



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO PAMPA**

**CAMPUS DE SÃO GABRIEL**

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

**DESCRIÇÃO DE NOVOS MATERIAIS REFERENTES À  
TAPEJARIDAE (PTEROSAURIA, PTERODACTYLOIDEA) DA  
FORMAÇÃO ROMUALDO (BACIA DO ARARIPE, CEARÁ, BRASIL)**

**DISSERTAÇÃO DE MESTRADO**

**Alex Sandro Schiller Aires**

**São Gabriel, RS, Brasil**

**2013**

**DESCRIÇÃO DE NOVOS MATERIAIS REFERENTES À  
TAPEJARIDAE (PTEROSAURIA, PTERODACTYLOIDEA) DA  
FORMAÇÃO ROMUALDO (BACIA DO ARARIPE, CEARÁ, BRASIL)**

**Alex Sandro Schiller Aires**

Dissertação apresentada ao Curso de Mestrado do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Área de Concentração em Ecologia e Sistemática da Universidade Federal do Pampa (UNIPAMPA - *Campus* São Gabriel), como requisito parcial para obtenção de Grau de

**Mestre em Ciências Biológicas.**

**Orientador: Prof. Dr. Sérgio Dias da Silva**

**Co-Orientador: Prof. Dr. Alexander Wilhelm Armin Kellner**

**Banca Examinadora:**

**Prof. Dr. César Leandro Schultz - UFRGS**

**Profa. Dra. Marina Bento Soares - UFRGS**

**Prof. Dr. Juliano Tomazzoni Boldo - UNIPAMPA**

**Profa. Dra. Juliana Manso Sayão – UFPE (Suplente)**

**São Gabriel, RS, Brasil**

**2013**

## **AGRADECIMENTOS**

À minha família e colegas pelo apoio...

Aos orientadores e amigos, Prof. Dr. Sérgio Dias Da Silva e Prof. Dr. Alexander Wilhelm Armin Kellner pela orientação, ensino e apoio...

À Universidade Federal do Pampa e ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas por ter possibilitado a oportunidade de executar o trabalho proposto...

Ao Museu Nacional e a Universidade Federal do Rio de Janeiro pelo empréstimo do material e demais auxílios...

Ao American Museum of Natural History pela confiança e empréstimo do material...

E a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo financiamento.

## RESUMO

O clado Pterosauria é constituído por répteis alados que viveram durante a Era Mesozóica (entre 215 a 65 milhões de anos antes do presente) e habitaram diversas regiões do planeta. Pertencente a este clado, o grupo Tapejaridae é caracterizado principalmente pela peculiar morfologia rostral e por não possuir dentes. O estudo filogenético de tapejarídeos do nordeste do Brasil é baseado na sua maioria em elementos do crânio, devido à escassez de esqueletos pós-cranianos. Este estudo descreve morfologicamente e classifica, através de análise filogenética, um novo espécime atribuído à Tapejaridae, proveniente da Formação Romualdo (Grupo Santana, Bacia do Araripe, CE). O material compreende dez vértebras articuladas (as três últimas cervicais e também as sete primeiras dorsais que se fusionam, formando o notário), o escapulocoracóide direito, a escápula e o coracóide esquerdos, um fragmento de esterno, o úmero direito parcialmente preservado, um fragmento da 4ª falange do dígito alar, a porção distal do fêmur direito e a porção proximal da tíbia/fíbula. Foram geradas três árvores na análise filogenética, sendo que em duas delas AMNH 22567 foi posicionado dentro de Thalassodrominae. Contudo, na outra árvore o espécime se posicionou como Tapejaridae basal. Mesmo assim, sua designação como Thalassodrominae se justifica pela presença de três forâmens posicionados dorsal e lateralmente ao canal neural nas vértebras cervicais; presença de notário e presença de um forâmen pneumático ventral na porção proximal do úmero. Estes materiais são os mais completos elementos pós-cranianos deste grupo de pterossauros descritos até o momento. Com relação à paleobiogeografia, Tapejaridae aparenta ter surgido no oeste da Eurásia durante o Neojurássico, migrando para sudoeste e dando origem as formas eocretácicas da Bacia do Araripe.

Palavras-chave: Thalassodrominae; Cretáceo Inferior; Grupo Santana; Morfologia do pós-crânio.

## ABSTRACT

Pterosauria is a clade composed of flying reptiles that lived during the Mesozoic Era (215 to 65 million of years before present) and inhabited various regions of the world. Within this large clade, Tapejaridae is mainly characterized by peculiar rostral morphology and absence of teeth. The phylogenetical studies of the tapejarids from northeastern Brazil are mainly based on cranial elements, due to shortage of postcranial skeletons. This study described and classified through a phylogenetical analysis, a new specimen ascribed to Tapejaridae from Romualdo Formation (Araripe Basin, CE), housed at the American Museum of Natural History (under the acronym AMNH 22567) and comments on the paleobiogeography of this group. The material comprises ten articulated vertebrae (three cervicals and seven subsequent dorsals fused, ones forming the notarium), a right scapulocoracoid, a left scapula and a left coracoid, a partial sternum, a right humerus, a fragment of 4th phalanx of the alar digit, a distal fragment of right femur and a fragment of the proximal portion of the right tibia/fibula. The phylogenetical analysis generated three different topologies, two of them placing AMNH 22567 within Thalassodrominae (subclade of Tapejaridae). In the other one, the specimen was placed in a basal position within Tapejaridae. Nonetheless, the presence of three foramina lateral and dorsal to the neural canal of the cervical vertebrae, the presence of a notarium and presence of a pneumatic foramen on the ventral side of the proximal portion of the humerus allow its assignation as a Thalassodrominae indet. The specimen comprises the more complete postcranial material for this subfamily described so far. Regarding the paleobiogeography of Tapejaridae, it appears to originated in western Eurásia during the Neojurassic and later migrated to southwest and irradiated to new Eocretacic forms in Araripe Basin.

Key words: Thalassodrominae; Lower Cretaceous; Santana Group; Post-cranial morphology

## Lista de Figuras – Texto integrador

<b>Figura 1</b>	<b>Mapa geológico da Bacia do Araripe.....</b>	<b>10</b>
<b>Figura 2</b>	<b>Estratigrafia do Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe.....</b>	<b>11</b>
<b>Figura 3</b>	<b>Cladograma mostrando as hipóteses de posicionamentos filogenéticos do clado Pterosauria.....</b>	<b>15</b>
<b>Figura 4</b>	<b>Estratograma dos principais grupos de pterossauros.....</b>	<b>16</b>
<b>Figura 5</b>	<b><i>Dsungaripterus weii</i>: crânio encontrado na Mongólia.....</b>	<b>19</b>
<b>Figura 6</b>	<b><i>Quetzalcoatlus northropi</i>: em A, crânio encontrado nos E.U.A.....</b>	<b>21</b>
<b>Figura 7</b>	<b>Comparação de tamanho entre os grandes pterossauros azhdarquídeos e alguns grandes mamíferos, incluindo o homem.....</b>	<b>22</b>
<b>Figura 8</b>	<b>Distribuição de diversos achados de Azhdarchidae pelo mundo.....</b>	<b>23</b>
<b>Figura 9</b>	<b><i>Tupuxuara longicristatus</i>: o primeiro crânio de Tapejaridae descrito.....</b>	<b>25</b>

<b>Figura 10</b>	<b><i>Tapejara wellnhoferi</i>: crânio e reconstituições artísticas.....</b>	<b>26</b>
<b>Figura 11</b>	<b><i>Tupandactylus imperator</i> e sua conspícua crista.....</b>	<b>29</b>
<b>Figura 12</b>	<b><i>Sinopterus dongi</i> o primeiro tapejarídeo chinês.....</b>	<b>32</b>
<b>Figura 13</b>	<b><i>Europejara olcadesorum</i>, o primeiro tapejarídeo europeu.....</b>	<b>34</b>
<b>Figura 14</b>	<b>Mapa paleobiogeográfico mostrando onde até o momento foram encontrados fósseis de Tapejaridae.....</b>	<b>34</b>
<b>Figura 15</b>	<b><i>Thalassodromeus sethi</i>, o grande tapejarídeo pescador.....</b>	<b>36</b>
<b>Figura 16</b>	<b>Alimentação de <i>Thalassodromeus</i>.....</b>	<b>37</b>
<b>Figura 17</b>	<b>Cladograma mostrando a filogenia de Pterosauria proposta por Wang et al (2012).....</b>	<b>39</b>
<b>Figura 18</b>	<b>AMNH 22567 antes da preparação mecânica.....</b>	<b>42</b>

## Lista de Figuras – Artigo

<b>Figure 1</b>	Thalassodromine AMNH 22567 photographs and drawing of the 7 <sup>th</sup> cervical vertebra.....	<b>50</b>
<b>Figure 2</b>	Thalassodrominae AMNH 22567 photographs and drawing of the 8 <sup>th</sup> cervical vertebra.....	<b>51</b>
<b>Figure 3</b>	Thalassodromine AMNH 22567 photographs and drawing of the 9 <sup>th</sup> cervical vertebra.....	<b>52</b>
<b>Figure 4</b>	Thalassodromine AMNH 22567 photographs and drawing of the notarium and a fragment of the sternum.....	<b>54</b>
<b>Figure 5</b>	Thalassodromine AMNH 22567 photographs and drawing of the right scapulocoracoid and left scapula and left coracoid.....	<b>56</b>
<b>Figure 6</b>	Thalassodromine AMNH 22567 photographs and drawing of the right humerus.....	<b>58</b>
<b>Figure 7</b>	Thalassodromine AMNH 22567 photographs and drawing of the 4 <sup>th</sup> phalanx of the wing digit in lateral.....	<b>59</b>
<b>Figure 8</b>	Thalassodromine AMNH 22567 photographs and drawing of the partial right femur.....	<b>60</b>
<b>Figure 9</b>	Thalassodromine AMNH 22567 photographs and drawing of the right femur and proximal part of the tibia/fibula.....	<b>61</b>
<b>Figure 10</b>	“Fittest” trees of Azhdarchoidea recovered in the present analysis .....	<b>62</b>



## **Lista de Abreviaturas e Siglas**

**Unipampa = Universidade Federal do Pampa**

**UFRJ = Universidade Federal do Rio de Janeiro**

**AMNH = American Museum of Natural History**

**MN = Museu Nacional**

**IMCF = Iwaki Museum of Coal and Fossils**

**Ma = milhões de anos**

**AP = antes do presente**

## SUMÁRIO

Resumo.....	02
Abstract.....	03
Lista de figuras – texto integrador.....	04
Lista de figuras – artigo.....	06
Lista de Abreviaturas e Siglas.....	07
1. INTRODUÇÃO .....	09
2. O ESTADO DA ARTE.....	10
2.1 Bacia do Araripe.....	10
2.1.1 Grupo Santana.....	12
2.2 Sistemática dos pterossauros.....	14
2.2.1 Pterodactyloidea.....	17
2.2.2 Azhdarchoidea.....	19
2.3 Tapejaridae.....	24
3. SOBRE O PRESENTE ESTUDO.....	40
3.1 Objetivos.....	40
3.2 Justificativa.....	40
4. MATERIAIS E MÉTODOS.....	41
COMPROVANTE DE SUBMISSÃO DE ARTIGO .....	43
New postcranial elements of the Thalassodrominae (Pterodactyloidea, Tapejaridae) from the Romualdo Formation (Aptian-Albian), Santana Group, Araripe Basin, Brazil.....	44
5. CONCLUSÃO.....	74
6.REFERÊNCIAS.....	75
7. ANEXO.....	87

## 1. INTRODUÇÃO

A Paleontologia é uma ciência que vem crescendo muito nas duas últimas décadas. Com o auxílio da mídia os cientistas têm levado o resultado de suas pesquisas até o meio popular, despertando a curiosidade sobre os animais que povoaram a terra a muitas épocas passadas.

O estudo dos répteis alados, os pterossauros, acompanha este crescimento, sobretudo por novas e recentes descobertas, as quais revelaram uma fantástica diversidade destes animais. Nos últimos anos, a China tem sido palco de inúmeros achados de fósseis incrivelmente bem preservados representando vários grupos diferentes, com peculiares morfologias e hábitos distintos. No Brasil, mais precisamente no nordeste, em sedimentos cretácicos da Bacia do Araripe, sul do Ceará, os últimos trinta anos também trouxeram muitas surpresas para os especialistas em pterossauros. Uma delas foi a descoberta de um novo clado, que comporta formas conspícuas e elegantes de pterossauros: os Tapejaridae. Esses arcosauros voadores apresentavam cristas enormes na cabeça e no rosto, às quais já foram atribuídas mais de uma finalidade. Para tornar ainda mais interessante o estudo deste grupo, descobertas bem recentes mostraram que eles também habitavam florestas onde hoje se situa Liaoning, no nordeste chinês. Tanto pelo enfoque paleobiogeográfico, quanto pelo anatômico e ecomorfológico, toda a descrição de um novo material referente a este grupo é bem vinda (KELLNER, 2006).

Aqui apresentamos uma revisão do estado da arte sobre os depósitos do Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, introdução aos Pterosauria, seguido do clado Pterodactyloidea, bem como sobre a filogenia, morfologia e comentários sobre a ecologia dos clados componentes de Tapejaroidea.

## 2. O ESTADO DA ARTE

### 2.1 Bacia do Araripe

A Bacia do Araripe situa-se no nordeste do Brasil, mais precisamente entre os estados do Ceará, Piauí e Pernambuco, com uma extensão de 9.000km<sup>2</sup> (180km no sentido Leste-Oeste e cerca de 70km no sentido Norte-Sul em seu trecho mais largo) (VIDAL; PADILHA; OLIVEIRA, 2006; ASSINE, 2007) (Fig. 1). Esta unidade foi formada durante a separação do supercontinente Gondwana no Mesozóico, mais precisamente quando houve a separação da América do Sul e África com a conseqüente abertura do Oceano Atlântico Sul. As rochas sedimentares que refletem a evolução da bacia são divididas em diferentes sequências: Formações Brejo Santo e Missão Velha (pré-rift: fim do Jurássico – início do Cretáceo), Formação Abaiara (syn-rift - Neocomiano), Grupo Santana (Formações Rio da Batateira, Crato, Ipubi, Romualdo) (pós-rift - Aptiano/Albiano) e Formações Arajara e Exu (pós-Albiano) (COIMBRA; ARAI; CARREÑO, 2002; VALENÇA; NEUMANN; MABESOONE, 2003; KELLNER; CAMPOS, 2006; ASSINE, 2007) (Fig. 2).

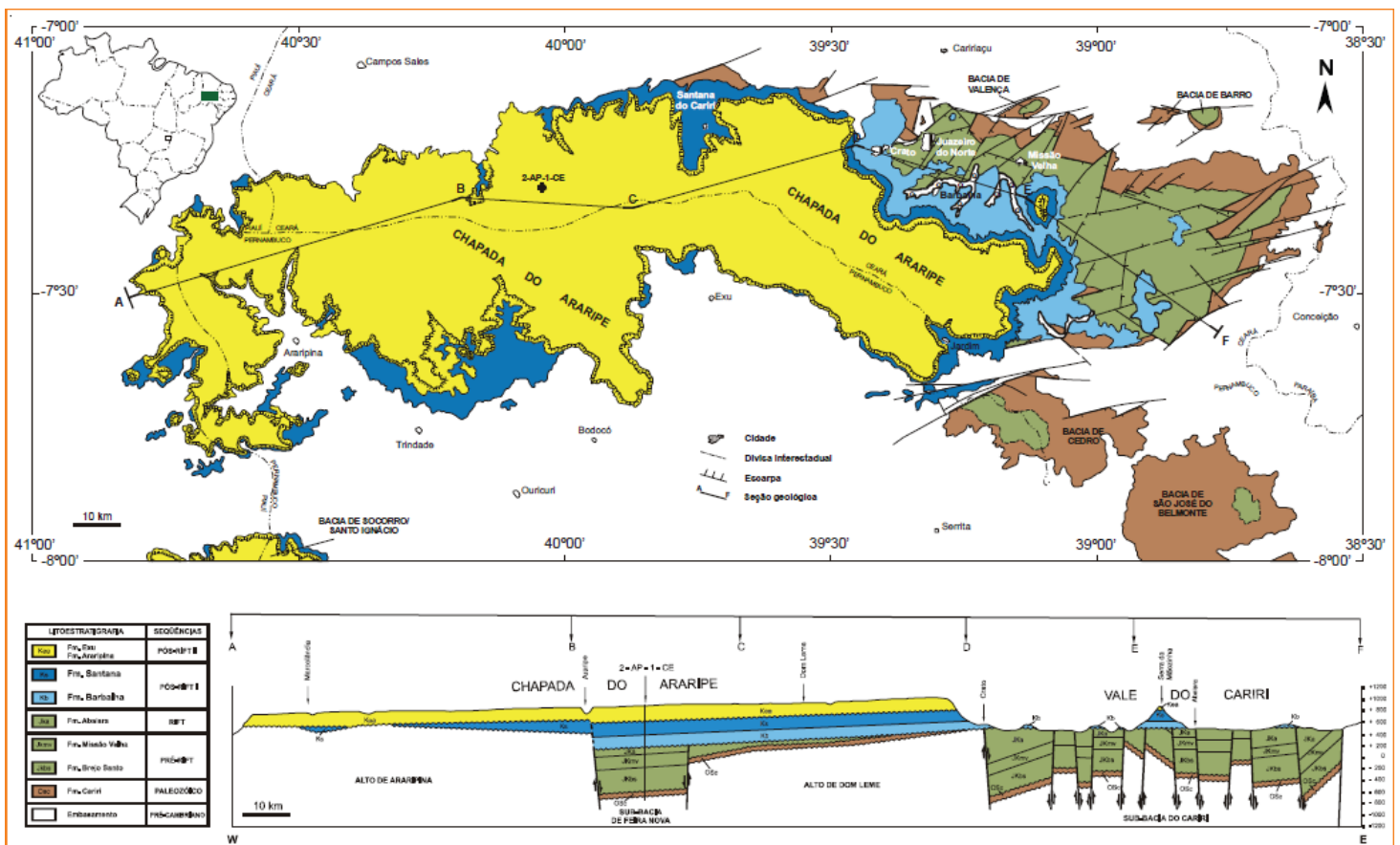


Figura 1 – Mapa geológico da Bacia do Araripe (extraído de Assine, 2007).

CHRONOSTRATIGRAPHY			BIOZONES	Araripe (1)	
TIME SCALE					
INTERNATIONAL	BRAZIL				
Ma	CRETACEOUS	Cenomanian	Cenomanian	<i>Nannoconus truitti</i> (n)	Exu Fm
		Albian	Albian	<i>Elasterosporites protensus</i> (p)	Arajara Fm
					Romualdo Fm
					Ipubi Fm
		Aptian	Alagoas	<i>Sergipea variverrucata</i> (p)	Crato Fm
					Rio da Batateira Fm
		Barremian	Jiquiá	<i>"Cytheridea" sp. sp.</i> (o)	
			Buracica	<i>Petrobrasia diversicostata</i> (o)	
				<i>Cypridea (Sebastianites) fida minor</i> (o)	
				<i>Coriicina coriacea</i> (o)	
		Hauterivian	Aratu	<i>Cypridea (Morinina?) bibullata bibullata</i> (o)	
				<i>Paracypridea obavata obavata</i> (o)	
		Valanginian	Rio da Serra	<i>Paracypridea brasiliensis</i> (o)	
				<i>Cypridea (Morinina?) candeensis</i> (o)	
		Berriasian		<i>Theriosynoecum varietuberatum</i> (o)	
Portlandian		sterile section			
Tithonian					

Figura 2 – Estratigrafia do Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe (modificado de Valença, Neumann e Mabeoone, 2003).

### 2.1.1 Grupo Santana

O Grupo Santana (subunidade da Bacia do Araripe) constitui-se em uma das mais importantes representações do Cretáceo brasileiro, apresentando uma grande diversidade e quantidade de fósseis animais e vegetais. Este grupo tem gênese marinha/lacustre, com sequências sedimentares estratificadas, quase horizontais, com siltitos argilosos, margas com concreções calcárias e bancos calcários, calcários laminados, siltitos, gipsita e folhelhos betuminosos com cerca de 250m de espessura. Da base para o topo, subdivide-se em quatro formações: Rio da Batateira, Crato, Ipubi e Romualdo (KELLNER; CAMPOS, 2006; VIDAL; PADILHA; OLIVEIRA, 2006) (Fig. 2). Valença, Neumann e Mabesoone (2003) também incluem a Formação Arajara nesse grupo.

A Formação Rio da Batateira (ou Formação Barbalha) que aparece na base, é a mais antiga e está caracterizada por arenitos intercalados por folhelhos e níveis finos de conglomerados. Estes folhelhos betuminosos com lâminas carbonáticas (Camadas Batateira) marcam o primeiro sistema lacustre da bacia e apresentam uma quantidade expressiva de fósseis, como peixes, conchostráceos e palinórfos (MAISEY, 1991; VIDAL; PADILHA; OLIVEIRA, 2006).

A Formação Crato, sobreposta, é formada por camadas de calcários laminados, argilas e siltitos, finamente estratificados interpretadas como depositadas em ambiente de lagos salinos. Uma grande quantidade e diversidade de fósseis de plantas (cicas, gimnospermas e angiospermas), insetos (mais de 300 espécies) e vertebrados (tartarugas, anuros, pterossauros, crocódilomorfos, entre outros aparece entre suas camadas (MAISEY, 1991; MARTILL; FREY 1998; KELLNER, 2006; VIDAL; PADILHA; OLIVEIRA, 2006; UNWIN; MARTILL, 2007).

A Formação Ipubi, sobreposta à Formação Crato, consiste em camadas de gipsita (evaporitos) intercaladas com folhelhos negros depositadas em ambientes costeiros e camadas de calcários sob condições salinares, devido à ingressão marinha procedente do Oeste. Possivelmente o ambiente era árido, pois os fósseis são mais escassos em comparação com a unidade sotoposta, aparecendo em nódulos contendo alguns peixes, quelônios e poucas plantas (MARTILL; FREY, 1998; VALENÇA; NEUMANN; MABESOONE, 2003; KELLNER; CAMPOS, 2006; VIDAL; PADILHA; OLIVEIRA, 2006; ASSINE, 2007; HEIMHOFER; MARTILL, 2007). Assine (2007) não a considera como uma Formação independente e sim como parte da Fm. Crato.

A Formação Romualdo, sobreposta à Fm. Ipubi apresenta camadas argilosas, areníticas e silticas que foram depositadas sob condições de clima úmido e com dulcificação rápida da bacia, representando um ecossistema com inúmeras lagoas. A característica principal é a presença de camadas contendo concreções calcárias e matacões carbonáticos que preservaram uma grande quantidade e diversidade de fósseis de plantas e algas, invertebrados e vertebrados desde aquáticos como tubarões, raias, várias espécies de peixes ósseos, crocodilos e tartarugas, como também terrestres e aéreos, no caso dinossauros e pterossauros; inclusive alguns com preservação de tecidos moles (MAISEY, 1991; VALENÇA; NEUMANN; MABESOONE, 2003; KELLNER; CAMPOS, 2006; VIDAL; PADILHA; OLIVEIRA, 2006; ASSINE, 2007; HEIMHOFER; MARTILL, 2007).

As Formações Arajara e Exu, que aparecem no topo do grupo, são representadas por siltitos, folhelhos e arenitos finos argilosos com marcas de ondas. Estes consistem em um ciclo regressivo e posterior retomada de um ambiente costeiro lagunal e apresentam alguns fósseis de peixes (VALENÇA; NEUMANN; MABESOONE, 2003; VIDAL; PADILHA; OLIVEIRA, 2006; ASSINE, 2007; HEIMHOFER; MARTILL, 2007).

Os níveis de calcário aparecem em todas as formações do Grupo Santana, sejam laminados como na Formação Crato ou menos expressivos e em formato de nódulos como na Formação Romualdo. O dióxido de carbono se encontra em águas salobras e marítimas na forma de gases dissolvidos como carbonatos ou bicarbonatos, tendo importância no controle do mecanismo ácido-base do meio. Desta forma, quanto mais alta a temperatura do ambiente, maior a precipitação de carbonatos. Através desse tipo de análise geoquímica pode-se inferir que a temperatura durante boa parte do Mesozóico foi muito alta em comparação com a média atual. Tal situação é observada em depósitos de calcário de antigos lagos ao redor do planeta, como em Solnhofen na Alemanha (~160 Ma) (FRICKHINGER, 1994), Jehol na China (~120 Ma) (WANG et al., 1999) e Santana no Brasil (~115 Ma) (SARAIVA et al., 2010).

## 2.2 Sistemática dos pterossauros

Pterosauria (Kaup, 1834)

Clado composto por répteis voadores extintos conhecidos como pterossauros (do grego *pterus* = “asa” e *sauria* = “lagarto”), grupo relativamente diversificado de arcossauros que provavelmente evoluiu de pequenas formas arborícolas e que atingiu um considerável sucesso durante a Era Mesozóica (215 até 65 Milhões de anos AP). Atualmente são conhecidas mais de 120 espécies que habitaram quase todas as partes do planeta desde o Triássico Superior (Noriano) até o final do Cretáceo (Maastrichtiano), e desenvolveram uma grande variedade morfológica principalmente do crânio e possivelmente de hábitos alimentares (WELLNHOFER, 1991; BARRET et al., 2008; BUTLER et al., 2009; SAYÃO; VILA NOVA; ROMANO, 2012).

O registro fóssil mais antigo dos Pterosauria vem do Triássico (Noriano – 215 Ma.) da Itália. Compreende um exemplar de pequeno porte denominado *Eudimorphodon Zambelli*, 1973, o qual já apresentava praticamente todas as características morfológicas que definem o grupo. Em outras palavras, não são conhecidas formas de transição que liguem os Pterosauria a outros arcossauros. Devido a isso, a origem dos pterossauros rende inúmeros debates entre os cientistas, tendo sido vinculada a diversos grupos de vertebrados, como os prolacertiformes e algumas formas de arcossauros basais (Fig.3) (WELLNHOFER, 1991; PETERS, 2000; DALLA VECCHIA, 2003a-b; KELLNER, 2003a; BENTON, 2004; UNWIN, 2005). Atualmente, o posicionamento filogenético mais amplamente aceito é que Pterosauria forme juntamente com Dinosauromorpha o clado Ornithodira, e aparentados com *Scleromochlus taylori* Woodward, 1907, um pequeno réptil basal do Triássico (BENTON, 1999-2004). Em um ambiente florestado, os ancestrais dos pterossauros provavelmente eram arborícolas e para fugir dos predadores ou conseguir alimento, saltavam de uma árvore para outra, desenvolvendo gradativamente um voo planado eficiente e membranas nos membros que facilitassem uma melhor aterrissagem. O voo efetivo teria evoluído após sucessivos passos do ato de planar cada vez mais até árvores distantes, como ocorrido com os morcegos. Suspeita-se que os primeiros pterossauros tinham um voo pouco eficiente (WELLNHOFER, 1991; WILKINSON, 2007).



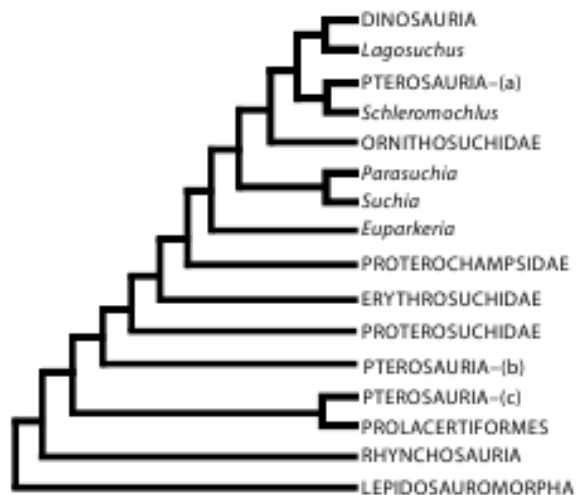


Figura 3 – Cladograma mostrando as hipóteses de posicionamentos filogenéticos do clado Pterosauria: em (a), dentro de Ornithodira e como grupo irmão de Dinosauria (mais aceita); em (b), como um arcosauro basal e em (c), como grupo irmão de Prolacertiformes. (extraído de Kellner 2003a).

A monofilia do grupo é unanimemente aceita, já que este reúne várias sinapomorfias ligadas à adaptação para o voo, tais como: ossos delgados e pneumatizados; junção do coracóide com o esterno (sendo este largo e com espinha ventral em sua extremidade anterior); fossa glenóide disposta lateralmente; membros anteriores alongados; metacarpais alongados e adaptados para biomecânica do voo e uma modificação peculiar no quarto dígito, além do osso pteróide que é exclusivo do clado e pode ter tido uma função de regulação do voo através da movimentação do patágio, como acontece nas asas dos aviões (WILKINSON; UNWIN; ELLINGTON, 2005; BENNETT, 2007d; PETERS, 2009). Quanto ao crânio (levemente construído e proporcionalmente grande em relação ao corpo), as sinapomorfias incluem: narinas externas dispostas posteriormente à fileira de dentes pré-maxilares; processo postero-dorsal da pré-maxila alongado (com contato direto com o frontal) e ausência da fenestra mandibular externa (ROMER, 1956; SERENO, 1991). Os Pterosauria estão divididos de forma genérica em dois clados menores: Rhamphorhynchoidea, considerado parafilético e composto por linhagens sucessivas de pterossauros basais com características cranianas próprias, metacarpais relativamente curtos e cauda longa; e Pterodactyloidea, monofilético e composto por pterossauros mais derivados (dentre suas características diagnósticas, destacam-se metacarpais alongados e cauda curta) (Fig.4) (WELLNHOFER, 1991; KELLNER, 2003a).



### 2.2.1 Pterodactyloidea

Grande clado de pterossauros derivados e muito diversificados que surgiu durante o Jurássico e persistiu até o fim do Cretáceo. Os Pterodactyloidea variavam muito quanto ao tamanho (desde alguns centímetros até mais de 12m de envergadura de asas) e também quanto à morfologia do crânio, das cristas sagitais e do rosto, o que sugere uma ocupação em vários nichos ecológicos diferentes (WELLNHOFER, 1991; UNWIN, 2005; SAYÃO; VILA NOVA; ROMANO, 2012). Segundo Kellner (2003a-b), Pterodactyloidea está dividido em Archaeopterodactyloidea e Dsungaripteroidea, sendo este último, por sua vez dividido em Nyctosauridae e em Ornitocheiroidea. Por fim, Ornitocheiroidea se ramifica em Pteranodontoidea e Tapejaroidea, objeto do presente estudo.

#### Tapejaroidea

Os Tapejaroidea (*sensu* Kellner 2003a) formam um clado de pterossauros com relativo sucesso, surgido provavelmente da metade para o final do Jurássico e que se dispersou durante todo o Cretáceo, diversificando-se em formas que ocupariam vários nichos ecológicos diferentes. Foi denominado por Kellner (2003a). Segundo o mesmo autor possui as seguintes sinapomorfias: uma crista frontal baixa e alongada; o supraoccipital é estendido em sentido posterior; a extremidade distal do processo paraoccipital é expandida e crista medial do úmero é massiva. Está dividido nos clados Dsungaripteridae, e Azhdarchoidea (KELLNER; HASEGAWA, 1993; KELLNER, 2003a-b).

## Dsungaripteridae

Young (1964) descreve um exemplar bem preservado de um pterossauro desconhecido proveniente de uma coleção institucional da China. Este era o primeiro representante dos pterossauros naquele país, embora fosse proveniente de uma região autônoma da Mongólia reivindicada pelo governo chinês. O espécime possuía uma peculiar crista supra pré-orbital baixa e em formato achatado lateralmente, uma crista parietal pequena e direcionada caudalmente, a maxila e a mandíbula eram curvadas dorsalmente em sua extremidade distal, formando uma espécie de “pinça” (usada provavelmente para apanhar pequenos animais), além de dentes, algo exclusivo quando comparado com outros membros de Tapejaroidea. O autor denominou o réptil voador de *Dsungaripterus weii* Young, 1964 (Fig.5) criando a então nova família Dsungaripteridae. Novamente Young (1973) descreve mais um representante para o grupo. Este, do final do Jurássico da Mongólia, era um pouco menor em comparação e apresentava menos dentes que o anterior; sendo denominado de *Noripterus complicidens* Young, 1973. Bakhurina (1982) também atribui a alguns fragmentos de membros, um novo gênero e espécie para este mesmo grupo: *Phobetor parvus* Bakhurina, 1982. Porém esta denominação é controversa, pois alguns autores o consideram como sinônimo júnior de *Noripterus*, argumentando se tratar provavelmente de um exemplar juvenil (UNWIN; BAKHURINA, 2003; KELLNER, 2003a; UNWIN, 2005; LÜ et al. 2009). Lü et al. (1997) estudaram o interior de um crânio de *D. weii* através de tomografias e puderam verificar que o cérebro do mesmo era antero-posteriormente alongado e a área correspondente aos bulbos olfatórios era reduzida, o que poderia significar que o olfato nesses animais era limitado. Assim, este animal possivelmente priorizava a visão ao invés do olfato, similarmente às aves.

Unwin (2003) e Lü et al (2009) definem como características diagnósticas para este clado: a ausência de dentes nas extremidades distais do rostro; processo parietal curto no formato de uma pequena vara estendido posterodorsalmente; crista sagital com estriações e o forâmen suborbital é formado pelo processo pós-orbital do jugal e lacrimal. Segundo os mesmos autores, neste se incluem além de *Dsungaripterus* e *Noripterus* (= *Phobetor*), *Lonchognathosaurus acutirostris* Maisch, Matzke & Sun, 2004, *Domeykodactylus ceciliae* Martill et al. 2000, *Puntanipterus globosus* Bonaparte & Sanchez, 1975, e possivelmente *Germanodactylus cristatus* Wiman, 1925. Maisch, Matzke e Sun (2004) ao descreverem *L. acutirostris*, reavaliaram a filogenia do grupo, com base principalmente em caracteres cranianos e chegaram à conclusão de que este é táxon irmão de *Dsungaripterus* e que o

restante destes gêneros formam um grupo parafilético, inclusive a relação entre *G. ramphastinus* e *G. cristatus*.



Figura 5 - *Dsungaripterus weii*: crânio encontrado na Mongólia (em vista lateral, sem escala) (Fonte: <http://en.wikipedia.org/wiki/Dsungaripterus>).

### 2.2.2 Azhdarchoidea

Grupo que reúne pterossauros sem dentes, em sua maioria piscívoros e com grande dispersão paleobiogeográfica, tendo vivido do final do Jurássico até o final do Cretáceo, e desaparecido junto com os dinossauros. Segundo Kellner e Campos (1992), Kellner e Langston (1996) e Kellner (2003a-b), o clado é sustentado pelas seguintes sinapomorfias: órbita posicionada abaixo da borda dorsal da fenestra nasoantorbital e a segunda falange do dígito IV (asa) é menor que um terço do tamanho da primeira. O clado está dividido em Azhdarchidae e Tapejaridae, porém a filogenia do grupo ainda é controversa. Witton (2010) descreveu um crânio parcial de um novo pterossauro para a Formação Crato, batizando-o de *Lacusovagus magnificens* Witton, 2010, que se diferenciaria dos Tapejaridae na morfologia da mandíbula e pela ausência da crista pré-maxilar. Também seria diferente dos Azhdarchidae pelo comparativamente menor comprimento do rostró e pela rasa extensão posterodorsal da pré-maxila. Com isso, o autor o coloca previamente como um Azhdarchoidea basal, porém, segundo o mesmo autor, esta classificação é problemática. Outro problema é o também recentemente descrito *Microtuban altivolans* Elgin & Frey, 2011 do Cenomaniano libanês que é baseado em poucos fragmentos de falanges e pedaços de ossos longos, o qual também é classificado por seus autores como um azdarcóide indeterminado.

## Azhdarchidae

Arambourg (1954, 1959) descreveu um fragmento de uma vértebra alongada (inicialmente confundida com um metacarpal, ver Martill et al. 1998) que fora encontrada em depósitos fosfáticos do Cretáceo da Jordânia, atribuindo-o ao que seria um réptil voador de grandes proporções e nomeando-o de *Titanopteryx philadelphiae* Arambourg, 1954. Também alguns anos depois, Lawson (1975) descreveu novos materiais do final do Cretáceo (Maastrichiano) que intrigaram especialistas: uma vértebra extremamente alongada e um úmero de grandes proporções. Tratava-se da descoberta do maior ser vivo que já voou pelos céus em todos os tempos: um gigante de mais de 12m de envergadura das asas, alto como uma girafa, longo pescoço e um grande rostro sem dentes; provavelmente um predador de vertebrados pequenos e médios (WITTON; NAISH, 2008). O autor batizou este fantástico animal de *Quetzalcoatlus northropi* Lawson, 1975 (Fig.6), aludindo a um poderoso deus da cultura mesoamericana: Quetzalcoatl, que quer dizer “grande serpente emplumada”. Langston (1981) questiona a validade destes dois gêneros de pterossauros gigantes e sugere que *Quetzalcoatlus* trata-se de um sinônimo de *Titanopteryx*. Tal questão permaneceu em aberto e as afinidades filogenéticas deste táxon ficaram incertas por algum tempo, até que Nesson (1984) descreve para o Turoniano do Uzbequistão, mais um grande exemplar de pterossauro, semelhante à forma norte-americana (embora bem menor) e o batiza de *Azhdarcho lanciolis* Nesson, 1984. O autor então posiciona o novo táxon juntamente com *Q. northropi* e *T. philadelphiae* em uma nova subfamília dentro de Pteranodontidae: Azhdarchinae. Mais tarde, Nesson e Jarkov (1989), Frey e Martill (1996), Martill et al (1998) ao verificarem a nomenclatura e o holótipo de *T. philadelphiae*, percebem que o nome genérico já fora dado a um tipo de díptero anteriormente, e o renomearam como *Arambourgiania* (Fig.7). Martill et al (1998) verificando também o seu holótipo e comparando com *Q. northropi*, concluíram que haviam diferenças nas vértebras e que estes realmente eram dois gêneros diferentes. Padian (1986) sugere a elevação de subfamília para família, deixando então o nome utilizado até hoje para o clado (Azhdarchidae). Este clado foi bem sucedido paleobiogeograficamente, com diferentes espécies encontradas em sedimentos do Cretáceo Superior por várias partes do globo, como no leste europeu: *Bakonydraco galaczi* Ösi, Weishampel & Jianu, 2005 na Hungria, *Hatzegopteryx thambema* Buffetaut, Grigorescu & Csiki, 2003 e *Eurazdarcho langendorfensis* Vremir, Kellner, Naish & Dyke, 2013 na Romênia; *Bogolubovia orientalis* Nesson & Jarkov, 1989; *Aralazhdarcho bostobensis* Averianov, Arkhangelsky & Pervushov, 2008; *Volgadraco bogolubovi* Averianov, Arkhangelsky & Pervushov, 2008 na Rússia

(NESSOV; JARKOV, 1989; AVERIANOV et al, 2005; AVERIANOV, 2007b; AVERIANOV; ARKHANGELSKY; PERVUSHOV, 2008); no Marrocos: *Phosphatodraco mauritanicus* Suberbiola et al, 2003; na América do Norte: *Montanazhdarcho minor* Padian; Riqcle; Horner, 1995 e na Ásia: *Zhejiangopterus linhaiensis* Cai & Wei, 1994 para a Fm. Tangshang (UNWIN; LÜ, 1997).

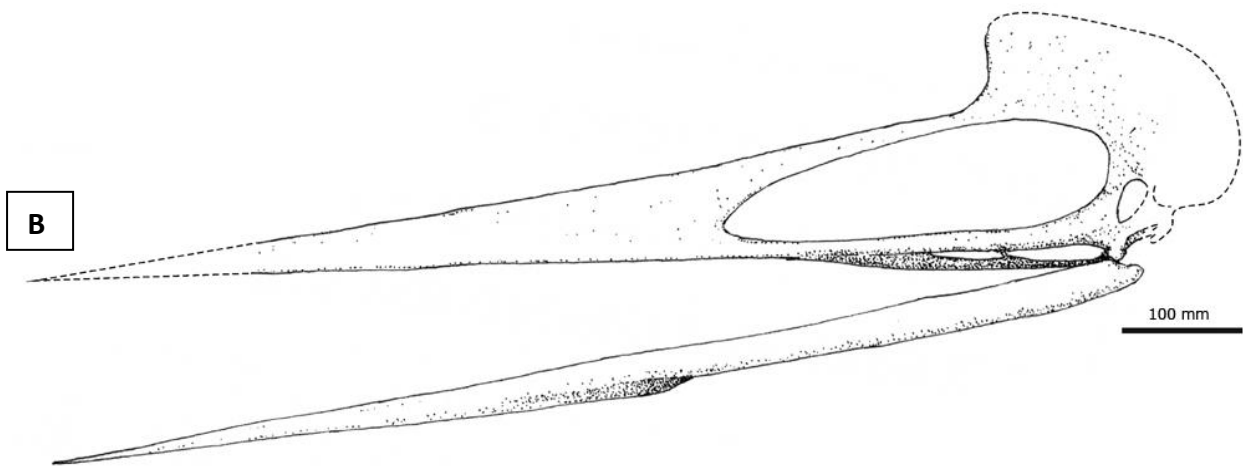
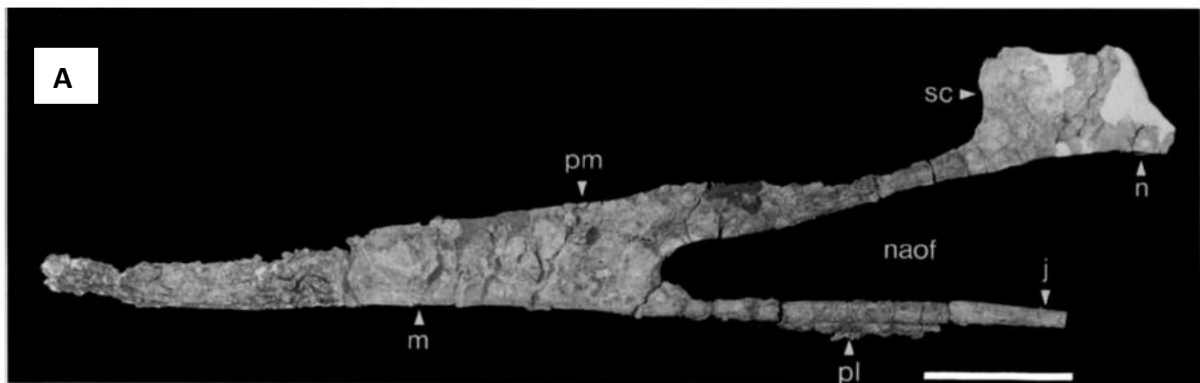


Figura 6 - *Quetzalcoatlus northropi*: em A, crânio encontrado nos E.U.A. (extraído de Kellner e Langston, 1996) e em B, reconstituição craniana (Escala: 10 cm).

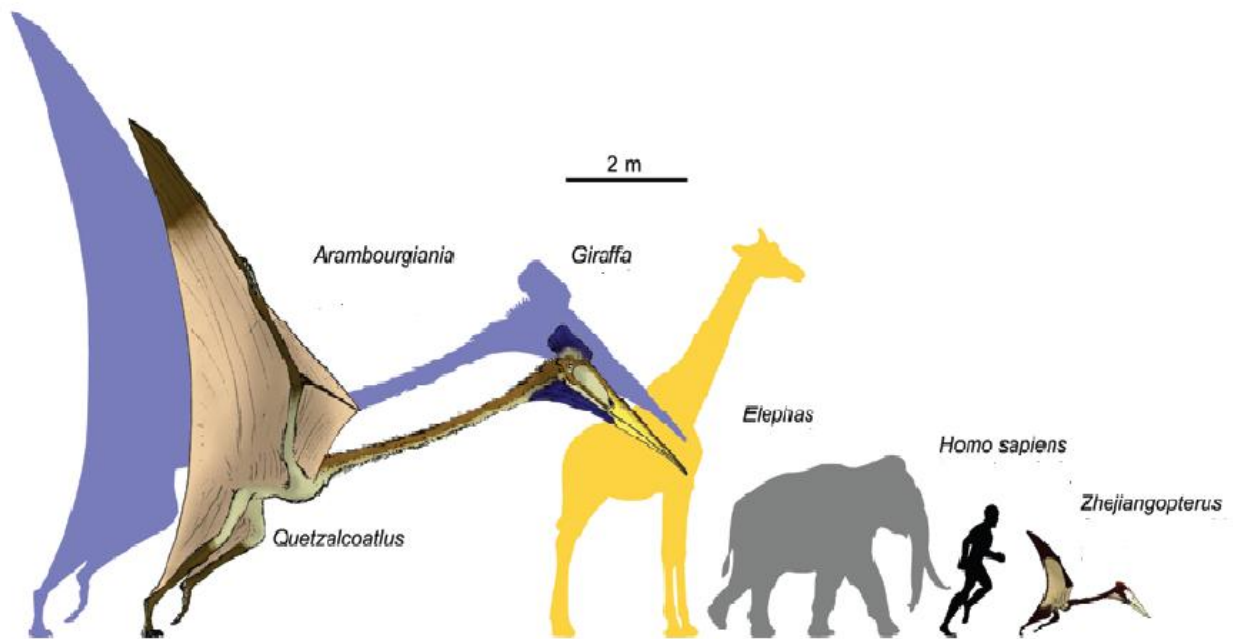


Figura 7 - Comparação de tamanho entre os grandes pterossauros azhdarquídeos e alguns grandes mamíferos, incluindo o homem. (Modificado de Witton, 2007).

Inúmeros fragmentos sem identificação em nível específico também foram achados em outras partes da Europa, África e Ásia (MURRY; WINKLER; JACOBS, 1991; KELLNER; MADER, 1996; BUFFETAUT et al. 1997; IKEGAMI; KELLNER; TOMIDA, 2000; BUFFETAUT, 2001; AVERIANOV; ATABEKYAN, 2005; AVERIANOV et al, 2005; LÜ; WITTON. 2007; WITTON; NAISH, 2008; AVERIANOV, 2010; RODRIGUES et al., 2011), o que indica uma dispersão mundial deste grupo (Fig.8).



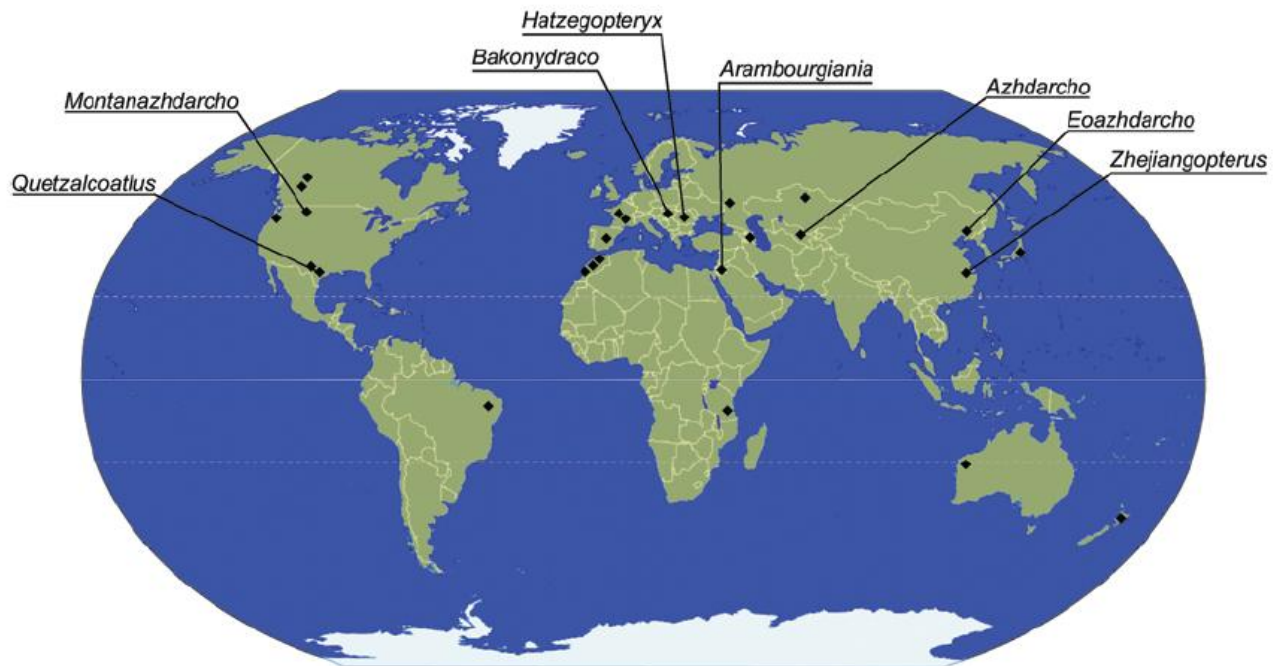


Figura 8 - Distribuição de diversos achados de Azhdarchidae pelo mundo (Extraído de Witton, 2007).

Recentemente, foi descrito para Solnhofen (Jurássico Superior) na Alemanha, um espécime que provavelmente é o mais antigo representante do grupo: *Aurorazhdarcho primordius* Frey, Martill & Tischlinger, 2011, que seria a forma mais antiga do grupo que posteriormente dispersou para o mundo durante o Cretáceo (FREY; MEYER; TISCHLINGER, 2011). Porém, uma vértebra atribuída ao grupo é também reportada para os depósitos de Tendaguru, na Tanzânia, que são mais antigos que os de Solnhofen (KELLNER 2003a). A partir do século XXI, vários azdarquídeos também foram descobertos na Formação Jiufotang (Aptiano) em Liaoning, na China: *Eoazhdarcho liaoxiensis* Lü & Ji, 2005, *Jidapterus edentus* Dong; Su & Wu, 2003, *Chaoyangopterus zhangii* Wang & Zhou, 2003a; e *Shenzhoupterus chaoyangensis* Lü et al, 2008. Lü et al. (2008) propõem que todas estas formas juntamente com *Eopteranodon lüi* Lü et al. 2006 (que é proveniente da Formação Yixian - um pouco mais antigo) (LÜ; ZHANG, 2005; LÜ et al, 2006) sejam posicionadas dentro de uma nova família: Chaoyangopteridae. Segundo este autor, esses pterossauros se distinguem dos outros Azhdarchidae por possuir uma barra no pré-maxilar excepcionalmente esguia, delimitando a fenestra nasoantorbital e a extensão de sua abertura posterior com a articulação da mandíbula. Essa proposição não foi adotada por todos, como por exemplo, Pinheiro et al. (2011), que ao analisar alguns caracteres cranianos, conclui que estes

pterossauros compõem uma subfamília dentro de Tapejaridae (Fig.19). Wang et al (2012) em uma nova análise reposicionam Chaoyangopterinae como um clado asiático menor dentro de Azhdarchidae, porém *E. lii* aparece como um tapejarídeo. Todos os Azhdarchidae possuíam rostro alongado, raso e sem dentes; vértebras cervicais muito alongadas com espinhos neurais muito reduzidos ou ausentes e apresentando “canais aéreos”, o que as tornava mais pneumatizadas. Apresentavam cristas occipitais de vários tamanhos, provavelmente funcionando como dimorfismo sexual e “display” de disputa e enfrentamento. A forma de alimentação poderia ser variada, no estilo “arpoador” dos Ciconiiformes, pescadores ou até mesmo carniceiros (KELLNER, 2003a; WITTON, 2007; WITTON; NAISH, 2008). Quando desciam até o chão, corriam risco de se tornarem presas de dinossauros terópodes, como mostra o artigo de Currie e Jacobsen (1995), no qual é descrita uma vértebra pertencente a um azdarquídeo com marcas de dentes de um destes predadores.

### 2.3 Tapejaridae

Ao analisarem partes de um novo crânio e falanges de um pterossauro encontradas em um nódulo calcário da Formação Romualdo (Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe) no nordeste brasileiro, Kellner e Campos (1988) verificaram se tratar de uma nova espécie, com morfologia particular e até então pertencente a um grupo de répteis voadores desconhecidos. O crânio apresentava algumas peculiaridades, como a ausência de dentes, presença de uma quilha mesial na região ventral do palato e a presença de crista sagital que começa na parte anterior da pré-maxila e se direciona para a região posterior do crânio. Os autores então o denominam de *Tupuxuara longicristatus* Kellner & Campos, 1988 (Fig.9), epíteto genérico que na língua indígena Tupi quer dizer “o bom espírito familiar”. Porém, neste artigo os autores não estabeleceram em qual grupo dentro de Pterodactyloidea o mesmo pertenceria. Logo depois, Kellner (1989) e Wellnhofer e Kellner (1991) apresentam mais um novo crânio incompleto, só que um pouco diferente do anterior: este possuía uma grande crista sagital (bem maior que a do outro espécime) na parte anterior do rostro e que se estendia para trás, além de uma ampla fenestra nasoantorbital que ocupava quase metade do crânio. A órbita era relativamente pequena e situada abaixo da linha desta fenestra e ao contrário do anterior, não havia a quilha mesial no palato. O autor então nomeia mais uma nova espécie um e novo gênero: *Tapejara wellnhoferi* Kellner, 1989 (Fig.10) (epíteto genérico que quer dizer “o ancestral” nas línguas indígenas locais) e com isso cria também o clado Tapejaridae, agrupando este e *Tupuxuara*. Segundo Kellner (2003a-b), Kellner (2004b) e Kellner e Campos (2007), as sinapomorfias que distinguem Tapejaridae são: (1) fenestra nasoantorbital

ocupando cerca de 45% do comprimento do crânio, (2) crista pré-maxilar iniciando na porção anterior do crânio e se estendendo posteriormente até a região occipital, (3) processo lacrimal do jugal relativamente fino, (4) órbita em forma de pera invertida e (5) presença de um amplo tubérculo na margem ventro-posterior do coracóide.

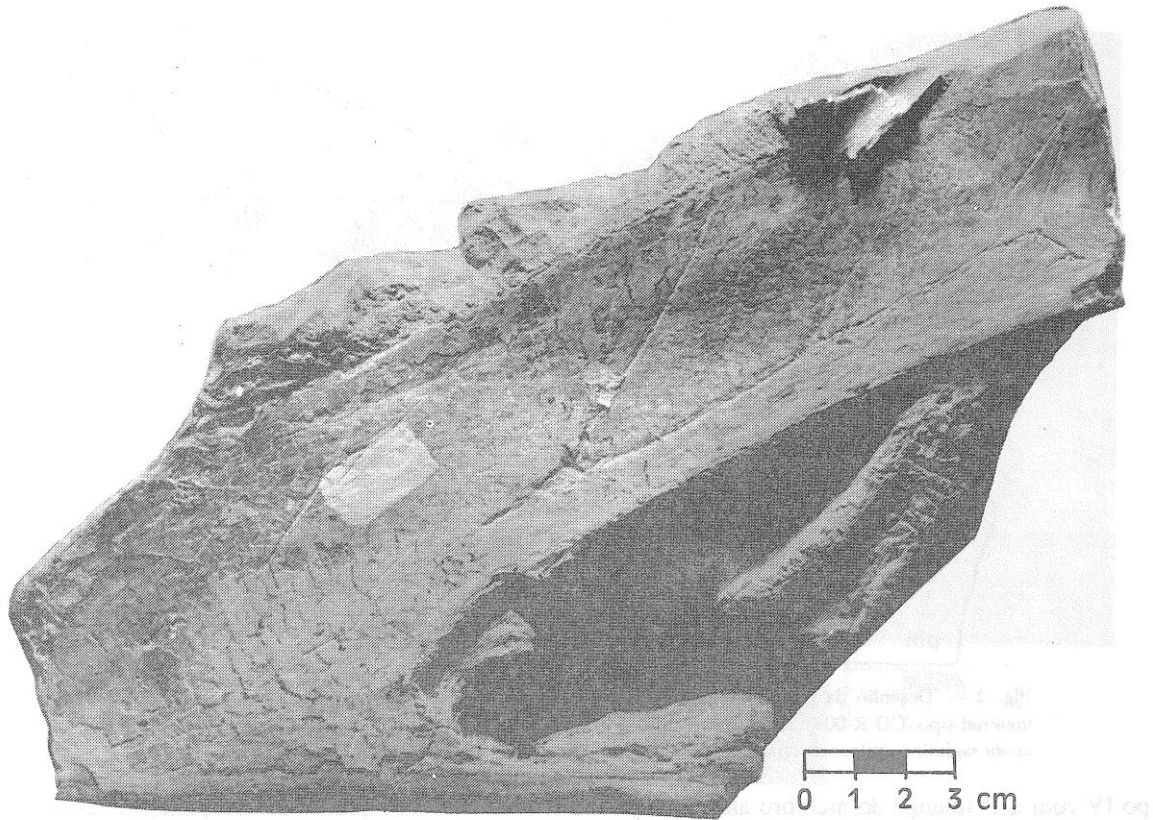


Figura 9 - *Tupuxuara longicristatus*: o primeiro crânio de Tapejaridae descrito (Extraído de Kellner e Campos, 1988). Vista lateral esq. Escala: 3cm

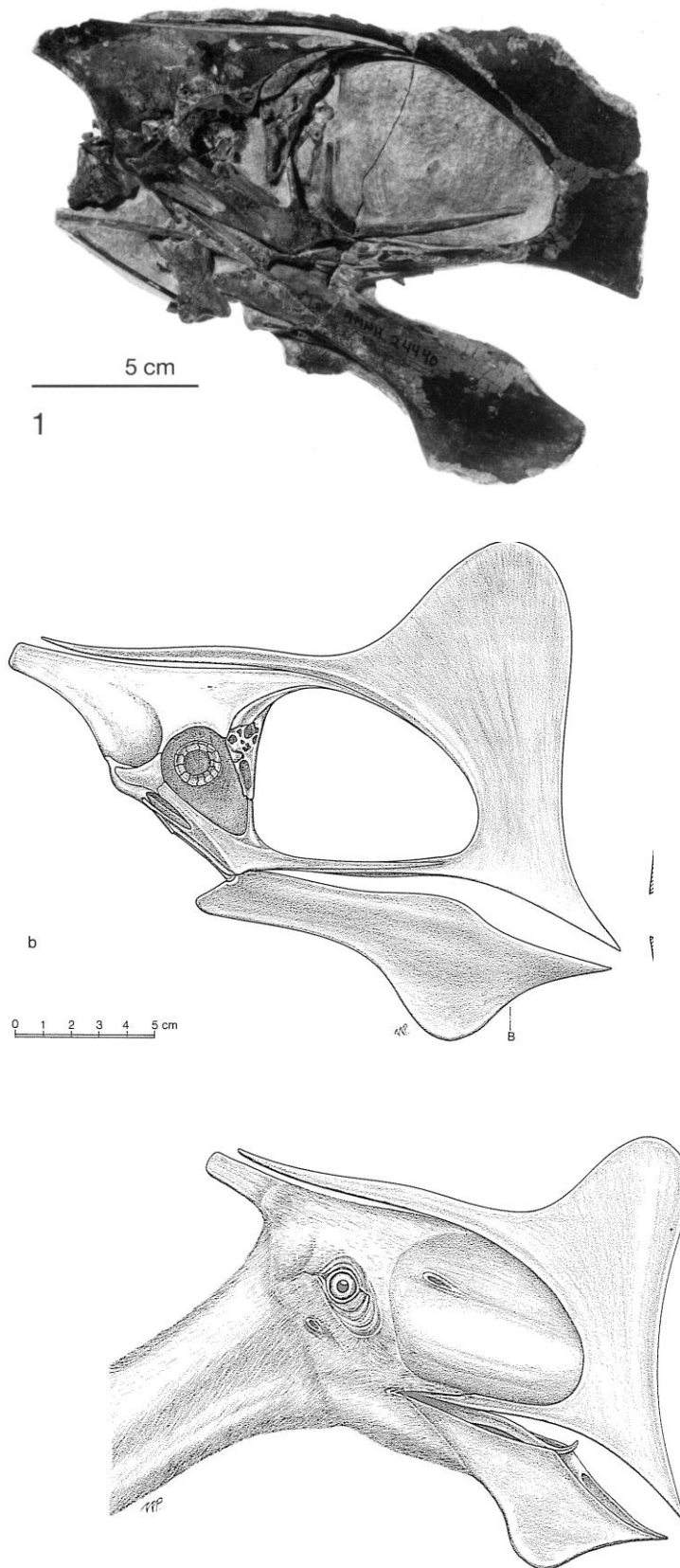


Figura 10 - *Tapejara wellnhoferi*: crânio e reconstituições artísticas (Extraído de Wellnhofer e Kellner, 1991). Vistas laterais dir. Escala 5cm

Descrições posteriores de novas espécies para o Albiano (115-110 Ma.) do Grupo Santana foram surgindo, como *Tupuxuara leonardi* Kellner & Campos, 1994, *Tupuxuara deliradamus* Witton, 2009, *Tapejara imperator* Campos & Kellner, 1997, *Tapejara navigans* Frey et al., 2003 e *Thalassodromeus sethi* Kellner & Campos, 2002. Segundo Kellner (2003a-b e 2004b), as análises cladísticas indicam que os tapejarídeos são um clado monofilético, e alguns caracteres cranianos e pós-cranianos sugerem uma relação de grupo irmão deste com Azhdarchidae. Segundo o autor, Tapejaridae divide-se em mais dois clados: Tapejarinae e Thalassodrominae.

#### Tapejarinae

Um crânio quase completo preservado em uma laje calcária da Formação Crato (em torno de 5 Ma. Mais antiga que a Fm. Romualdo) foi descrito como a nova espécie *Tapejara imperator* Campos & Kellner 1997. Este se distinguiria de *T. wellnhoferi* por apresentar a uma inclinação ventral da porção rostral das pré-maxilas e uma crista sagital bem maior e mais alta, além da fenestra nasoantorbital ocupar 60 % do comprimento total do crânio. Frey, Martill e Buchy (2003) apresentaram posteriormente um novo espécime, chegando a propor a espécie *T. navigans* baseando-se em um crânio um pouco menor, uma crista mais curta e alguns caracteres problemáticos nas suas projeções ósseas. Unwin e Martill (2007) criaram o gênero *Ingridia* para realocar estas duas espécies, porém, Kellner e Campos (2007) já haviam revisado a diagnose e realocam a primeira espécie em um novo gênero: *Tupandactylus imperator* Kellner & Campos, 2007 (Fig.11), distinguido pela presença da crista cranial grande com porção basal ossificada e baixa, estendendo-se muito além da região occipital; porção superior composta por tecido mole e porção anterior alta e com uma projeção em forma de espinho desenvolvido e orientado dorsalmente. Segundo o Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN), como foi publicado primeiro, o nome dado pelos pesquisadores brasileiros deve ser utilizado em detrimento ao dos ingleses, que deve ser considerado como sinônimo júnior.

Ainda segundo Kellner e Campos (2007) e Pinheiro et al. (2011), a segunda espécie é muito semelhante à primeira e parece ser representante do mesmo táxon. Pinheiro et al. (2011) comentam que a diferença de tamanho entre as duas pode se dar pelo estágio ontogenético anterior em que se encontra a segunda ou até mesmo dimorfismo sexual. *Tupandactylus imperator* é colocado como táxon irmão de *Tapejara wellnhoferi* e ambos então passaram a compor o clado Tapejarinae (KELLNER; CAMPOS, 2007). Elgin e Campos (2011) apresentam um novo espécime de *T. wellnhoferi* com alguns elementos pós-cranianos preservados em um nódulo calcário da Formação Romualdo. Dentre estes, partes das patas que em suas análises resultaram em uma conclusão de que estes pterossauros seriam melhor adaptados para andar em solo que os outros Ornitocheiroidea. Também concluíram que o indivíduo estudado tratava-se de uma forma juvenil. Eck, Elgin e Frey (2011) descrevem um único nódulo calcário da Formação Romualdo contendo vários indivíduos de *T. wellnhoferi* juntos, o que é muito raro para pterossauros. De acordo com estes autores, um deles se encontrava com a parte do endocrânio parcialmente preservada, o que possibilita interpretações sobre a visão destes animais, que poderia estar bem adaptada ao seu estilo de animal voador: mesmo com as órbitas pequenas, os lóbulos oculares eram grandes.



Figura 11 - *Tupandactylus imperator* e sua conspícua crista: em A, crânio preservado em uma lâmina calcária da Formação Crato (vista lateral dir.). Escala 3cm (Extraído de Campos e Kellner, 1997) e em B, reconstituição artística (Fonte: <http://voltairearts.deviantart.com/art/Tupandactylus-Final-Version-176698601>).

## Tapejaridae chineses

Em meio a inúmeros fósseis de pterossauros e outros animais que estavam surgindo em sedimentos do Grupo Jehol (nordeste da China) nos últimos anos, Wang e Zhou (2003) apresentaram o primeiro tapejarídeo para aquela região: *Sinopterus dongi* Wang & Zhou, 2003 (Fig.12), muito bem preservado em uma lâmina calcária. Embora menor que as formas encontradas na Bacia do Araripe, este foi o primeiro a apontar uma relação filogenética com os Tapejaridae brasileiros. Foram verificadas características que possibilitaram uma diagnose muito confiável para a inclusão do táxon em Tapejaridae: ausência de dentes, tubérculo no coracóide, fenestra nasoantorbital expandida, morfologia da parte proximal do úmero e presença da crista pré-maxilar/parietal. As diferenças básicas dos outros tapejarídeos se dão principalmente pelo tamanho, pela fenestra nasoantorbital marcadamente menor, porção anterior pouco desenvolvida da crista pré-maxilar e da crista cranial direcionada para cima. Devido à excelente preservação pode-se afirmar que este holótipo é o mais completo esqueleto de um tapejarídeo já descrito (WANG; ZHOU, 2003; KELLNER; CAMPOS, 2007).

No mesmo ano, Li, Lü e Zhang (2003), descreveram um novo esqueleto parcial de tapejarídeo chinês creditando-o inicialmente como a nova espécie *Sinopterus gui* Li, Lü & Zhang, 2003. Este seria menor, possuiria notário e apresentaria diferenças na crista e no fêmur. Porém Kellner e Campos (2007) ao examinarem melhor o holótipo, mostram que o mesmo não apresenta notário nem uma preservação do crânio que possibilite uma melhor análise da crista além de também questionarem as medidas tomadas pelos autores da espécie. Para Kellner e Campos e também Pinheiro et al. (2011), o espécime se trata de uma forma juvenil de *S. dongi*.

Lü e Yuan (2005) também descrevem um novo espécime, erigindo o nome de *Huaxiapterus jii* Lü & Yuan, 2005, diagnosticando da seguinte forma: tapejarídeo com morfologia intermediária, apresentando crista sagital da mandíbula mais profunda do que *Sinopterus* e mais rasa que *Tapejara*; extensão posterior da crista pré-maxilar arqueada em vista lateral; a margem ventral da maxila pouco curvada ventralmente e presença de uma fenda curta sobre a parte central da superfície palatal. Um ano depois, Lü et al. (2006c) ainda incluem mais uma espécie neste gênero: *Huaxiapterus corollatus* Lü et al., 2006, diferenciada da primeira por uma expansão em forma de machadinha na crista pré-maxilar acima da margem anterior da fenestra nasoantorbital. Porém Wang e Zhou (2006) questionam todo o gênero *Huaxiapterus*, em virtude da forma de preservação e medidas dos elementos que,



segundo eles, estariam incorretas. Alocaram-no então como sinônimo júnior de *Sinopterus*, e a espécie *H. jii* passando a ser denominada *Sinopterus jii*. Kellner e Campos (2007) concordam com esta colocação, porém advertem que a então proposta *S. jii* aparenta ser maior que *S. dongi* e que *H. corollatus* parece ser diferente de todos os outros tapejarídeos chineses, talvez merecendo uma nova denominação genérica. Lü et al. (2007) apresentam ainda mais uma espécie: *Huaxiapterus benxiensis* Lü et al. 2007, que seria diferente das outras por possuir uma crista parietal mais longa e delgada, além de um sulco raso na superfície dorsal da sínfise mandibular. De fato, em análises filogenéticas posteriores, *H. corollatus* e *H. benxiensis* aparecem separados de *Sinopterus* (PINHEIRO et al. 2011; WANG et al. 2012; VULLO et al. 2012).

Lü e Zhang (2005) descreveram partes de um esqueleto pouco preservado proveniente da Formação Yixian (um pouco mais antiga que a Fm. Jiufotang - da qual vieram todos os outros tapejarídeos) denominado um novo gênero-espécie: *Eopteranodon lii* Lü & Zhang, 2005, que como diz o nome, poderia tratar-se uma forma basal à Pteranodontidae. Um ano depois, Lü e Ji (2006) analisaram a filogenia dos materiais de Liaoning e baseando-se nestes poucos materiais, realmente posicionaram *E. jii* como uma forma basal neste clado. Porém, no mesmo ano, Lü et al. (2006a) publicaram uma descrição de um segundo espécime em melhor estado de preservação, com mais detalhes e uma certa semelhança das vértebras cervicais e do úmero com os tapejarídeos. De fato, as últimas análises filogenéticas realizadas por Wang et al. (2012) e Vullo et al. (2012) com um maior aporte de caracteres, confirmaram este resultado e colocaram esta espécie como um Tapejaridae e talvez como um provável ancestral das formas que aparecem em estratos posteriores.



Figura 12 - *Sinopterus dongi* o primeiro tapejarídeo chinês: Esqueleto quase completo encontrado em uma lâmina calcária da Formação Jiufotang (Liaoning, China) (Extraído de Wang e Zhou, 2003). Escala 5cm. Vista dorsal.

## Tapejarinae europeu

Recentemente com base em alguns fragmentos de crânio, uma nova espécie foi descrita para o Barremiano da Espanha: *Europejara olcadesorum* Vullo et al., 2012 (Fig.13), consistindo na primeira referência do grupo para a Europa. Nestes depósitos, ocorrem outros vertebrados e muito material fóssil vegetal de angiospermas basais, o que levou os autores a propor uma relação destes pterossauros com a dispersão destes vegetais no Cretáceo Inferior (VULLO et al., 2012). A análise filogenética o classificou como um Tapejarinae, relacionado proximamente com os seus correspondentes brasileiros. Também alguns materiais fragmentários atribuídos à Tapejaridae foram também descritos para o Cenomaniano da América do Norte (Formação Javelina nos Estados Unidos) e da África (Kem Kem Beds no Marrocos) (WELLNHOFER; BUFFETAUT, 1999; KELLNER; CAMPOS, 2007).

Devido a presença deste clado desde a China até a América do Sul, passando agora pela Europa e possivelmente na África, Kellner (2004b) e Vullo et al (2012) comentam que a sua origem pode ter se dado na Eurásia e a sua distribuição paleobiogeográfica pode ter sido significativamente maior do que se conhece atualmente, embora o registro fóssil até o momento seja escasso em outras localidades (Fig.14). A sua filogenia também está em aberto, e novas contribuições que preencham as lacunas devem surgir nos próximos anos.



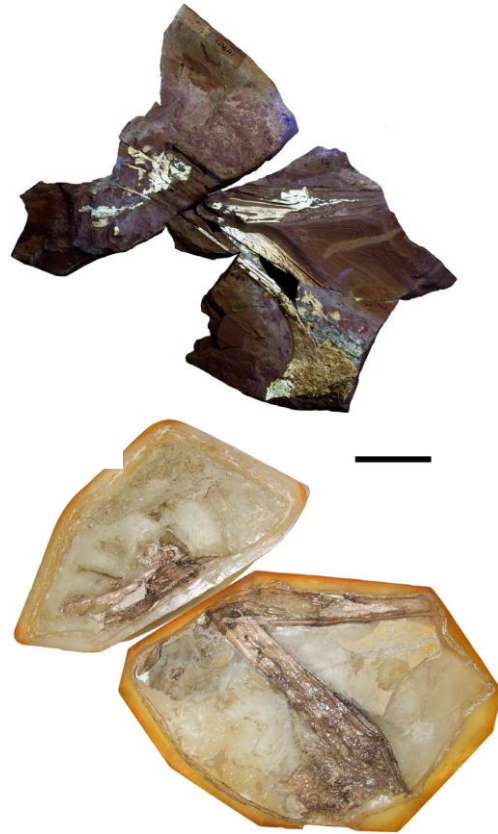


Figura 13 – *Europejara olcadesorum*, o primeiro tapejarídeo europeu – extraído de Vullo et al. (2012). Escala 5cm

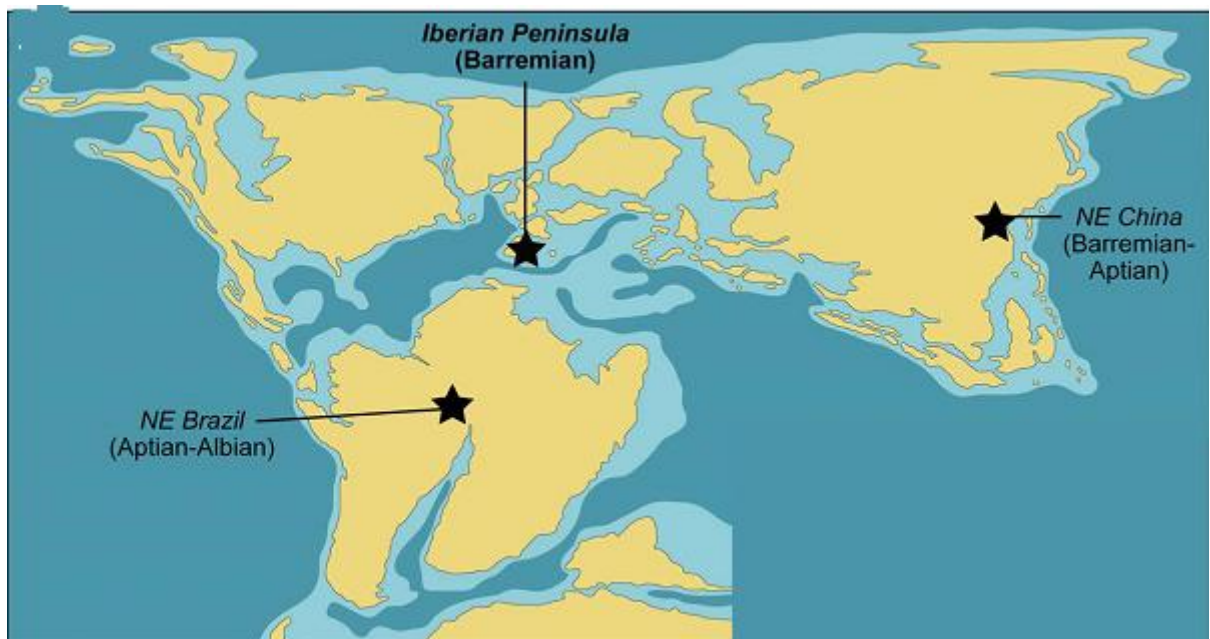


Figura 14 – Mapa paleobiogeográfico mostrando onde até o momento foram encontrados fósseis de Tapejaridae (Modificado de Vullo et al. 2012)

## Thalassodrominae

Kellner e Campos (2002) apresentaram ao mundo um novo pterossauro proveniente da Formação Romualdo que causou surpresa e euforia entre os pesquisadores da área: batizado de *Thalassodromeus sethi* Kellner & Campos, 2002 (que significa “o corredor dos mares de Seth”, o deus egípcio das tempestades e do deserto) (Fig.15), esse pterossauro de grande porte possuía uma ampla crista com cerca de 1,42m, com indícios de irrigação por vasos sanguíneos que se iniciava na extremidade da maxila e se estendia até além da parte posterior do crânio, ocupando cerca de 75% do mesmo. Essa crista pode ter tido desempenho nas exibições sexuais, talvez regulação térmica ou reconhecimento da espécie. Os autores sugeriram que este pterossauro possivelmente tinha um hábito de pesca semelhante à ave atual *Rynchops* sp. (conhecida como “talha-mar”), que alça vôos rasantes sobre uma superfície aquática estendendo a mandíbula por sobre a mesma e cortando-a até encontra um peixe e capturá-lo como se fosse uma espécie de “pinça de arrastro” (Fig.16). Humphries et al. (2007) após analisarem a sua biomecânica, tamanho da mandíbula e do pescoço, concluíram que tal forma de pesca seria inviável, pois segundo estes autores, demandaria muito gasto de energia para uma captura incerta.

Em virtude da grande fenestra nasoantorbital e pela porção ossificada da crista sagital iniciando na parte anterior do crânio e dirigindo-se posteriormente, sendo mais larga do que em Tapejarinae, *T. sethi* e *Tupuxuara*, são alocados em um novo clado dentro de Tapejaridae: Thalassodrominae Kellner & Campos, 2007. Unwin (2003a) entende que a presença do notário e a perda do contato entre os metacarpais I-III e o sincarpal sugerem uma relação mais próxima destas formas com os azdarquídeos, dentro de um grupo chamado Neoazhadarchia, o que tornaria Tapejaridae parafilético. Kellner (2004b) não concorda com tal afirmação e coloca que o contato entre estes elementos carpais não pode ser acessado entre os tapejarídeos. Martill e Naish (2006) e Lü et al (2006c) continuam a advogar tal posição parafilética de Tapejaridae sustentando esta perda de contato dos carpais, porém baseando-se em materiais não publicados. Os autores ainda questionam a validade das sinapomorfias propostas por Kellner (2004b). Kellner e Campos (2007) novamente contra argumentaram em favor da monofilia do grupo, apresentando estes elementos completamente preservados que atestariam o alcance do metacarpal com o carpal. Witton (2009) ao descrever uma nova espécie para *Tupuxuara*: *T. deliradamus*, sugere que Thalassodrominae seja convertido em Thalassodromidae, porém estudos filogenéticos posteriores envolvendo uma série de caracteres tanto cranianos como pós-cranianos (WANG et al. 2009 e WANG et al. 2012 e

VULLO et al.2012) não confirmam este ponto de vista, mantendo o mesmo como sub-clado de Tapejaridae.

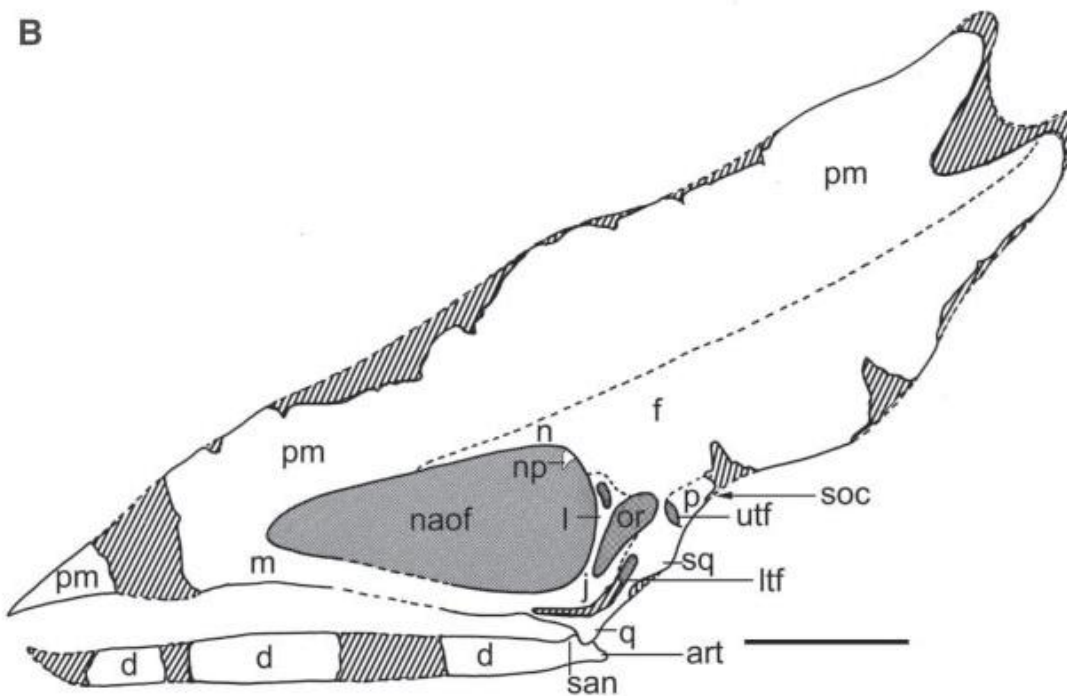


Figura 15 - *Thalassodromeus sethi*, o grande tapejarídeo pescador: e A, crânio quase completo encontrado em um nódulo calcário da Formação Romualdo e em B, reconstituição do espécime (Extraído de Kellner e Campos, 2002). Escala 20cm. Vistas laterais.

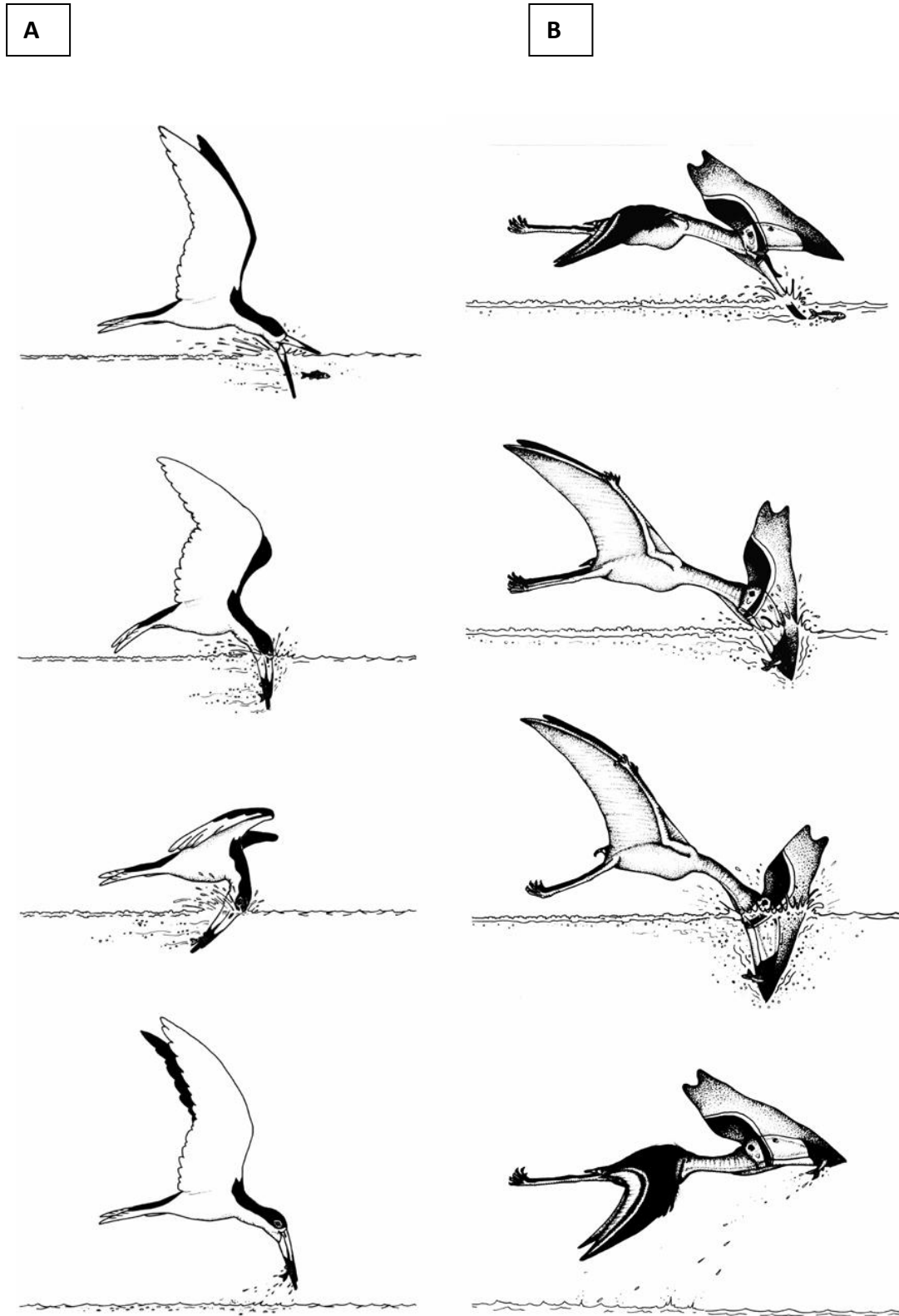


Figura 16 – Alimentação de *Thalassodromeus*: Em A, a ave atual *Rynchops* sp. e em B, reconstituição artística de *T. sethi* e comparação hipotética com a forma de pesca (Extraído de Kellner e Campos, 2002).

Para todos os Pterosauria a condição de incerteza quanto à filogenia não é diferente, inicialmente com as análises de Bennett (1989, 1994) e hoje, com a maioria dos autores de se dividindo em duas correntes: uma proposta por Unwin (1992, 2003) e outra proposta por Kellner (1995, 2003). Ambos os lados continuam a aprimorar seus trabalhos com novos fósseis coletados. Com isso, os estudos filogenéticos vêm sendo atualizados, como no caso de Lü et al. (2009), Pinheiro et al. (2011) e Wang et al., (2012) (Fig.17). Como novas descobertas e novos trabalhos constantemente produzem novas informações, o estudo da filogenia do grupo está sempre em aberto para novas contribuições que possam preencher lacunas existentes, corroborar ou derrubar hipóteses e até mesmo promover consenso entre linhas divergentes de pensamento. Questões paleobiogeográficas e paleoecológicas também têm surgido com o advento das novas descobertas, e devem ganhar corpo nos próximos anos.



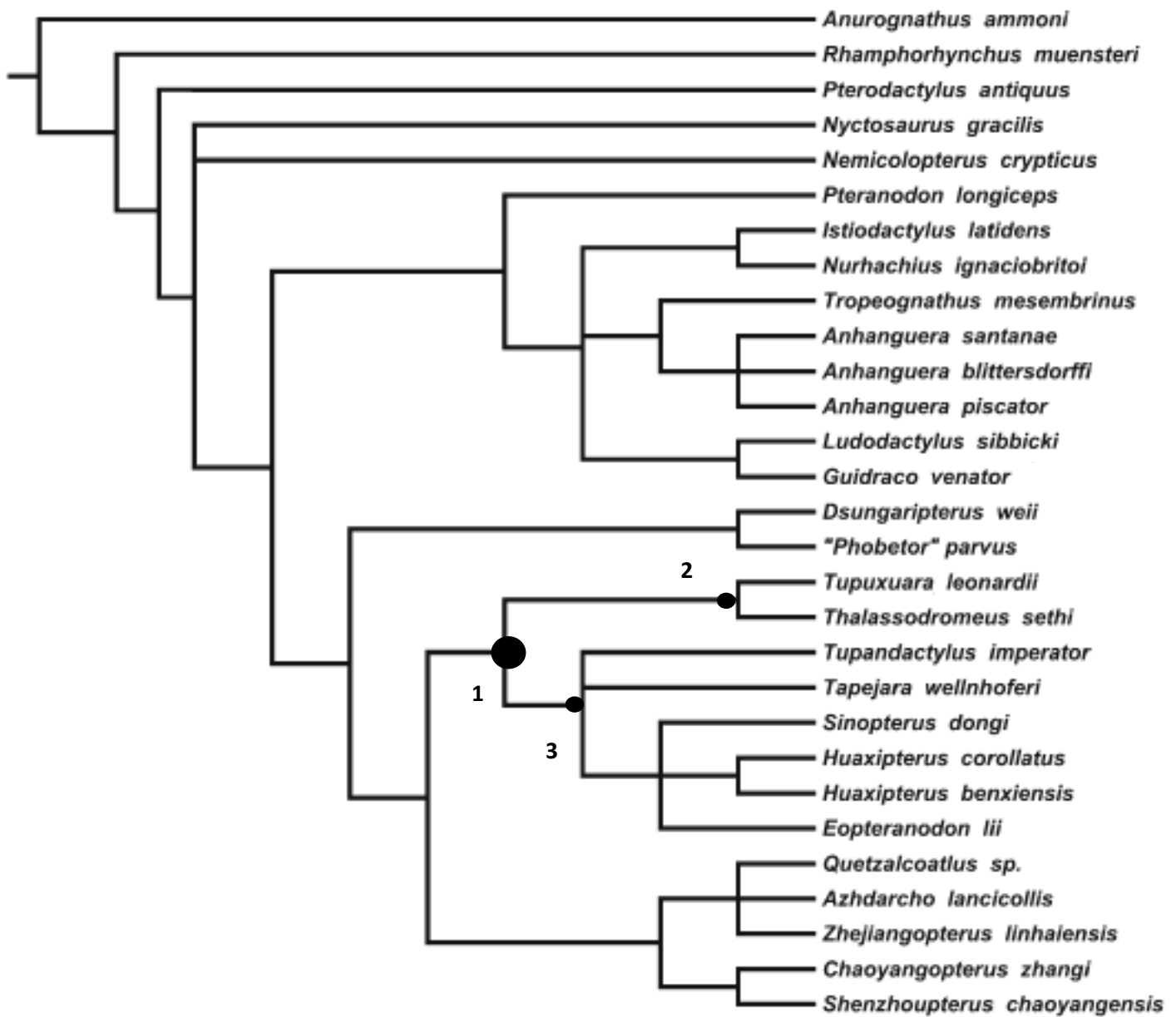


Figura 17 - Cladograma mostrando a filogenia de Pterosauria proposta por Wang et al (2012), (modificado) onde se conclui que Tapejaridae (1) é um clado monofilético e inclui Thalassodrominae (2) e Tapejarinae (3).

### **3. SOBRE O ESTUDO**

Após trazer uma revisão do estado da arte sobre a caracterização e filogenia do clado Pterosauria e sobre os principais depósitos fossilíferos em que são encontrados, ficam estabelecidas as bases para atingir o objetivo principal do trabalho referente a este mestrado.

#### **3.1 Objetivos**

Principal:

- Descrever formalmente um novo material pós-craniano de tapejarídeo proveniente da Formação Romualdo.

Específico:

- Comparação morfológica desses materiais com outros provenientes de outras regiões do globo;
- Verificar o posicionamento filogenético do material

#### **3.2 Justificativa**

Como são poucas as referências sobre de materiais pós-cranianos de Tapejaridae brasileiros, o estudo e descrição destes novos exemplares poderão fornecer informações úteis para a elucidação e discussão das relações filogenéticas desse interessante grupo de arcossauros voadores, incluindo novas informações morfológicas.

#### 4. MATERIAIS E MÉTODOS

O presente estudo contou com um novo espécime atribuído a Tapejaridae (Fig. 18), proveniente da Formação Romualdo (Aptiano-Albiano), Grupo Santana da Bacia do Araripe (nordeste do Brasil) e tombado no American Museum of Natural History (New York) sob a sigla AMNH 22567. O mesmo consiste em elementos pós-cranianos, tais como uma sequência de dez vértebras (três cervicais e sete dorsais formando um notário), dois escapulocoracóides, um fragmento de esterno, o úmero direito parcialmente preservado, um fragmento da 4<sup>a</sup> falange do dígito alar, a porção distal do fêmur direito e a porção proximal da tíbia/fíbula.

Dentro dos 24 meses do desenvolvimento do projeto, o método de trabalho envolveu os seguintes passos: (1) preparação mecânica com o uso de equipamento específico no Laboratório de Palebiologia da Universidade Federal do Pampa seguindo a técnica proposta por May (1994); (2) comparações anatômicas com base na observação de espécimes fósseis e réplicas dos materiais do Brasil e da China que estão emprestados ao Museu Nacional/UFRJ e utilização de dados bibliográficos; (3) de posse de dados anatômicos e pós-craniais de AMNH-22567 foi elaborada uma sequência de dados morfológicos aplicada à grande matriz de todos os pterossauros anteriormente publicada por Wang et al. (2012). Esta foi rodada no programa computacional especializado TNT: “Tree analysis using New Technology” (GOLOBOFF et al., 2003, 2008) para obtenção de cladogramas; (4) foi realizada a interpretação dos cladogramas obtidos.



Figura 18 – AMNH 22567 antes da preparação mecânica. Escala 3cm

**COMPROVANTE DE SUBMISSÃO DO ARTIGO****Submitted article**

03-Mar-2013

Dear Mr. Aires:

Your manuscript entitled "New postcranial elements of the Thalassodrominae (Pterodactyloidea, Tapejaridae) from the Romualdo Formation (Aptian-Albian), Santana Group, Araripe Basin, Brazil." has been successfully submitted online and will now be considered for publication in Palaeontology.

Your manuscript ID is PALA-03-13-3445-OA.

Please mention the manuscript ID in all future correspondence or when contacting the editorial office (Prof. Svend Stouge). If there are any changes to your street or e-mail addresses, please log in to Manuscript Central at <http://mc.manuscriptcentral.com/pala> and edit your user information as appropriate.

You can also view the status of your manuscript at any time by checking your Author Centre after logging in to <http://mc.manuscriptcentral.com/pala> .

Thank you for submitting your manuscript to Palaeontology.

Yours sincerely,  
Palaeontology Editorial Office

**New postcranial elements of the Thalassodrominae (Pterodactyloidea, Tapejaridae) from the Romualdo Formation (Aptian-Albian), Santana Group, Araripe Basin, Brazil**

ALEX S. S. AIRES<sup>1\*</sup>, ALEXANDER W. A. KELLNER<sup>3</sup>, RODRIGO T. MÜLLER<sup>2</sup>, LÚCIO R. DA SILVA<sup>2</sup>, CRISTIAN P. PACHECO<sup>2</sup> *and* SÉRGIO DIAS-DA-SILVA<sup>2</sup>

1. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Federal do Pampa

E-mail : [asschillera@gmail.com](mailto:asschillera@gmail.com)\*

2. Laboratório de Paleobiologia, Universidade Federal do Pampa Av Antônio Trilha, 1847, São Gabriel-RS;

[sergiosilva@unipampa.edu.br](mailto:sergiosilva@unipampa.edu.br), [rodrigotmuller@hotmail.com](mailto:rodrigotmuller@hotmail.com) ,

[crispachecors@yahoo.com.br](mailto:crispachecors@yahoo.com.br) , [lucio\\_bio@yahoo.com.br](mailto:lucio_bio@yahoo.com.br)

3. Laboratório de Sistemática e Tafonomia de Vertebrados Fósseis, Departamento de Geologia e Paleontologia, Museu

Nacional/UFRJ, Quinta da Boa Vista s/n, Bairro Imperial de São Cristóvão, Rio de Janeiro-RJ;

E-mail: [kellner@mn.ufrj.br](mailto:kellner@mn.ufrj.br)

\*Corresponding authors

**Abstract:** Tapejarids are edentate pterosaurs recovered mainly from Early Cretaceous deposits. They are diagnosed by five synapomorphies, among which only one is postcranial: a broad and well-developed tubercle at the ventro-posterior margin of the coracoid. Regarding the clade Thalassodrominae most phylogenetic studies are based on cranial elements, as postcranial skeletons of those pterosaurs are rare. Here new postcranial material from the Romualdo Formation (Aptian-Albian) from the Araripe basin is described. The material comprises the three posteriormost cervical vertebrae, the first seven dorsal vertebrae (fused in to a notarium), both scapulocoracoids, a fragment of a sternum, a partial right humerus, a small fragment of a 4<sup>th</sup> phalanx of the alar digit, a distal extremity of the right femur and the proximal portions of both tibia and fibula. Comparisons with other specimens and morphological features examined under a phylogenetic context, such as the presence of three foramina lateral and dorsal to the neural canal of the cervical vertebrae, the

presence of a notarium and a pneumatic foramen on the ventral side of the proximal portion of the humerus, allows the assignment of this specimen as *Thalassodrominae* indet. Regarding paleobiogeographic aspects, to date this clade is exclusively found in the Romualdo Formation. It is the most complete postcranial material assigned to the *Thalassodrominae* described so far.

**Keywords:** Pterosauria, Early Cretaceous, tapejarids, Post-cranial morphology

## INTRODUCTION

TAPEJARIDS are edentate pterosaurs found in Lower Cretaceous stratigraphic units from China (Aptian) and Northeastern Brazil (Aptian – Albian), with a single mandibular fragment reported in Cenomanian deposits from Morocco (Kellner 1989, Wellnhofer and Buffetaut 1999, Wang and Zhou 2003, Lü and Yuan 2005, Lü *et al.* 2006, Kellner and Campos 2007). Recently, cranial elements of those pterosaurs were also recovered from Spain (Barremian) increasing the geographic occurrence of this clade (Vullo *et al.* 2012). According to Kellner (2003) Tapejaridae is monophyletic and can be divided into Tapejarinae and *Thalassodrominae*. This arrangement has been challenged by Unwin (2003), Martill and Naish (2006) and Lü *et al.* (2006), who consider the larger tapejarids (=thalassodromines) more closely related to azhdarchids than to the smaller (=tapejarines) members of this clade. However, the monophyly of the Tapejaridae was subsequently recovered by other phylogenetic analysis (e.g. Andres and Ji 2008, Wang *et al.* 2010, Vullo *et al.* 2012) and is also sustained by the present study. According to Kellner and Campos (2007), the monophyly of the Tapejaridae is supported by five synapomorphies: (1) relatively large nasoantorbital fenestra, forming more than 45% of the skull length; (2) presence of a long median crest mostly formed by the premaxilla, arising from the rostral tip of the skull and extending posteriorly; (3) presence of a thin subvertical lacrimal process of the jugal; (4) a small reverse pear shaped orbit; and (5) a broad and well-developed tubercle at the ventro-posterior margin of the coracoid.

Seven species of this clade were found in Brazilian deposits so far. From the Romualdo Formation the following taxa have been recorded: *Tapejara wellnhoferi* Kellner, 1989; *Tupuxuara longicristatus* Kellner and Campos, 1988; *Tupuxuara leonardii* Kellner and Campos, 1994; *Tupuxuara deliradamus* Witton, 2009 and *Thalassodromeus sethi* Kellner and Campos, 2002. From the Crato Formation, only two species are known: *Tupandactylus imperator* (Kellner and Campos, 2007) and *Tupandactylus navigans* (Frey *et al.*, 2003). More specimens were also recently recorded in both units, some including postcranial elements, but all belong to the Tapejarinae (Witton, 2009, Eck *et al.* 2011, Elgin and Campos 2011, Pinheiro *et al.* 2011), while Thalassodrominae specimens continue quite rare.

Here we provide the description of the most complete postcranial elements that can be referred to the Thalassodrominae, enhancing the knowledge about the postcranial skeleton of the Tapejaridae.

## **GEOLOGICAL SETTING**

The Araripe Basin extends over 9.000 Km<sup>2</sup> in Ceará, Pernambuco and Piauí (Northeastern Brazil), reaching about 180 Km from east to west and 70 Km from north to south (Neumann and Cabrera 1999, Assine 2007). There is considerable discussion regarding the nomenclature of these sedimentary sequences present in this basin and here we follow Neumann and Cabrera (1999), who recognized the Cariri (lower) and the Santana (upper) Groups. The Santana Group is one of the most important and representative Lower Cretaceous unit from both, with a great paleobiodiversity including vertebrates, invertebrates and plants.



This 250 m thick stratigraphic unit was deposited under marine/lacustrine environments, with stratified sedimentary sequences, almost horizontal, including argillaceous siltstone, marl with calcareous concretions and limestone banks, laminated limestones, siltstones, gypsum and bituminous shales. From bottom to top, it is subdivided into six formations: Rio da Batateira, Crato, Ipubi, Romualdo, Arajara and Exu (Neumann and Cabrera 1999).

The most fossiliferous units are the Crato (115 Ma) and Romualdo (110) Formations, both showing pterosaur material, sometimes including even pterosaur soft tissues (Kellner 1996, Frey *et al.* 2003).

The Romualdo Formation comprises silty and clay layers deposited under conditions of humid climate during the Aptian/Albian (110 Ma) (Valença *et al.* 2003), presenting shale and limestone concretions containing fishes, crocodylomorphs, turtles, frogs, dinosaurs and pterosaurs (e.g., Maisey 1991).

Although the exact locality from which the specimen described here was collected is not known, as happens with several fossils from the Araripe Basin (e.g. Maisey 1991, Frey *et al.* 2003, Fara *et al.* 2005, Heimhofer and Martill 2007), the calcareous nodules that included are only present in the Romualdo Formation (e.g. Kellner 2004b). Therefore we can confidently establish that our material comes from this unit, most likely from the area of Santana do Cariri, where most fossils have been collected in the last decades.

## **SYSTEMATIC PALEONTOLOGY**

PTEROSAURIA Kaup, 1834

PTERODACTYLOIDEA Plieninger, 1901

AZHDARCHOIDEA Nesselov, 1984

TAPEJARIDAE Kellner, 1990

THALASSODROMINAE Kellner & Campos, 2007

Genus and Species indet.

## **DESCRIPTION AND COMPARISON**

The material is housed at the American Museum of Natural History on the acronym AMNH – 22567. It comprises the three posteriormost cervical vertebrae, the first seven dorsal elements (fused into a notarium), right and left scapulocoracoids, a partial sternum, incomplete right humerus, part of the wing finger phalanx 4<sup>th</sup>, incomplete right femur and parts of the right tibia/fibula. The bones were freed from the matrix using mechanical preparation techniques.

### *Preservation*

The bones are preserved in three dimensions, a typical feature of the specimens recovered from the nodules of the Romualdo Formation. The arrangement of the bones in the nodule suggests that the skeleton was exposed for an undetermined time before burial, and several skeletal elements were lost. No soft tissue as occasionally is associated with pterosaurs from this stratigraphic unit was found.

### *Vertebral Column*

The preserved elements of the vertebral column measure 245 mm in length, comprising ten articulated vertebrae.

The 7th cervical (Fig.1) presents a procoelous and slightly elongated centrum (65mm), a condition observed in the Dsungaripteroidea, except the Azhdarchidae, which possess extremely elongated vertebral centra (Kellner 2003, Unwin 2003, Averianov 2010). In anterior view (Fig.1A), the neural canal is narrower and placed lower than in *Tapejara wellnhoferi*. There are three foramina, one located above and one on either side of the neural canal, contrasting with the material described by Eck *et al* (2011) (Fig.1A-B, G-H). A foramen most likely for the passage of an artery (*foramen transversarium*) is found in the ventral margin of the right prezygapophysis (Fig.1A). In lateral view, muscular insertions, as well as pneumatic foramina can be clearly observed on both sides (Fig.1E-F). The pneumatic foramina are positioned more anteriorly than in *Pteranodon* (Bennett 2003). In posterior view this vertebra is pierced by three foramina dorsal to the neural canal (Fig.1B,H). The ventral surface is relatively flat (Fig.1D) and the neural spine short and laterally flattened (“blade-like”) being 12 mm tall and 29 mm long (Fig.1C, E). This contrasts with the condition observed in the Anhangueridae, which possesses comparatively taller neural spike-like spines (e.g., Kellner 2003). The postexapophysis is preserved and ventrally directed (Fig.1F). The general morphology of this vertebral element is similar to other azhdarchoids, particularly to the tapejarid MN 6588-V (Sayão and Kellner 2006).

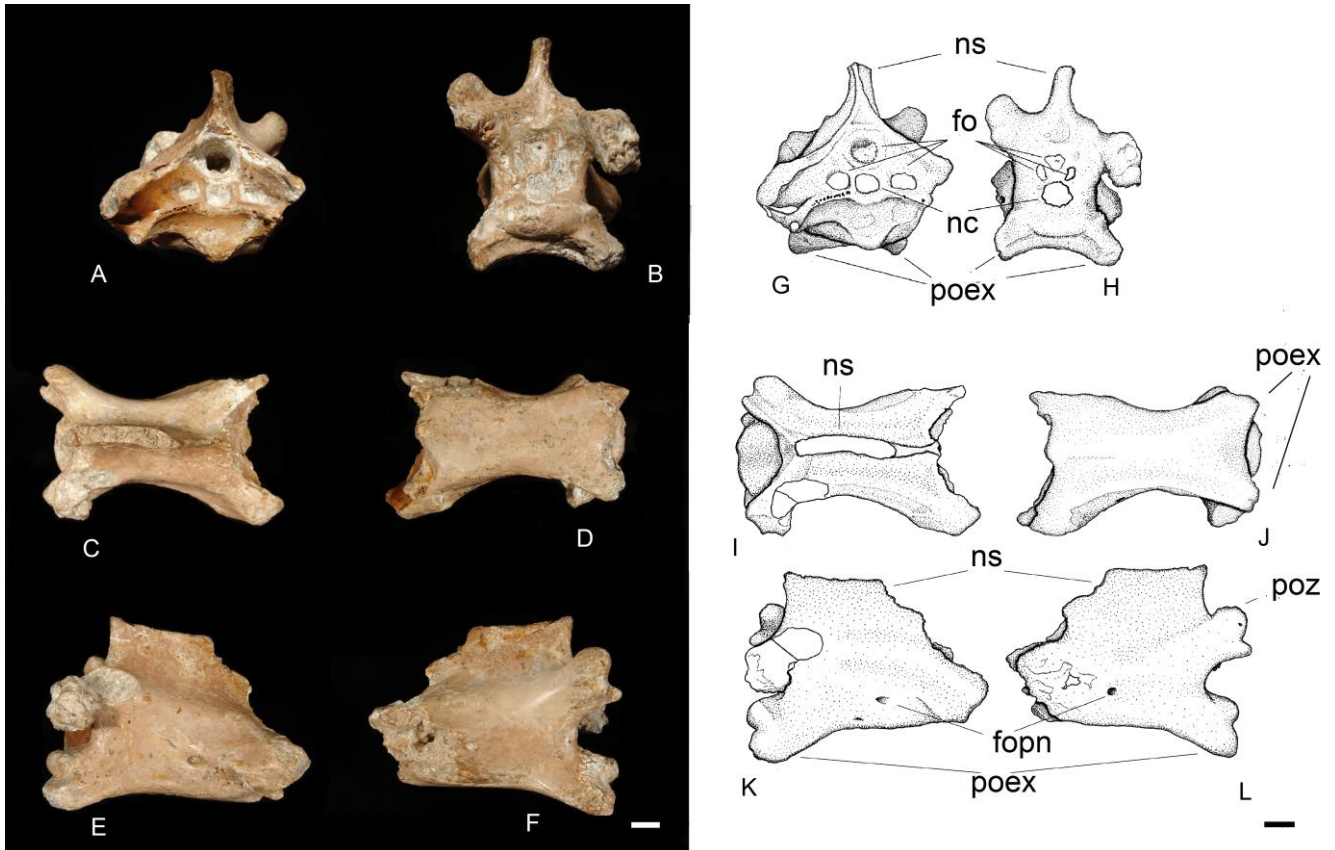


Figure 1. Thalassodromine AMNH 22567 photographs and drawing of the 7<sup>th</sup> cervical vertebra. Views: anterior (A-G), posterior (B-H), dorsal (C-I), ventral (D-J), right lateral (E-K) and left lateral (F-L). Abbreviations: ns, neural spine; fo, foramina; nc, neural canal; poex, postexapophysis; poz, postzygapophysis; fopn, lateral pneumatic foramen. Scale bar 10mm.

The 8<sup>th</sup> cervical vertebra is shorter with a length of only 2/3rd of 7th. In anterior view (Fig.2B), two foramina occur, one on either side of the neural canal, contrasting with the single large dorsal foramen described by Eck *et al* (2011) for *T. wellnhoferi*. The neural spine is blade-shape, subtriangular and slightly oriented posterodorsally (Fig.2C-D).

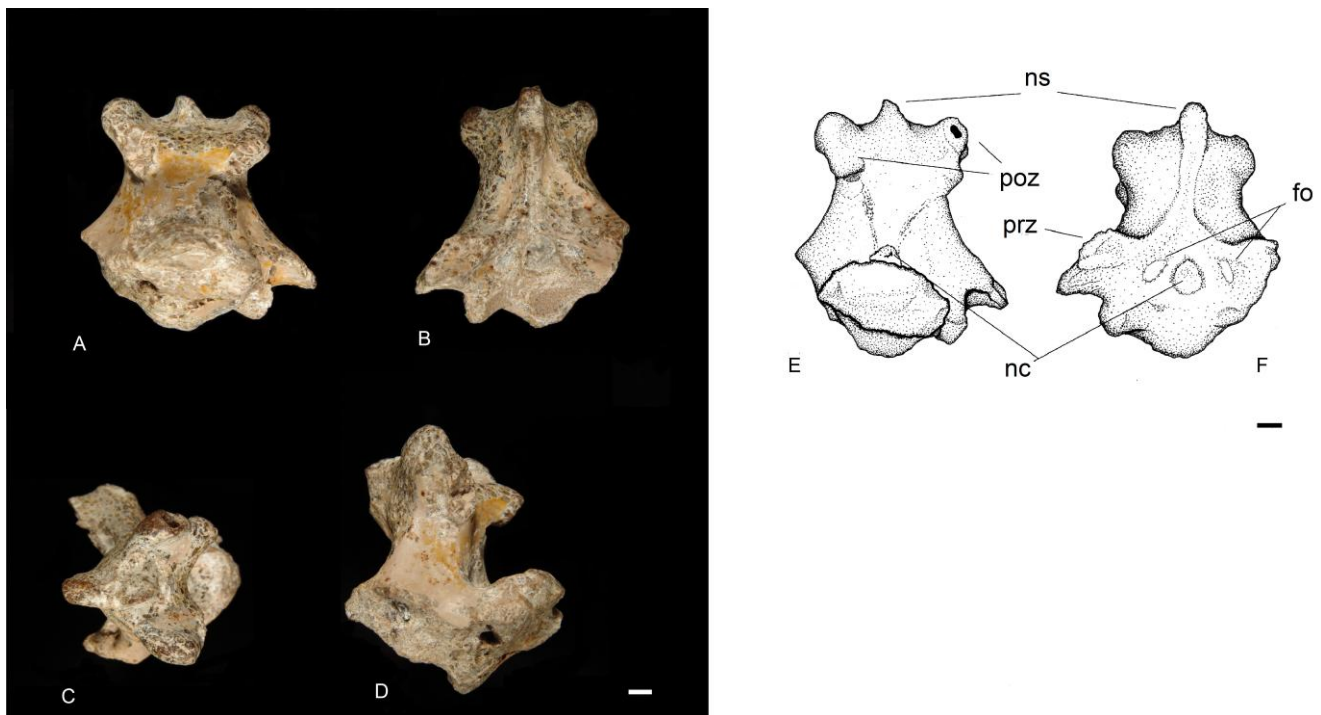


Figure 2. Thalassodrominae AMNH 22567 photographs and drawing of the 8<sup>th</sup> cervical vertebra. Views: posterior (A-E), anterior (B-F), dorsal (C), and left lateral (D). Abbreviations: ns, neural spine; fo, foramina; nc, neural canal; prz, prezygapophysis; poz, postzygapophysis. Scale bar 10mm.

The 9th cervical is also short and dorsalized, lacking any foraminae (Fig.3). Its transverse processes are partially fractured. The cervical ribs show a bifurcated proximal extremity and the main axis slightly curved posteriorly (Fig.3B,D). The right rib is incomplete, with a preserved length of 40 mm whereas the left one is 62 mm.

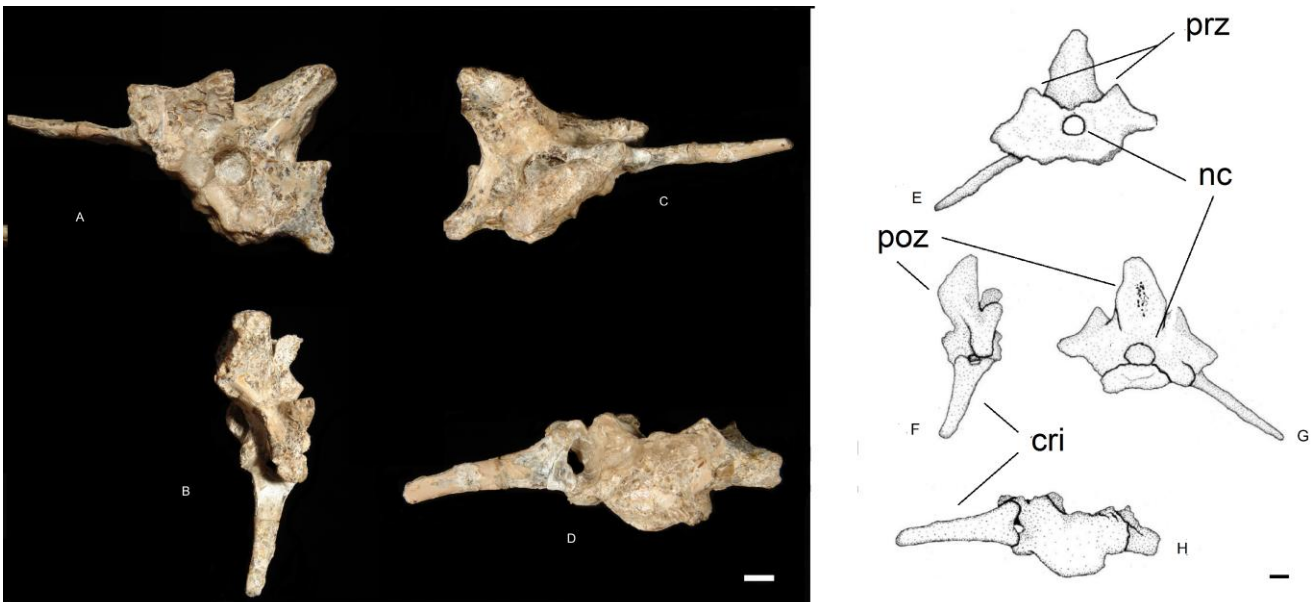


Figure 3. Thalassodromine AMNH 22567 photographs and drawing of the 9<sup>th</sup> cervical vertebra. Views: anterior (A-E), right lateral (B-F), posterior (C-G), and ventral (D-H). Abbreviations: prz, prezygapophysis; poz, postzygapophysis; nc, neural canal; cri, cervical rib. Scale bar 10mm.

The seven anterior dorsal vertebrae form a notarium (102 mm long). They are fused at the centra and the distal extremities of the neural spines (Fig.4B). These centra (Fig.4C) present bulges in the zones of co-ossification similar to those reported in MN 6588-V (Sayão and Kellner 2006). The neural spines are laterally flattened and slightly curved towards the posterior region. The first four spines are wider than the remaining ones, and the third is the tallest (Fig.4A-B). No distinct articulation surface for the scapula is observed, but one might have been present above the fourth dorsal vertebra. Two foramina are observed in both sides of the neural canal (Fig.4A). The transverse processes are slightly curved caudally and directed dorsally (Fig.4A,D), with the proximal portions of the first two dorsal ribs from the right side preserved (Fig.4A,C). The rib of the first dorsal vertebra is comparatively more robust and presents a zone of muscular insertion on dorsal side. The notarium of AMNH 22567 is different from that of *Pteranodon* and *Anhanguera*, especially regarding its robustness, absence of articulation surface for scapula and lack of fusing among ribs. It is similar, but with lesser elements, to the one briefly reported by Kellner and Hasegawa (1993) for *Tupuxuara*. Is also similar to the ones of *Dsungaripteurs* and *Azhdarcho* (Young 1964; Zhou 2010; Averianov 2010)

### *Sternum*

Only a fragment of a sternum is preserved (75 mm long and 40 mm wide) (Fig.4C). This element is formed by two layers of bone above each other, being pneumatic, in a similar construction as described by Sayão and Kellner (2006) for a tapejarid from the Crato Formation. The cristospine and articulations for coracoids are not preserved. A small fragment (35 mm long) is preserved on the ventral region of the fifth dorsal vertebra and likely represents a sternal rib (Fig.4C).

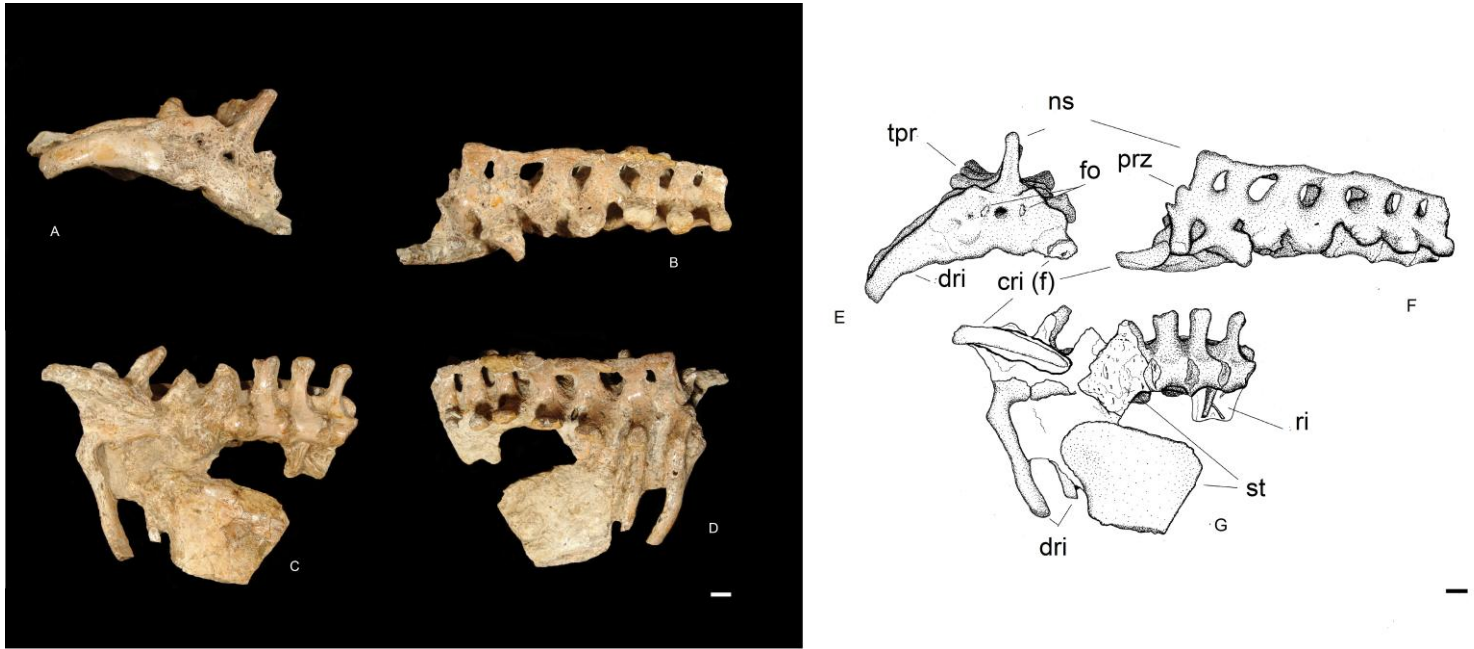


Figure 4. Thalassodromine AMNH 22567 photographs and drawing of the notarium and a fragment of the sternum. Views: anterior (A-E), left lateral (B-F), ventral (C-G), and middle-dorsal (D).

Abbreviations: tpr, transverse process; ns, neural spine; fo, foramina; prz, prezygapophysis; cri (f), fragment of cervical rib; ri, rib; dri, dorsal rib; st, sternum. Scale bar 10mm.



### *Scapula and coracoid*

The scapula and coracoid are fused forming with the right one complete and the left subsequently broken. The scapula (125 mm) is longer than the coracoid (100 mm) (Fig.5), the usual condition within pterosaurs (e.g. Kellner 2003) similar to that reported for *Dsungaripterus* and the Azhdarchidae, but different from the Pteranodontoidae (Anhangueridae, Pteranodontidae and Istiodactylidae), where the coracoid is always longer than the scapula. The scapular process is placed above the glenoid (Fig.5A), slightly directed to the left side and more robust than in the tapejarid specimen MN 6588-V (Sayão and Kellner 2006). The supraglenoid process for insertion of the supraglenoid muscle as well as several other muscular insertions possibly for *musculus trapezius* and *levator scapulae* are present. These muscles are probably responsible to assist in flapping (Bennett 2003).

The coracoids present a conspicuous coracoidal process and a broad tubercle in the ventroposterior margin (Fig.5A-C) (a synapomorphy of the Tapejaridae, Kellner 2004a) (24 mm length and 10 mm height) larger than in MN 6588-V. In AMNH 22567, the distal extremity of the scapula is flattened, with a smooth concavity for the insertion of the *supracoracoideus* muscle. This condition differs from the Anhangueridae, where the distal extremity of the scapula is rounded.

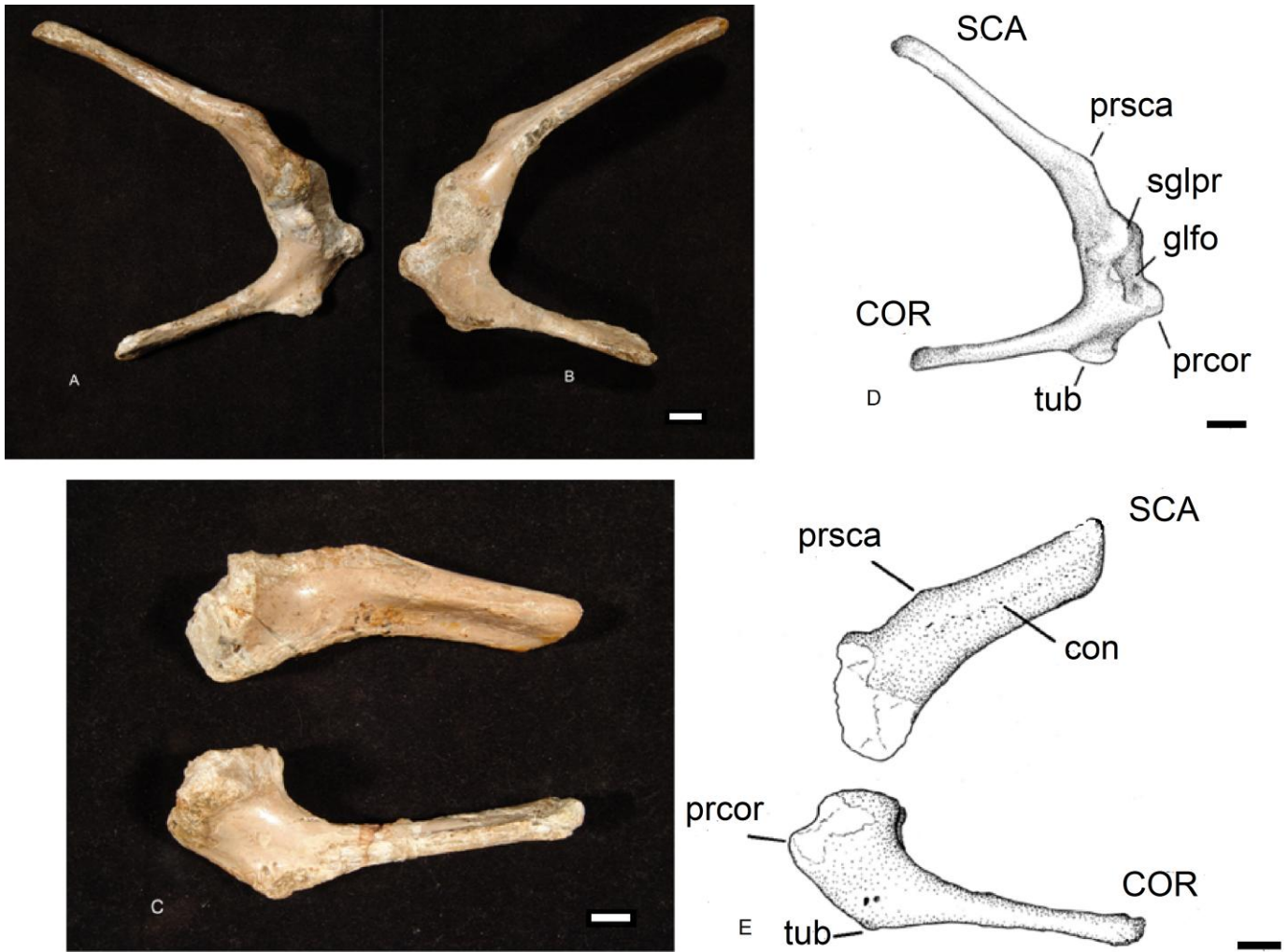


Figure 5. Thalassodromine AMNH 22567 photographs and drawing of the right scapulocoracoid in dorsal (A-D) and ventral view (B), and left scapula and left coracoid in dorsal view (C-E).

Abbreviations: sca, scapula; cor, coracoid; prsca, scapular process; prcor, coracoidal process; sglpr, supraglenoid process; glfo, glenoid fossa; tub, tubercle. Scale bar 10mm.

### *Humerus*

About 70% of the humerus is preserved. Its general morphology is consistent with the typical azhdarchoid model, and similar to that found in the Maastrichtian azhdarchid *Quetzalcoatlus northropi*. It is fractured in the medial region of the diaphysis and its distal extremity is missing (110 mm of preserved length) (Fig.6A-B). Its axis is slightly curved anteriorly. In the ventral side of the proximal region, the pneumatic foramen is present, while none is located on the dorsal surface. This condition differs from *Tapejara wellnhoferi*, which presents pneumatic foramina on both sides (Kellner 2003, Wang *et al.* 2012). The deltopectoral crest is elongated (50 mm) and ventrally curved (Fig.6B-C), a general azhdarchoids feature. It is also slightly anteriorly directed. The medial crest is massive and proximally placed. A large pneumatic foramen can be observed on the ventral surface of the proximal region (Fig.6B-C). The humerus possesses a large area of muscle attachments for flight, such as *m. deltoideus scapularis*, *coracobrachialis*, *m. subscapularis* and *m. scapulohumeralis posterior* (Bennett 2003). The head of articulation with the scapula is broad (22 mm wide) and anteriorly directed (Fig.6A). The diaphysis is less curved outwards (Fig.6B), similar to that depicted by Unwin (2003) for the thalassodromine *Tupuxuara* and different from the azhdarchid *Zhejiangopterus linhaiensis* (Cai and Wei 1994).

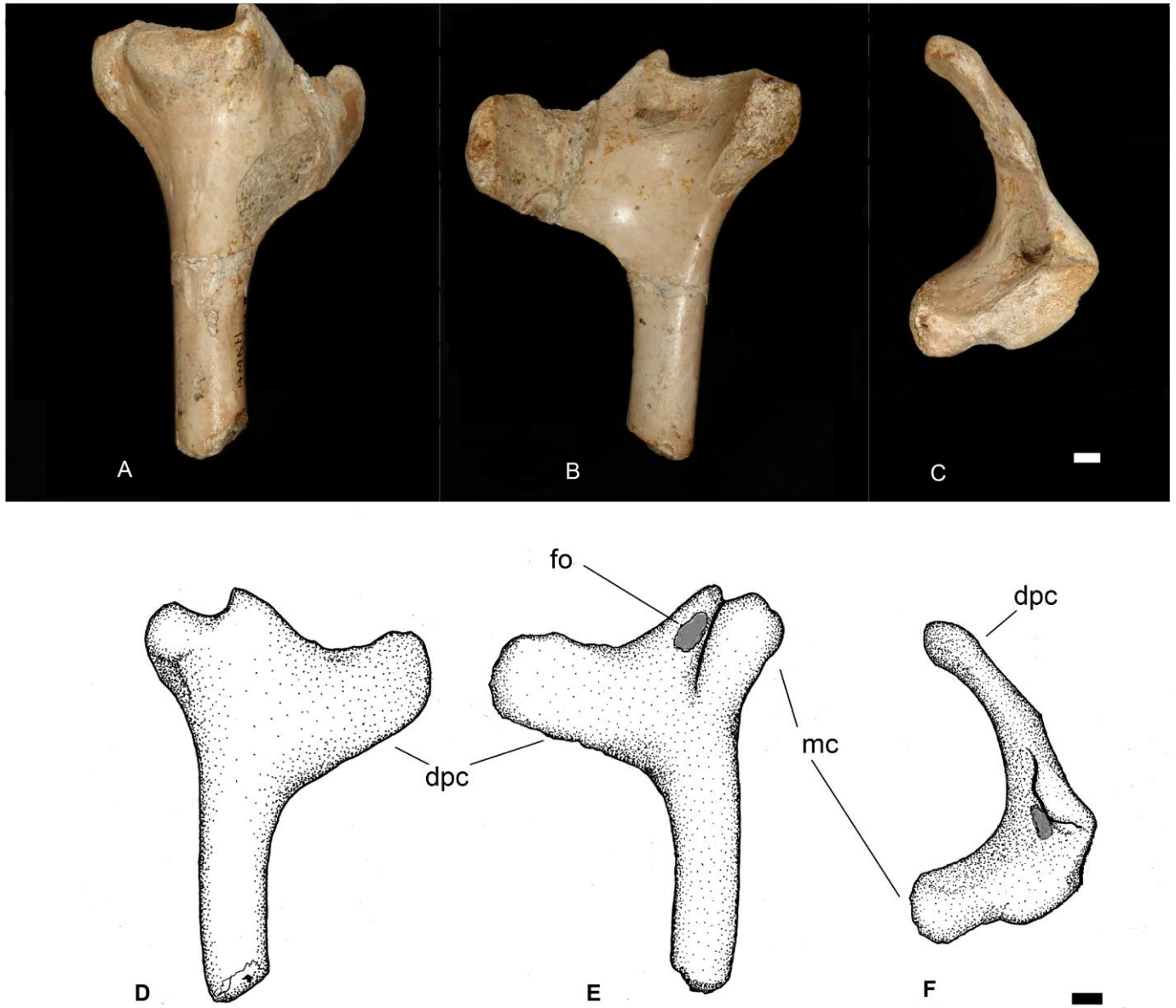


Figure 6. Thalassodromine AMNH 22567 photographs and drawing of the right humerus in dorsal (A-D), ventral view (B-E), and anterior view (C-F). Abbreviations; fo, foramen; dpc, deltopectoral crest; mc, medial crest. Scale bar 10mm.

*4th phalanx of the alar digit*

A small fragment (40 mm preserved length) of an elongated and slender bone is interpreted as a likely the fourth wing finger phalanx (Fig.7). Both proximal and distal ends are missing. On one lateral side, an elongated groove is observed, probably involved in the attachment of the wing membrane (Fig.7B,C).

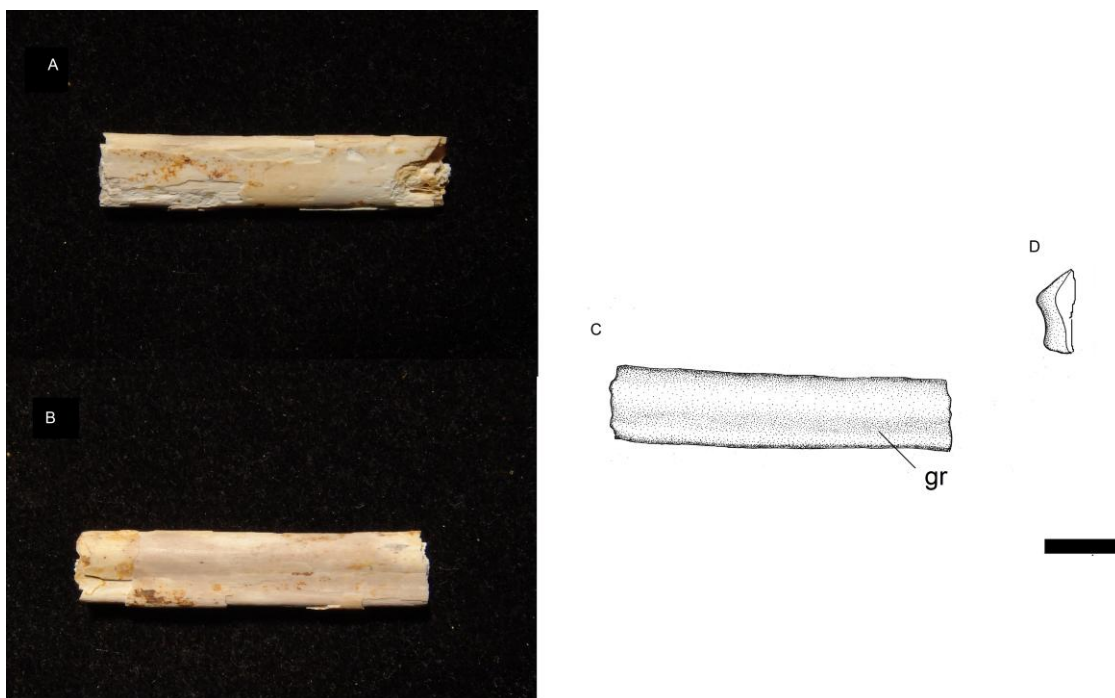


Figure 7. Thalassodromine AMNH 22567 photographs and drawing of the 4<sup>th</sup> phalanx of the wing digit in lateral views (A-B-C) and transverse section (D). Abbreviations: gr, groove Scale bar 10mm.

### *Femur*

Only the distal part of the right femur is preserved (preserved length of 130 mm). This bone is fractured, lacking the proximal portion (Fig.8). The articulation with the tibia/fibula is preserved, with the tibial condyle fractured. The fibular condyle is more directed posterodorsally (Fig.8B) than in the Anhagueridae and less robust than in the Dsungaripteridae (see Kellner and Tomida 2000, Lü *et al.* 2009). The intercondylar fossa is wide (Fig.8B).

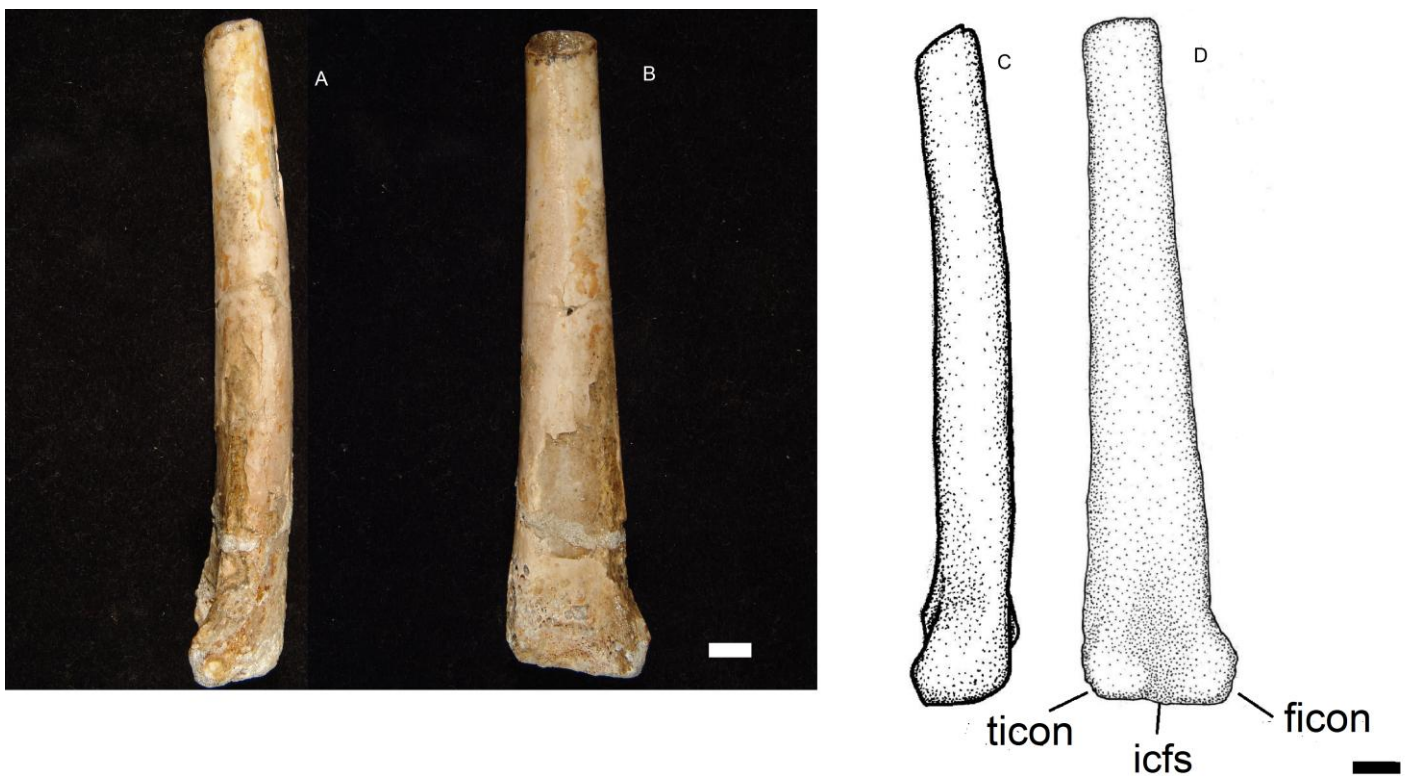


Figure 8. Thalassodromine AMNH 22567 photographs and drawing of the partial right femur in lateral (A-C) and caudal views (B-D). Abbreviations: ficon, fibular condyle; ticon, tibial condyle; icfs, intercondylar fossa. Scale bar 10mm.



*Tibia and fibula*

The proximal articulation and part of the diaphysis (preserved length: 70 mm) of the right tibia is preserved (Fig.9). The region of femoral articulation is flattened and not concave (Fig.9A) as in *Anhanguera*. AMNH 22567 also differs from *Anhanguera* by the absence of the proximal tubercle (Kellner and Tomida 2000). The tibial diaphysis is more rounded than in the dsungaripterid *Noriopterus* (see Lü *et al.* 2009). The fibula is represented by the proximal portion (preserved length = 15mm). This bone is thin and fused to the lateral side of the tibia (Fig.9B).

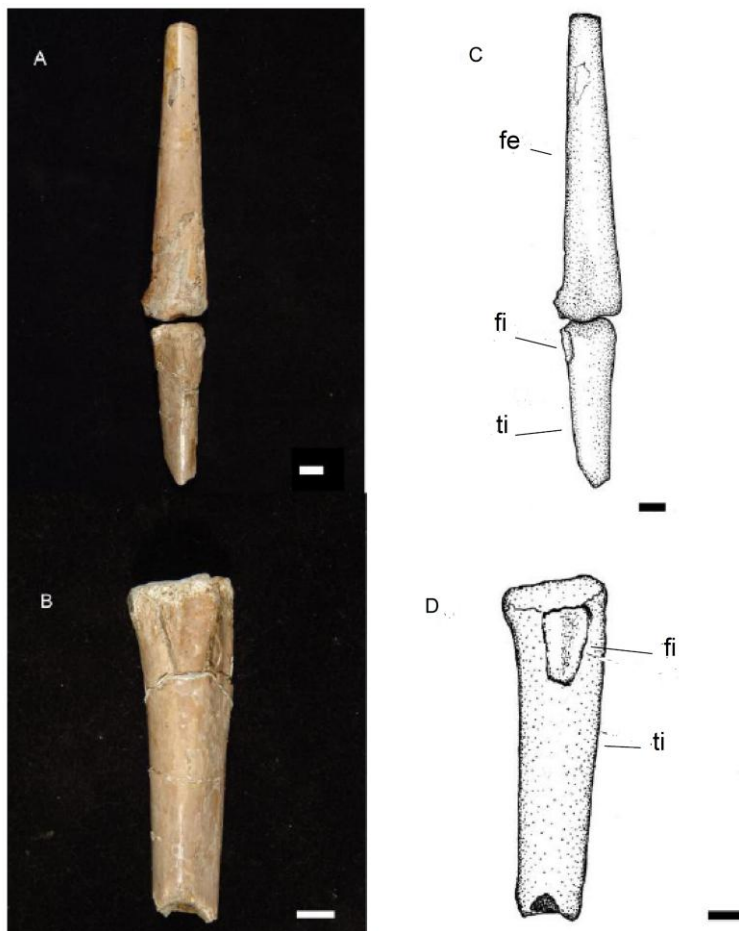


Figure 9. Thalassodromine AMNH 22567 photographs and drawing of the right femur and proximal part of the tibia/fibula in anterior (A-C) and right lateral views (B-D). Abbreviations: fe, femur; ti, tibia; fi, fibula. Scale bar 10mm.

## Phylogenetic analysis

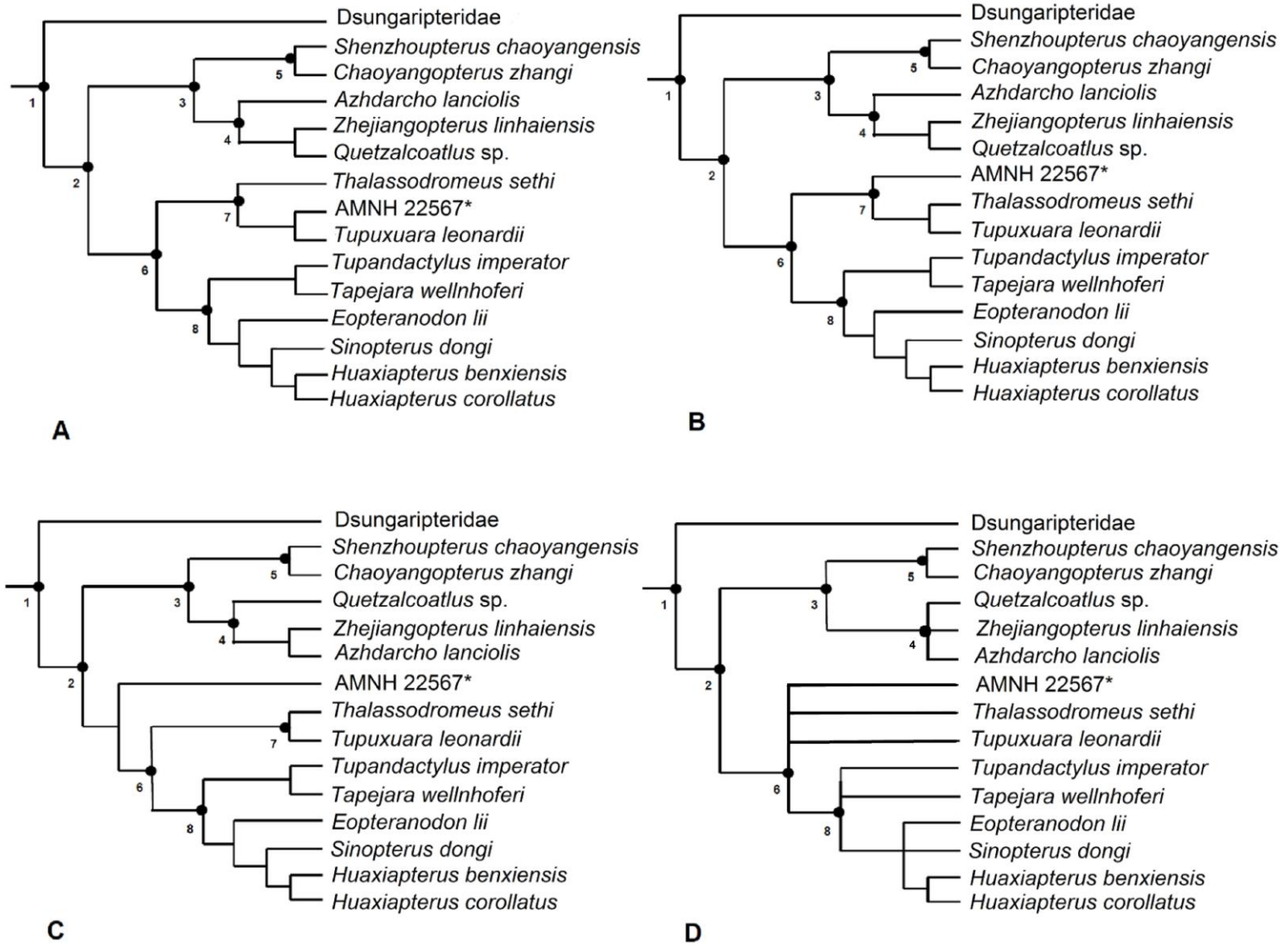


Figure 10. “Fittest” trees of Azhdarchoidea recovered in the present analysis. Note the position of AMNH 22567: tree one (A), tree two (B), and tree three (C); strict consensus (D). 1- Tapejaroidea; 2- Azhdarchoidea; 3- unnamed node; 4- Azhdarchidae; 5- Chaoyangopteridae; 6- Tapejaridae; 7- Thalassodrominae; 8- Tapejarinae. \*position of the AMNH 22567



## Discussion

Despite not being complete, AMNH 22567 can be referred to the Pterodactyloidea, more specifically to the Dsungaripteroidea due to its comparatively large size and the presence of a notarium (Young 1964; Kellner 2003; Zhou 2010). The deltopectoral crest is not hatched shaped like the one found in the Nyctosauridae and also not warped as is the case of the Pteranodontoidea and therefore the material can be confidently excluded from those groups. The much larger scapula compared to the coracoid present in AMNH 22567 also supports this conclusion.

Separating AMNH 22567 from the Dsungaripteridae, a very peculiar clade of pterodactyloid pterosaurs, is more complicated. Those flying reptiles have a very distinctive skull and dentition, and recorded mainly in China (Young 1964; Zhou 2010) and Mongolia (Bakhurina and Unwin 1995), with one occurrence in Chile (Martill et al. 2000). AMNH 22567, however, shows a well-developed broad tubercle in the coracoid that is not present in dsungaripterids and therefore the new specimen is referred to the Azhdarchoidea, composed of Tapejaridae, Chaoyangopteridae and Azhdarchidae. The overall shape of the humerus, particularly of the deltopectoral crest, is consistent with assignment.

In order to establish the position of AMNH 22567 within Azhdarchoidea, a phylogenetic analysis using TNT (Goloboff *et al.* 2003, 2008) was performed with the Dsungaripteridae (mainly *Dsungaripterus*) as the outgroup (Fig.10). The matrix was executed using implied weighting and New Technology Search, applied to the data matrix published by Wang *et al.* (2012). Due to the incompleteness of the Brazilian specimen, from a total of 106 characters only 19 could be coded (see appendix character coding of AMNH 22567).

The phylogenetic analysis recovered three most parsimonious trees; the first one places AMNH 2567 as a sister-group of *Tupuxuara leonardii* (Fig.10A); the second one places it as a sister-group of the Thalassodrominae (Fig.10B), and third one places AMNH 22567 as a basal

tapejarid (Fig.10C). Therefore, the strict consensus tree does not resolve the position of AMNH 22567 within the Thalassodrominae, presenting a polytomy in this group (Fig.10D).

Due to large amount of missing data coded for AMNH 22567 and the incompleteness of the specimen (e.g., lacking a skull) no diagnostic characters were found that would allow its allocation to a determinate species. Nevertheless, the presence of a broad tubercle in the coracoid shows that it belongs to the Tapejaridae (Kellner 2004a; Kellner and Campos, 2007).

As has been pointed out before, there are two groupings within the Tapejaridae: the smaller tapejarine and the larger thalassodromine. AMNH 22567 possesses a well developed notarium (Fig.4) that is very similar to that present in specimen MN 6588-V (Sayão and Kellner, 2006). Up to date, no tapejarine pterosaur shows such a feature and, therefore we can confidently discard the possibility that the new specimen represent *Tapejara wellnhoferi*. Furthermore the latter possesses only one foramen located above of the neural canal in the mid-cervical vertebra (Eck *et al.* 2011). Furthermore, the body size of the members of this clade (including *Tupandactylus*) is much smaller than in tapejarines (Kellner 2003, Wang *et al.* 2012; Vullo *et al.* 2012).

The proximal end of the humerus (Fig.6) is quite similar to that illustrated by Unwin (2003) for the specimen IMCF 1052, referred to *Tupuxuara leonardii* by Kellner and Hasegawa (1993). Although the number of vertebrae incorporated to the notarium might change during the growth of the animal, the specimen IMCF 1052 of *T. leonardii* is larger individual and possible more ontogenetically developed and yet has fewer elements incorporated into the notarium. There is no available information regarding the postcranial elements of *Thalassodromeus* (Kellner and Campos 2002) or overlapping postcranial material with *Tupuxuara longicristatus* (of which only the wing metacarpal and first phalanx of the wing finger are known, Kellner and Campos 1988). The anatomical features and the results obtained by the phylogenetical analysis lead us to consider

AMNH 22567 as *Thalassodrominae* indet. until further information of thalassodromine taxa might come to light.

Regarding the paleobiogeography, contrary to the knowledge of other Mesozoic reptiles such as non-avian dinosaurs (e.g. Bittencourt and Langer 2011 Jacobs *et al.* 2011), inferences based on pterosaurs are quite limited (e.g. Sayão *et al.* 2012, Wang *et al.* 2012). Up to date it is not clear where azhdarchoids originated. One scenario might be the origin of this group during the Middle-Neojurassic in western Eurásia, based primarily by the discovery of *Aurorazhdarcho primordius* from Solnhofen (~160 Ma) (Frey *et al.* 2011). On the other hand, there is an elongated cervical vertebrae recovered from Jurassic deposits of Tendaguru was referred to the Azhdarchidae (Sayão and Kellner 2001, Kellner 2003) but has recently been disputed (Andres and Ji, 2008). If this assignment is confirmed, the African material would be the oldest record of an azhdarchoid known so far.

Still regarding paleobiogeography, the Lower Cretaceous deposits from Spain yielded the recently described *Europejara olecadesorum*, a well-defined Tapejarinae (Vullo *et al.* 2012). Clearly, *Europejara* and *Tapejara* are more closely related to the tapejarids from Yixian and Jiufotang formations, from the Jehol Group (Wang and Zhou 2003, Lü *et al.* 2007, Vullo *et al.* 2012). This compelling paleogeographic signal was also recently supported by the presence of *Ludodactylus* (in Brazil) and *Guidraco* (Wang *et al.* 2012). However, one has to be aware that there is almost no knowledge about African pterosaurs, which is limited to very fragmentary and incomplete specimens (e.g. O'Connor *et al.* 2011). The sole tapejarid record (most likely a tapejarine) comes from the Cenomanian Kem Kem Beds (~96 Ma.) of Morocco (Wellnhofer and Buffetaut 1999).

Despite the richness of tapejarine tapejarids in China, so far no thalassodromines have been recorded. In fact, this clade has only been described from the Romualdo Formation, northeastern Brazil. An incomplete skull from the underlying Crato Formation assigned to the Chaoyangopteridae (Witton 2008) might also represent a thalassodromine tapejarid, but this has not been confirmed yet.

## Conclusion

A new specimen with postcranial elements (AMNH 22567) is described and referred to the tapejarid thalassodromine, a conclusion supported by anatomical comparisons and by phylogenetic analysis. This material is the most complete thalassodromine postcranial elements described to date contributing for a better knowledge about the anatomy of the Tapejaridae.

## Acknowledgements

We are grateful Dr. Mark A. Norell (American Museum of Natural History, New York), for the loan of the specimen and to Chris Bennett (Fort Hays State University, Kansas) and Taissa Rodrigues (Universidade Federal do Espírito Santo, Alegre) for several suggestions that greatly improved this paper. The Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) is thanked for financial support to ASSA. AWAK acknowledges the Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ # E-26/111.273/2010 and E-26/102.737/2012) and the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq no. 307276/2009-0) that partially funded this project.

## References

- ANDRES, B. and JI, Q. 2008. A new pterosaur from the Liaoning Province of China, the phylogeny of the Pterodactyloidea and convergence in their cervical vertebrae. *Palaeontology*, **51**, 453–469.
- ASSINE, M.L. 2007. Bacia do Araripe. *Boletim de Geociências da Petrobras*, Rio de Janeiro, **15** (2), 371-389.
- AVERIANOV, A.O. 2010. The osteology of *Azhdarcho lanciolis* Nesov, 1984 (Pterodactyloidea, Azhdarchidae) from the Late Cretaceous of Uzbekistan. *Proceedings of the Zoological Institute RAAS*, **314** (3), 264–317.
- BAKHURINA, N.N.; UNWIN, D.M. 1995. A preliminary report on the evidence for “hair” in *Sordes pilosus*, and Upper Jurassic pterosaur from middle Asia. In: Sixth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota, Short Papers, Sun and Wang (eds.), *China Ocean Press*, Beijing, p.79-82.
- BENNETT, S. C. 2003. Morphological evolution of the pectoral girdle of pterosaurs: myology and function. In: BUFFETAUT and MAZIN (eds.) 2003. *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*. *Geological Society of London, Special Publications*, **217**, 191–215.
- BITTENCOURT, J.S. and LANGER, M.C. 2011. Mesozoic dinosaurs from Brazil and their biogeographic implications. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **83**, 23–60.
- CAI, Z. and WEI, F. 1994. On a new pterosaur (*Zhejiangopterus linhaiensis* gen. et sp. nov.). From Upper Cretaceous in Linhai, Zhejiang, China. *Vertebrata Palasiatica*, **32** (3), 181–194.
- ECK, K., ELGIN, R. and FREY, E. 2011. On the osteology of the *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*, **130** (2), 277–296.

ELGIN, R.A. and CAMPOS, H.B.N. 2011. A New specimen of the Azhdarchoid pterosaur *Tapejara wellnhoferi*. *Historical Biology*, **1**, 1–6.

FARA, E., SARAIVA, A.A.F., CAMPOS, D.A., MOREIRA, J.K.R., SIEBRA, D.C. and KELLNER, A.W.A. 2005. Controlled excavations in the Romualdo Member of the Santana Formation (Early Cretaceous, Araripe Basin, northeastern Brazil): stratigraphic palaeoenvironmental and palaeoecological implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **218**, 145–160.

FREY, E., MEYER, C.A. and TISCHLINGER, H. 2011. The oldest azhdarchoid pterosaur from the Late Jurassic Solnhofen Limestone (Early Tithonian) of Southern Germany. *Swiss Journal of Geosciences*, **104**, (suppl.1), 35–55.

—, TISCHLINGER, H., BUCHY, M.C. and MARTILL, D.M. 2003. New species of Pterosauria (Reptilia) with soft parts with implications for pterosaurian anatomy and locomotion. In: BUFFETAUT and MAZIN (eds.) 2003. *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*. *Geological Society of London, Special Publications*, **217**, 233–266.

GOLOBOFF, P.A., FARRIS, J.S. and NIXON, K. TNT: 2003. Tree analysis using New Technology. Version 1.1. Program and documentation available at <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/TNT/>.

—, FARRIS, J.S. and NIXON, K.C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, **24**, 774–786.

HEIMHOFER, U. and MARTILL, D.M. 2007. The sedimentology and depositional environment of the Crato Formation. *In: MARTILL D.M.; BECHLY, G.; LOVERIDGE, R.F.* (Eds.). 2007. *The Crato Fossil Beds of Brazil – window into an Ancient World*. Cambridge. Cambridge University Press. p. 44–62.

JACOBS, L.L., STRGANAC, C. and SCOTESE, C. 2011. Plate motions, Gondwana dinosaurs, Noah's arks, beached Viking funeral ships, ghost ships and landslides. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **83**, 3–22.

KELLNER, A. W. A. 1989. A new edentate pterosaur of the Lower Cretaceous from the Araripe basin, Northeast Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **61**, 439–446.

— 1996. Reinterpretation of a remarkably well preserved pterosaur soft tissue from the Early Cretaceous of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **16** (4), 718–722.

— 2003. Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group. *In: BUFFETAUT and MAZIN* (eds.) 2003. *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*. Geological Society of London, *Special Publications*, **217**, 105–117.

— 2004a. New information on the Tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea) and discussion of the relationships of this clade. *Ameghiniana*, **41** (4), 521–534.

— 2004b. The ankle structure of two pterodactyloid pterosaurs from the Santana Formation (Lower Cretaceous), Brazil. *Bulletin of American Museum Natural History*, **285**, 25–35.

— and CAMPOS, D. A. 1988. Sobre um novo pterossauro com Crista Sagital da Bacia do Araripe, Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **60** (4), 459–469.

— and CAMPOS, D. A. 2002. The Function of the Cranial Crest and Jaws of a Unique Pterosaur from the Early Cretaceous of Brazil. *Science*, **297**, 389–392.

- and CAMPOS, D. A. 2007. Short note on the ingroup relationships of the Tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea). *Boletim do Museu Nacional, Nova Série Geologia*, **75**, 1–15.
- and HASEGAWA, Y. 1993. Postcranial skeleton of *Tupuxuara* (Pterosauria, Pterodactyloidea, Tapejaridae) from the Lower Cretaceous of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **13** (3, Supplement), 44A, abstract.
- and TOMIDA, Y. 2000. Description of a new species of Anhangueridae (Pterodactyloidea) with comments on the pterosaur fauna from the Santana Formation (Aptian-Albian), Northeastern Brazil. *National Science Monographs*, Tokyo, **17**, 1–135.
- LÜ, J., AZUMA, Y., DONG, Z.; BARSBOLD, R., KOBAYASHI, Y. and LEE, Y.N. 2009. New material of dsungaripterid pterosaurs (Pterosauria: Pterodactyloidea) from western Mongolia and its palaeoecological implications. *Geological Magazine*, **146** (5), 690–700.
- , GAO, Y., XING, L., LI, Z. and JI, Q. 2007. A New Species of *Huaxiapterus* (Pterosauria: Tapejaridae) from the Early Cretaceous of Western Liaoning, China. *Acta Geologica Sinica*, **81** (5), 683–687.
- , JIN, X., UNWIN, D.M., ZHAO, L., AZUMA, Y. and JI, Q. 2006. A New Species of *Huaxiapterus* (Pterosauria: Pterodactyloidea) from the Lower Cretaceous of Western Liaoning, China with Comments on the Systematics of Tapejarid Pterosaurs. *Acta Geologica Sinica*, **80** (3), 315–326.
- and YUAN, C. 2005. New tapejarid pterosaur from western Liaoning, China. *Acta Geologica Sinica*, **79** (4), 453–458.
- MAISEY, J. G. 1991. *Santana Fossils – An Illustrated Atlas*. New Jersey, Neptune: T.F.H. Publications. 459p.



MARTILL, D.M., FREY, E., DIAZ, G.C., BELL, C.M. 2000. Reinterpretation of a Chilean pterosaur and the occurrence of Dsungaripteridae in South America. *Geological Magazine*, **137** (1), 19-25.

— and NAISH, D. 2006. Cranial crest development in the azhdarchoid pterosaur *Tupuxuara*, with a review of the genus and tapejarid monophyly. *Paleontology*, **49**, 925-941.

NEUMANN, V. H. and CABRERA, L. 1999. Una nueva propuesta estratigráfica para la tectonosecuencia post-rifte de la cuenca de Araripe, Noreste de Brasil. *Boletim do 5º Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil, Serra Negra, SP*, 279-285.

O'CONNOR, P.M., SERTICH, J.J.W. and MANTHI, F.K. 2011. A pterodactyloid pterosaur from the Upper Cretaceous Lapurr sandstone, West Turkana, Kenya. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **83**, 309-315.

PINHEIRO, F.L., FORTIER, D.C., SCHULTZ, C.L., DE ANDRADE, J.A.F.G. and BANTIM, R.A.M. 2011. New information on *Tupandactylus imperator*, with comments on the relationships of Tapejaridae (Pterosauria) *Acta Palaeontologica Polonica*, **56** (3), 567-580.

SAYÃO, J.M. and KELLNER A.W.A. 2001. New data on the pterosaur fauna from Tendaguru (Tanzania), Upper Jurassic, Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **21** (suppl.): 97A.

— and KELLNER, A.W.A. 2006. Novo esqueleto parcial de pterossauro (Pterodactyloidea, Tapejaridae) do Membro Crato (Aptiano), Formação Santana, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Estudos Geológicos*, **6** (2), 16-40.

—, VILA NOVA, B.C. and ROMANO, P.S. 2012. Considerações sobre os padrões de distribuição geográfica dos Pterodactyloidea (Archosauria, Pterosauria). In: GALLO, V.;

- SILVA, H.M.A., BRITO, P.M. and FIGUEIREDO, F.J. (Org.) *Paleontologia de Vertebrados: Relações entre América do Sul e África*. 2012. Rio de Janeiro, Interciência, 281–300
- VALENÇA, L.M.M., NEUMANN, V.H. and MABESOONE, J.M. 2003. Na overview on Callovian-Cenomanian intracratonic basins of northeast Brazil: onshore stratigraphic record of the opening of the southern Atlantic. *Geological Acta*, **1** (3) 261–275.
- UNWIN, David M. 2003. On the phylogeny and evolutionary history of pterosaurs. *In*: BUFFETAUT and MAZIN (eds.) 2003. *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*. *Geological Society of London, Special Publications*, **217**, 139–190.
- VULLO, R., MARUGÁN-LOBÓN, J., KELLNER, A.W.A., BUSCALIONI, A.D., GOMEZ, B., DE LA FUENTE, M. and MORATALLA, J.J. 2012. A New Crested Pterosaur from the Early Cretaceous of Spain: The First European Tapejarid (Pterodactyloidea: Azhdarchoidea). *Plos One*, **7** (7), 1–12.
- WANG, X., KELLNER, A.W.A., JIANG, S.X., CHENG, X., MENG, X. and RODRIGUES, T. 2010. New long-tailed pterosaurs (Wukongopteridae) from western Liaoning, China. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **82**, 1045–1062.
- , KELLNER, A.W.A., JIANG, S. and CHENG, X. 2012. New toothed flying reptile from Asia: close similarities between Early Cretaceous pterosaur faunas from China and Brazil. *Naturwissenschaften*, **99** (4), 249–257.
- and ZHOU, Z. 2003. A new pterosaur (Pterodactyloidea, Tapejaridae) from the Early Cretaceous Jiufotang Formation of western Liaoning, China and its implications for biostratigraphy. *Chinese Science Bulletin*, **48**, 116–23.
- WELLNHOFER, P. and BUFFETAUT, E. 1999. Pterosaur remains from the Cretaceous of Morocco. *Paläontologische Zeitschrift*, **73**, 133–142.

WITTON, M.P. 2008. A new Azhdarchoid from the Crato Formation (Lower Cretaceous, Aptian?) of Brazil. *Palaeontology*, **51** (6), 1289–1300.

— 2009. A New Species of *Tupuxuara* (Thalassodromidae, Azhdarchoidea) from the Lower Cretaceous Santana Formation of Brazil, with a note and nomenclature of Thalassodromidae. *Cretaceous Research*, **30**, 1293–1300.

YOUNG, C. C. 1964. On a new pterosaurian from Sinkiang, China. *Vertebrata Palasiatica*, **8** (3), 221–255.

ZHOU, C. 2010. New material of *Chaoyangopterus* (Pterosauria: Pterodactyloidea) from the Early Cretaceous Jiufotang Formation of western Liaoning, China. *Neues Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **257** (3), 341–350.

## APPENDIX

Characters coded in data matrix of Wang et al. (2012):

AMNH 22567

????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ???111010 0??000020

01????1052 ?????????? ??????

## 5. CONCLUSÃO

No Brasil, descrições de materiais pós-cranianos de Tapejaridae ainda são escassas na literatura, uma vez que a grande maioria dos exemplares descritos é representada pelo crânio desses animais. O espécime AMNH 22567 revelou elementos pós-cranianos em bom estado de preservação, e através da medição e análise da disposição das peças contidas no material deste estudo, pode-se estimar que o espécime fosse de tamanho mediano, entre dois e três metros de envergadura das asas. A análise filogenética mostrou que o espécime pertence ao clado Tapejaridae, porém sem uma conclusão exata sobre sua posição dentro deste. Mesmo assim, sua designação como *Thaassodrominae* se justifica pela presença de três forâmens posicionados dorsal e lateralmente ao canal neural nas vértebras cervicais; presença de notário e presença de um forâmen pneumático ventral na porção proximal do úmero. O espécime em questão representa uma das primeiras descrições de elementos do pós-crânio deste grupo, agregando novas e importantes informações morfológicas para o mesmo.

Com relação à paleobiogeografia, as últimas descrições indicam que Tapejaridae aparenta ter surgido no oeste da Eurásia durante o Neojurássico e posteriormente migrado tanto para leste (China) quanto para sul/sudoeste (América do Sul e África), dando origem as formas da Bacia do Araripe, no Eocretáceo (VULLO et al. 2012). As principais lacunas do registro paleobiogeográfico se dão devido principalmente à escassez de fósseis deste grupo na África, muito provavelmente pelas condições tafonômicas dos depósitos daquele continente que impedem a fossilização de ossos mais frágeis, como os de pterossauros, e até mesmo um menor esforço de coleta (KELLNER 2003a). *Thalassodrominae* aparenta ser um clado derivado, exclusivo do Brasil, o qual teria convergido em formas semelhantes à *Azhdarchidae*, que foram abundantes pelo planeta no Cretáceo Superior e provavelmente ocupariam nichos semelhantes a estes.

O estudo dos tapejarídeos é relativamente recente, começando na década de 80 e ganhando força neste momento, onde novos achados estão aparecendo a todo o momento e novos pesquisadores tem se dedicado ao tema. Muitos esforços em conjunto e novos estudos ainda deverão ser feitos, para que se possa compreender dinâmica dos grupos de répteis voadores sobre o planeta durante a Era Mesozoica e até mesmo o seu papel sobre a formação dos ecossistemas como conhecemos, principalmente no que diz respeito à dispersão das angiospermas.

## 6. REFERÊNCIAS

- ANDRES, B.; JI, Q. A new pterosaur from the Liaoning Province of China, the phylogeny of Pterodactyloidea, and convergence in their cervical vertebrae. **Palaeontology**, v.51, n.2, p.453-469. 2008.
- ARAMBOURG, M. Camille. Sur la présence d' un Ptérosaure gigantesque dans les phosphates de Jordanie. **Comptes rendus des séances de l' Académie des Sciences**, v.238, p.133-134. 1954.
- ARAMBOURG, M. Camille. *Titanopteryx philadelphiae* nov. gen., nov., sp., ptérosaure géant. **Notes et Mémoires du Moyen Orient**, v.7, p.229-234. 1959.
- ASSINE, M.L. Bacia do Araripe. **Boletim de Geociências da Petrobrás**, v.15, n.2, p.371-389. 2007.
- AVERIANOV, A.O. New records of Azhdarchids (Pterosauria, Azhdarchidae) from the Late Cretaceous of Russia, Kazakhstan and Central Asia. **Paleontological Journal**, v.41, n.2, p.189-197. 2007.
- AVERIANOV, A.O. The osteology of *Azhdarcho lanciolis* Nesov, 1984 (Pterodactyloidea, Azhdarchidae) from the Late Cretaceous of Uzbekistan. **Proceedings of the Zoological Institute RAAS**, v.314, n.3, p.264-317. 2010.
- AVERIANOV, A.O.; ARKHANGELSKY, M.S.; PERVUSHOV, E.M. A New Late Cretaceous Azhdarchid (Pterosauria, Azhdarchidae) from the Volga Region. **Paleontological Journal**, v.42, n.6, p.634-642. 2008.
- AVERIANOV, A.O.; ARKHANGELSKY, M.S.; PERVUSHOV, E.M.; IVANOV, A.V. A new Record of an Azhdarchid (Pterosauria: Azhdarchidae) from the Upper Cretaceous of the Volga Region. **Paleontological Journal**, v.39, n.4, p.433-439. 2005.
- AVERIANOV, A.O.; ATABEKYAN, A.A.; The First Discovery of a Flying Reptile (Pterosauria) in Armenia. **Paleontological Journal**, v.39, n.2, p.210-212. 2005.
- BAKHURINA, Natasha N. A pterodactyl from the lower Cretaceous of Mongolia. **Palaeontologicheskii Zhurnal**, v.4, p.104-108. 1982.

BAKHURINA, N.N.; UNWIN, D.M. A preliminary report on the evidence for “hair” in *Sordes pilosus*, and Upper Jurassic pterosaur from middle Asia. In: Sixth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota, Short Papers, Sun and Wang (eds.), **China Ocean Press**, Beijing, p.79-82. 1995.

BARRET, P.M.; BUTLER, R.J.; EDWARDS, N.P.; MILNER, A.R. Pterosaur distribution in time and space an atlas. **Zitteliana B**, v.28, p.61-107. 2008.

BENNETT, S. Christopher. A pteranodontoid pterosaur from the Early Cretaceous of Peru, with comments on the relationships of the Cretaceous Pterosaurs. **Journal of Paleontology**, v.63, n.5, p.669-677. 1989.

BENNETT, S. Christopher. The Pterosaurs of the Niobrara Chalk. **The Earth Scientist**, v.11, n.1, p.22-25. 1994.

BENTON, Michael J. *Scleromochlus taylori* and the origin of dinosaurs and pterosaurs. **Philosophical Transactions of The Royal Society B: Biological Sciences**, v.354, n.1388, p.1423-1446. 1999.

BENTON, Michael J. **Vertebrate Palaeontology**. Malden. Blackwell Publishing. 2004. 472p.

BUFFETAUT, Eric. An azhdarchid pterosaur from the Upper Cretaceous of Cruzy (Hérault, France). **C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la Terre et des planètes**, v.333, p.357-361. 2001.

BUFFETAUT, E.; GRIGORESCU, D.; CSIKI, Z. Giant azhdarchid pterosaurs from the terminal Cretaceous of Transylvania (western Romania). in: BUFFETAUT & MAZIN (eds.) 2003. **Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs**. Geological Society of London, Special Publications, 217, p.91-104. London. 2003.

BUFFETAUT, E.; LAURENT, Y.; LE LOEUFF, J.; BILLOTES, M. A terminal Cretaceous giant pterosaur from the French Pyrenees. **Geological Magazine**, v.134, n.4, p.553-556. 1997.

BUTLER, R.J.; BARRET, P.M.; NOWBATH, S.; UPCHURCH, P. Estimating the effects of the rock record on pterosaur diversity patterns: implications for hypotheses of bird/pterosaur competitive replacement. **Paleobiology**, v.35, p.432-446. 2009.

- CAI, Z.; WEI, F. On a new pterosaur (*Zhejiangopterus linhaiensis* gen. et sp. nov.). From Upper Cretaceous in Linhai, Zhejiang, China. **Vertebrata Palasiatica**, v.32, n.3, p.181-194. 1994.
- CAMPOS, D.A.; KELLNER, A.W.A. Panorama of the Flying Reptiles Study in Brazil and South America. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v.57, n.1, p.453-467. 1985.
- COIMBRA, J.C.; ARAI, M.; CARREÑO, A.L. Biostratigraphy of Lower Cretaceous microfossils from the Araripe basin, northeastern Brazil. **Geobios**, v.35, p.687-698. 2002.
- CURRIE, P.J.; JACOBSEN, A.R. An azhdarchid pterosaur eaten by a velociraptorine theropod. **Canadian Journal of Earth Sciences**, v.32, p.922-925. 1995.
- CZERKAS, S.A.; MICKELSON, D.L. The first occurrence of skeletal pterosaur remains in Utah. In: CZERKAS, S.J. (ed.) **Feathered Dinosaurs and the origin of the flight**. Dinosaur Museum Journal, volume 1, Dinosaur Museum, Blanding, Utah, p.3-13. 2002.
- DALLA VECCHIA, Fabio M. A Review of the Triassic Pterosaur Record. **Riv. Mus. Civ. Sc. Nat. "E. Caffi"**, n. 22, p. 13-29. 2003.
- DALLA VECCHIA, Fabio M. New morfological observations on Triassic pterosaurs in: BUFFETAUT & MAZIN (eds.) 2003. **Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs**. Geological Society of London, Special Publications, 217, p.23-44. London. 2003.
- DONG, Z.; SU, Y.; WU, S. On a New Pterosaur from the Lower Cretaceous of Chaoyang Basin, Western Liaoning, China. **Global Geology**, v.22, n.1, p.1-7. 2003.
- ECK, K.; ELGIN, R.; FREY, E. On the osteology of the *Tapejara wellnhoferi* KELLNER, 1989 and the first occurrence of a multiple specimen assemblage from the Santana Formation, Araripe Basin, NE Brazil. **Swiss Journal of Palaeontology**, v.130, n.2, p.277-296. 2011.
- ELGIN, R.A.; CAMPOS, H.B.N. A new specimen of the azhdarchoid pterosaur *Tapejara wellnhoferi*. **Historical Biology**, v.1, p.1-6. 2011.
- ELGIN, R.A.; FREY, E. A new azhdarchoid pterosaur from the Cenomanian (Late Cretaceous) of Lebanon. **Swiss Journal of Geosciences**, v.104, n.1, p.21-33. 2011.

- FREY, E.; MARTILL, D.M. A reappraisal of *Arambourgiania* (Pterosauria, Pterodactyloidea): One of the world's largest flying animals. **Neues Jb. Geol. Paläont. Abh.**, v.199, n.2, p.221-247. 1996.
- FREY, E.; MEYER, C.A.; TISCHLINGER, H. The oldest azhdarchoid pterosaur from the Late Jurassic Solnhofen Limestone (Early Tithonian) of Southern Germany. **Swiss Journal of Geosciences**, v.104, suppl.1, p.35-55. 2011.
- FRICKHINGER, Karl Albert. **Die Fossil von Solnhofen: Documentation der aus den Plattekalken bekannten Tiere und Pflanzen**. Weidert, Goldschneck-Verlag, 1994. 336p.
- GOLOBOFF, P.A.; FARRIS, J.S.; NIXON, K.C. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics**, v.24, p.774-786. 2008.
- HEIMHOFER, U.; MARTILL, D.M. The sedimentology and depositional environment of the Crato Formation. In: MARTILL D.M.; BECHLY, G.; LOVERIDGE, R.F. (Eds.). 2007. **The Crato Fossil Beds of Brazil – window into an Ancient World**. Cambridge. Cambridge University Press. p. 44-62.
- IKEGAMI, N.; KELLNER, A.W.A.; TOMIDA, Y. The presence of an azhdarchid in the Cretaceous of Japan. **Paleontological Research**, v.4, n.3, p.165-170. 2000.
- JI, S.; JI, Q.; PADIAN, K. Biostratigraphy of New Pterosaurs of China. **Nature**, v.398. p. 573-574. 1999.
- KELLNER, Alexander Wilhelm Armin. A new edentate pterosaur of the Lower Cretaceous from the Araripe basin, Northeast Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** v.61, p.439-446, 1989.
- KELLNER, A.W.A. Os répteis voadores do Cretáceo brasileiro. **Anuário do Instituto de Geociências, CCMN, UFRJ** ano 1989, p.86-106. 1990.
- KELLNER, Alexander Wilhelm Armin. Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group. In: BUFFETAUT & MAZIN (eds.) 2003. **Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs**. Geological Society of London, Special Publications, 217, p.105-117. London. 2003.
- KELLNER, Alexander Wilhelm Armin. Comments on the Phylogeny of the Pterodactyloidea. **Riv. Mus. Civ. Sc. Nat. "E. Caffi"**, n. 22, p. 31-37. 2003.



KELLNER, Alexander Wilhelm Armin. The ankle structure of two pterodactyloids from the Santana Formation (Lower Cretaceous), Brazil. **Bulletin American Museum of Natural History**, n.285, p.25-35. 2004.

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

KELLNER, Alexander Wilhelm Armin. **Pterossauros – Os senhores do céu do Brasil**. Rio de Janeiro, Veira & Lent, 2006. 175p.

KELLNER, A.W.A.; CAMPOS, D. A. Sobre um novo pterossauro com Crista Sagital da Bacia do Araripe, Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v.60, n.4, p.459-469. 1988.

KELLNER, A.W.A.; CAMPOS, D. A. New tapejarid from the Santana Formation (Lower Cretaceous) from the Araripe basin, northeast Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v.12, n.3 (Suppl.), p.36A-37A. 1992.

KELLNER, A.W.A.; CAMPOS, D. A. A New Species of *Tupuxuara* (Pterosauria, Tapejaridae) from the Early Cretaceous of Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v.66, n.4, p.467-473. 1994.

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**, v.297, p.389-392. 2002.

KELLNER, A.W.A.; CAMPOS, D. A. Santana Formation (Araripe Basin): The best-preserved Cretaceous ecosystems from Brazil. In: 2<sup>nd</sup> INTERNATIONAL PALAEOONTOLOGICAL CONGRESS, 2006, Beijing. **Abstracts of the 2<sup>nd</sup> International Palaeontological Congress**. Beijing, China. 2006, p. 437.

KELLNER, A.W.A.; CAMPOS, D. A. Short note on the ingroup relationships of the Tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea). **Boletim do Museu Nacional, Nova Série Geologia**, v. 75, p.1-15, 2007.

KELLNER, A.W.A.; HASEGAWA, Y. Post cranial skeleton of *Tupuxuara* (Pterosauria, Pterodactyloidea, Tapejaridae) from the Lower Cretaceous of Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v.13, n.3, p.44 (suppl., abstract). 1993.

KELLNER, A.W.A.; LANGSTON, W. Cranial remains of *Quetzalcoatlus* (Pterosauria, Azhdarchidae) from the Late Cretaceous sediments of Big Bend National Park, Texas. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v.16, p.222-231. 1996.

KELLNER, A.W.A.; MADER, B.J. First report of Pterosauria (Pterodactyloidea, Azhdarchidae) from Cretaceous rocks of Morocco. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v.16, n.3, p.45 (A). 1996.

LANGSTON, W. Pterosaurs. **Scientific American**, v.244, p.122-136. 1981.

LAWSON, Douglas J. Pterosaur from the Latest Cretaceous of West Texas. Discovering oh the Largest Flying Creature. **Science**, v.187, p.947-948. 1975.

LI, J.J.; LÜ, J; ZHANG, B.K. A new lower Cretaceous Sinopterid pterosaur from the Western Liaoning, China. **Acta Palaeontologica Sinica**, v.42, n.3, p.442-447. 2003.

LÜ, Junchang. An Overview of the Pterosaur Fossil Record in China. **Acta Geoscientica Sinica**, v.31, suppl.1, p.49-51. 2010.

LÜ, J.; AZUMA, Y.; DONG, Z.; BARSBOLD, R.; KOBAYASHI, Y.; LEE, Y.N. New material of dsungaripterid pterosaurs (Pterosauria: Pterodactyloidea) from western Mongolia and its palaeoecological implications. **Geological Magazine**, v.146, n.5, p.690-700. 2009.

LÜ, J.; DU, X.; ZHU, Q.; CHENG, X.; LUO, D. Computer tomography (CT) of braincase of *Dsungaripterus weii*. **Chinese Science Bulletin**, v.42, n.13, p.1125-1129. 1997.

LÜ, J.; FUCHA, X. A new Pterosaur (Pterosauria) from the Middle Jurassic Tiaojiashan Formation of western Liaoning, China. **Global Geology**, n.13, p.113-119. 2010.

LÜ, J.; JI, Q. New Azhdarchid pterosaur from the early Cretaceous of Western Liaoning. **Acta Geologica Sinica**, v.79, n.3, p.301-307. 2005.

LÜ, J.; GAO, C.; LIU, J.; MENG, Q.; JI, Q. New material of the pterosaur *Eopteranodon* from the Early Cretaceous Yixian Formation, western Liaoning, China. **Geological Bulletin of China**, v.25, n.5, p.565-571. 2006.

LÜ, J.; GAO, Y.; XING, L.; LI, Z.; JI, Q. A New Species of *Huaxiapterus* (Pterosauria: Tapejaridae) from the Early Cretaceous of Western Liaoning, China. **Acta Geologica Sinica**, v.81, n.5, p.683-687. 2007.

- LÜ, J.; JI, Q. Preliminary results of a phylogenetic analysis of the pterosaurs from Western Liaoning and surrounding area. **Journal of Palaeontological Society of Korea**, v.22, n.1, p.239-261. 2006.
- LÜ, J.; JI, S.; YUAN, C.; GAO, Y.; SUN, Z.; JI, Q. New pterodactyloid pterosaur from the Lower Cretaceous Yixian Formation of Western Liaoning. In: LÜ, J.; KOBAYASHI, Y.; HUANG, D. and Lee, D. (eds.). 2006. **Papers from the 2005 Heyuan International Dinosaur Symposium**. Geological Publishing House, p.195-203, Beijing. 2006.
- LÜ, J.; JI, S.; YUAN, C.; JI, Q. **Pterosaurs from China**. Geological Publishing House, Beijing. 2006. 147 p.
- LÜ, J.; JIN, X.; UNWIN, D.M.; ZHAO, J.; AZUMA, Y.; JI, Q. A new species of *Huaxiapterus* (Pterosauria: Pterodactyloidea) from the Lower Cretaceous of Western Liaoning, China, with comments on the systematic of tapejarid pterosaurs. **Acta Geologica Sinica**, v.80, p.315-326. 2006.
- LÜ, J.; UNWIN, D.M.; XU, L.; ZHANG, X. A new azhdarchoid pterosaur from the Lower Cretaceous of China and its implications for pterosaur phylogeny and evolution. **Naturwissenschaften**, v.95, n.9, p.891-897. 2008.
- LÜ, J.; YUAN, C. New tapejarid pterosaur from western Liaoning, China. **Acta Geoscientica Sinica**, v.79, n.4, p.453-458. 2005.
- LÜ, J.; ZHANG, B. New Pterodactyloid Pterosaur from the Yixian Formation of Western Liaoning. **Geological Review**, v.51, n.4, p.458-463. 2005.
- MAISCH, M.W.; MATZKE, A.T.; SUN, G. A new dsungaripteroid pterosaur from the Lower Cretaceous of the Southern Junggar Basin, north-west China. **Cretaceous Research**, v.25, p.625-634. 2004.
- MAISEY, John G. **Santana Fossils – An Illustrated Atlas**. New Jersey, Neptune: T.F.H. Publications. 1991. 459p.
- MARTILL, David M. The Age of the Cretaceous Santana Formation fossil Konservat Lagerstätte of north-east Brazil: a historical review and an appraisal of the biostratigraphic utility of its paleobiota. **Cretaceous Research**, v.28, p.895-920. 2007.

- MARTILL, D. M.; FREY, E. A new pterosaur Lagerstätte in N.E. Brazil (Crato Formation; Aptian, Lower Cretaceous): Preliminary observations. **Oryctos**, v.1, p.79-85. 1998.
- MARTILL, D. M.; FREY, E.; SADAQAH, R.M.; KHOURY, H.N. Discovery of the holotype of the giant pterosaur *Titanopteryx philadelphiae* Arambourg, 1959, and the status of *Arambourgiania* and *Quetzalcoatlus*. **Neues Jb. Geol. Paläont. Abh.**, v.207, n.1, p.57-76. 1998.
- MARTILL, D. M.; NAISH, D. Cranial crest development in the azhdarchoid pterosaur *Tupuxuara*, with a review of the genus and tapejarid monophyly. **Paleontology**, v.49, p.925-941. 2006.
- MURRY, P.A.; WINKLER, D.A.; JACOBS, L.L. An Azhdarchid pterosaur humerus from the Lower Cretaceous Glen Rose Formation of Texas. **Journal of Paleontology**, v.65, n.1, p.167-170. 1991.
- NESOV, L.A. Upper Cretaceous pterosaurs and birds from Central Asia. **Paleont. Zhur.**, v.1, p.47-57. 1984.
- NESOV, L.A.; JARKOV, A.A. New Cretaceous-Paleogene birds of the USSR and some remark of the origin and evolution of the class Aves. **Proc. Zoological Inst. Leningrad, USSR Acad Sci.**, v.197, p.78-97. 1989.
- NOVAS, Fernando E. **The Age of Dinosaurs in South America**. Bloomington, Indiana University Press. 2009. 455p.
- ÖSI, A.; WEISHAMPEL, D.B.; JIANU, C.M. First evidence of azhdarchid pterosaurs from the Late Cretaceous of Hungary. **Acta Palaeontologica Polonica**, v.50, n.4, p.777-787. 2005.
- PADIAN, Kevin. A taxonomic note on two pterodactyloid families. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v.6, n.3, p.289. 1986.
- PADIAN, K.; RIQCLES, A.J.; HORNER, J.R.; Bone Histology Determines Identification of a New Fossil Taxon of Pterosaur (Reptilia, Archosauria). **C.R. Acad.Sci. Ser.**, v.320, n.1, p.77-84. 1995.
- PETERS, David. A Reexamination of Four Prolacertiforms With Implications for Pterosaur Phylogenesis. **Revista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia**, v.106, n.3, p.293-336. 2000.

- PETERS, David. A reinterpretation of pteroid articulation in pterosaurs. **Journal of Vertebrate Palaeontology**, v.29, n.4, p.1327-1330. 2009.
- PINHEIRO, F.L.; FORTIER, D.C.; SCHULTZ, C.L.; DE ANDRADE, J.A.F.G.; BANTIM, R.A.M. New information on *Tupandactylus imperator*, with comments on the relationships of Tapejaridae. **Acta Paleontologica Polonica**, v.56, n.3, p.567-580. 2011.
- RETALLACK, Gregory J. Exceptional fossil preservation during CO<sub>2</sub> greenhouse crises? **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v.307, p.59-74. 2011.
- RJABININ, A.N. Remarks on a Flying Reptile from the Jurassic of the Karatau. **Academia Nauk, Paleontological Institute, Trudy**, v.15 (1), p.86-93. 1948
- RODRIGUES, T.; KELLNER, A.W.A.; MADER, B.J.; RUSSELL, D.A. New pterosaur specimens from the Kem Kem Beds (Upper Cretaceous, Cenomanian) of Morocco. **Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia**, v.117, n.1, p.149-160. 2011.
- ROMER, Alfred S. **Osteology of the Reptiles**. Chicago. Chicago University Press. 1956. 772p.
- SARAIVA, A. A. F. BARROS, O.A.; BANTIM; R. LIMA, F.J. **Guia para trabalhos de campo em Paleontologia na Bacia do Araripe**. Publicação do Laboratório de Paleontologia da Universidade Regional do Cariri, 1ª Ed., Crato, 2010, 88p.
- SAYÃO, J.M.; VILA NOVA, B.C.; ROMANO, P.S.R. Considerações sobre os padrões de distribuição geográfica dos Pterodactyloidea (Archosauria; Pterosauria). In: GALLO, V.; SILVA, H.M.A.; BRITO, P.M. e FIGUEIREDO, F.J. (Eds.) 2012. **Paleontologia de Vertebrados: Relações entre América do Sul e África**. Editora Interciência, p.283-302. Rio de Janeiro. 2012.
- SERENO, Paul C. Basal archosaurs: phylogenetic relationships and functional implications. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v.11, p.1-53. 1991.
- SUBERBIOLA, X.P.; BARDET, M.; JOUVE, S.; IAROCHENE, M.; BOUYA, B; AMAGHZAZ, M. A new azhdarchid pterosaur from the Late Cretaceous of Morocco. . In: BUFFETAUT & MAZIN (eds.) 2003. **Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs**. Geological Society of London, Special Publications, 217, p.79-90. London. 2003

UNWIN, David M. The Phylogeny of Pterosauria. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v.12, n.3, supplement 57A. 1992.

UNWIN, David M. Preliminary results of a phylogenetic analysis of the Pterosauria (Diapsida: Archosauria). In: Sun, A. & Wang Y. (eds.). **Sixt Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystem and Biota, Beijing**, Short Papers, p.69-72. 1995.

UNWIN, David M. On the phylogeny and evolutionary history of pterosaurs. In: BUFFETAUT & MAZIN (eds.) 2003. **Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs**. Geological Society of London, Special Publications, 217, p.139-190. London. 2003.

UNWIN, David M. **The Pterosaurs: from deep time**. New York. Pi Press. 2005. 246p.

UNWIN, D.M.; LÜ, J. On *Zhejiangopterus* and the relationships of pterodactyloid pterosaurs. **Historical Biology**, v.12, p.199-210. 1997.

UNWIN, D.M.; LÜ, J.; BAKHURINA, N.N. *Sordes pilosus* and the nature of the pterosaur flight apparatus. **Nature**, v.371, p.62-64. 1994.

UNWIN, D.M.; LÜ, J.; BAKHURINA, N.N. On the systematic and stratigraphic significance of pterosaurs from the Lower Cretaceous Yixian Formation (Jehol Group) of Liaoning, China. **Mitt. Mus. Nat. Kd. Berl., Geowiss. Reihe**, v.3, p.181-206. 2000.

UNWIN, D.M.; LÜ, J.; BAKHURINA, N.N. Pterosaurs from Russia, Middle Asia and Mongolia. In: **The age of Dinosaurs in Russia and Mongolia**. BENTON, M.J. (ed) Cambridge University Press, London, p.426, 2003.

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, p.475-527. New York. 2007

VALENÇA, L.M.M.; NEUMANN, V.H.; MABESOONE, J.M. An overview on Callovian-Cenomanian intracratonic basins of northeast Brazil: Onshore stratigraphic record of the opening of the southern Atlantic. **Geologica Acta**, v.1, n.3, p.261-275. 2003.

VIDAL, F. W.H.; PADILHA, M.W.M.; OLIVEIRA, R.R. Aspectos geológicos da Bacia do Araripe e do aproveitamento dos rejeitos da Pedra Cariri, Ceará. In: V SIMPÓSIO DE ROCHAS ORNAMENTAIS DO NORDESTE, 2006, Recife. **Anais do V Simpósio de**

**Rochas Ornamentais do Nordeste.** Recife, Pernambuco: Contribuição Técnica, 2006, p. 31-36.

VREMIR, M.; KELLNER, A.W.A.; NAISH, D.; DYKE, G.J. A new Azhdarchid Pterosaur from the Late Cretaceous of the Transylvanian Basin, Romania: Implications for Azhdarchid Diversity and Distribution. **Plos One**, v.8, n.1, p.1-15. 2013.

VULLO, R.; MARUGÁN-LOBÓN, J.; KELLNER, A.W.A.; BUSCALIONI, A.D.; GOMEZ, B.; DE LA FUENTE, M.; MORATALLA, J.J. A New Crested Pterosaur from the Early Cretaceous of Spain: The First European Tapejarid (Pterodactyloidea: Azhdarchoidea). **Plos One**, v.7, n.7, p.1-12. 2012.

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**, v.81, n.4, p.793-812. 2009.

WANG, X.; KELLNER, A.W.A.; ZHOU, Z.; CAMPOS, D.A. Pterosaur diversity and faunal turnover in Cretaceous terrestrial ecosystems in China. **Nature**, n.437, p.875-879. 2005.

WANG, X.; ZHOU, Z. A new pterosaur (Pterodactyloidea, Tapejaridae) from the Early Cretaceous Jiufotang Formation of western Liaoning, China and its implications for biostratigraphy. **Chinese Science Bulletin**, v.48, p.116-23, 2003.

WANG, X.; ZHOU, Z. Two new pterodactyloid pterosaurs from the Early Cretaceous Jiufotang Formation of Western Liaoning, China. **Vertebrata Pal. Asiatica**, v.41, n.1, p.34-41. 2003.

WANG, X.; ZHOU, Z. Pterosaur assemblages of the Jehol Biota and their implication for the Early Cretaceous pterosaur radiation. **Geological Journal**, v.41, n.3-4, p.405-418. 2006.

WELLNHOFER, Peter. New Crested Pterosaurs from the Lower Cretaceous of Brazil. **Mitt. Bayer. Staatsslg. Palaönt. Hist. Geol.** n. 27, p. 175-186. 1987.

WELLNHOFER, Peter. **Pterosaurs: The illustrated encyclopedia of prehistoric flying reptiles.** London, Barnes & Noble, inc. by arrangement with Salamander Books Ltd. 1991. 192p.

WELLNHOFER, P.; BUFFETAUT, E. Pterosaur remains from the Cretaceous of Morocco. **Paläontologische Zeitschrift**, v.73, p.133-142, 1999.

- WELLNHOFER, P.; KELLNER, A.W.A. The Skull of *Tapejara wellnhoferi* Kellner (Reptilia, Pterosauria) from the Lower Cretaceous Santana Formation of the Araripe Basin, Northeastern Brazil. **Mitt. Bayer. Staatsslg. Palaönt. Hist. Geol.** n. 31, p. 89-106. 1991.
- WILKINSON, Matthew T. Sailing the skies: the improbable aeronautical success of the pterosaurs. **The Journal of the Experimental Biology**, v.210, p.1663-1671. 2007.
- WILKINSON, M.T.; UNWIN, D.M.; ELLINGTON, C.P. High lift function of the pteroid bone and forewing of pterosaurs. **Proceedings of the Royal Society B**, v.273, p.119-126. 2005.
- WITTON, Mark, P. Titans of the skies: azhdarchid pterosaurs. **Fossils explained 53, Blackwell Publishing Ltd., Geology Today**, v.23, n.1, p.33-38. 2007.
- WITTON, Mark, P. A new species of *Tupuxuara* (Thalassodromidae, Azhdarchoidea) from the Lower Cretaceous Santana Formation of Brazil , with a note on the nomenclature of Thalassodromidae. **Cretaceous Research**, v.30, p.1293-1300. 2009.
- WITTON, Mark, P. A new azhdarchoid pterosaur from the Crato Formation (Lower Cretaceous, Aptian?) of Brazil. **Paleontology**, v.51, n.6, p.1289-1300. 2010.
- WITTON, M.P.; NAISH, D. A Reappraisal of Azhdarchid Pterosaur Functional Morphology and Paleoecology. **Plos ONE**, v.3, n.5, p.1-16. 2008.
- YOUNG, Chung-Chen. On a new pterosaurian from Sinkiang, China. **Vertebrata Palasiatica**, v.8, n.3, p.221-255. 1964.
- YOUNG, Chung-Chen. Wuerho pterosaurs. **Special publication of the Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology Academia Sinica**, v.11, p. 18-34. 1973.
- ZHOU, C. New material of *Chaoyangopterus* (Pterosauria: Pterodactyloidea) from the Early Cretaceous Jiufotang Formation of western Liaoning, China. **Neues Jb. Geol. Paläont. Abh.**, v.257, n.3, p.341-350. 2010.



## ANEXO

**19 caracteres obtidos de AMNH 22567 (negrito e sublinhado) de acordo com a matriz de Wang et al. (2012), em um total de 106:**

1 até 64 – caracteres não preservados no espécime

65 – Notário: 0 – ausente; **1 – presente**

66 – Postexpófises: 0 – ausente; **1 – presente**

67 – Forâme pneumático lateral no centro vertebral: 0 – ausente; **1 – presente**

68 – Vertebra médio-cervical: **0 – curta**; 1 – alongada; 2 – extremamente alongada

69 – Costelas cervicais nas vértebras médio-cervicais: 0 – presente; **1 - ausente**

70 – Altura dos espinhos neurais nas vértebras médio-cervicais: **0 – alto**; 1 – baixo; 2 - muito reduzido ou ausente

71 – Eixo dos espinhos neurais das vétebras médio-cervicais: **0 – blade-like**; 1 – Spike-like; 2- em cume

72 até 74 – caracteres não preservados no espécime

75 – Comprimento da escápula: **0 – igual aou superior ao do coracóide**; 1 – menor que o coracóide; 2 – substancialmente menor do que o coracóide

76 – Superfície proximal da escápula: **0 – alongada**; 1 – sub-oval

77 – Eixo da escápula: **0 – alongado**; 1 – corpulento, com eixo construído

78 – Superfície de contato do coracóide com o esterno: **0 – achatada**; 1 – oval

79 – Contato coracoidal com o esterno: 0 – nenhuma superfície de contato desenvolvida; 1 – articulação reta ou ligeiramente côncava; **2 – articulação fortemente côncava**

80 – Expansão posterior da superfície de articulação do coracóide com o esterno: **0 – ausente**; 1 – presente

81 – Flange coracoidal profunda: **0 – ausente**; 1 – presente

82 – Amplo tubérculo na margem ventroposterior do coracóide: 0 – ausente; **1 – presente**

83 até 86 – caracteres não preservados no espécime

87 – Forâme pneumático na superfície ventral da porção proximal do úmero: 0 – ausente; **1 – presente**

88 – Forâme pneumático na superfície dorsal da porção proximal do úmero: **0 – ausente**; 1 – presente

89 – Crista deltopectoral do úmero: 0 – reduzida, posicionada perto do eixo do úmero; 1 – alargada, proximamente colocada, com a margem proximal quase reta; 2 – alargada, proximamente colocada e com forma de “machadinha”; 3 – alargada, com formato de “machadinha” e posicionada mais abaixo no eixo do úmero; 4 – alargada e deformada; **5 – comprida, colocada proximalmente e curvada ventralmente**

90 – Crista medial (=ulnar) do úmero: 0 – ausente ou reduzida; 1 – presente e direcionada posteriormente; **2 – presente, massiva com um rebordo proximal desenvolvido**

91 até 106 – caracteres não preservados no espécime