lucas da Silva pelas dicas milagrosas nos momentos que nós mais precisávamos.

Quero agradecer a todo o laboratório separadamente, pelo local aconchegante dentro da Universidade que criaram, abertos a debates e trocas de conhecimento, dispostos a ensinar, além de cumprir suas obrigações acadêmicas. Pelas perspectivas artísticas do Voltaire Dutra Paes Neto, as visões esperançosas, calorosas e humanizadas da Arielli Fabrício Machado e a ideia de que para ser reconhecido no que faço não preciso passar por cima de ninguém, apenas valorizar meus companheiros, não deixar de ser eu mesmo e acreditar nas minhas próprias convicções que aprendi com Felipe Lima Pinheiro.

Grato pelas pessoas que conheci durante a realização do curso, docentes, discentes, funcionários terceirizados do transporte, alimentação, limpeza e segurança. Pelas amizades que pretendo levar para vida com Guilherme Vitor Oliveira de Rosso.

Agradeço ao Programa de Educação Tutorial pela bolsa durante a graduação e a todos petianos e ex-petianos pelas experiências adquiridas.

Aos meus amigos da minha cidade natal que mantivemos contato e me apoiaram em todos os momentos que precisei, mesmo a distância.

Obrigado a todos que contribuíram direta ou indiretamente para minha formação!

Resumo

Durante o período Cretáceo, grandes e complexas comunidades existiam, sendo acompanhadas por mudanças ambientais e no relevo do planeta. As populações de Pterosauria e Avialae, por convergência evolutiva no surgimento de estruturas análogas para o voo, ocupavam ambientes aéreos. Para esmiuçar os percalços evolutivos decorrentes da interação desses dois grupos, utilizamos ferramentas da ecologia e biogeografia aplicadas à paleontologia. Neste trabalho, utilizamos o banco de dados de registros de Pterosauria e Avialae disponível na plataforma *Paleobiology Database* e aplicamos as variáveis de dieta, espaço e tempo, para cálculo de Nicho Eltoniano, à fórmula de Índice de Sobreposição de Pianka. Os táxons em simpatria foram avaliados esclarecendo padrões de utilização de espaço e recursos semelhantes entre Pterosauria e Avialae nos últimos estágios do Cretáceo, esclarecendo a influência da radiação das Aves no desfecho evolutivo dos Pterossauros após o evento de Extinção Cretáceo-Paleogeno.

Palavras-chave: Paleoecologia, Biogeografia, Cretáceo, Nicho ecológico.

Abstract

During the Cretaceous period, large and complex communities existed, and were accompanied by environmental and topographical changes on the planet. Populations of pterosaurs and birds, through evolutionary convergence in the development of analogous structures for flight, occupied aerial environments. To delve into the evolutionary challenges resulting from the interaction of these two groups, we used tools from ecology and biogeography applied to paleontology. In this study, we utilized the Pterosauria and Avialae taxa from the Paleobiology Database platform and applied diet, space, and time variables to calculate the Eltonian Niche using Pianka's Overlap Index formula. The taxa in sympatry were evaluated, clarifying patterns of space and resource use between Pterosauria and Avialae in the final stages of the Cretaceous, shedding light on the influence of bird radiation on the evolutionary outcome of pterosaurs after the Cretaceous-Paleogene extinction event.

Keywords: Paleoecology, Biogeography, Cretaceous, Ecological Niche.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de ocorrência total e em simpatria de Pterosauria e Avialae ao longo do Cretáceo sobre o relevo/topografia considerando o Paleomodelo Digital de Elevação. Ocorrências de Pterosauria são mostradas em quadrados brancos e de Avialae em pontos pretos, destacando as coocorrências consideradas neste estudo (estrela preta para Avialae e círculo branco para Pterosauria). Áreas de maior altitude são representadas em vermelho e menor altitude em azul escuro. A) Berriasiano, B) Barremiano, C) Aptiano, D) Albiano, E) Cenomaniano, F) Coniaciano, G) Santoniano, H) Campaniano. _____ **14**

Figura 2. A) Número total de táxons de Avialae e Pterosauria ao longo do Cretáceo no eixo Y. B) Número total de táxons de Avialae e Pterosauria em simpatria durante o Cretáceo no eixo Y (ambos mostrando no eixo X a escala temporal em milhões de anos e abreviações que representam os estágios geológicos do Cretáceo: Ber = Berriasiano, Val = Valanginiano, Hau = Hauteriviano, Bar = Barremiano, Apt = Aptiano, Alb = Albiano, Cen = Cenomaniano, Tur = Turoniano, Con = Coniaciano, San = Santoniano e Cam = Campaniano). _____ **21**

Figura 3. Sobreposição de nicho entre Pterosauria e Avialae no Cretáceo. Eixo Y representa os valores do índice de sobreposição de nicho entre os grupos, sendo sobreposição de nicho total igual a “1” (um) e total ausência de sobreposição igual a “0” (zero). Eixo X representa a escala temporal durante o Cretáceo em milhões de anos com abreviações dos estágios geológicos: Ber = Berriasiano, Val = Valanginiano, Hau = Hauteriviano, Bar = Barremiano, Apt = Aptiano, Alb = Albiano, Cen = Cenomaniano, Tur = Turoniano, Con = Coniaciano, San = Santoniano e Cam = Campaniano. _____ **22**

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Gêneros de Avialae e Pterosauria em simpatria separados por estágios do Cretáceo (destacando o intervalo de idade em milhões de anos atrás - Ma) e suas respectivas dietas: ! = carnívoros, !! = piscívoros, !!! = carnívoros piscívoros, * = insetívoros, # = frugívoros, #! = frugívoros e piscívoros, § = necrófagos. _____ **16**

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	10
2 OBJETIVOS	11
2.1 Objetivo geral	11
2.2 Objetivos específicos	11
3 MATERIAIS E MÉTODOS	12
3.1 Área e tempo de estudo	12
3.2 Sistema de estudo	12
3.3 Coleta de dados	13
3.4 Nicho ecológico e diversidade	15
4 RESULTADOS	16
5 DISCUSSÃO	23
6 CONSIDERAÇÕES FINAIS	24
7 REFERÊNCIAS	25

1 INTRODUÇÃO

A interação entre espécies pode moldar mosaicos muito interessantes dentro de uma comunidade, mas os nichos ecológicos não são elementos inertes destes mosaicos. Muito pelo contrário, com o passar do tempo, as interações entre as populações que desempenham diferentes nichos estarão sempre seguindo caminhos evolutivos coletivos e individuais, onde as peças do mosaico não mais permanecerão estáticas, mas sempre se lapidando-se rumo à dianteira evolutiva na relação entre espécies e o ambiente. Contudo, a evolução das populações ocorre guiada por dois tipos de agentes, bióticos e abióticos. Agentes abióticos caracterizam modificações nas condições dispostas por elementos não vivos no espaço que interagem diretamente com os seres vivos que o habitam, por vezes alavancando adaptações convergentes e, conseqüentemente, podendo resultar em sobreposição de nichos (Ricklefs, 2010).

Estruturas análogas podem evoluir independentemente em duas espécies sem um ancestral comum recente entre elas, fenômeno denominado convergência evolutiva (Ridley, 2009). O desenvolvimento de estruturas morfológicas que compartilharam posteriormente a capacidade de alçar voo é um dos exemplos de convergência que surgiu em diversas linhagens ao longo da história evolutiva. No Jurássico e principalmente, no Cretáceo, os répteis se tornaram extremamente dominantes no espaço aéreo e, de maneira esplendorosa, os Pterosauria e Avialae se espalharam por todo o planeta (Witton, 2013; Mayr, 2016). Apesar de haver registros de coexistência de populações desses grupos nos mesmos espaços paleogeográficos, alguns percalços evolutivos permanecem um enigma paleobiológico. A disputa por recursos (*e.g.*, sobreposição de nichos) é um fator que pode auxiliar na compreensão dos caminhos evolutivos responsáveis pelo desenvolvimento das interações nesses grupos.

Uma das maneiras de especular a respeito de diretrizes evolutivas de táxons simpátricos é através da avaliação de dados sobre dieta, espaço e tempo disponíveis, de modo a compreender competições diretas, indiretas ou até segregação de nicho para táxons em simpatria (Schoener, 1974). Ao elucidar seus possíveis hábitos alimentares (que representam o Nicho Eltoniano; Elton, 1927) é possível criar um parâmetro de avaliação para investigar se a ocupação das Avialae

poderia ter contribuído para a extinção dos Pterossauros, que ocorreu ao longo da extinção do Cretáceo-Paleógeno (extinção conhecida como K-PG). No caso de estudos envolvendo animais extintos, é bastante complicado o estabelecimento da relação predador-presa. Todavia, entre as populações a serem descritas neste estudo, é possível estabelecer inferências de interações com base em suas dietas e estágios temporais, haja vista que são grupos que ocorrem em simpatria. Isso fornece um comparativo ideal para o esclarecimento de questões relativas às pressões de seleção de cada grupo, resultando em uma análise mais detalhada da diversidade nesses ambientes. Considerando exclusão competitiva e um possível caráter estacionário de coocorrência (Ricklefs, 2010) dessas populações, destrinchamos as dinâmicas desses grandes mosaicos formados pela conquista dos céus por Avialae e Pterosauria durante o Cretáceo.

2 OBJETIVOS

2.1 Objetivo geral

Avaliar a influência da ocupação e sobreposição de nicho entre Pterosauria e Avialae na extinção destes últimos ao fim do período Cretáceo.

2.2 Objetivos específicos

- 1) Identificar a ocorrência simpátrica entre os grupos Pterosauria e Avialae durante o Cretáceo.
- 2) Inferir traços de interações competitivas entre Pterosauria e Avialae do Cretáceo.
- 3) Avaliar a sobreposição de nicho ecológico entre Pterosauria e Avialae simpátricos do Cretáceo.

3 MATERIAIS E MÉTODOS

3.1 Área e tempo de estudo

O estudo abrangeu táxons de Pterosauria e Avialae que ocorreram durante o Cretáceo em todo o Planeta Terra. Nessa época, o planeta apresentava uma conformação geológica muito diferente da atual. O Cretáceo foi marcado pela fragmentação do supercontinente Pangea, que foi sofrendo alterações ao longo do tempo geológico, com destaque para a abertura do Oceano Atlântico Sul, decorrente do Evento Weisser (Cavalheiro *et al.*, 2021). Esse evento foi caracterizado pelo resfriamento do planeta, em especial nas regiões de altas latitudes, e início da formação de gelo nos polos, o que se deu no final do estágio Valanginiano (Cretáceo Inferior; Cavalheiro *et al.*, 2021).

3.2 Sistema de estudo

Os Pterossauros possuem registros por todo o planeta, compreendendo uma expressiva diversidade de táxons que ocuparam os céus do Mesozóico. Um grupo de dinossauros terópodes, cuja espécie mais antiga (até então) era representada por *Archaeopteryx lithographica* (do Jurássico Superior da Alemanha), deu seu salto de convergência evolutiva rumo ao topo das árvores. De maneira geral, o tamanho corporal dos Avialae era, na maioria dos casos, muito inferior, o que se torna mais evidente na comparação de espécimes do período Cretáceo para os dois grupos (Witton & Habib, 2010). O Pterossauro *Quetzalcoatlus* (Azhdarchidae) viveu durante o Neocretáceo e possuía aproximadamente 9,64 metros (Witton, 2008) de envergadura, tamanho corporal incomparável a qualquer ave do mesmo período. Aquém do tamanho corporal, os *Anhanguera*, possivelmente possuíam capacidade morfológica para dispersão com voos em longas distâncias, sendo capazes de cruzar barreiras oceânicas aproveitando-se de correntes de ar (Bennet, 2003). Quanto ao grupo Avialae, um táxon com grande diferencial para com os Pterosauria foi o *Brevirostruavis* (Li *et al.*, 2021), que obtinha energia pela extração de néctar de angiospermas em sua dieta. Sobre o critério da dispersão, as adaptações morfológicas para viver em ambiente aquático (ausência de voo e má locomoção terrestre) dos *Hesperornithes* (Gingerich, 1973) que viveram no Cretáceo Superior,

são exemplos que parecem afastar esses grupos de qualquer interação. Ainda assim, nenhum estudo avaliou essa questão até o presente momento.

3.3 Coleta de dados

O processo de coleta de dados foi feito compilando registros de ocorrência de Avialae e Pterosauria do Cretáceo a partir da base de dados *Paleobiology Database* (PBDB, disponível em: <https://paleobiodb.org/>). Foram compilados dados de localização (paleocoordenadas), considerando o paleomodelo de Scotese & Wright (2018) e tempo (cronoestratigrafia) em que cada taxon (ordem, família e gênero) viveu, assim como dados de tipo de dieta (carnívoro, herbívoro, insectívoro e/ou piscívoro) e habitat (marinho e/ou terrestre).

Esses registros foram plotados (visualizados) no programa QGIS (QGIS.org, 2024) usando a projeção de World Robinson, juntamente com camadas de relevo ou topografia do Cretáceo geradas pelo projeto PALEOMAP representando um Paleomodelo Digital de Elevação (Scotese & Wright, 2018), e identificando regiões de simpatria espaço-temporal. Buscando prever prováveis interações durante o forrageamento de Avialae e Pterosauria que conviveram em localidades próximas nos mesmos estágios de tempo do Cretáceo, os dados de ocorrência foram filtrados de modo a selecionar para este estudo, apenas aqueles táxons com sobreposição em distância de cerca de 110 km entre os registros de acordo com o tamanho da resolução das camadas topográficas usadas para visualização dos resultados.

Para a seleção das amostras que representavam áreas de coocorrência, os registros de ocorrência para cada estágio temporal do Cretáceo Superior (Berriasiano, Valanginiano, Hauteriviano, Barremiano, Aptiano, Albiano, Cenomaniano, Turoniano, Coniaciano, Santoniano, Campaniano, e Maastrichtiano) foram sobrepostos no QGIS (QGIS.org, 2024). Utilizando a função de geoprocessamento “*buffer*”, aplicamos um “*buffer*” (que significa uma determinada área ao redor de um ponto) de um grau, valor que equivale a cerca de 110 km na projeção de World Robinson. Posteriormente, foi realizada uma intersecção das localidades originais (sem o “*buffer*”) na mesma projeção, para cada estágio

geológico, sendo então possível extrair registros de simpatria entre Avialae e Pterosauria (Figura 1).

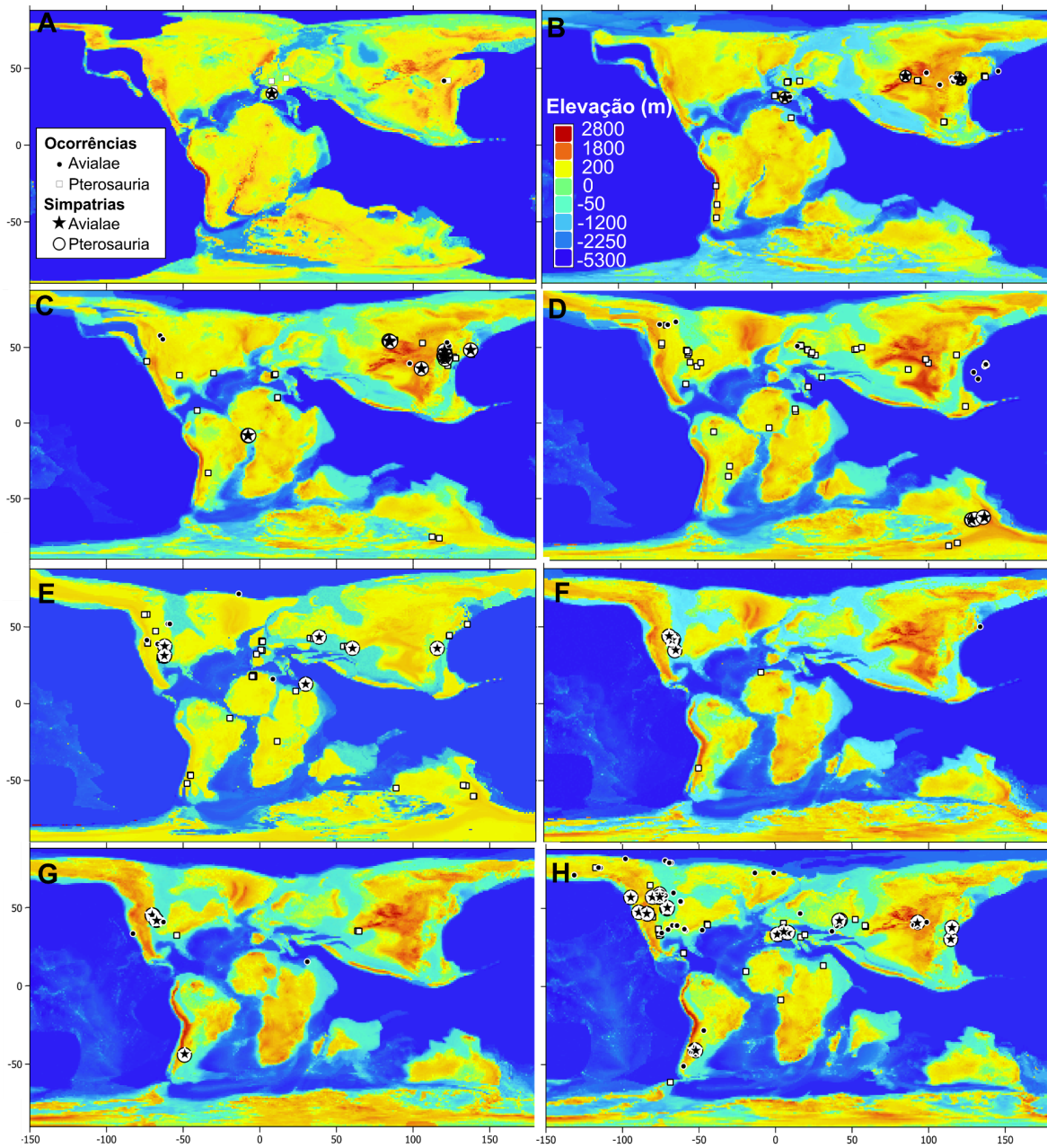


Figura 1. Mapa de ocorrência total e em simpatria de Pterosauria e Avialae ao longo do Cretáceo sobre o relevo/topografia considerando o Paleomodelo Digital de Elevação. Ocorrências de Pterosauria são mostradas em quadrados brancos e de Avialae em pontos pretos, destacando as coocorrências consideradas neste estudo (estrela preta para Avialae e círculo branco para Pterosauria). Áreas de maior altitude são representadas em vermelho e menor altitude em azul escuro. A) Berriasiano, B) Barremiano, C) Aptiano, D) Albiano, E) Cenomaniano, F) Coniaciano, G) Santoniano, H) Campaniano.

Posteriormente, os dados foram filtrados por gênero e organizados por idade e dieta no software R (R Core Team, 2024) usando o RStudio, eliminando ooespécies e icnofósseis (exceto para o Berriasiano, onde foi considerado um icnofóssil por representar o único indício de interação entre Pterosauria e Avialae deste estágio). A obtenção de dados foi facilitada pela riqueza de informações da PBDB, mas algumas correções precisaram ser realizadas. Utilizando a variável de dieta, comparou-se a proporção de coexistência, o número total de populações em simpatria e aplicou-se a análise do índice de sobreposição de Pianka (Pianka, 1974).

3.4 Nicho ecológico e diversidade

A correta estruturação de comunidades das espécies coocorrentes é necessária para que o estudo de nicho possa ser realizado. Optamos por utilizar um sistema de variáveis categóricas compreendendo apenas um eixo de nicho para as principais análises. A variável “dieta” será utilizada no cálculo de Nicho Eltoniano (os atributos funcionais de uma espécie e sua posição trófica correspondente; Elton, 1927) como eixo de nicho categórico no índice de sobreposição.

Para avaliar sobreposição nesse estudo, se utilizou da fórmula para cálculo do Índice de Sobreposição de Pianka. Onde O_{jk} é a medida de sobreposição de nicho entre as espécies j e k ; P_{ij} é a proporção do recurso i consumido pela espécie j ; P_{ik} é a proporção do recurso i consumido pela espécie k e n é o número total de recursos:

$$O_{jk} = \frac{\sum_i P_{ij} \cdot P_{ik}}{\sqrt{\sum_i P_{ij}^2 \cdot \sum_i P_{ik}^2}}$$

4 RESULTADOS

Ao longo do Cretáceo, foram encontrados um total de 215 táxons (gêneros) de Avialae e Pterosauria em simpatria (Tabela 1). Obtivemos atualizações nas dietas e hábitos de alguns táxons. Um táxon do gênero *Hesperornis* (Gingerich, 1973) e um *Gansus* (Wang *et al.*, 2016), foram corrigidos respectivamente para piscívoro e marinho (Tabela 1). Dentre os Pterosauria, as modificações foram referentes às suas dietas: *Caupedactylus* e *Tupuxuara* (Pêgas *et al.*, 2021) tiveram correções para carnívoro/piscívoro (abordando perspectiva de dietas mais generalistas), enquanto *Tapejara* e *Huaxiapterus* foram tidos como frugívoros e *Istiodactylus* (Martill, 2014) foi melhor interpretado como sendo um táxon de hábitos necrófagos (Tabela 1).

Tabela 1. Gêneros de Avialae e Pterosauria em simpatria separados por estágios do Cretáceo (destacando o intervalo de idade em milhões de anos atrás - Ma) e suas respectivas dietas: ! = carnívoros, !! = piscívoros, !!! = carnívoros piscívoros, * = insetívoros, # = frugívoros, #! = frugívoros e piscívoros, § = necrófagos.

Estágio (Ma)	Avialae	Pterosauria
Berriasiano (125,7-145,0)	! <i>Archaeornithipus</i>	!! <i>Pteraichnus</i>
	!! <i>Aquatilavipes</i> , ! <i>Concornis</i> , ! <i>Confuciusornis</i> , ! <i>Eoalulavis</i> ,	!! <i>Beipiaopterus</i> , !! <i>Boreopterus</i> , !! <i>Cathayopterus</i> , * <i>Dendrorhynchoides</i> , !! <i>Dsungaripterus</i> , !! <i>Elanodactylus</i> , !! <i>Eopteranodon</i> ,
Barremiano (121,4-125,7)	! <i>Eoenantiornis</i> , ! <i>Goseongornipes</i> , !! <i>Iberomesornis</i> ,	!! <i>Eosipterus</i> , !! <i>Europejara</i> , # <i>Feilongus</i> ,

!Ignotornis,
!Jixiangornis,
!Koreanaornis,
!Moguiornipes,
!Sapeornis,
!Shenzhouraptor,
!Yanorn.

!!Gegepterus,
!!Gladocephaloideus,
!!Haopterus,
§!Stiodactylus,
!!Moganopterus,
!!Ningchengopterus,
!!Pteraichnus,
!!Pterofiltrus,
!!Yixianopterus,
!!Zhenyuanopterus.

!Aberratiodontus,
!Alethoalaornis,
!!Aquatilavipes,
!Archaeorhynchus,
!Archaeovolans,
!Bellulia,
!Bohaiornis,
!Boluochia,
**Brevirostruavis,*
!#Camptodontornis,
!Cathayornis,
!Changzuiornis,
!Chaoyangia,
!Chiappeavis,
!Chongmingia,
!Confuciusornis,
!Cratoavis,
!Dapingfangornis,
!Dingavis,
!Eocathayornis,
!Evgenavis,
!Fortunguavis,
!!!Gansus,
!Gracilornis,
!Gyeongsangornipes,

!!Anhanguera,
!!Arthurdactylus,
#Aymberedactylus,
#Banguela,
!!Barbosania,
!#Brasileodactylus,
!!!Caupedactylus,
#Cearadactylus,
!!Chaoyangopterus,
!!Eoazhdarcho,
#Feilongus,
#Forfexopterus,
!!Guidraco,
!!Hongshanopterus,
#Huaxiapterus,
!!!krandraco,
!!Jidapterus,
!!Kariridraco,
!!Lacusovagus,
!!Liaoningopterus,
!!Liaoxipterus,
!!Longchengpterus,
!!Ludodactylus,

Aptiano
(113,0-121,4)

<i>!Houornis,</i>	<i>#Maaradactylus,</i>
<i>!Huoshanornis,</i>	<i>!!Nemicolopterus,</i>
<i>!Iteravis,</i>	<i>!!Nurhachius,</i>
<i>!Jeholornis,</i>	<i>!!Pteraichnus,</i>
<i>!Jianchangornis,</i>	<i>!#Santanadactylus,</i>
<i>!Juehuaornis,</i>	<i>!!Shenzhoupterus,</i>
<i>!Largirostrornis,</i>	<i>!!Sinopterus,</i>
<i>!Linyiornis,</i>	<i>#Tapejara,</i>
<i>!Longchengornis,</i>	<i>!!Thalassodromeus,</i>
<i>!#Longipteryx,</i>	<i>!#Tropeognathus,</i>
<i>!Longusunguis,</i>	<i>!!Tupandactylus,</i>
<i>!Mengciusornis,</i>	<i>!!!Tupuxuara,</i>
<i>!Microenantiornis,</i>	<i>!!Unwindia,</i>
<i>!Monoenantiornis,</i>	<i>!!Vesperopterylus.</i>
<i>!Musivavis, !Mystiornis,</i>	
<i>!Omnivoroptyx,</i>	
<i>!Parabohaiornis,</i>	
<i>!!!Parahongshanornis,</i>	
<i>!Parapengornis,</i>	
<i>!Pengornis,</i>	
<i>!Piscivoravis,</i>	
<i>!Piscivorenantiornis,</i>	
<i>!Pterygornis,</i>	
<i>!Rapaxavis,</i>	
<i>!Sapeornis,</i>	
<i>!Schizooura,</i>	
<i>!Shangyang,</i>	
<i>!Shengjingornis,</i>	
<i>!Similiyanornis,</i>	
<i>!Sinornis,</i>	
<i>!#Songlingornis,</i>	
<i>!Sulcavis,</i>	
<i>!Xiangornis,</i>	
<i>!Yangavis,</i>	
<i>!Yanornis,</i>	
<i>!Yixianornis,</i>	

	<p><i>!Yuanjiawaornis,</i> <i>!Zhongjianornis,</i> <i>!Zhouornis.</i></p>	
<p>Albiano (100,5-113,0)</p>	<p><i>!!Aquatilavipes,</i> <i>!Goseongornipes,</i> <i>!Ignotornis,</i> <i>!Jindongornipes,</i> <i>!Koreanaornis,</i> <i>!Nanantius,</i> <i>!!Uhangrichnus.</i></p>	<p><i>!!Anhanguera,</i> <i>!!Aussiedraco,</i> <i>!!Mythunga,</i> <i>!!Pteraichnus.</i></p>
<p>Cenomaniano (93,9-100,5)</p>	<p><i>!!Cerebavis,</i> <i>!Enantiophoenix,</i> <i>!!Flexomornis,</i> <i>!Horezmavis,</i> <i>!Koreanaornis,</i> <i>!!Uhangrichnus,</i> <i>!Zhyaornis.</i></p>	<p><i>!!Aetodactylus,</i> <i>!!Cimoliopterus,</i> <i>!!Lonchodectes,</i> <i>!!Microtuban,</i> <i>!!Mimodactylus,</i> <i>!!Pteraichnus.</i></p>
<p>Coniaciano (86,3-89,8)</p>	<p><i>!Apatornis, !Baptornis,</i> <i>!!Fumicollis,</i> <i>!!Hesperornis,</i> <i>!!Ichthyornis,</i> <i>!!Parahesperornis.</i></p>	<p><i>!!Alamodactylus,</i> <i>!!Dawndraco,</i> <i>!!Nyctosaurus,</i> <i>!!Pteranodon.</i></p>
<p>Santoniano (83,6-86,3)</p>	<p><i>!!Hesperornis,</i> <i>!!Iaceornis,</i> <i>!!Ichthyornis,</i> <i>!Neuquenornis,</i> <i>!!Parahesperornis,</i> <i>!Patagopteryx.</i></p>	<p><i>!!Nyctosaurus,</i> <i>!!Pteranodon.</i></p>

	!! <i>Aquatilavipes</i> ,	
	! <i>Baptornis</i> ,	
	! <i>Barrosopus</i> ,	
	!! <i>Brodavis</i> ,	
	! <i>Castignovolucris</i> ,	
	!! <i>Cimolopteryx</i> ,	
	! <i>Elsornis</i> ,	
	! <i>Gargantuavis</i> ,	!! <i>Aerotitan</i> ,
	! <i>Gettyia</i> ,	!! <i>Azhdarcho</i> ,
	! <i>Gobipteryx</i> ,	!! <i>Cryodrakon</i> ,
	!! <i>Hesperornis</i> ,	!! <i>Geosternbergia</i> ,
	!! <i>Hwangsani</i> ,	!! <i>Haenamichnus</i> ,
Campaniano	!! <i>Ichthyornis</i> ,	!! <i>Mistralazhdarcho</i> ,
(72,1-83,6)	! <i>Lamarqueavis</i> ,	!! <i>Montanazhdarcho</i> ,
	!! <i>Limenavis</i> ,	!! <i>Pteranodon</i> ,
	!! <i>Maaqwi</i> ,	!! <i>Volgadraco</i> ,
	!! <i>Martinavis</i> ,	!! <i>Zhejiangopterus</i> .
	! <i>Mirarce</i> ,	
	! <i>Neornithes</i> ,	
	!! <i>Palintropus</i> ,	
	! <i>Parvolithus</i> ,	
	!! <i>Uhangrichnus</i> ,	
	!! <i>Yandangornis</i> .	

Encontramos apenas uma simpatria para o início do Cretáceo (Berriasiano). Posteriormente, nos estágios Valanginiano e Hauteriviano essa coocorrência entrou em hiato, mas foi retomada no Barremiano e, no estágio seguinte, Aptiano, a simpatria teve a maior abundância aferida, superando todos os demais intervalos de tempo em todo o Cretáceo. Ainda assim, no final do Cretáceo, Campaniano, houve um aumento relativo na ocorrência simpátrica desses grupos em comparação com os estágios anteriores, desde o Albiano até o Santoniano (Tabela 1, Figura 2). Não houve identificação a nível de gênero para Pterosauria e Avialae em simpatria no estágio Maastrichtiano na plataforma *Paleobiology Database*.

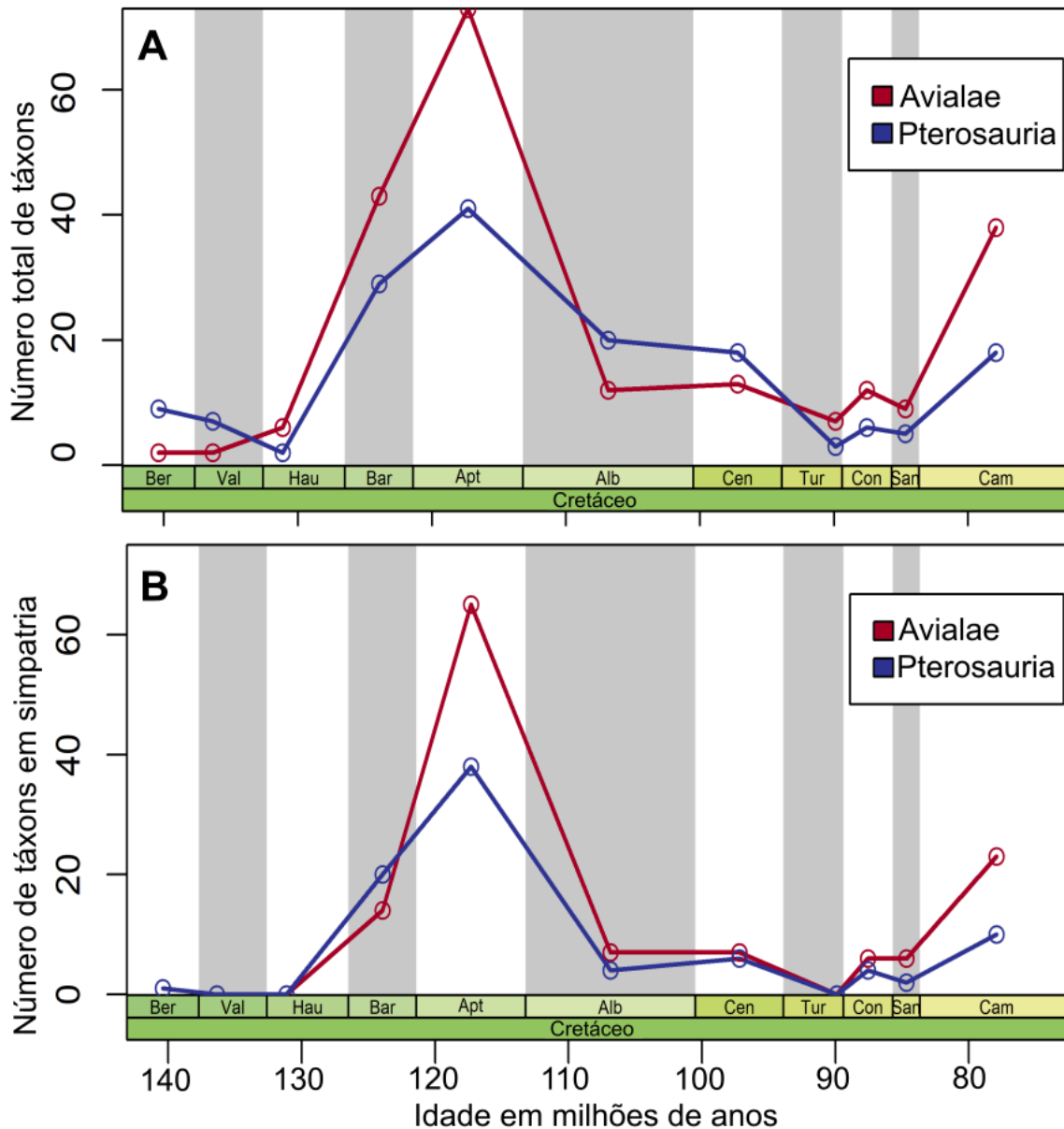


Figura 2. A) Número total de táxons de Avialae e Pterosauria ao longo do Cretáceo no eixo Y. B) Número total de táxons de Avialae e Pterosauria em simpatria durante o Cretáceo no eixo Y (ambos mostrando no eixo X a escala temporal em milhões de anos e abreviações que representam os estágios geológicos do Cretáceo: Ber = Berriasiano, Val = Valanginiano, Hau = Hauteriviano, Bar = Barremiano, Apt = Aptiano, Alb = Albiano, Cen = Cenomaniano, Tur = Turoniano, Con = Coniaciano, San = Santoniano e Cam = Campaniano).

Alguns táxons apresentaram uma maior permanência em estado de simpatria com a passagem do tempo. O número total de táxons conhecidos de Pterosauria se sobrepôs ao de Avialae durante o Barremiano, Valanginiano, mas o maior número

de táxons é de Avialae em todos os estágios após o Aptiano, mesmo enquanto o número de táxons conhecidos de Pterosauria no total foi maior, como observado no Albiano e Cenomaniano. A riqueza de espécies totais mostra uma intensa diversidade dos dois grupos entre os períodos Hauteriviano e Aptiano com um declínio constante de número de táxons entre os estágios Albiano e Turoniano e retomada do aumento de diversidade para os dois grupos na resultante entre Coniaciano e Campaniano (Figura 2).

Os resultados de sobreposição revelaram pouca sobreposição de nicho entre Avialae e Pterosauria no início do Cretáceo no estágio Berriasiano e ausência amostral no Valanginiano e Hauteriviano, porém esse padrão não se manteve ao longo do tempo. A partir do Barremiano, a sobreposição de nichos começou a ocorrer seguida por um declínio no Albiano. Porém, um aumento considerável na utilização de mesmos recursos entre os gêneros ocorreu no Cretáceo Superior, a partir do Cenomaniano e Coniaciano, com os maiores índices registrados, um valor inferior ao Aptiano durante Santoniano e terminando o período com expressão elevada na última idade registrada, a campaniana (Figura 3).

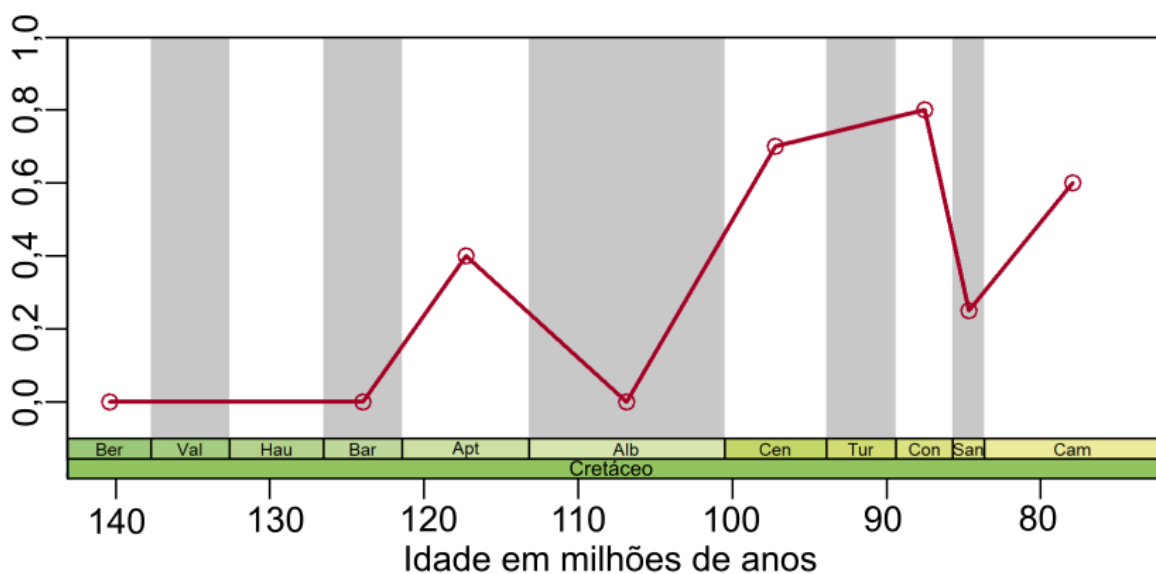


Figura 3. Sobreposição de nicho entre Pterosauria e Avialae no Cretáceo. Eixo Y representa os valores do índice de sobreposição de nicho entre os grupos, sendo sobreposição de nicho total igual a “1” (um) e total ausência de sobreposição igual a “0” (zero). Eixo X representa a escala temporal durante o Cretáceo em milhões de anos com abreviações dos estágios geológicos: Ber = Berriasiano, Val = Valanginiano, Hau = Hauteriviano, Bar = Barremiano, Apt = Aptiano, Alb = Albiano, Cen = Cenomaniano, Tur = Turoniano, Con = Coniaciano, San = Santoniano e Cam = Campaniano.

5 DISCUSSÃO

Neste estudo, investigamos a ocorrência simpátrica e a sobreposição de Nicho Ecológico Eltoniano (Elton, 1927) entre gêneros de Pterosauria e Avialae do Cretáceo, buscando entender as mudanças nos padrões de diversidade desses grupos no final do período (em especial, dos Pterosauria). Integramos ferramentas usadas frequentemente em estudos em ecologia e biogeografia atuais para o estudo em paleontologia, sendo o primeiro estudo a investigar esses padrões para esses grupos ao tomar como perspectiva de realização de sobreposição de nicho na dieta entre esses dois grandes grupos. De maneira inédita, vislumbramos um esboço sobre a diversidade de Pterosauria e Avialae do Cretáceo, inferimos sobre dados de coocorrência de táxons extintos e, conseqüentemente, debatemos sobre seus caminhos evolutivos e adaptações em resposta ao ambiente e a comunidade que exerciam.

Nossos resultados sugerem uma grande irradiação de ambos os grupos no Aptiano, podendo ser resultante de uma modificação ambiental decorrente de eventos climáticos de baixa temperatura nos estágios que o precedem, como o aumento do gelo nos polos durante o Valanginiano (Cavalheiro *et al.*, 2021) ou a onda de frio global relatada por Heimhofer *et al.* (2008) para o Hauteriviano. O fato de alguns dos depósitos fossilíferos de preservação excepcional (*Lagerstätten*) com ocorrência de ambos os grupos datarem do limite cronoestratigráfico Aptiano/Albiano também deve ser observado (Martill & Frey, 1998; Naish *et al.* 2007). Ao manter um padrão de alta e baixa de táxons tanto de Avialae quanto de Pterosauria para todos os estágios, é factível a interpretação de que esses grupos tinham respostas semelhantes e suas populações reagiam de forma similar às mudanças no ambiente ao longo do tempo. Contudo, é interessante observar a tomada pela dianteira no número de táxons de Avialae no Aptiano, sugerindo uma radiação adaptativa mais intensa do que a já esboçada para Pterosauria (Andres *et al.*, 2012).

A baixa sobreposição de nicho de Avialae e Pterosauria entre os estágios Berriasiano e Barremiano, quando havia o maior número de Pterosauria em relação

à Avialae em coexistência, mostra o início de uma tendência à exclusão competitiva (Gause, 1934). Contudo, o padrão não se manteve ao longo do tempo, pois ao longo do Albiano até o fim do Cretáceo houve uma elevada taxa de sobreposição com apenas um leve declínio durante o Santoniano, indicando competição por recursos semelhantes, especialmente no Cenomaniano, Coniaciano e Campaniano, mesmo não sendo os estágios com o maior índice de simpatria registrados (Figura 3). No mesmo estágio de tempo em que as sobreposições de nicho se acentuaram, a riqueza de Avialae em simpatria com Pterosauria aumentou (Figura 2), mostrando uma maior variedade de táxons, conseqüentemente, elevando a pressão competitiva indireta, pela coleta de recursos, dos Avialae sobre os Pterosauria. Nessa interpretação, apenas espécimes de Pterosauria eficientes (Pianka, 1966) ou com estratégias distintas na obtenção de recursos poderiam permanecer em estado de coexistência (Hutchinson, 1959; MacArthur e Levins, 1972), enquanto a aparente leve pressão seletiva dentro do grupo de Avialae pode ter favorecido um fator de pressão intrínseco levando à variedade de estratégias de coleta e forrageamento, resultando na diversificação de espécies (Ricklefs, 2010).

No momento em que as condições ambientais se tornam limitantes à vida, de maneira geral, a ocupação de nichos ecológicos destinados às Aves pareceu mais promissor, mas além da dieta ainda é importante considerar, para perspectivas futuras, a influência do tamanho corporal, capacidade de dispersão (área de vida), gigantismo em táxons de Pterosauria e revisar se registros da *PaleobioDB*. Contudo, os resultados mostram indícios de que a sobreposição de nicho entre esses dois grupos pode ter influenciado na queda da diversidade de Pterosauria, mas ainda é incerto dizer com clareza quais foram as variáveis mais determinantes para a sobreposição numérica de Avialae durante o fim do Cretáceo. Isso evidencia a necessidade de mais análises a serem realizadas sobre o tema.

6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A influência das Avialae no ambiente pode ter sido um fator transformante na seleção de Pterosauria, visto que os resultados aqui apresentados indicam um grande aumento da pressão seletiva sobre a ocupação de nichos de animais de

pequeno a médio porte piscívoros, mostrando que as respostas populacionais de Pterosauria e Avialae às alterações ambientais tinham semelhanças. A riqueza de táxons das do grupo Avialae, superior à de Pterosauria durante a grande radiação do Aptiano, pode mostrar que Avialae apresentavam um maior potencial de plasticidade para adaptações na obtenção de recursos e ao ambiente em relação aos Pterosauria. Estes padrões podem ter sido o diferencial necessário para permanência das Aves após a Grande Extinção.

Os parâmetros obtidos podem ter sido influenciados pela generalização na base de dados de Pterosauria, sendo quase exclusivamente piscívoros, assim como em função do limite de área considerada neste estudo para simpatria. Entretanto, uma revisão abrangente está em andamento para a publicação deste estudo. Assim, resultados futuros permitirão analisar em profundidade as interações competitivas entre estes dois grupos e a sua relação com as variações da diversidade antes da extinção do Cretáceo.

7 REFERÊNCIAS

- Andres, B. (2012). The early evolutionary history and adaptive radiation of the Pterosauria. *Acta Geologica Sinica-English Edition*, 86(6), 1356-1365.
- Bennett S. C. (2003). Morphological evolution of the pectoral girdle of pterosaurs: myology and function. Geological Society, London, Special Publications, 217(1), 191-215. <https://doi.org/10.1144/gsl.sp.2003.217.01.12>
- Cavalheiro, L., Wagner, T., Steinig, S. *et al.* (2021). Impact of global cooling on Early Cretaceous high pCO_2 world during the Weissert Event. *Nat Commun* 12, 5411. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-25706-0>
- Elton, C. S. (1927). *Animal ecology*. Sidgwick and Jackson, London, UK.
- Gause GF. 1934. The struggle for existence. Baltimore: The Williams & Wilkins company.
- Gingerich, P. D. (1973). Skull of Hesperornis and early evolution of birds. *Nature*, 243(5402), 70-73.

- Heimhofer, U., Adatte, T., Hochuli, P. A., Burla, S., & Weissert, H. (2008). Coastal sediments from the Algarve: low-latitude climate archive for the Aptian-Albian. *International Journal of Earth Sciences*, 97, 785-797.
- Hutchinson GE. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist* 93: 245- 249.
- Li, Z., Wang, M., Stidham, T. A., Zhou, Z., & Clarke, J. (2022). Novel evolution of a hyper-elongated tongue in a Cretaceous enantiornithine from China and the evolution of the hyolingual apparatus and feeding in birds. *Journal of Anatomy*, 240(4), 627-638.
- MacArthur R, Levins R. 1967. The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist* 101(921): 377-385.
- MacARTHUR, R.H. & PIANKA, E.R. 1966. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*, 100: 603-609.
- Martill, D. M. & Frey, E., 1998. A new pterosaur lagertätte in N.E. Brazil (Crato Formation; Aptian, Lower Cretaceous): preliminary observations. *Oryctos*, 1:79-85.
- Martill, D. M. (2014). A functional odontoid in the dentary of the Early Cretaceous pterosaur *Istiodactylus latidens*: implications for feeding. *Cretaceous Research*, 47, 56-65.
- Mayr, G. (2016). *Avian evolution: the fossil record of birds and its paleobiological significance*. John Wiley & Sons.
- Naish D., Martill D.M., Merrick I. 2007. Birds of the Crato Formation. In: Martill, D.M., Bechly, G. Loveridge, R.F. (eds.) *Crato Fossil Beds of Brazil: Window into an Ancient World*. Cambridge University Press, p. 525-533.
- Ósi, A. (2011). «Feeding-related characters in basal pterosaurs: implications for jaw mechanism, dental function and diet» (PDF). *Lethaia* (em inglês). 44 (2): 136–152. doi:10.1111/j.1502-3931.2010.00230.x

- Pêgas, R. V., Costa, F. R., & Kellner, A. W. (2021). Reconstruction of the adductor chamber and predicted bite force in pterodactyloids (Pterosauria). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 193(2), 602-635.
- Pianka, E. R. (1974). Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 71(5), 2141-2145.
- QGIS.org (2024). *QGIS Geographic Information System*. QGIS Association. <http://www.qgis.org>
- R Core Team. (2024). R: A Language and Environment for Statistical Computing v 4.1.2. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>.
- Ricklefs, R. E. A economia da natureza. 2010. Ed.
- Ridley, M. (2009). *Evolução*. Artmed Editora.
- Schoener, T. W. (1974). Competition and the form of habitat shift. *Theoretical Population Biology*, 6(3), 265-307.
- Scotese, C. R. (1991). Jurassic and Cretaceous plate tectonic reconstructions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 87(1-4), 493-501.
- Scotese, C. R., & Wright, N. (2018). PALEOMAP paleodigital elevation models (PaleoDEMS) for the Phanerozoic. *Paleomap Proj*. <https://www.earthbyte.org/paleodem-resource-scotese-and-wright-2018/>
- Wang, Y. M., O'Connor, J. K., Li, D. Q., & You, H. L. (2016). New information on postcranial skeleton of the Early Cretaceous *Gansus yumenensis* (Aves: Ornithuromorpha). *Historical Biology*, 28(5), 666-679.
- Witton, M. P. (2008). A new approach to determining pterosaur body mass and its implications for pterosaur flight. *Zitteliana*, 143-158.
- Witton, M. P. (2013). *Pterosaurs: natural history, evolution, anatomy*. Princeton University Press.

Witton, M. P., & Habib, M. B. (2010). On the size and flight diversity of giant pterosaurs, the use of birds as pterosaur analogues and comments on pterosaur flightlessness. *PloS one*, 5(11), e13982.