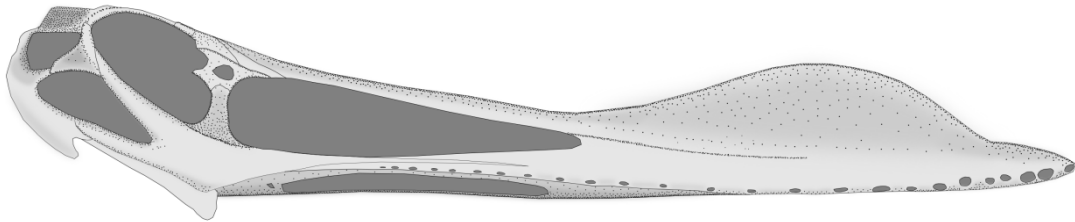


UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS

**CONTRIBUIÇÃO AO CONHECIMENTO DOS PTEROSSAUROS DO
GRUPO SANTANA (CRETÁCEO INFERIOR) DA BACIA DO ARARIPE,
NORDESTE DO BRASIL**



FELIPE LIMA PINHEIRO

ORIENTADOR – Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz

Porto Alegre - 2014

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS

**CONTRIBUIÇÃO AO CONHECIMENTO DOS PTEROSSAUROS DO
GRUPO SANTANA (CRETÁCEO INFERIOR) DA BACIA DO ARARIPE,
NORDESTE DO BRASIL**

FELIPE LIMA PINHEIRO

ORIENTADOR – Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Marco Brandalise de Andrade – Faculdade de Biociências, PUC, RS

Profa. Dra. Marina Bento Soares – Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, UFRGS

Profa. Dra. Taissa Rodrigues – Departamento de Biologia, UFES, ES

Tese de Doutorado apresentada ao Programa
de Pós-Graduação em Geociências como
requisito parcial para a obtenção do título de
Doutor em Ciências.

Porto Alegre – 2014

CIP - Catalogação na Publicação

Pinheiro, Felipe Lima
Contribuição ao conhecimento dos pterossauros do
Grupo Santana (Cretáceo Inferior) da Bacia do
Araripe, Nordeste do Brasil / Felipe Lima Pinheiro. -
- 2014.
203 f.

Orientador: Cesar Leandro Schultz.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal do Rio
Grande do Sul, Instituto de Geociências, Programa de
Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre, BR-RS,
2014.

1. Paleontologia. 2. Pterossauros. 3. Cretáceo.
4. Grupo Santana. 5. Bacia do Araripe. I. Schultz,
Cesar Leandro, orient. II. Título.

“Ao ser destampado pelo gigante, o cofre deixou escapar um hálito glacial. Dentro havia apenas um enorme bloco transparente, com infinitas agulhas internas nas quais se despedaçava em estrelas de cores a claridade do crepúsculo. Desconcertado, sabendo que os meninos esperavam uma explicação imediata, José Arcadio Buendía atreveu-se a murmurar: – É o maior diamante do mundo.”

Gabriel García Marquez

AGRADECIMENTOS

Um trabalho como esse não é feito apenas a duas mãos. Durante o percurso de meu mestrado e doutorado, tive o privilégio de contar com o apoio (por vezes, praticamente incondicional) de diversas pessoas.

Em primeiro lugar, pelo apoio irrestrito em todos os momentos, agradeço a minha família, em especial a meus pais, Sandra e Valmiro e a meus irmãos, Fernando e Sacha. A todos meus amigos de Fortaleza, em especial a Marina, Fernanda, Luana, Janaina, Gabriel, João Paulo, Heitor, Paulo e Lucas.

Aos meus amigos e companheiros de Porto Alegre, por tornarem memorável o tempo em que vivi nessa cidade: Marcel, Leonardo, Tomaz, Igor, Elker, David, Marcos, Alexandre, Marquinho, Victor, Tiago, Bruno, Pola, Fábio, Heitor e Bibiana. Aos meus amigos de Munique, em especial ao Tiago, Raul, Luísa e Alexandra. À equipe do laboratório de paleontologia da UFRGS, por tornar minha rotina tão divertida.

Vários pesquisadores tiveram importância crucial em minha formação. Dentre eles, agradeço especialmente a Oliver Rauhut, Richard Butler, Taissa Rodrigues, John Maisey, Juliana Sayão (a qual também agradeço pela compreensão e tato em um começo turbulento do doutorado) e Bruno Vila Nova.

Ao meu orientador, Schultz, pelo apoio irrestrito em todas as fases de meu mestrado e doutorado e a Marina Bento Soares, pelo apoio, disponibilidade e aconselhamento.

Aos três membros da banca, Marco Brandalise, Marina Soares e Taissa Rodrigues por aceitarem avaliar este trabalho em um momento tão turbulento.

Eu provavelmente nunca vou conseguir agradecer o suficiente aos meus amigos Daniel, Emilia e Paula, que com certeza sabem que sem eles eu não seria metade do profissional que sou hoje.

Por último, um agradecimento especial a Adriana pelo amor, compreensão incondicional e companheirismo.

RESUMO

Neste trabalho, contribuimos com pesquisas originais sobre a anatomia e taxonomia de pterossauros provenientes do Grupo Santana (Cretáceo Inferior, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil). Além disso, revisamos aspectos taxonômicos e filogenéticos do clado e a geologia do Grupo Santana é descrita a partir de uma abrangente revisão bibliográfica. A origem de Pterosauria e suas relações filogenéticas com demais tetrápodes é abordada, explicitando a tendência atual de considerar estes arcosauros como grupo-irmão de Dinosauromorpha no clado Ornithodira. As relações filogenéticas internas de Pterosauria são discutidas através da apresentação de dados das principais análises cladísticas propostas para o grupo. As relações filogenéticas de táxons provenientes do Grupo Santana são tratadas em maior detalhe, principalmente no que tange o debate sobre a monofilia ou parafilia de Tapejaridae. É realizada, também, uma revisão taxonômica detalhada e atualizada, destacando todos os táxons válidos de pterossauros do Grupo Santana. Neste trabalho, reconhecemos 27 espécies como válidas. Três trabalhos científicos originais são apresentados. No primeiro, revisamos as atribuições taxonômicas do espécime descrito como "*Pricesaurus megalodon*", concluindo que este possui afinidades a Anhangueridae, em especial, ao gênero *Anhanguera*. No segundo trabalho, descrevemos um espécime incomum, constituído por um palato fragmentário, tentativamente atribuído a Azhdarchoidea. Em adição, contribuimos na compreensão da anatomia e evolução do palato de Pterodactyloidea, reconhecendo tendências evolutivas até então não descritas para o grupo. No terceiro e último trabalho, reavaliamos um espécime de pterossauro da Formação Romualdo, anteriormente atribuído a *Anhanguera santanae*, concluindo que este, na verdade, representa um táxon ainda não descrito de Anhangueridae. A ecologia de pterossauros anhanguerídeos da Formação Romualdo é discutida, principalmente no que diz respeito à presença aparentemente simultânea de várias espécies que possivelmente compartilhariam o mesmo nicho ecológico.

Palavras chave: Pterossauros; Grupo Santana; Bacia do Araripe; filogenia; taxonomia; anatomia.

ABSTRACT

We contribute, in this work, with original research on the anatomy and taxonomy of pterosaurs from the Santana Group (Lower Cretaceous, Araripe Basin, northeastern Brazil). Also, some taxonomic and phylogenetic aspects of pterosaurs are reassessed, and the geology of the Santana Group is described through a comprehensive literature revision. Pterosaur origins and its phylogenetic relationships with other tetrapods are discussed, detailing the current tendency to consider these archosaurs as the sister group of Dinosauromorpha, within the clade Ornithodira. Moreover, the internal phylogenetic relationships of Pterosauria are presented and discussed through the analysis of the main cladistic studies of this group. Phylogenetic relationships of Santana Group taxa are addressed in detail, especially regarding the debate on the monophyly or paraphyly of Tapejaridae. Furthermore, we conduct a detailed and updated taxonomic revision, depicting all the valid Santana Group pterosaur taxa. We recognize, on this work, 27 species as valid. Three original papers are presented. On the first one, we review the taxonomic affinities of "*Pricesaurus megalodon*", concluding that this specimen has affinities with Anhangueridae, especially with the genus *Anhanguera*. On the second paper, we describe an unusual pterosaur palate, tentatively attributed to Azhdarchoidea. In addition, we contribute on the anatomy and evolution of the pterodactyloid palate, recognizing evolutionary trends that were never described for the clade. We reappraise, on the third paper, a pterosaur specimen from the Romualdo Formation that was formerly attributed to *Anhanguera santanae*, concluding that the material represents a yet undescribed anhanguerid. The ecology of anhanguerid pterosaurs from the Romualdo Formation is discussed, especially with respect to the apparent coexistence of several species that possibly shared the same ecological niche.

Keywords: Pterosaurs; Santana Group; Araripe Basin; phylogeny; taxonomy; anatomy.

SUMÁRIO

TEXTO EXPLICATIVO DA ESTRUTURA DA TESE	9
Parte I	
1. INTRODUÇÃO	11
2. OBJETIVOS	12
3. JUSTIFICATIVA	13
4. MATERIAIS E MÉTODOS	14
4.1. Materiais	14
4.2. Métodos	19
4.2.1. <i>Preparação</i>	19
4.2.2. <i>Fotografia e desenhos</i>	19
4.2.3. <i>Comparação osteológica e anatômica com base em espécimes depositados em coleções</i>	19
4.2.4. <i>Descrição anatômica</i>	23
5. ESTADO DA ARTE	24
5.1. Contexto geológico	24
5.1.1. <i>Considerações gerais sobre a Bacia do Araripe</i>	24
5.1.2. <i>Geologia e paleontologia do Grupo Santana</i>	26
5.2. Os Pterosauria	33
5.2.1. <i>Aspectos gerais</i>	33
5.2.2. <i>Origem e relações de parentesco com outros tetrápodes</i>	35
5.2.3. <i>Relações filogenéticas internas de Pterosauria</i>	44
5.2.4. <i>Relações filogenéticas de pterossauros do Grupo Santana</i>	55
5.2.4.1. <i>Anhangueridae</i>	55
5.2.4.2. <i>Tapejaridae</i>	55
5.2.5. <i>Considerações sobre o registro espacial e temporal de Pterosauria</i>	62

5.2.6. <i>Taxonomia de pterossauros provenientes do Grupo Santana</i>	65
6. REFERÊNCIAS	125
Parte II	
ARTIGOS	140
Parte III	
ANEXOS	190



TEXTO EXPLICATIVO DA ESTRUTURA DA TESE

Esta tese de doutorado está estruturada em torno de artigos publicados ou submetidos para avaliação em periódicos científicos especializados. Assim, sua estrutura é organizada em três partes distintas, a saber:

a) Introdução sobre o tema estudado, incluindo um estado da arte sobre o tema da pesquisa, objetivos do trabalho desenvolvido, seguidos de uma discussão integradora contendo um sumário dos principais resultados obtidos e interpretações deles derivadas.

b) Artigos publicados ou submetidos a periódicos com corpo editorial permanente e revisores independentes, ou publicações equivalentes (capítulo de livro de publicação nacional ou internacional com corpo de revisores independente), escritos pelo autor durante o desenvolvimento de seu doutoramento.

c) Anexos, incluindo artigos científicos nos quais o pós-graduando é co-autor; artigos científicos não diretamente relacionados ao tema principal da tese; resumos e artigos publicados em eventos, bem como documentação pertinente de natureza numérica (tabelas, cálculos), gráfica (figuras, diagramas, mapas, seções) e fotográfica que, por sua dimensão ou natureza não pode ser incluída nos artigos. Opcional.

Desta feita, a primeira parte desta tese apresentará um panorama sobre o contexto geológico do material de estudo, ou seja, uma descrição da geologia e ambientes deposicionais propostos para o Grupo Santana, além de comentários sobre o registro fóssil dessa unidade sedimentar. O contexto geológico será seguido por considerações sobre os Pterosauria, incluindo sua definição, origem do grupo e parentesco com outros Diapsida; relações filogenéticas internas, com ênfase naqueles provenientes do Grupo Santana; comentários sobre a distribuição espacial e temporal do clado, além de uma revisão taxonômica detalhada de pterossauros do Grupo Santana.



Ainda na primeira parte são apresentados os objetivos a que se propõe esse trabalho, justificativa para o estudo realizado, materiais e métodos empregados, além de uma análise integradora dos resultados obtidos.

A segunda parte apresentará, na íntegra, três artigos científicos (dois deles já publicados) desenvolvidos durante o período de doutoramento e diretamente relacionados ao tema principal desta tese.

Por fim, são incluídos, na forma de anexos, produção científica independente do tema central da tese, desenvolvidos ao longo do Doutorado do autor.



Parte I

1. INTRODUÇÃO

Os pterossauros, primeiro grupo de vertebrados a apresentar adaptações para o voo ativo, dominaram os céus durante grande parte do Mesozóico, ocupando nichos ecológicos semelhantes àqueles das aves modernas (WELLNHOFER, 1991a; UNWIN, 2005). Desde a descrição de *Pterodactylus antiquus*, em 1809, pelo naturalista francês Georges Cuvier, estes arcosauros exerceram crescente fascínio e interesse por parte de pesquisadores e leigos.

Na segunda metade do século passado, Price (1971) indicou a presença de pterossauros em estratos de idade eocretácica da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. O trabalho de Price foi apenas um prelúdio de uma rica série de artigos e monografias que relataram e descreveram a fauna de pterossauros do Grupo Santana. Esta fauna é apenas comparável, em diversidade, com o calcário Solnhofen (Jurássico da Alemanha) e as Formações Yixian e Jiufotang do Cretáceo chinês. Em termos de qualidade de preservação dos fósseis, os pterossauros do Grupo Santana constituem um registro ímpar, apresentando, comumente, preservação tridimensional dos frágeis ossos, além de tecidos não ossificados.

Ainda que os pterossauros do Grupo Santana tenham sido extensamente pesquisados por mais de quarenta anos, contribuições sobre estes fósseis continuam abundantes na literatura especializada, o que nos motiva na execução de um apanhado atualizado de alguns aspectos específicos de Pterosauria, além do desenvolvimento de pesquisas científicas originais versando sobre estes animais.

Esta tese, além de apresentar e discutir diversos aspectos sobre a diversidade, origem e relações internas de Pterosauria, com ênfase em animais encontrados no Grupo Santana, inclui resultados de pesquisas científicas originais sobre o tema.



2. OBJETIVOS

Objetivo Geral

Como objetivo geral, se pretende estudar aspectos anatômicos, taxonômicos e evolutivos de materiais atribuídos a Pterosauria provenientes da Formação Romualdo da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil.

Objetivos específicos

1. Revisar o atual conhecimento sobre origem, relações filogenéticas e taxonomia de Pterosauria, com ênfase naqueles encontrados no Grupo Santana.
2. Revisar aspectos geológicos do Grupo Santana, Bacia do Araripe.
3. Descrever materiais cranianos de "*Pterosaurius megalodon*", de forma a determinar se este táxon constitui uma espécie distinta de pterossauro pterodactilóide.
4. Descrever e discutir a atribuição taxonômica de um palato fragmentário de pterossauro pterodactilóide.
5. Discutir a evolução da anatomia palatal de Pterodactyloidea através de uma reinterpretação de materiais já descritos, além da descrição de novos espécimes.
6. Redescrever AMNH 22555, um esqueleto parcial anteriormente atribuído a *Anhanguera santanae*, mas que constitui uma nova espécie de pterossauro para a Formação Romualdo.



3. JUSTIFICATIVA

As rochas sedimentares do Grupo Santana (Cretáceo Inferior, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil) conservam, em dois diferentes *Lagerstätten*, um importante registro de vida eocretácica. Os fósseis das formações Crato e Romualdo, de possíveis idades, respectivamente, aptiana e albiana, vêm contribuindo significativamente em nosso conhecimento da diversidade biológica eocretácica (MAISEY, 1991; MARTILL; BECHLY; LOVERIDGE, 2007).

Dentre os fósseis de vertebrados encontrados no Grupo Santana se destacam, por sua abundância, diversidade e qualidade, os pterossauros. A preservação tridimensional característica das concreções carbonáticas da Formação Romualdo e a fineza dos detalhes nos tecidos moles preservados na Formação Crato nos têm dado uma oportunidade ímpar de acessar a paleobiologia destes arcosauros.

Mesmo após mais de quarenta anos de intensos estudos (iniciados a partir da descrição de *Araripesaurus castilhoi* por Price (1971)), a fauna de pterossauros do Grupo Santana ainda nos traz, freqüentemente, novidades. Estudos recentes incluem a descrição de novos táxons (e.g. ELGIN; FREY, 2011, MARTILL, 2011), novas atribuições taxonômicas de materiais já descritos (e.g. VILA NOVA *et al.*, 2010, PINHEIRO *et al.*, 2012), descrições de novos exemplares de espécies conhecidas, com novas informações filogenéticas e paleobiológicas (e.g. PINHEIRO *et al.*, 2011; KELLNER *et al.*, 2013) e estudos biomecânicos (WILKINSON; UNWIN; ELLINGTON, 2006; HUMPHRIES *et al.* 2007).

A riqueza de informações sobre pterossauros do Grupo Santana nos proporciona um cenário favorável à reinterpretação de táxons, além de inferências paleobiológicas, evolutivas e filogenéticas sobre estes animais. A presente tese se justifica por ter o potencial de contribuir significativamente com novas informações sobre pterossauros da Formação Romualdo e, de forma mais geral, Pterodactyloidea.



4. MATERIAIS E MÉTODOS

6.1. Materiais

Os materiais estudados nesta tese estão depositados no Museu de Paleontologia de Santana do Cariri (MPSC, Santana do Cariri, Ceará), Centro de Pesquisas Paleontológicas da Chapada do Araripe (CPCA, Crato, Ceará) e American Museum of Natural History (AMNH, Nova Iorque). Parte do material foi transportada até o Laboratório de Paleontologia de Vertebrados da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). O espécime AMNH 22555 foi estudado diretamente na coleção do museu. Os espécimes consistem de fragmentos de porções cranianas, além de um esqueleto parcial, pertencentes a pterossauros dos clados Azhdarchoidea e Pteranodontoidea. Embora todos os materiais careçam de informações de coleta, está claro que os fósseis provêm da Formação Romualdo, já que se encontram preservados tridimensionalmente e, muitas vezes, ainda parcialmente cobertos por concreções carbonáticas.

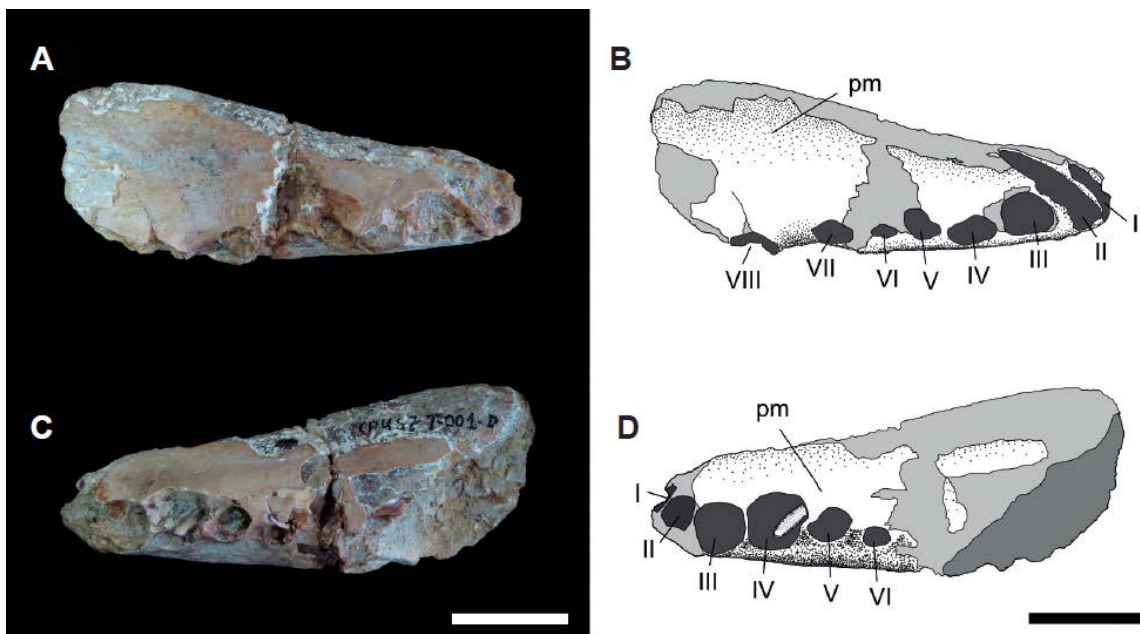


Figura 1. CPCA 3592 em A e B, vista lateral direita; C e D, vista lateral esquerda. Escala: 25 mm.

CPCA 3592 (Figura 1): extremidade rostral de um crânio, compreendendo pré-maxilas e, possivelmente, maxilas. O exemplar apresenta pobre estado preservacional e



a superfície externa do osso encontra-se erodida em vários lugares, mostrando um molde interno de calcita intercalada por osso trabecular. Oito alvéolos são reconhecidos no lado direito do crânio e seis no lado esquerdo. Em um dos alvéolos se insere um pequeno dente com estrias longitudinais. CPCA 3592 já se encontrava completamente preparado, não necessitando de trabalhos laboratoriais adicionais. Este espécime foi atribuído ao táxon “*Pterodactylus megalodon*” por Martins Neto (1986). CPCA 3592 foi identificado com Anhangueridae e sua descrição e atribuição taxonômica já se encontram publicadas (PINHEIRO *et al.* 2012).

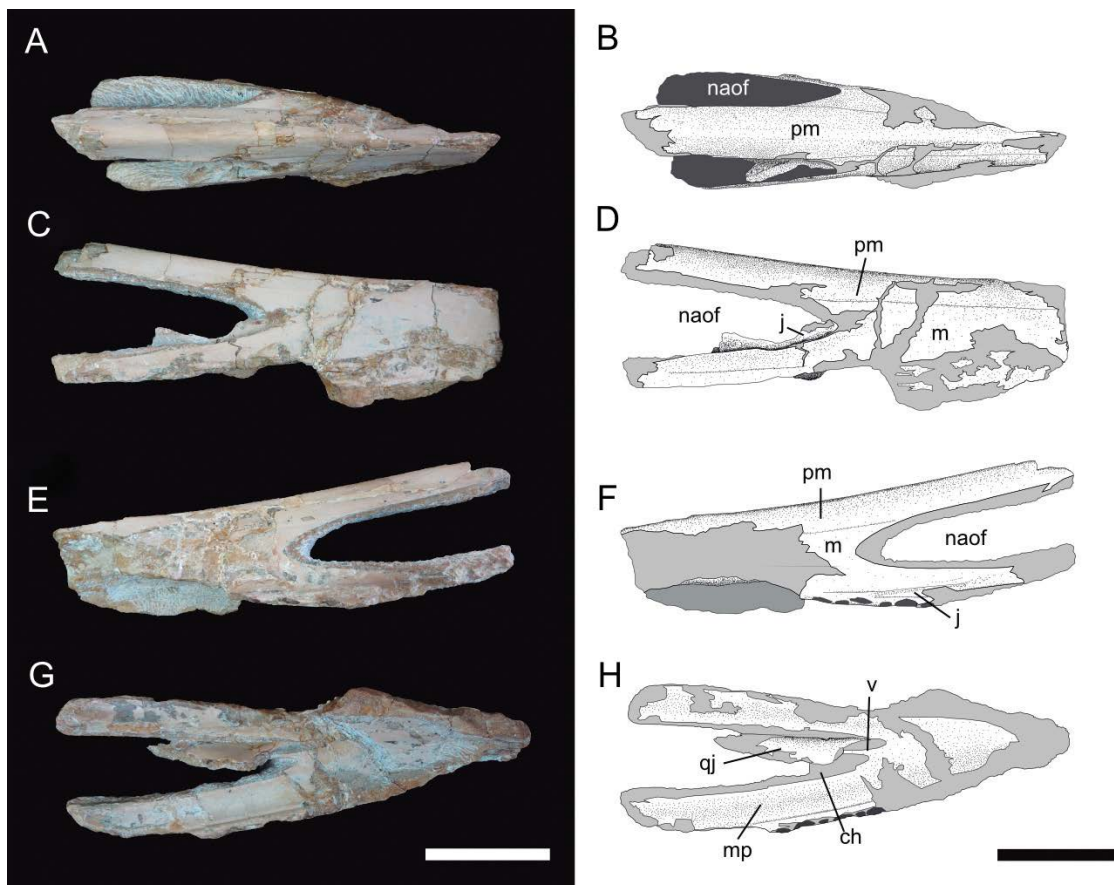


Figura 2. CPCA 3591 em A-B, vista dorsal; C-D, vista lateral direita; E-F, vista lateral esquerda; G-H, vista palatal. Abreviações: ch, coanas; j, jugal; m, maxila; mp, placa maxilar; naof, fenestra naso-antorbital; pm, pré-maxila; qj, quadradojugal; vômeres. Escala: 50 mm. Retirado de Pinheiro *et al.* (2012).

CPCA 3591 (Figura 2): parte média de um crânio, composta por pré-maxilas, maxilas, vômeres e jugal/quadradojugal. O espécime, também fragmentário, conserva parte do rosto e uma porção considerável da fenestra naso-antorbital. O jugal e



quadradojugal estão desarticulados e deslocados dentro da fenestra naso-antorbital. A margem ventrolateral da maxila direita está fragmentada, e alguns pedaços repousam adjacente ao resto do crânio. Este espécime, assim CPCA 3592 serviu como base para Martins Neto (1986) na descrição de “*Pricesaurus megalodon*”. Quando transportado até Laboratório de Paleontologia de Vertebrados da UFRGS, CPCA 3591 se encontrava parcialmente preparado. Entretanto, a concreção carbonática em que este material estava inserido preenchia o espaço formado pela fenestra naso-antorbital e encobria quase que completamente o jugal e quadradojugal, que se encontram deslocados dentro desta abertura. Assim, o espécime foi submetido a preparação mecânica antes de seu estudo. CPCA 3591 também pertence ao clado Anhangueridae e sua descrição completa foi publicada por Pinheiro *et al.* (2012).

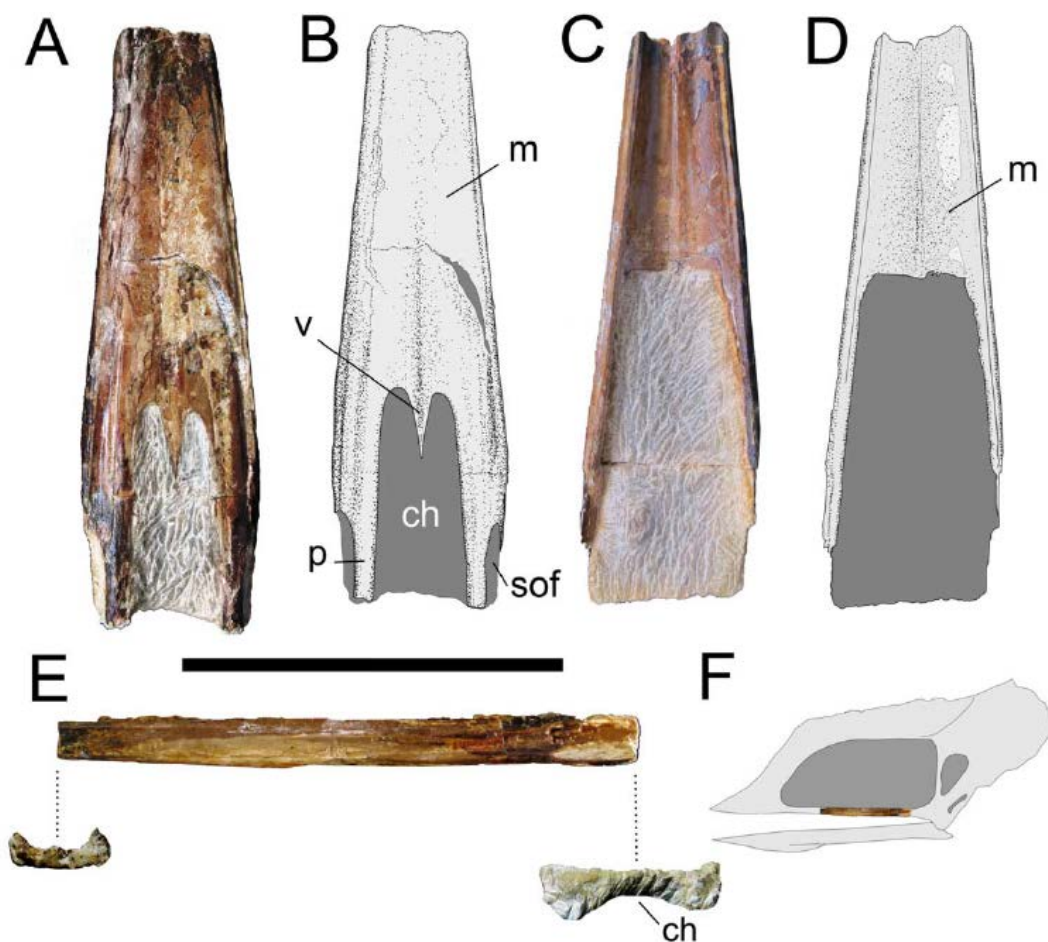


Figura 3. MPSC R 859 em A, B, vista ventral; C, D, vista dorsal e E, vista lateral esquerda. Em F, a posição inferida do fragmento palatal é demonstrada em um crânio hipotético de pterossauro azhdarcóide. Abreviações: ch, coanas; m, maxila; p, palatino; sof, fenestra sub-orbital; v, vômeres. Escala: 100 mm. Retirado de Pinheiro & Schultz (2012).



MPSC R 859 (Figura 3): no momento em que chegou ao Laboratório de Paleontologia de Vertebrados da UFRGS, esse material se encontrava praticamente todo encoberto por uma concreção carbonática. Uma das faces da concreção evidenciava parte do palato de um pterossauro, sendo possível divisar o contorno das coanas. No decorrer do processo de preparação, se constatou que o espécime foi substancialmente adulterado por coletores comerciais (“peixeiros”). Prováveis ossos de peixe foram colados com resina epóxi ao espécime, de forma que este aparentasse ser maior e mais completo. Após o lento processo de preparação mecânica, MPSC R 859 revelou ser uma porção palatal bem preservada de um pterossauro azhdarcóide. O espécime é composto por placas palatais da maxila, vômeres e, possivelmente, palatinos. Este material já se encontra descrito (PINHEIRO; SCHULTZ, 2012).

AMNH 22555 (Figura 4): trata-se de um esqueleto bastante completo e bem preservado de pterossauro anhanguerídeo. No momento de sua primeira descrição (WELLNHOFER, 1991), este espécime era considerado o mais completo pterossauro já encontrado no Grupo Santana, sendo atribuído ao táxon *Anhanguera santanae*. AMNH 22555 preserva um crânio quase completo, porção proximal do ramo mandibular direito, praticamente todos os elementos vertebrais, algumas costelas, escápulas, coracóides, pelve praticamente completa, carpais, fragmentos de fêmur e úmero, rádio e ulna incompletos, pteróide, metacarpais e falanges de um autopódio posterior. Todos os elementos pós-cranianos se encontram preservados em três dimensões e, praticamente, sem sinais aparentes de deformações diagenéticas. O crânio, embora bem preservado, se encontra bastante comprimido lateralmente. O osso cortical está ausente em várias partes do material, evidenciando o osso trabecular subjacente. Poucos dentes se encontram preservados em associação ao crânio. O material já se encontrava, no momento do estudo, completamente preparado.

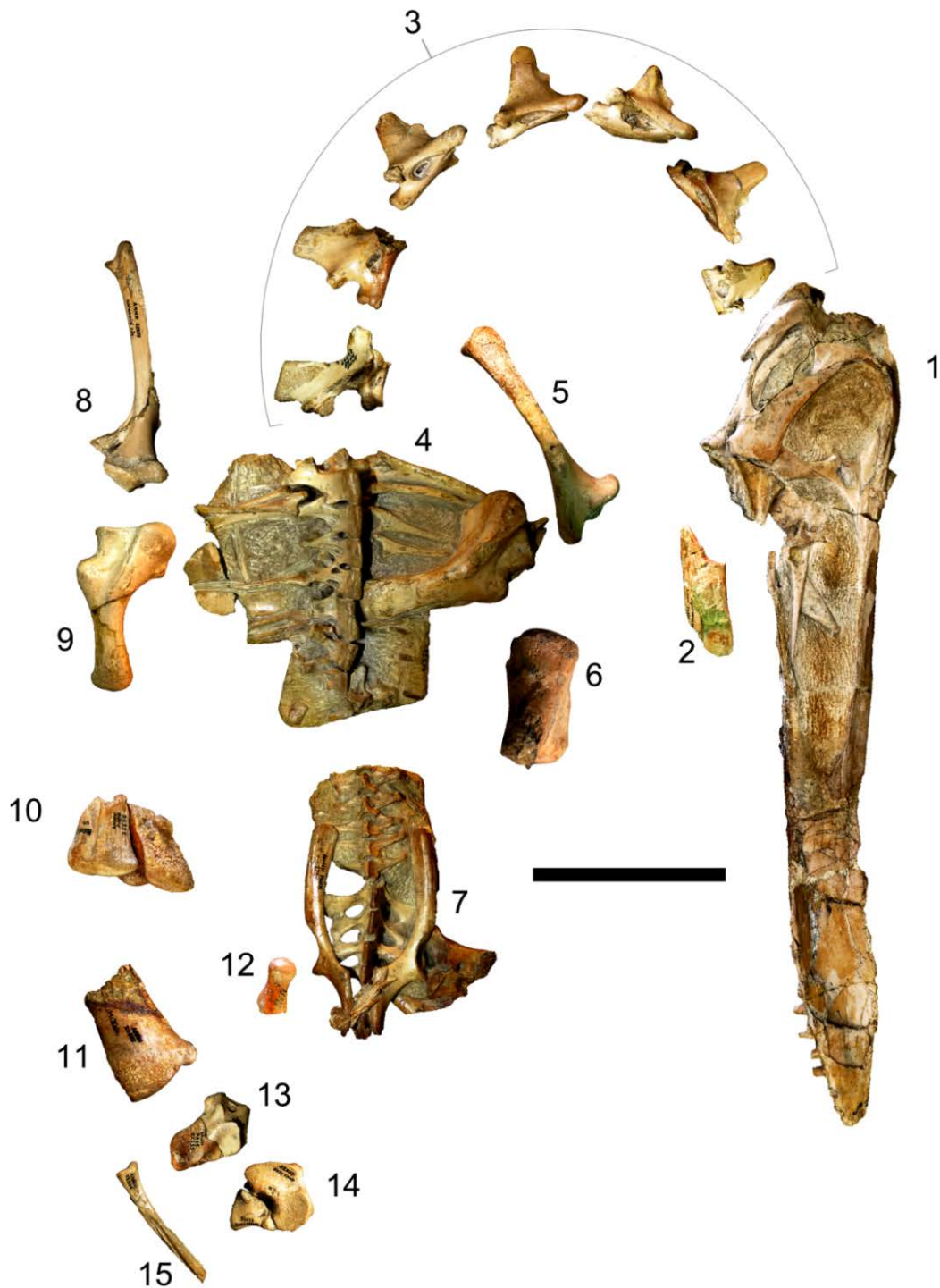


Figura 4. AMNH 22555, elementos esqueléticos preservados. 1, crânio; 2, mandíbula; 3, vértebras cervicais; 4, torso; 5, coracóide direito; 6, úmero direito; pelve associada a elementos vertebrais dorsais e ossos de membros posteriores; 8, coracóide esquerdo; 9, escápula esquerda; 10, rádio e ulna; 11, metacarpal do dígito alar; 12, fêmur esquerdo; 13, carpais proximais; 14, carpais distais; 15, pteróide. Escala: 10 cm.



4.2. Métodos

4.2.1. Preparação

A preparação dos espécimes estudados nesta tese, quando necessária, foi realizada através do desbaste mecânico da rocha encaixante, seguindo a metodologia convencional para vertebrados fósseis. Dado que todos os espécimes provêm da Formação Romualdo, o trabalho consiste em desgastar, progressivamente, as concreções carbonáticas até a exposição satisfatória do fóssil. Quando nos deparamos com elementos ósseos excepcionalmente delicados, é preferível conservar quantidades variáveis de rocha, de forma a evitar quebras. A preparação foi realizada, principalmente, com auxílio de marteletes pneumáticos. Após sua exposição, os ossos são protegidos através da aplicação de camadas da resina acrílica *Paraloid B-72* dissolvida em acetona. Eventuais quebras são reparadas através da aplicação de cianoacrilato. Observação de espécimes depositados em coleções nos fez atentar para o fato de que fósseis preparados quimicamente tendem a se deteriorar muito mais facilmente do que aqueles preparados de forma mecânica. Assim, nossa metodologia não inclui procedimentos químicos.

4.2.2. Fotografia e desenhos

Após a preparação mecânica, os materiais são fotografados com o auxílio de uma câmera modelo Canon SX40. As imagens são tratadas com o auxílio do programa Adobe Photoshop CS4. Os desenhos anatômicos são realizados através do programa Inkscape, versão 0.48.4 (software livre, disponível através da página www.inkscape.org).

4.2.3. Comparação osteológica e anatômica com base em espécimes depositados em coleções

O trabalho de comparação dos materiais estudados foi realizado através de visitas a coleções nacionais e internacionais contendo espécimes de pterossauro. Em



alguns casos, a comparação foi realizada através de dados obtidos na bibliografia. No total, aproximadamente 500 espécimes foram analisados e fotografados. A quantidade consideravelmente alta de espécimes e táxons analisados (Tabela 1) foi de importância crucial em uma determinação segura das afinidades taxonômicas dos materiais estudados. Durante as visitas a coleções, foi possível estudar inúmeros holótipos de espécies relevantes, tanto provenientes do Grupo Santana quanto de outras unidades geológicas do planeta. Holótipos e materiais referidos de, praticamente, todos os táxons supra-genéricos de pterossauros foram estudados.

No que tange os pterossauros provenientes do Grupo Santana, pudemos estudar, em grande detalhe, 18 holótipos (27 espécies são, atualmente, reconhecidas como válidas). *Barbosania gracilirostris* foi estudado a partir de uma excelente réplica, depositada no Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe, Alemanha. Alguns táxons considerados, hoje, como *nomina dubia* foram, também, analisados (“*Araripedactylus dehmi*”, “*Santandactylus pricei*”).

Abaixo estão listadas e comentadas as coleções visitadas pelo autor nos últimos quatro anos, que compreendem todo o período do doutorado e parte do mestrado:

- Museu de Paleontologia de Santana do Cariri (MPSC, Santana do Cariri, Ceará, Brasil): nesta coleção está depositado o espécime MPSC R 859, parte do objeto de estudo desta tese. Trata-se de uma coleção que, apesar de interessante, conta quase que exclusivamente com espécimes ainda não preparados. Estão depositados, na coleção do MPSC, materiais craniais e pós-craniais de tapejarídeos e anhanguerídeos do Grupo Santana.

- Centro de Pesquisas Paleontológicas da Chapada do Araripe (CPCA, Crato, Ceará, Brasil): esta instituição resguarda uma modesta, mas importante, coleção de pterossauros do Grupo Santana. Nela está depositado o melhor espécime conhecido de *Tupandactylus imperator* [CPCA 3590, descrito por Pinheiro *et al.* (2011)]. Além disso, “*Pricesaurus megalodon*” (CPCA 3091, 3092), também objeto de estudo desta tese, faz parte do acervo.

**Tabela 1.** Lista de táxons estudados entre 2009 e 2012 – alguns dos táxons listados possuem situação taxonômica incerta, enquanto outros já caíram em sinonímia com outros táxons da tabela.

<i>Alanqua</i>	<i>Gnathosaurus subulatus</i>	<i>Rhamphocephalus</i>
<i>Anhanguera cf. robustus</i>	<i>Herbstosaurus pigmaeus</i>	<i>Rhamphorhynchus gemmingi</i>
<i>Anhanguera blittersdorffi</i>	<i>Istiodactylus latidens</i>	<i>Rhamphorhynchus intermedius</i>
<i>Anhanguera araripensis</i>	<i>Lacusovagus magnificens</i>	<i>Rhamphorhynchus longicaudus</i>
<i>Amblydectes crassidens</i>	<i>Lonch. compressirostris</i>	<i>Rhamphorhynchus longiceps</i>
<i>Amblydectes platysomus</i>	<i>Lonchodectes giganteus</i>	<i>Rhamphorhynchus longimanus</i>
<i>Amblydectes eurygnathus</i>	<i>Lonchodectes machaerorhynchus</i>	<i>Rhamphorhynchus megadactylus</i>
<i>Anhanguera cuvieri</i>	<i>Lonchodectes microdon</i>	<i>Rhamphorhynchus muensteri</i>
<i>Anhanguera robustus</i>	<i>Lonchodectes oweni</i>	<i>Rhamphorhynchus phyllurus</i>
<i>Anhanguera santanae</i>	<i>Lonchodectes platystomus</i>	<i>Rhamphorhynchus suevicus</i>
<i>Anurognathus ammoni</i>	<i>Lonchodectes scaphorhynchus</i>	<i>Santanadactylus araripensis</i>
<i>Arambourgiana</i>	<i>Lonchodectes tenuirostris</i>	<i>Santanadactylus brasiliensis</i>
<i>Araripedactylus dehmi</i>	<i>Ludodactylus sibbicki</i>	<i>Santanadactylus pricei</i>
<i>cf. Araripesaurus</i>	<i>Microtuban altivolans</i>	<i>Santanadactylus spixi</i>
<i>Arthurdactylus conandoylei</i>	<i>Nyctosaurus sp.</i>	<i>Scaphognathus crassirostris</i>
<i>Austriadactylus cristatus</i>	<i>Nyctosaurus lamegoi</i>	<i>Scaphognathus purdoni</i>
<i>Azhdarcho lancicollis</i>	<i>Ornithocheirus hlavatschi</i>	<i>Sordes pilosus</i>
<i>Barbosania gracilirostris</i>	<i>Ornithocheirus bunzeli</i>	<i>Tapejara wellnhoferi</i>
<i>Belonochasma aenigmaticus</i>	<i>Ornithocheirus colorhinus</i>	<i>Thalassodromeus sethi</i>
<i>Bennettazhia</i>	<i>Ornithocheirus cuvieri</i>	<i>Thalassodromeus sp.</i>
<i>Brasileodactylus araripensis</i>	<i>Ornithocheirus dentatus</i>	<i>Titanopteryx sp.</i>
<i>Brasileodactylus sp.</i>	<i>Ornithocheirus denticulatus</i>	<i>Tropeognathus mesembrinus</i>
<i>Campylognathoides liasicus</i>	<i>Ornithocheirus enchorhynchus</i>	<i>Tupandactylus imperator</i>
<i>Caupedactylus ybaka</i>	<i>Ornithocheirus fittoni</i>	<i>Tupandactylus navigans</i>
<i>Cearadactylus atrox</i>	<i>Ornithocheirus macrorhinus</i>	<i>Tupuxuara leonardii</i>
<i>cf. Quetzalcoatlus</i>	<i>Ornithocheirus nasutus</i>	<i>Tupuxuara longicristatus</i>
<i>Coloborhynchus clavirostris</i>	<i>Ornithocheirus oxyrhinus</i>	
<i>Criorhynchus capito</i>	<i>Ornithocheirus polyodon</i>	
<i>Criorhynchus platyrhinus</i>	<i>Ornithocheirus sagittirostris</i>	
<i>Criorhynchus simus</i>	<i>Ornithocheirus sedgwicki</i>	
<i>Criorhynchus woodwardi</i>	<i>Ornithodesmus latidens</i>	
<i>Ctenochasma gracile</i>	<i>Ornithostoma sedgwicki</i>	
<i>Ctenochasma porocristata</i>	<i>Plataleorhynchus</i>	
<i>Dermodactylus</i>	<i>Preondactylus</i>	
<i>Dimorphodon macronyx</i>	<i>Pteranodon</i>	
<i>Doratorhynchus validus</i>	<i>Pterodactylus antiquus</i>	
<i>Dorygnathus banthensis</i>	<i>Pterodactylus elegans</i>	
<i>Dsungaripterus weii</i>	<i>Pterodactylus grandipelvis</i>	
<i>Eudimorphodon cf. ranzii</i>	<i>Pterodactylus kochi</i>	
<i>Gallodactylus canjuersensis</i>	<i>Pterodactylus micronyx</i>	
<i>Gallodactylus suevicus</i>	<i>Pterodaustro guinazui</i>	
<i>Germanodactylus cristatus</i>	<i>Quetzalcoatlus norhropi</i>	

- Museu Nacional, UFRJ (MN, Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil): a mais importante coleção de pterossauros do Brasil. Nela estão depositados os holótipos de importantes espécies de pterossauros do Grupo Santana, como *Anhanguera blittersdorffi*, *Tupuxuara longicristatus*, *Brasileodactylus araripensis* e *Cearadactylus*



atrox. No momento de nossa visita, espécimes relevantes pertencentes à coleção do Museu de Ciências da Terra (MCT, DNPM, Rio de Janeiro) estavam emprestados ao Museu Nacional. Dentre estes, os holótipos de *Thalassodromeus sethi*, *Tupuxuara leonardii* e *Tupandactylus imperator*.

- American Museum of Natural History (AMNH, Nova Iorque, Estados Unidos): A coleção do AMNH conta com um número expressivo de espécimes de *Pteranodon*, alguns deles reminiscetes da coleção particular do paleontólogo Edward D. Cope. Além disso, a fauna jurássica de Solnhofen se encontra representada através de várias réplicas e alguns espécimes originais. Uma parte considerável da coleção é reservada a espécimes da Formação Romualdo e conta com importantes materiais referidos a *Tapejara wellnhoferi* e *Ananguera santanae* descritos por Wellnhofer & Kellner (1991) e Wellnhofer (1985), respectivamente.

- Natural History Museum (BMNH, Londres, Inglaterra): importante e diversificada coleção. A maior parte desta é reservada a espécimes do Jurássico e Cretáceo inglês, incluindo exemplares de importância histórica, como o holótipo de *Dimorphodon macronyx*, coletado por Mary Anning. O BMNH também conserva, em seu acervo, espécimes de Solnhofen, incluindo o maior *Rhamphorhynchus* conhecido. Um dos melhores crânios conhecidos de *Ananguera* (uma identificação preliminar sugere afinidades com *A. santanae*), proveniente da Formação Romualdo, está depositado nesta coleção.

- Sedgwick Museum of Earth Sciences (CAMSM, Cambridge, Inglaterra): contém uma expressiva coleção de animais do Cretáceo Inferior da Inglaterra. Alguns deles são proximamente relacionados a animais do Grupo Santana.

- Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie (BSP, Munique, Alemanha): esta é, provavelmente, a mais importante coleção de pterossauros do planeta. A maior parte do acervo é composta por espécimes do calcário Solnhofen, Alemanha. Dentre eles, holótipos de importantes espécies, como *Pterodactylus antiquus*, o primeiro pterossauro descrito. Nesta instituição estão depositados, também,



vários holótipos de espécies do Grupo Santana, estudados por Peter Wellnhofer no fim do século XX. Estes holótipos incluem *Ananguera araripensis*, *Ananguera santanae*, *Ananguera robustus* e *Tropeognathus mesembrinus*.

- Staatliches Museum für Naturkunde (SMNK, Karlsruhe, Alemanha): a maior parte desta coleção está dedicada a espécimes do Grupo Santana. Contém holótipos de ambas as formações Crato e Romualdo. Dentre estes, *Ludodactylus sabbicki*, *Tupandactylus navigans*, *Lacusovagus magnificens*, *Unwindia trigonus* e *Tupuxuara deliradamus*. Os mais bem preservados espécimes descritos para a Formação Crato e o mais completo esqueleto de *Tapejara wellnhoferi* estão depositados no SMNK.

- Staatliches Museum für Naturkunde (SMNS, Stuttgart, Alemanha): os espécimes que mais se destacam nesta coleção são exemplares pertencentes aos gêneros *Dorygnathus* e *Campylognathoides*, do Jurássico alemão. Entretanto, uma pequena coleção de espécimes do Grupo Santana inclui espécimes referidos a *Brasileodactylus* e *Tropeognathus*.

4.2.4. Descrição anatômica

Após as etapas descritas anteriormente, a osteologia dos fósseis é detalhadamente descrita, seguindo a nomenclatura usual para o estudo de pterossauros.



5. ESTADO DA ARTE

5.1. Contexto geológico

5.1.1. Considerações gerais sobre a Bacia do Araripe

A Bacia do Araripe (Figura 5) é a mais extensa e a mais geologicamente complexa das bacias interiores do Nordeste brasileiro. Destaca-se, em sua geomorfologia, pela presença da Chapada do Araripe, um *plateau* alongado na direção EW, situado no limite entre os estados do Ceará, Piauí e Pernambuco, Nordeste do Brasil. O preenchimento sedimentar da Bacia do Araripe, entretanto, não está restrito à chapada, estendendo-se para leste e ocupando, também, a depressão do Vale do Cariri. Esta importante bacia sedimentar intracratônica ocupa um total de, aproximadamente, 9.000 km² (ASSINE, 1992, 2007).

O preenchimento sedimentar da Bacia do Araripe se deu durante diferentes fases tectônicas, ligadas ao processo de rifteamento que originou o Oceano Atlântico Sul. Tais processos reativaram antigas falhas da província Borborema, gerando uma extensão crustal que possibilitou a sedimentação em uma série de bacias interiores do Nordeste brasileiro (VALENÇA; NEUMANN; MABESOONE, 2003). Na Bacia do Araripe, a sedimentação se deu em estágios bem definidos: i) uma sequência possivelmente paleozóica, formada pelos arenitos médios a muito grossos da Formação Cariri (Ordoviciano-Devoniano); ii) uma sequência pré-rifte, composta pelas formações Brejo Santo e Missão Velha (Jurássico Superior); iii) uma sequência sin-rifte, formada pelos arenitos da Formação Abaiara (Cretáceo Inferior) e, finalmente, iv) uma sequência pós-rifte, caracterizada pelo complexo Grupo Santana (Cretáceo Inferior) e pela Formação Exu (fim do Cretáceo Inferior, início do Cretáceo Superior). Dessa forma, a Bacia do Araripe apresentaria sedimentos que datam desde o Paleozóico até meados do Cretáceo (ASSINE, 1992, 2007; VALENÇA; NEUMANN; MABESOONE, 2003). Entretanto, é importante destacar que a Formação Cariri é datada, segundo alguns autores, como neojurássica ou eocretácica, com base em icnofósseis de vertebrados



(CARVALHO; VIANA; LIMA FILHO, 1995), o que modificaria completamente o arcabouço cronoestratigráfico da bacia.

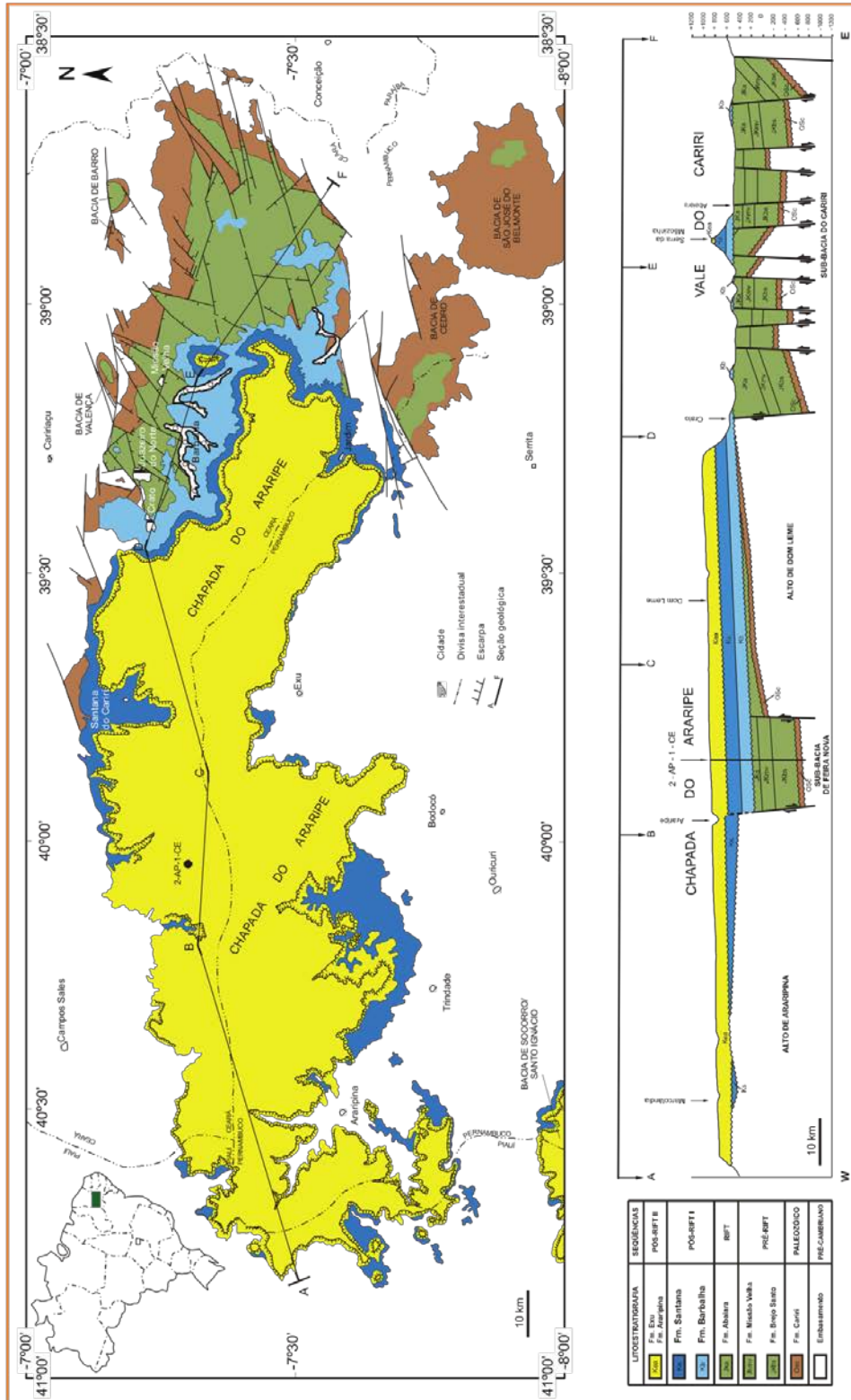


Figura 5. Mapa geológico da Bacia do Araripe. Modificado de Assine (2007).



A estratigrafia da Bacia do Araripe é ainda controversa. O primeiro trabalho versando sobre o assunto (SMALL, 1913) dividiu a sequência sedimentar desta bacia em quatro unidades: conglomerado basal, arenito inferior, calcários Santana e arenito superior. Em 1962, o trabalho clássico de Beurlen denominou as mesmas unidades como, respectivamente, como formações Cariri, Missão Velha, Santana e Exu (da base para o topo). Desde então, algumas modificações foram sugeridas, como o reconhecimento de uma Formação Crato, proposta, pela primeira vez, por Beurlen (1963). Beurlen (1971) propôs a subdivisão da Formação Santana em três membros: Crato, Ipubi e Romualdo (da base para o topo). Posteriormente, Martill e Wilby (1993) elevaram o Membro Crato e o Membro Ipubi ao *status* de formações. A proposta estratigráfica de Neumann e Cabrera (1999), a mais amplamente aceita atualmente, reconhece um Grupo Santana, formado pelas Formações Rio da Batateira, Crato, Ipubi, Romualdo e Arajara. O Grupo Santana sobrepõe-se discordantemente sobre os arenitos pré-aptianos da Formação Abaiara e é delimitado, em seu topo, pelos depósitos fluviais da Formação Exu (Cenomaniano) (VALENÇA; NEUMANN; MABESOONE, 2003). Mais recentemente, o trabalho de Assine (2007) rebaixou, novamente, as Formações Crato e Romualdo a membros da Formação Santana, enquanto a Formação Ipubi passou a ser referida como “camadas Ipubi” do Membro Crato. Neste trabalho, o autor não faz menção a um “Grupo Santana”. No presente trabalho, utilizaremos a proposta estratigráfica de Neumann e Cabrera (1999).

5.1.2. Geologia e paleontologia do Grupo Santana

O Grupo Santana (Figura 6) faz parte da sequência pós-rifte da Bacia do Araripe, aflorando nas escarpas que contornam a Chapada do Araripe e, de forma mais limitada, no Vale do Cariri (ASSINE, 2007). A formação mais antiga do Grupo Santana, Formação Rio da Batateira [denominada Formação Barbalha por Assine (1992, 2007)], é caracterizada por arenitos intercalados por folhelhos e alguns níveis finos de conglomerados. Nos arenitos, são comuns estratificações cruzadas planares e acanaladas. Camadas de folhelhos betuminosos com lâminas carbonáticas [chamadas de “Camadas Batateira” por Assine (2007)], marcam o estabelecimento do primeiro sistema lacustre na bacia. Um segundo ciclo sedimentar fluvial se sobrepõe às camadas



lacustres, formando, com elas, um contato erosivo (NEUMANN; CABRERA, 1999; ASSINE, 2007). Os folhelhos escuros da Formação Rio da Batateira apresentam uma quantidade expressiva de fósseis, incluindo peixes do gênero *Dastilbe*, vegetais, conchostráceos e palinórfos (ASSINE, 1992).

Sobre a Formação Rio da Batateira estão depositados os calcários micríticos da Formação Crato, que formam camadas lateralmente descontínuas, com espessura ultrapassando 20 m. As camadas de calcário laminado são interdigitadas por folhelhos verdes e, na base de cada pacote de calcário, é comum a presença de ritmitos argila-carbonato (VIANA; NEUMANN, 1999; ASSINE, 2007). O sistema deposicional da Formação Crato é interpretado como lacustre, com fortes ciclos sazonais e sob condições consideravelmente quentes e secas. As regiões marginais e centrais do paleolago podem ser diferenciadas através de comparação de fácies, mostrando que se tratava de um corpo aquoso de enormes dimensões (VALENÇA; NEUMANN; MABESOONE, 2003). A Formação Crato aflora, principalmente, na região NE da Chapada do Araripe, próximo aos municípios de Porteirias, Barbalha, Crato, Nova Olinda e Santana do Cariri, no Ceará (VIANA; NEUMANN, 1999). Estudos enfocando a sedimentologia e o paleoambiente da Formação Crato são escassos, estando a maior parte dos trabalhos científicos publicados focados na rica fauna e flora fóssil desse pacote sedimentar.

Martill e Heimhofer (2007) dividiram a Formação Crato em quatro membros distintos. O mais basal deles (Membro Nova Olinda), é caracterizado por um espesso pacote de calcário biomicrítico laminado. Acima do Membro Nova Olinda está depositado o Membro Caldas, formado por argilitos siltosos, alguns arenitos finos a médios e finas lâminas de calcário. O Membro Jamacaru seria, assim como o Membro Nova Olinda, formado por pacotes de calcário laminado. A última unidade sedimentar, denominada, pelos autores, de Membro Casa de Pedra, é formada por folhelhos negros e arenitos com intercalações de argila. Apesar do fato de que Martill e Heimhofer (2007) utilizam, essencialmente, uma proposta estratigráfica diferente da de Neumann e Cabrera (1999), a divisão da Formação Crato em diferentes membros não é incongruente com a proposta destes últimos autores.

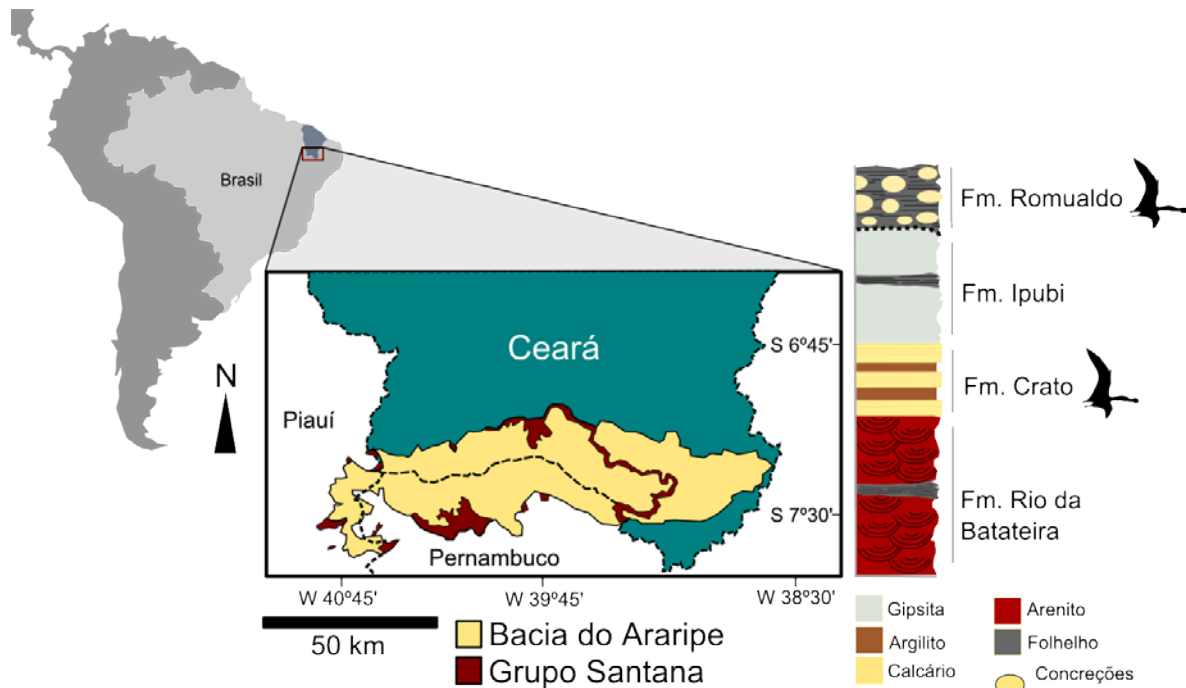


Figura 6. Localização da Bacia do Araripe e coluna estratigráfica simplificada do Grupo Santana. Níveis com ocorrência de fósseis de pterossauros estão indicados na coluna.

Quanto à origem do carbonato que formou as espessas camadas de calcário laminado da Formação Crato (Figura 7), Heimhofer e Martill (2007) compararam o ambiente deposicional a grandes lagos modernos, onde a contribuição de organismos calcificantes (gastrópodes, bivalves, carófitas e ostracodes) na produção de carbonato é relativamente pequena, quando comparada com ambientes marinhos. A principal fonte de carbonatos seria a precipitação inorgânica no epilímnio, associada a *blooms* sazonais de fitoplâncton. Combinada a altas temperaturas ambientais, a captação massiva de CO₂ pelo fitoplâncton elevaria substancialmente o pH, condicionando a precipitação de carbonatos (HEIMHOFER; MARTILL, 2007).

O ambiente deposicional proposto para a Formação Crato é o de um grande lago protegido, com águas extremamente paradas. Tal ambiente é inferido a partir da ocorrência de vários metros de laminação sem nenhum indício de perturbações, tais como marcas de ondas (BEURLEN, 1971; MABESOONE; TINOCO, 1973; HEIMHOFER; MARTILL, 2007). A ausência de sinais de bioturbação é um forte indício de que as águas mais profundas do lago seriam anóxicas, enquanto a presença de pseudomorfos de halita atesta que o lago apresentaria episódios de hipersalinidade



(HEIMHOFER; MARTILL, 2007). Tais condições, adversas a organismos necrófagos, foram de crucial importância na preservação de restos esqueléticos articulados de vertebrados, comuns nos calcários laminados da Formação Crato.



Figura 7. Calcários finamente laminados, típicos da Formação Crato

A abundância e qualidade preservacional dos espécimes fósseis provenientes da Formação Crato faz com que esta unidade sedimentar seja considerada um dos mais importantes *Fossilagerstätten* cretácicos conhecidos. Os calcários laminados de origem lacustre, típicos da Formação Crato, preservam uma rica assembléia de artrópodes (insetos e aracnídeos diversos, quilópodes e crustáceos) (MAISEY, 1991; GRIMALDI; ENGEL, 2001; MARTILL; BECHLY; LOVERIDGE, 2007). A fauna de peixes inclui semionotídeos (provavelmente, *Lepidotes*), amiídeos, *Placidichthys*, *Vinctifer*, *Cladocycclus*, *Santanichthys*, o celacantídeo *Axelrodichthys* e *Dastilbe*. Este último é, de longe, o táxon mais bem representado, sendo *Dastilbe crandalli*, provavelmente, a mais abundante espécie fóssil do Grupo Santana (MAISEY, 1991; BRITO, 2007). É notável, ainda, registro de anuros (KELLNER; CAMPOS, 1986; LEAL; BRITO, 2006), tartarugas do gênero *Araripemys* (NAISH, 2007), lagartos (*Tijubina* e *Olindalacerta*)



(BONFIM JR.; MARQUES, 1997; EVANS; YABUMOTO, 1998), crocodylomorfos dos gêneros *Susisuchus* e *Araripesuchus* (SALISBURY *et al.*, 2003; FREY; SALISBURY, 2007; FIGUEIREDO; KELLNER, 2009), pterossauros (discutidos detalhadamente em outro tópico do presente trabalho) e aves indeterminadas (MARTINS-NETO; KELLNER, 1988; KELLNER; MAISEY; CAMPOS, 1994; NAISH; MARTILL; MERRICK, 2007). Além disso, a Formação Crato ainda possui um extenso, e relativamente pouco estudado, registro paleobotânico (MAISEY, 1991; MOHR; BERNARDES-DE-OLIVEIRA; LOVERIDGE, 2007) (Figura 8).

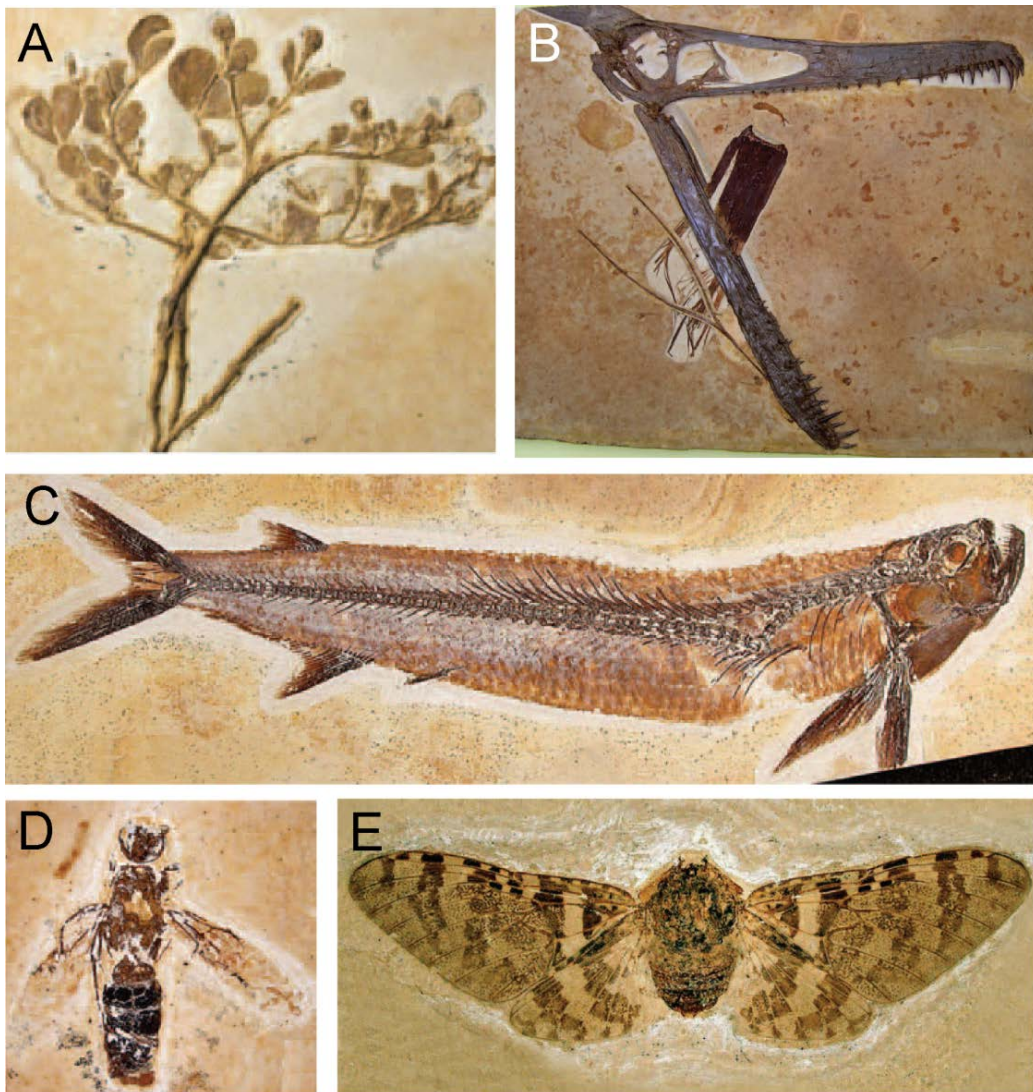


Figura 8. Alguns exemplos de fósseis encontrados na Formação Crato. A: vegetal de afinidades incertas, B: o pterossauro *Ludodactylus sibbicki*, C: *Cladocycclus gardneri*, D: inseto tiphíideo, E: *Baeocossus* cf. *fortunatus*, um inseto cicadomorfo. Modificado de Martill, Bechly e Loveridge (2007).



A Formação Ipubi, que repousa sobre os calcários laminados da Formação Crato, é constituída, primariamente, por evaporitos associados a folhelhos verdes e pretos (pirobetuminosos). As camadas de gipsita chegam a uma espessura máxima de 30 metros e são lateralmente descontínuas, sendo intercaladas por folhelhos, carbonatos e arenitos. Esta unidade sedimentar foi originada, possivelmente, em sistemas costeiros, sujeitos a variações do nível do mar e sob condições áridas a semi-áridas (BEURLÉN, 1971; ASSINE, 1992, 2007). A Formação Ipubi apresenta uma elevada complexidade faciológica, com níveis portadores de litofácies e biofácies continentais sendo interdigitados por camadas mais tipicamente marinhas. Representa um momento de ingressão marinha no sistema lacustre da Formação Crato (BEURLÉN, 1971; ASSINE, 1992, 2007). Alguns autores sugerem um ambiente mais fechado, tendo a gipsita precipitado em grandes lagos salinos intracontinentais (VALENÇA; NEUMANN; MABESOONE, 2003). Assine (2007) chama a Formação Ipubi de “camadas Ipubi do Membro Crato”, devido, principalmente, à descontinuidade lateral das camadas e à dificuldade de seu reconhecimento em poços e no campo. O conteúdo fossilífero da Formação Ipubi, apesar de promissor, permanece ainda pouco estudado. Dentre os espécimes fósseis já coletados, podemos citar ostracodes, conchostráceos, angiospermas, icnofósseis (uma pegada associada a um tetrápode natante e uma quantidade expressiva de coprólitos de peixes), peixes e uma tartaruga (VIANA; BRITO; SILVA-TELLES, 1989; DENTZIEN-DIAS *et al.*, 2010; OLIVEIRA *et al.*, 2010). Os fósseis estão sempre associados aos folhelhos pirobetuminosos, lateralmente contíguos aos níveis de gipsita.

Após uma descontinuidade erosiva, se começa a observar as fácies de arenitos e conglomerados aluviais características da base da Formação Romualdo. Em direção ao topo, observa-se uma sequência transgressiva, os arenitos costeiros dando lugar a folhelhos verdes com assembléia fóssil típica de ambientes estuarinos ou lagunares, com influência marinha (ASSINE, 2007). Mais para o topo, os folhelhos vão adquirindo colorações mais escuras, sendo característico um nível de aproximadamente 5 metros de espessura extremamente rico em concreções carbonáticas. Este nível é um importante marco estratigráfico, com continuidade lateral por toda a bacia e originado, possivelmente, em decorrência de um ou mais eventos de mortandade em massa. As



concreções carbonáticas da Formação Romualdo constituem o nível estratigráfico mais fóssilífero da Bacia do Araripe (ASSINE, 1992, 2007; MABESOONE; TINOCO, 1973). No topo da Formação Romualdo, um nível de coquinas com a presença de moluscos marinhos e equinóides atesta um ambiente de condições marinhas francas.

Os fósseis preservados no núcleo das concreções carbonáticas da Formação Romualdo (Figura 9) estão, geralmente, não compactados e excepcionalmente bem preservados, sendo comum a preservação de tecidos moles. Os peixes, grupo mais abundante na Formação Romualdo, possuem uma elevada diversidade, incluindo Chondrichthyes (como *Rhinobatos* e *Tribodus*), actinoptérigeos (os mais representativos sendo, provavelmente, *Vinctifer*, *Rhacolepis* e *Tharrias*) e celacantídeos (*Axelrodichthys* e *Mawsonia*) (MAISEY, 1991). Dentre os tetrápodes, já foram registradas cinco espécies de tartarugas (MAISEY, 1991; OLIVEIRA, 2010), dinossauros (*Angaturama*, *Irritator*, *Santanaraptor* e *Mirischia*) (KELLNER; CAMPOS, 1996; MARTILL *et al* , 1996; KELLNER, 1999; NAISH; MARTILL; FREY, 2004), crocodilomorfos [*Araripesuchus* (Figura 9) e *Caririsuchus*] (MAISEY, 1991), além de uma enorme diversidade de pterossauros, que será discutida posteriormente. Embora fósseis de pterossauros depositados em coleções demonstrem a diversidade e relativa abundância destes animais na Formação Romualdo, recentes escavações com controle estratigráfico nesta unidade sedimentar têm demonstrado a dificuldade de se encontrar, em campo, seus restos, o que pode indicar um tendenciamento de coleta em nossa compreensão da fauna de pterossauros da Bacia do Araripe (FARA *et al* , 2005; VILA NOVA *et al* , 2011).

A Formação Arajara, proposta originalmente por Ponte & Appi (1990), consistiria de um ciclo regressivo, com a retomada de um ambiente costeiro lagunal (VALENÇA; NEUMANN; MABESOONE, 2003). A seção seria representada por uma sequência de siltitos, folhelhos e arenitos finos argilosos, com marcas de onda e estratificações cruzadas. No entanto, Assine (2007) afirmou que a validade desta unidade estratigráfica é questionável, dado que as camadas, supostamente correlatas, que seriam características da formação, não possuiriam correspondência estratigráfica, sendo, inclusive, de idades distintas.

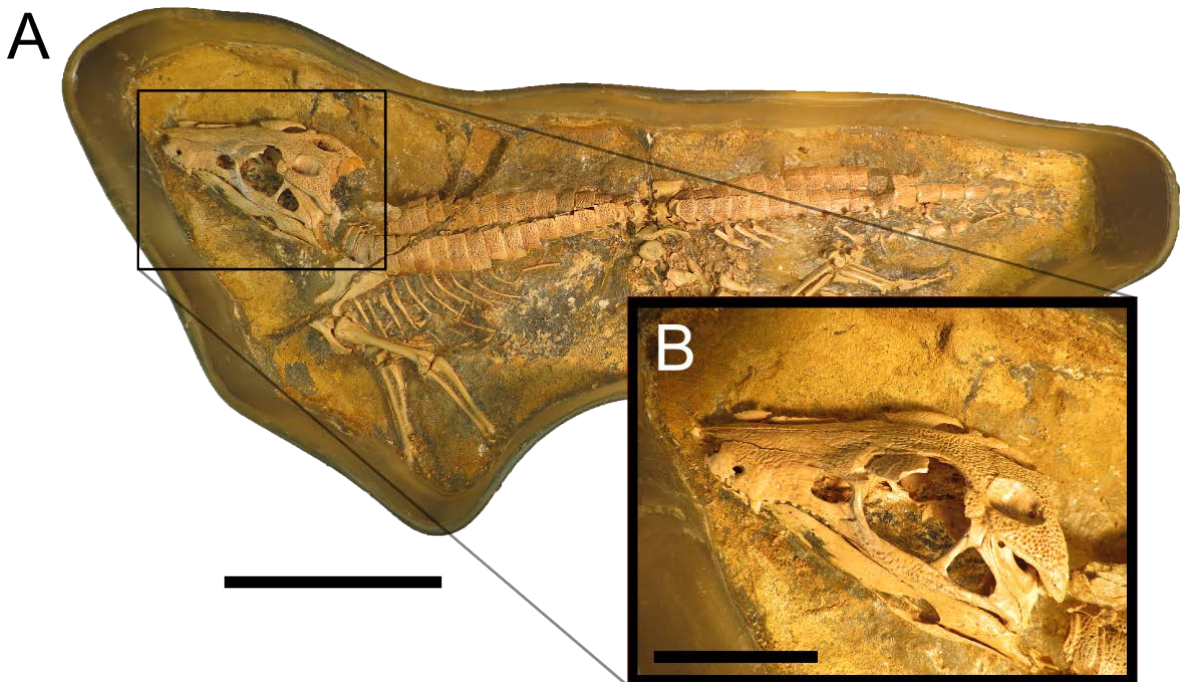


Figura 9. Exemplo de preservação de tetrápode em uma concreção calcária da Formação Romualdo – o crocodilo *Araripesuchus* (AMNH 24450). A: visão geral do espécime, em norma lateral esquerda e B: detalhe do crânio, mostrando a excepcional preservação tridimensional. Escalas: 10 cm em A e 5 cm em B.

5.2. Os Pterosauria

5.2.1. Aspectos gerais

A mudança radical de modos de vida necessita profundas modificações no plano corporal de tetrápodes. Por esse motivo, tais eventos macroevolutivos são raros na história evolutiva destes animais. A conquista do ambiente aéreo através do desenvolvimento de voo ativo ocorreu apenas três vezes na história evolutiva dos vertebrados, sendo protagonizada, em ordem cronológica, por pterossauros, aves e morcegos. Os três grupos não possuem relações próximas de parentesco e seu ancestral comum mais imediato era, certamente, um amniota terrestre. Assim, pode-se dizer com total confiança que as adaptações para o hábito aéreo observadas nestes grupos, apesar de apresentarem certa semelhança superficial entre estruturas homólogas, possuem histórias



evolutivas completamente independentes e surgiram em distintos períodos do tempo geológico.

Os pterossauros formam um grupo de diápsidos unanimemente considerado monofilético que protagonizou a primeira incursão de vertebrados ao meio aéreo. Estes animais sofreram sua primeira e principal irradiação, segundo o registro fóssil, no final do período Triássico, dominando o ambiente aéreo até o final era Mesozóica (WELLNHOFER, 1991a; UNWIN, 2005). O sucesso dos pterossauros está ligado a profundas modificações no plano corporal básico diápsido, que os tornaram excepcionalmente bem adaptados para o voo ativo. Tais modificações se deram tanto no plano anatômico quanto no fisiológico e ecológico. Como resultado, pterossauros diferem tão marcadamente dos demais diápsidos que, como veremos com maior detalhe a seguir, é difícil rastrear sua ancestralidade na árvore evolutiva de Tetrapoda.

As modificações osteológicas que caracterizam os pterossauros e tornam consensual a hipótese de seu monofiletismo estão, principalmente, associadas a adaptações para o hábito aéreo, incluindo: ossos extremamente delgados e pneumatizados, junção coraco-esternal, fossa glenóide disposta lateralmente, esterno largo e com quilha ventral em sua extremidade anterior, membro anterior alongado, metacarpais alongados, presença do osso pteróide e aumento excepcional do quarto dígito (associado ao suporte da membrana alar). As mais marcantes apomorfias craniais incluem um crânio proporcionalmente grande, onde o rostro é o principal componente, narinas externas dispostas posteriormente à fileira de dentes pré-maxilares, longo processo postero-dorsal da pré-maxila (com contato direto com o frontal) (ROMER, 1956; SERENO, 1991). É importante ressaltar que estas são apenas algumas da longa lista de características apomórficas compartilhadas por pterossauros. Para maior detalhe, é interessante consultar as diagnoses propostas por Romer (1956), Sereno (1991) e Bennett (1996).

Neste trabalho, vários aspectos anatômicos, taxonômicos e filogenéticos de pterossauros serão abordados. Inicialmente, discutiremos as controversas hipóteses relacionadas à origem destes animais. Posteriormente, esta tese focará em aspectos



filogenéticos e taxonômicos, principalmente naqueles relativos a animais encontrados nas formações Crato e Romualdo do Grupo Santana.

5.2.2. Origem e relações de parentesco com outros tetrápodes

Os mais antigos pterossauros do registro fóssil (e.g. *Eudimorphodon*, do Noriano Médio da Itália) já apresentam todas as características morfológicas que definem o grupo bem desenvolvidas, não havendo nenhuma forma de transição que ligue estes animais a outros diápsidos. Desta forma, a origem dos pterossauros já rendeu amplos debates no meio científico, tendo estes animais sido vinculados a diferentes grupos de vertebrados. Ao longo da história dos estudos com pterossauros, estes já foram relacionados a aves, a criaturas marinhas de afinidades desconhecidas e, até mesmo, a “morcegos marsupiais” (WELLNHOFER, 1991a; UNWIN, 2005) (Figura 10).

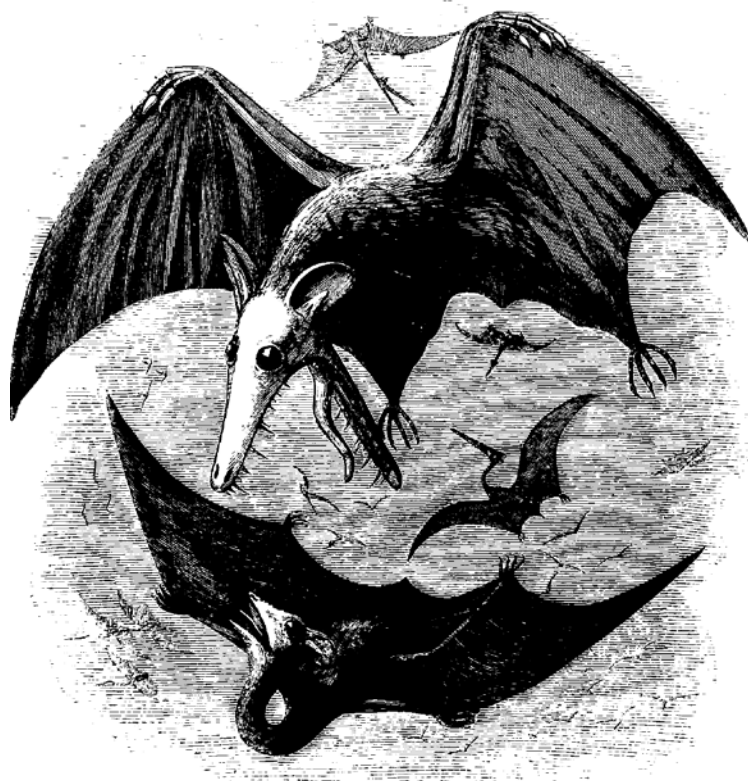


Figura 10. Representação de 1843, mostrando *Pterodactylus* como um mamífero marsupial. A figura original foi apresentada por Edward Newman. Modificado de Wellnhofer (1991a).



O primeiro pesquisador a reconhecer a natureza “reptiliana” dos pterossauros foi o francês Georges Cuvier que, estudando a anatomia de um esqueleto completo de *Pterodactylus antiquus* (Figura 11), propôs que o animal se tratava de um “réptil” voador (WELLNHOFER, 1991a). Após a constatação de Cuvier, a ideia de que pterossauros se tratavam de “répteis” voadores raramente voltou a ser questionada.

Já no começo do século XX, quando as pesquisas com pterossauros eram incipientes, Seeley (1901) apontou diversas semelhanças entre pterossauros e dinossauros, de certa forma profetizando a hipótese de parentesco mais aceita atualmente. No entanto, o primeiro trabalho científico a explorar este tema de forma detalhada foi o de Huene (1914). Este pesquisador, ao estudar fósseis de um pequeno e enigmático diápsido do Triássico escocês, *Scleromochlus taylori* (Figura 12), descrito por Woodward (1907), apontou várias semelhanças entre este animal e os pterossauros. Segundo Huene (1901), *Scleromochlus* e pterossauros compartilhariam um coracóide alongado transversalmente, semelhanças nos tarsais proximais, quatro metatarsais alongados, fórmula vertebral semelhante, membros anteriores longos, baixa razão do comprimento fêmur/tíbia e mesma função presumida para os membros posteriores. Este naturalista acreditava que *Scleromochlus* era um animal arbóreo bípede e, possivelmente, possuía dobras de pele na superfície lateral do corpo que permitiriam planeio. É interessante observar que os espécimes atribuídos a *Scleromochlus* consistem de impressões de ossos em um arenito de granulometria relativamente grosseira (Figura 12), o que os torna excepcionalmente difíceis de ser estudados. Assim, apesar de vários espécimes terem sido reportados, a anatomia e relações filogenéticas de *Scleromochlus* podem ser consideradas, mesmo hoje, como mal compreendidas (NESBITT, 2011).

Romer (1956) reconhece pterossauros como membros de Archosauria (equivalente à concepção moderna de Archosauromorpha, já que, atualmente, Archosauria é definido como grupo coronal). Este autor afirma que “embora os pterossauros tenham, com certeza, descendência nos tecodontes, não existe nenhuma forma transicional conhecida”. A afirmativa de Romer (1956) ilustra exemplarmente a dificuldade de atribuir relações de parentesco a animais excepcionalmente modificados em decorrência de um hábito ecológico especializado, como é o caso dos pterossauros.

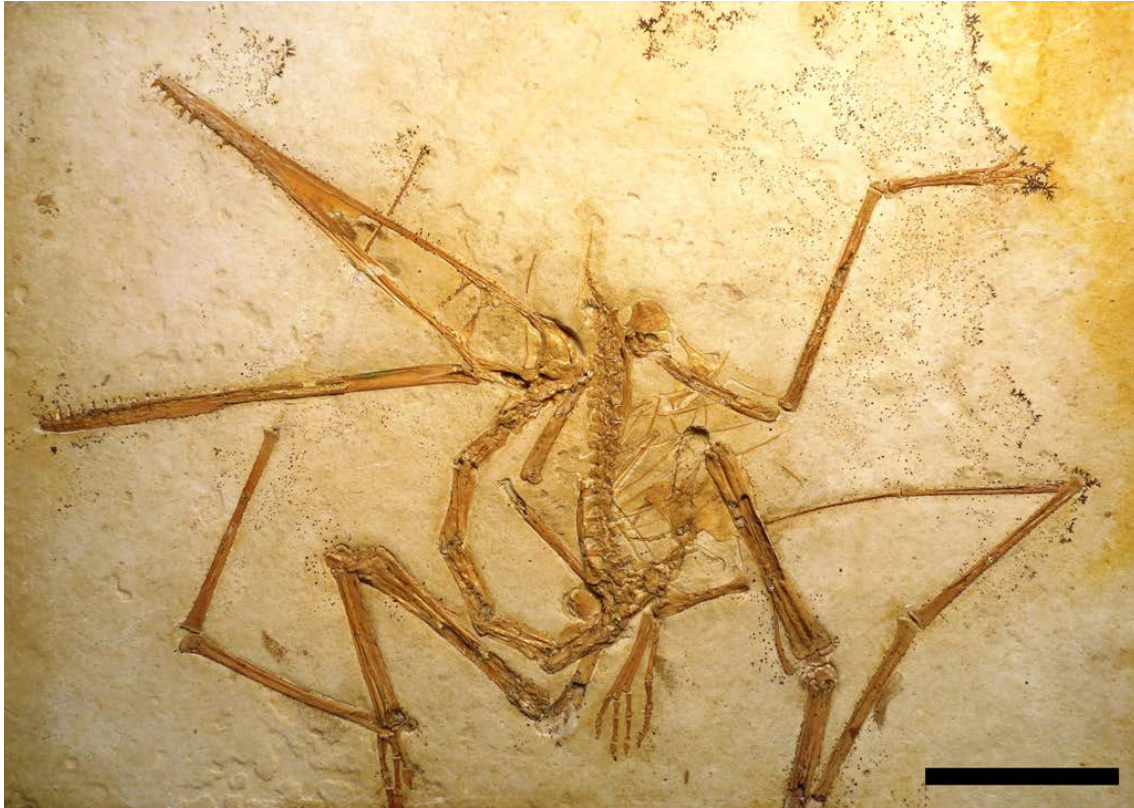


Figura 11. Holótipo de *Pterodactylus antiquus* (BSP AS I 739), espécime estudado pelo naturalista francês Georges Cuvier, que constatou a natureza “reptiliana” do animal. Escala: 5 cm.

Em um trabalho extremamente controverso, Gardiner (1982) questiona a classificação tradicional de tetrápodes, primariamente baseada no padrão de fenestração do crânio, mas, posteriormente, testada e suportada com base cladística. Segundo este autor, pterossauros formariam o grupo-irmão de aves, e o clado formado por estes dois grupos formaria o grupo-irmão de Mammalia. O autor considera a endotermia uma característica determinante na classificação de vertebrados. Segundo Gardiner (1982), pterossauros compartilhariam com as aves ossos pneumáticos, quilha ventral no esterno, posição e formato do forame pneumático do úmero, posição e direcionamento do côndilo occipital, lobos ópticos separados e cerebelo com lobos laterais bem desenvolvidos (observados em *Scaphognathus*). Além disso, o autor comenta que a morfologia do autopódio posterior seria semelhante entre pterossauros e *Archaeopteryx*, o sacro de *Pteranodon* guardaria semelhanças com o de aves modernas e o mesmo seria observado nas vértebras cervicais de pterossauros e no padrão tecodonte de dentição (semelhante ao de aves com dentes e crocodilos). Vale ressaltar que parte das características apontadas



por Gardiner (1982) como compartilhadas entre aves e pterossauros pode ser facilmente explicada por convergências evolutivas entre animais que compartilham o hábito aéreo ou a manutenção da condição plesiomórfica de Archosauria. Além disso, embora o autor utilize terminologia característica da metodologia cladística, nenhuma matriz de caracteres é apresentada e a árvore evolutiva ilustrada no trabalho (Figura 13) é quase inteiramente baseada em características subjetivas, não mensuráveis e arbitrárias. Assim, a classificação proposta por este autor aproxima-se da escola evolutiva clássica.



Figura 12. Espécime atribuído a *Scleromochlus taylori* (BMNH R3146). Os ossos não foram preservados, deixando, apenas, suas impressões no arenito. Escala: 5 cm.

Ao descrever espécimes de pterossauros do Triássico da Itália, Wild (1984) conclui que pterossauros provavelmente se originaram diretamente a partir de um estoque de eossúquios e estariam proximalmente relacionados aos prolacetíformes. Ao reconhecer pelo menos três famílias de pterossauros no Triássico Superior (Noriano), Wild (1984) afirma que a origem destes animais provavelmente teria ocorrido no Permiano Superior ou Triássico Inferior. O autor compara algumas características osteológicas que tornariam os pterossauros mais semelhantes a um grupo formado por Eosuchia e Prolacertiformes do que a “Thecodontia” (WILD, 1984). Assim, os pterossauros formariam uma linhagem completamente distinta de arcossauros. Em seu cenário evolutivo, Wild postula que a



origem dos pterossauros estaria associada a animais arborícolas, de forma semelhante ao que havia sido proposto por Huene (1914). A proposta de Wild (1984) é, também, defendida por Wellnhofer (1991a).

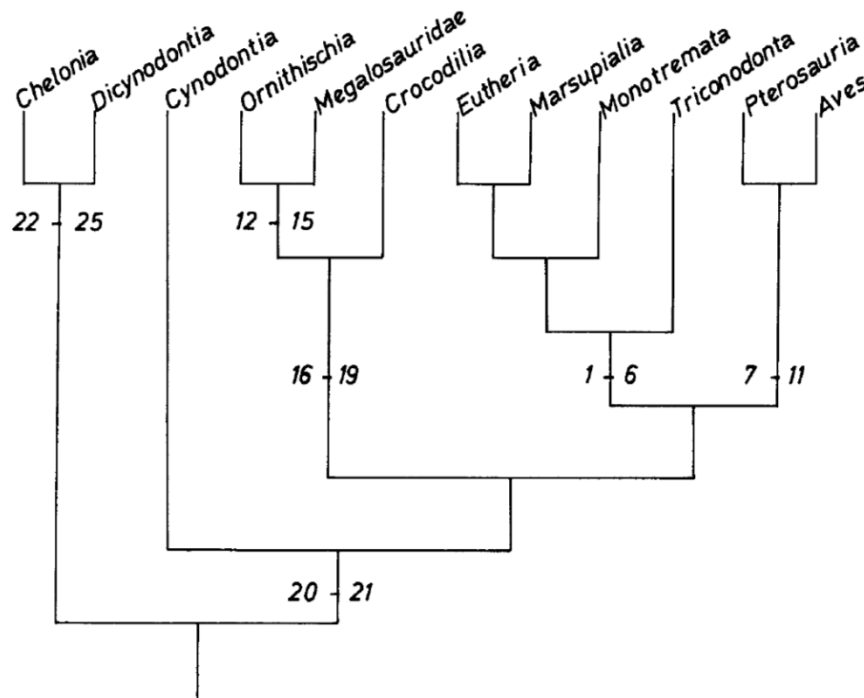


Figura 13. Relações filogenéticas de amniotas, como propostas por Gardiner (1982). Notar o posicionamento de Pterosauria como grupo-irmão de Aves. Retirado de Gardiner (1982).

Padian (1984) traz novamente à tona a hipótese de Huene (1914) de que pterossauros estariam proximamente relacionados a *Scleromochlus*. Segundo o primeiro, a hipótese de parentesco apresentada por Huene (1914) estaria correta, embora o modelo evolutivo apresentado por este autor estivesse equivocado. Como discutido acima, Huene (1914) interpretou *Scleromochlus* como sendo um animal arbóreo, postulando uma origem arbórea para o voo dos pterossauros. Padian (1984), entretanto, considera *Scleromochlus* como bípede e propõe que o voo dos pterossauros teve uma origem terrestre cursorial. Padian (1984) afirma que os próprios pterossauros seriam bípedes. Assim como os pterossauros, *Scleromochlus* teria um calcanhar mesotarsal. O autor apresenta, ainda, uma longa lista de caracteres que aproximariam pterossauros de dinossauros e propõe hipóteses filogenéticas onde pterossauros, dinossauros, *Scleromochlus* e *Lagosuchus* estariam proximamente relacionados.



O trabalho de Benton (1985), que analisa as relações filogenéticas de Diapsida através de metodologia cladística, propõe que pterossauros seriam arcossauromorfos não arcossauros (lembrando que Archosauria é definido com base coronal, ou seja, inclui o ancestral comum mais recente de crocodilos e aves e todos seus descendentes) (Figura 14). Benton (1985) afirma que pterossauros possuem praticamente todos os caracteres derivados de Neodiapsida, além de algumas sinapomorfias de Archosauromorpha. Benton apresenta, também, alguns caracteres compartilhados entre pterossauros e lepidossauromorfos.

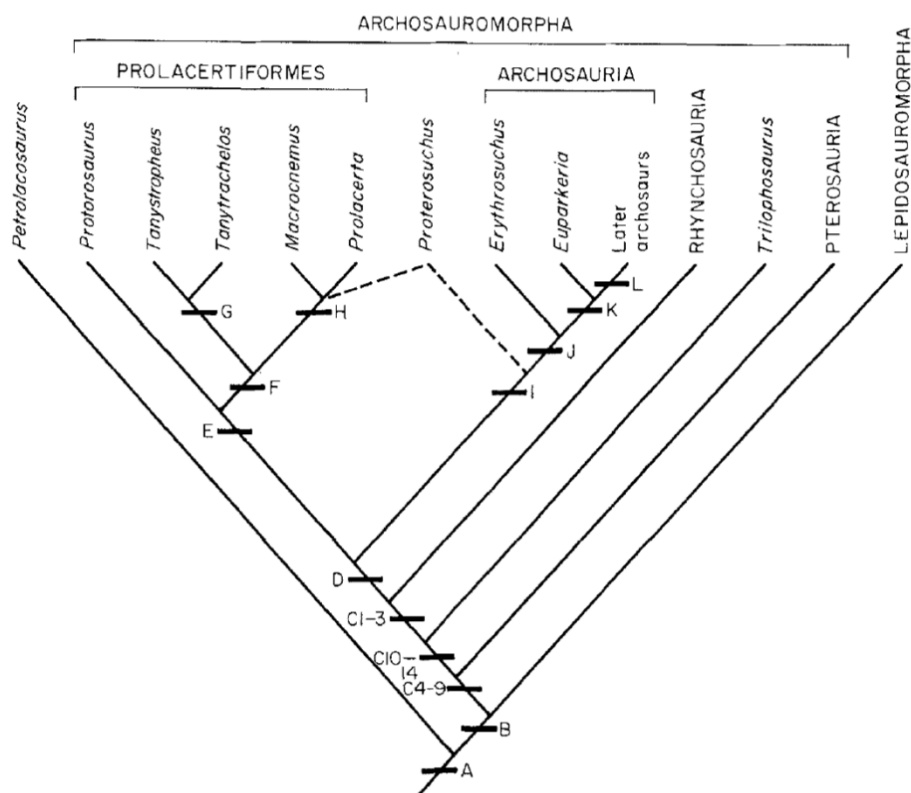


Figura 14. Proposta filogenética de Benton (1985), mostrando Pterosauria como grupo-irmão de todos os demais arcossauromorfos. Retirado de Benton (1985).

Um ano depois, Gauthier (1986) retoma a hipótese de proximidade filogenética entre dinossauros e pterossauros. Este autor cria o táxon Ornithodira para agrupar *Lagosuchus*, Pterosauria, Herrerasauridae, Ornithischia, Sauropodomorpha e Theropoda. Segundo Gauthier (1986), “o ancestral comum imediato dos ornitodiros era, fundamentalmente, mais parecido com uma ave do que eram os ornitossuquídeos, *Euparkeria* ou pseudossuquídeos”. A proposta de Gauthier é, posteriormente, suportada por Sereno (1991), que também reconhece o táxon Ornithodira, com uma definição



semelhante à de Gauthier (1986). Segundo Sereno (1991), *Scleromochlus* pode ser alocado com confiança dentro de Ornithodira e compartilha, pelo menos, quatro potenciais sinapomorfias com Pterosauria. No entanto, este autor questiona algumas das sinapomorfias propostas por Padian (1984) e afirma existir alguns caracteres que uniriam *Scleromochlus* a dinossauros. Assim, na árvore proposta por Sereno (1991), o posicionamento de *Scleromochlus* é incerto, embora, na representação gráfica, ele esteja figurado como grupo-irmão de Pterosauria.

O posicionamento de Pterosauria como clado proximalmente relacionado a dinossauros seria questionado por Bennett (1996). Em uma análise filogenética utilizando, basicamente, os mesmos caracteres e táxons terminais estudados por autores precedentes, este autor recuperou um resultado semelhante, suportando Ornithodira. No entanto, Bennett (1996) argumenta que a maior parte dos caracteres que suportariam um agrupamento entre pterossauros e dinossauros estariam ligados a um membro posterior adaptado a uma postura bípede digitígrada, indicando, portanto, um alto grau de homoplasia. Assim, Bennett (1996) faz uma nova análise, com a exclusão de caracteres relacionados aos membros posteriores. Como resultado, o autor recupera Pterosauria em uma posição muito mais basal, fora de Archosauria (Figura 15).

Os espécimes atribuídos a *Scleromochlus taylori* são novamente estudados por Benton (1999). Após a reinterpretação de algumas características, o autor recupera, em análise cladística, um posicionamento diferente para este enigmático diápsido. Segundo Benton (1999), *Scleromochlus* não pertenceria a Ornithodira, mas formaria uma relação de grupo-irmão com este clado. O táxon Avemetatarsalia é criado para incluir *Scleromochlus* e Ornithodira. Segundo Benton (1999), *Scleromochlus* não possuiria nenhuma das numerosas apomorfias de pterossauros nem tampouco de táxons como *Lagerpeton* ou *Marasuchus*. O autor interpreta o animal como um bípede insetívoro terrestre, possivelmente com hábitos saltadores. Segundo Benton (1999) não é possível afirmar categoricamente se *Scleromochlus* adotava uma postura plantígrada ou digitígrada. Possivelmente, este animal seria um digitígrado facultativo.

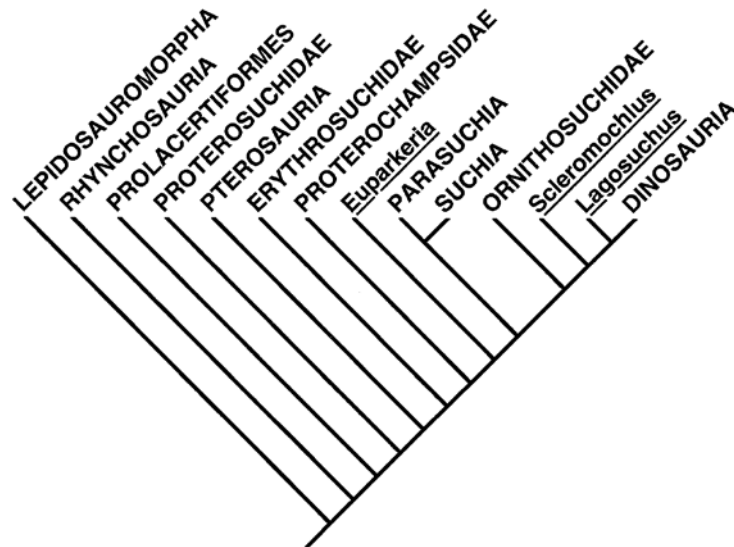


Figura 15. Cladograma apresentado por Bennett (1996). A posição basal de Pterosauria foi recuperada após a exclusão de caracteres ligados aos membros posteriores da matriz de dados. Retirado de Bennett (1996).

Mais uma controversa visão sobre a origem de pterossauros é apresentada por Peters (2000). Neste trabalho, o autor avalia espécimes pertencentes ao táxon “Prolacertiformes” e reconhece características supostamente compartilhadas entre estes e pterossauros. Assim, a inclusão de Pterosauria em Ornithodira é questionada e um novo táxon, “Fenestrasauria” é criado para agrupar alguns gêneros considerados pelo autor como “prolacertiformes” (*Cosesaurus*, *Sharovipteryx*, *Longisquama*) e Pterosauria. Desta forma, o posicionamento filogenético proposto por Peters (2000) alocaria os pterossauros em uma posição bem mais basal na árvore evolutiva dos arcossauromorfos.

Na medida em que subseqüentes trabalhos se propuseram a testar as relações filogenéticas de pterossauros, o posicionamento deste clado como grupo-irmão de Dinosauromorpha tornou-se, cada vez mais, consensual (HONE; BENTON, 2007, 2008; BRUSATTE *et al* , 2010; NESBITT; HONE, 2010; NESBITT, 2011). Hone & Benton (2007) avaliaram detalhadamente as filogenias propostas por Bennett (1996) e Peters (2000), encontrando graves problemas metodológicos. Segundo estes autores, a suposição *a priori* de homoplasia em caracteres relacionados aos membros posteriores de pterossauros e dinossauromorfos na proposta de Bennett (1996) fere a metodologia cladística. A análise de parcimônia tem, como um de seus objetivos, o teste de hipóteses primárias de homologia. Dessa forma, caracteres homólogos ou homoplásticos podem ser



reconhecidos, apenas, *a posteriori*. No que diz respeito à proposta de Peters (2000), Hone & Benton (2007) chamam atenção para o fato e que este autor incluiu e excluiu caracteres sem nenhuma explicação explícita, tendenciou a codificação de caracteres com base em suposições funcionais, além de ter interpretado erroneamente estruturas e estados de caráter nos espécimes analisados. Hone & Benton (2007) suportam um posicionamento de Pterosauria entre arcossauros derivados.

Nesbitt & Hone (2010) reconhecem a presença de alguns caracteres típicos de arcossauriformes em pterossauros basais. É constatada, por exemplo, a presença de uma fenestra mandibular em *Dimorphodon* e *Eudimorphodon*, quando a ausência dessa estrutura (característica de arcossauriformes) era considerada uma sinapomorfia de Pterosauria. Além disso, os autores observam a presença, em alguns pterossauros basais, de fossa anterorbital, dentes serrilhados e quarto trocânter femoral. A ausência dessas características em pterossauros era, anteriormente, utilizada como argumento para o posicionamento de Pterosauria fora de Archosauriformes. Outras análises filogenéticas abrangentes, como a de Brusatte *et al.* (2009) e Nesbitt (2011) reafirmam Pterosauria como pertencentes ao grupo coronal Archosauria, sendo proximamente relacionados a Dinosauromorpha dentro do clado Ornithodira, um posicionamento virtualmente consensual entre pesquisadores atuais.

O mais recente trabalho tratando das relações de parentesco entre pterossauros e demais arcossauromorfos é o de Bennett (2012). O autor, basicamente, reafirma o que foi proposto anteriormente em Bennett (1996), ou seja, que a posição de Pterosauria como arcossauros derivados estaria tendenciada por caracteres supostamente homoplásticos, associados a um membro posterior cursorial. Segundo Bennett (2012), a tendência atual de basear análises cladísticas em um número grande de caracteres ignora o fato de que alguns deles, como a presença de uma fenestra anterorbital, tubérculo no calcâneo ou osso pteróide, teriam uma importância maior na inferência de relações filogenéticas. No entanto, o reconhecimento de caracteres mais ou menos importantes para determinação de parentesco é necessariamente arbitrário e subjetivo, sendo uma prática mais compatível com as metodologias da escola evolutiva clássica do que com a cladística.



5.2.3. Relações filogenéticas internas de Pterosauria

Ainda antes que as relações de parentesco entre táxons de pterossauros fossem testadas através de metodologia cladística, estes animais eram classificados, de forma generalista, entre “ranforrincóides” (“Rhamphorhynchoidea”) e pterodactilóides (Pterodactyloidea). Os dois grupos podem ser, facilmente, distinguidos através de uma série de características osteológicas. Dentre as mais importantes, podemos citar 1) a confluência entre as fenestras nasais e anterorbitais em Pterodactyloidea (separadas em “ranforrincóides”); 2) a presença de dentes em toda extensão das maxilas em não-pterodactilóides (em Pterodactyloidea, os dentes podem estar concentrados em regiões específicas ou, mesmo, ausentes; 3) o posicionamento ventrocaudal do côndilo occipital em Pterodactyloidea (completamente voltado caudalmente em não-pterodactilóides); 4) ausência de costelas nas vértebras cervicais medianas em pterodactilóides; 5) cauda reduzida em Pterodactyloidea; 6) redução do quinto dígito do membro posterior em Pterodactyloidea e 7) alongamento dos metacarpais em Pterodactyloidea (WELLNHOFER, 1991a; KELLNER, 2003; UNWIN, 2003) (Figura 16, 17).

No primeiro estudo cladístico de Pterosauria, Howse (1986) já sugeriu que o grupo formado por pterossauros de cauda longa, ou “ranforrincóides”, seria parafilético. Segundo o autor, o gênero *Rhamphorhynchus* estaria mais proximamente relacionado a Pterodactyloidea do que *Eudimorphodon*, *Dimorphodon* e *Scaphognathus* (Figura 18). É importante salientar que Howse (1986) utilizou apenas características relativas a vértebras cervicais em sua classificação. Ainda segundo este autor, os pterodactilóides estariam divididos entre 1) formas com vértebras cervicais pós-axiais com comprimentos iguais entre si e centros vertebrais curtos e altos (*Pterodactylus kochii*, *Pterodactylus elegans*); 2) formas com vértebras curtas e altas, mas sem pós-exapófises (“*Pterodactylus*” *micronyx*, *Germanodactylus rhamphastinus*, *Gallodactylus canjuersensis*); 3) formas com vértebras longas e baixas, sem pós-exapófises (*Pterodactylus antiquus*, *Pterodactylus longicollum*, *Ctenochasma gracile*); 4) pterodactilóides avançados com vértebras pós-axiais muito longas, baixas e exibindo pós-exapófises (*Doratorhynchus*, *Azhdarcho*, *Titanopteryx*, *Quetzalcoatlus*); 5) pterodactilóides avançados com cervicais relativamente curtas e baixas, portando pós-



exapófises e espinhos neurais proeminentes (*Ornithocheirus* e *Nyctosaurus*); 6) pterodactilóides avançados com vértebras como as descritas em (5), mas apresentando pré-exapófises.

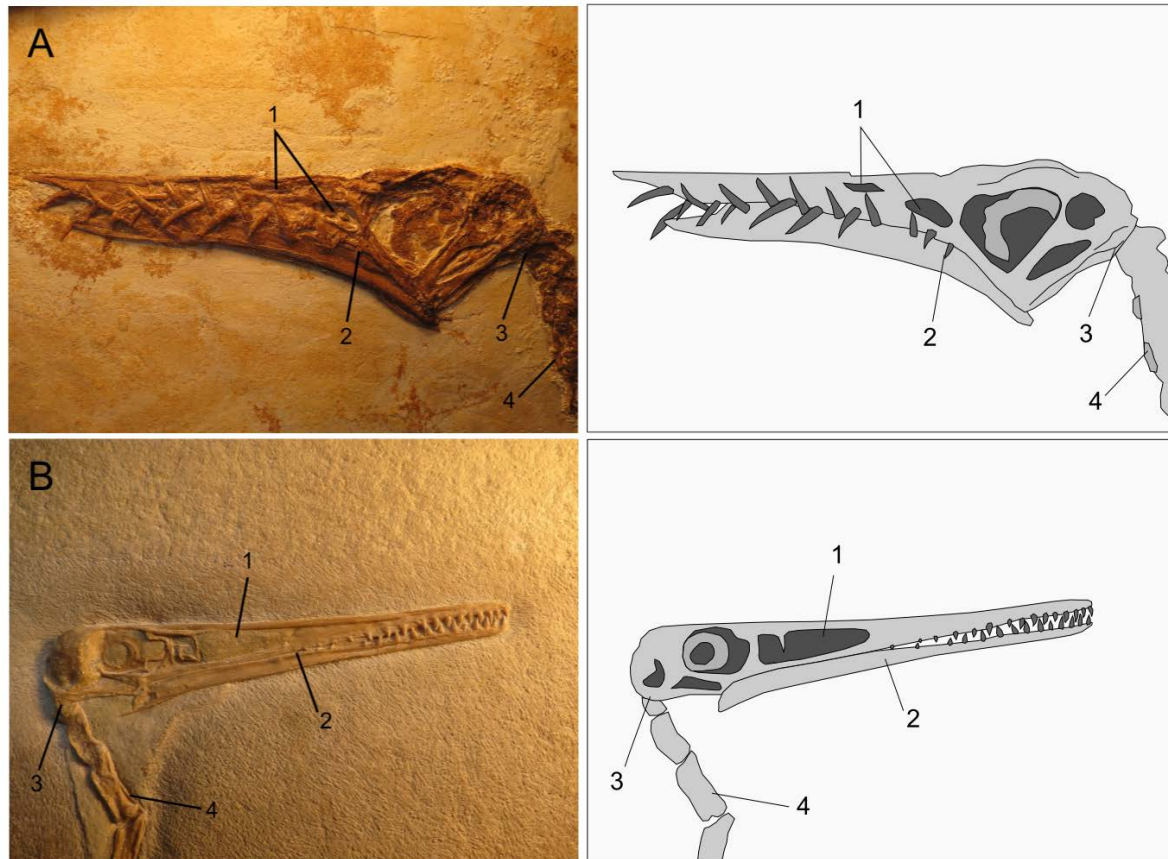


Figura 16. Principais diferenças craniais entre pterossauros não pterodactilóides (A) e Pterodactyloidea (B): 1. Confluência das fenestras nasal e anterorbital em Pterodactyloidea, formando a fenestra naso-anterorbital; 2. Presença de dentes em toda a margem dos maxilares e dentários de não pterodactilóides; 3. Posicionamento do côndilo occipital, direcionado posteriormente em não pterodactilóides e postero-ventralmente em pterodactilóides; 4. Ausência de costelas cervicais em Pterodactyloidea.



Não pterodactilóides (condição primitiva)

Pterodactyloidea (condição derivada)

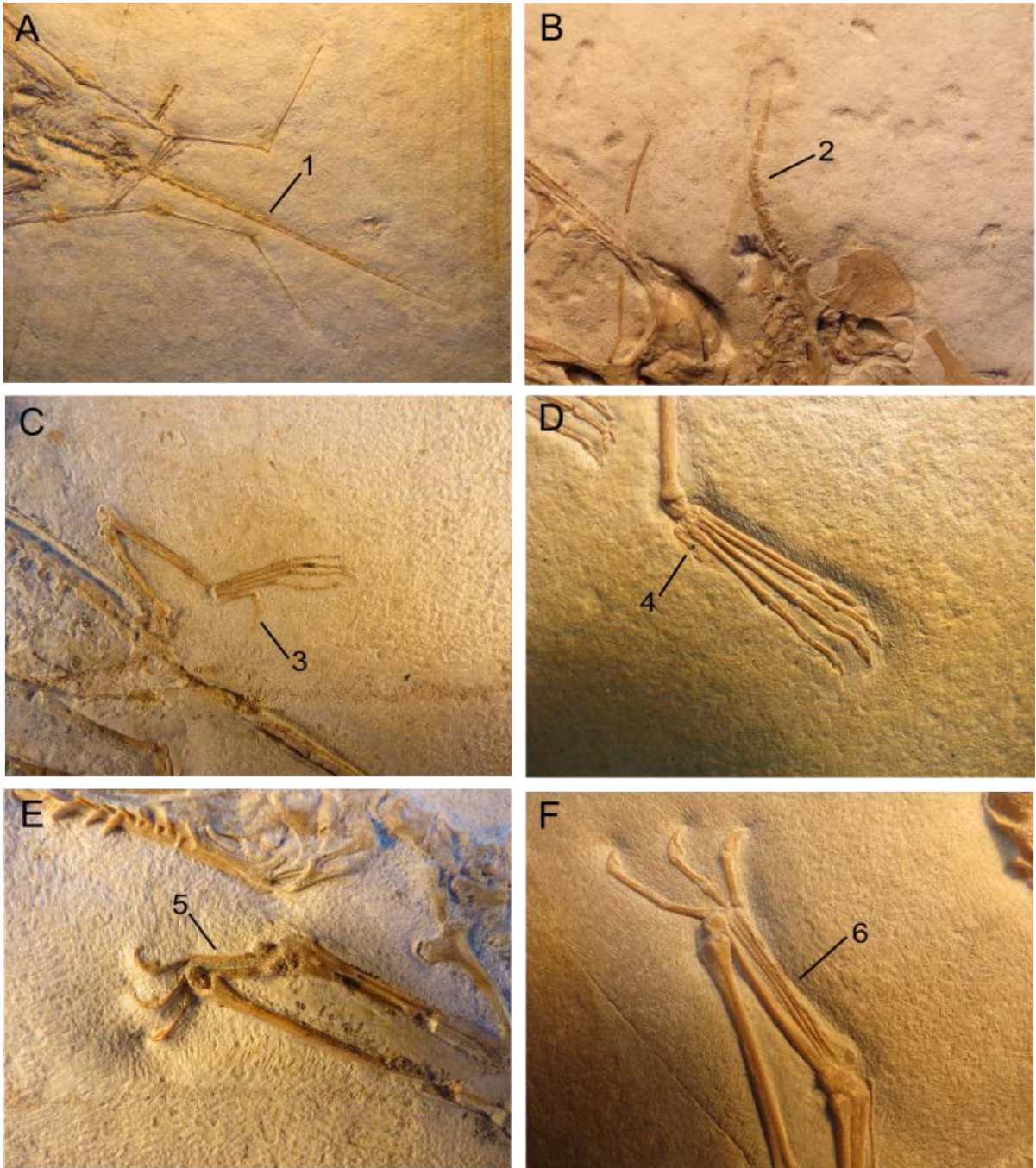


Figura 17. Diferenças pós-craniais marcantes entre pterossauros não pterodactilóides (A, C, E) e pterodactilóides (B, D, F): presença de uma cauda alongada (1) em não pterodactilóides, enquanto uma acentuada redução é observada em pterodactilóides (2); quinto dedo do membro posterior alongado em não pterodactilóides (3) e reduzido em pterodactilóides (4); metacarpais muito mais curtos em não pterodactilóides (5) do que o observado em não pterodactilóides (6).

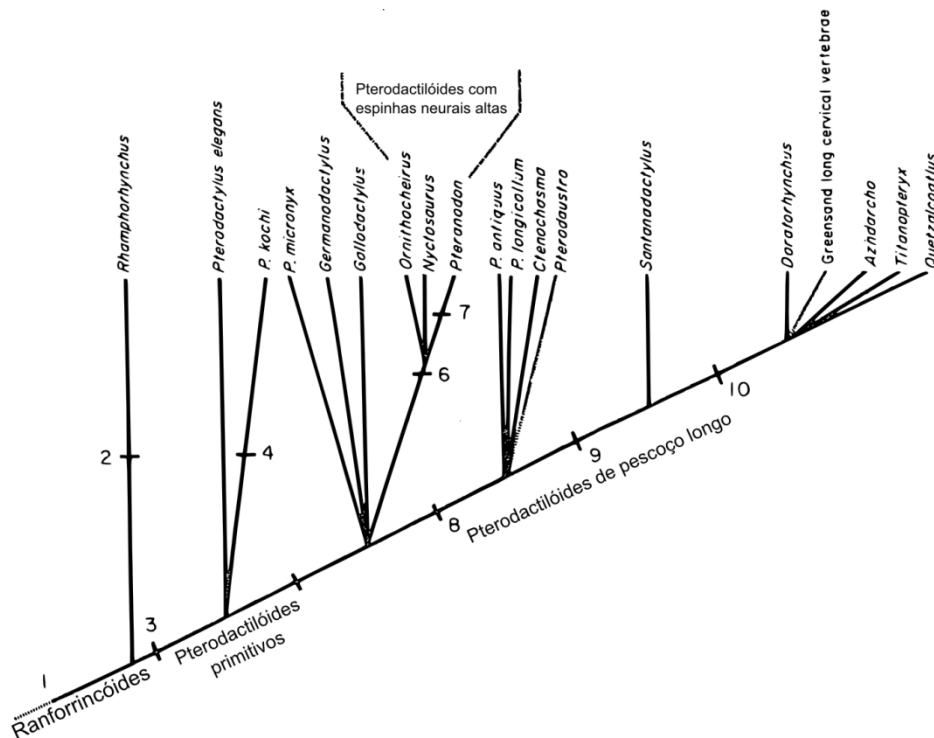


Figura 18. Primeira tentativa de resolução das relações entre diferentes táxons de pterossauros através de metodologia cladística. Modificado de Howse (1986).

Bennett (1989) realiza outra análise cladística pioneira, testando as relações internas de pterodactilóides cretácicos (*Rhamphorhynchus* e *Pterodactylus kochi* são utilizados como grupos externos). Segundo o autor, a matriz, composta por 19 táxons terminais e 14 caracteres pós-craniais resulta, após uma busca realizada com o auxílio do programa PAUP, em apenas uma árvore mais parcimoniosa de 19 passos. No entanto, Kellner (1995) recupera, a partir da matriz de Bennett (1989), 10 árvores igualmente parcimoniosas, cujo consenso estrito é compatível com a topologia apresentada em Bennett (1989). Ao realizar a busca desta mesma matriz de dados com o auxílio do programa T.N.T versão 1.1 (GOLOBOFF; FARRIS; NIXON, 2003) e utilizando a opção de “implicit enumeration”, recuperamos uma única árvore mais parcimoniosa de 20 passos. A topologia de nossa análise é, também, compatível com a apresentada por Bennett (1989) (Figura 19).

A análise de Bennett (1989) permitiu a identificação de quatro clados distintos de pterodactilóides: Nyctosauridae, Dsungaripteridae, Pteranodontidae e Azhdarchidae. Outro resultado interessante deste trabalho é o agrupamento de “*Santanadactylus*” *spixi*,



uma espécie do Cretáceo da Formação Romualdo, em Dsungaripteridae. “*S.* *spixi* era, até então, considerado um Ornithocheiridae (WELLNHOFER, 1985).

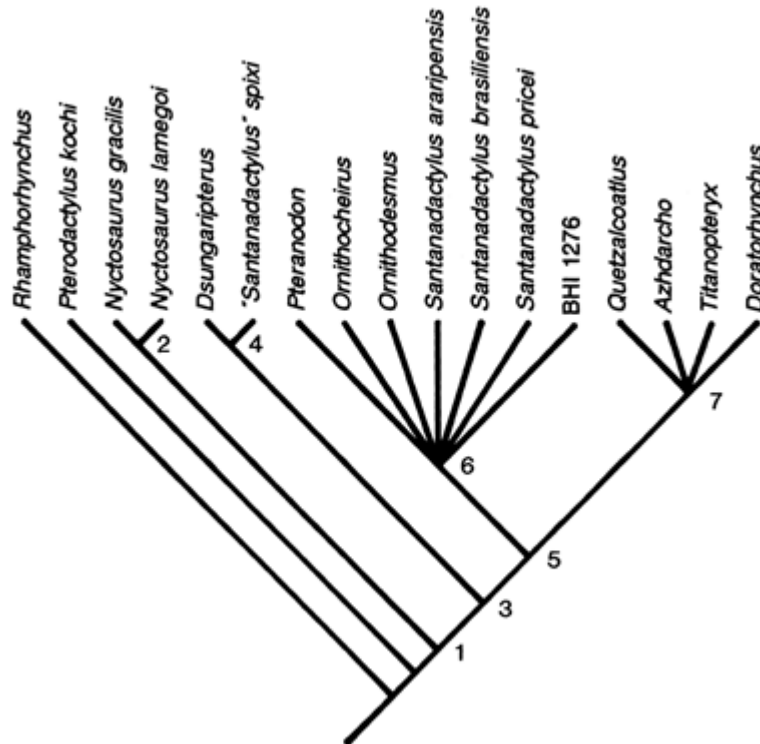


Figura 19. Proposta de relações filogenéticas de pterossauros pterodactilóides cretácicos. Modificada de Bennett (1989).

Uma nova análise, proposta pelo mesmo autor (BENNETT, 1994), utiliza um conjunto de dados mais complexo, composto por 27 táxons terminais e 37 caracteres. Como resultado, após o colapso de ramos, uma única árvore mais parcimoniosa de 67 passos é recuperada, suportando o monofiletismo dos mesmos clados recuperados em Bennet (1989) (Figura 20). Esta segunda análise foi, posteriormente, criticada por Kellner (1995), que apresentou uma série de problemas metodológicos, principalmente relacionados à codificação de caracteres e grande quantidade de dados faltantes.

Pouco tempo depois, os primeiros trabalhos cladísticos utilizando uma variedade maior de táxons e incluindo tanto pterodactilóides quanto animais de cauda longa (não pterodactilóides, ou “ranforrincóides”) foram apresentados. Unwin (1995) recuperou os principais grupos já reconhecidos nas análises de Bennett (1989, 1994).



Segundo esse estudo, os Ornithocheiroidea ocupariam uma posição mais basal dentro de Pterodactyloidea e Azhdarchidae agruparia com Tapejaridae, formando o grupo-irmão do táxon Dsungaripteroidea. A relação próxima entre Tapejaridae e Azhdarchidae também foi observada, no mesmo ano, por Kellner (1995). Em um trabalho posterior, Unwin & Lü (1997) discutem a mesma árvore filogenética proposta, inicialmente, por Unwin (1995). O trabalho mais recente é de interesse na taxonomia de pterossauros do Grupo Santana, já que Unwin & Lü (1997) propõem, pela primeira vez, que parte dos tapejarídeos (um subgrupo que seria, posteriormente, nomeado Thalassodrominae) estaria mais proximamente relacionado a Azhdarchidae do que a outros tapejarídeos, o que tornaria Tapejaridae polifilético.

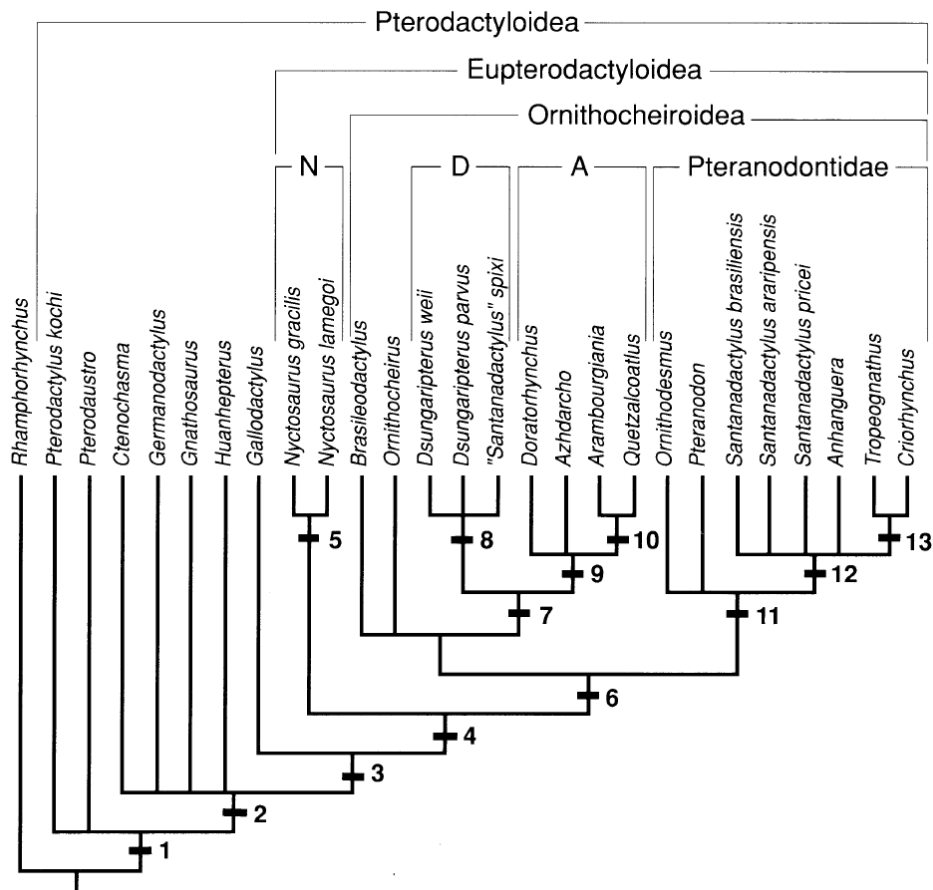


Figura 20. Proposta filogenética de Bennett (1994) para as relações internas de Pterodactyloidea. Retirado de Bennett (1994).



As duas primeiras análises filogenéticas realmente robustas de Pterosauria foram publicadas no mesmo volume (*Geological Society, London, Special Publications*, 2003) por Kellner (2003) e Unwin (2003). Apesar de apresentarem topologias, em muitos aspectos, semelhantes, as duas análises diferem em pontos importantes. O estudo de Unwin (2003) baseia-se em 19 táxons terminais, a maioria deles supra-específicos (8 gêneros, 2 subfamílias e 9 famílias), e 60 caracteres (30 craniais e 30 pós-craniais). Como resultado, foram obtidas seis árvores igualmente parcimoniosas de 112 passos, cujo consenso estrito é apresentado na figura 21.

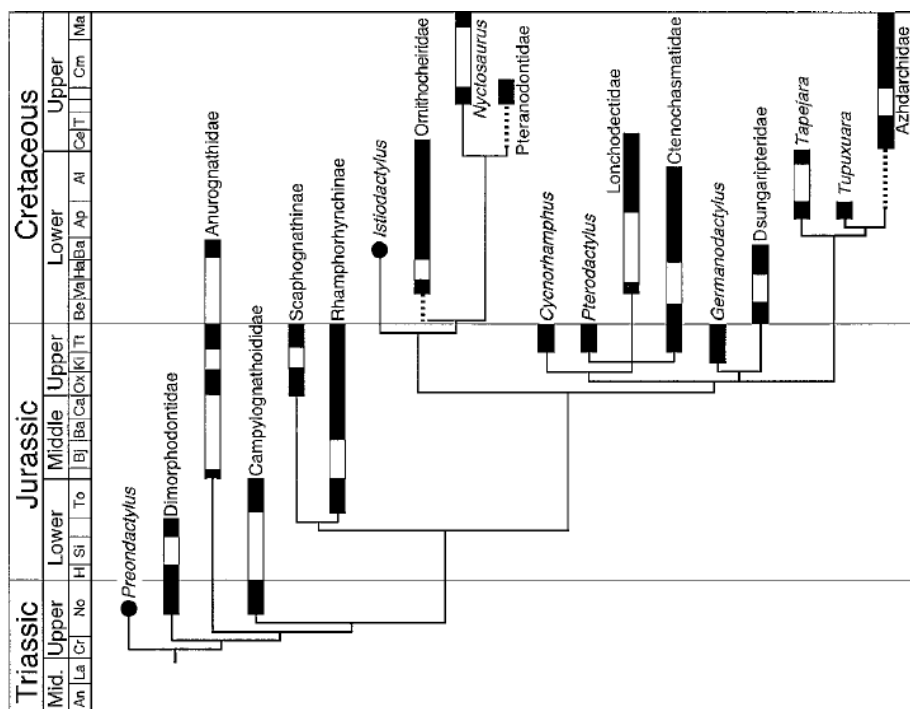


Figura 21. Consenso estrito de seis árvores igualmente parcimoniosas, como apresentado na proposta filogenética de Unwin (2003). Na imagem, os táxons terminais estão calibrados temporalmente. Retirado de Unwin (2003).

A análise de Kellner (2003) (Figura 22) é mais abrangente tanto no que diz respeito ao número de táxons terminais, 42, quanto de caracteres, 70. Outro importante aspecto deste trabalho é a utilização exclusiva de espécies como táxons terminais. Como mencionado acima, Unwin (2003) utiliza amplamente táxons supra-específicos em sua



proposta filogenética. Como resultado, Kellner (2003) obteve 237 árvores igualmente parcimoniosas de 161 passos cada.

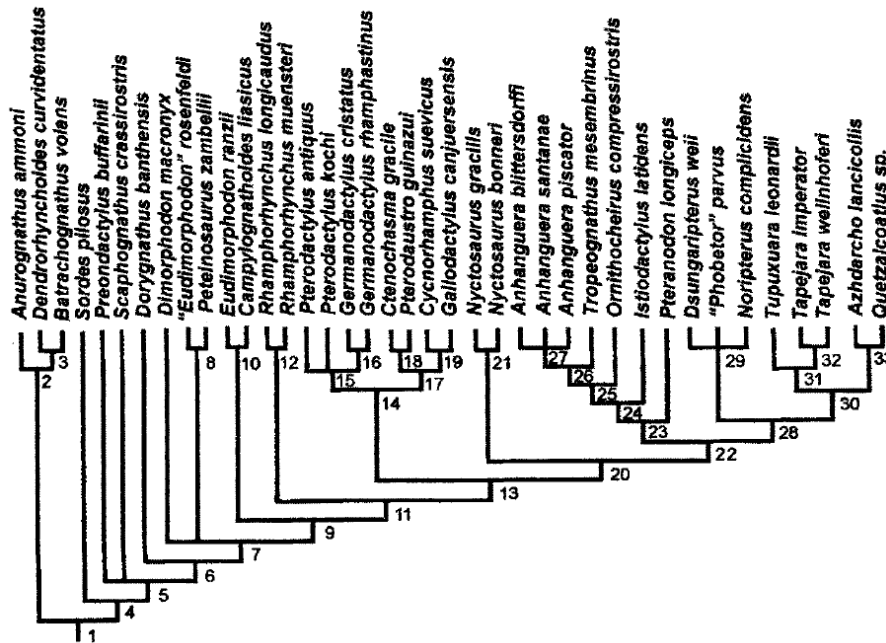


Figura 22. Consenso estrito apresentado por Kellner (2003) em sua proposta filogenética para Pterosauria. Retirado de Kellner (2003)

Tanto a proposta de Unwin (2003) quanto a de Kellner (2003) apresentam táxons “ranforrincóides” como grupos externos sucessivos a um Pterodactyloidea monofilético, como sugerido inicialmente por Howse (1986). O posicionamento de alguns grupos basais, entretanto, apresenta considerável variação entre as duas propostas. Segundo Kellner (2003), Anurognathidae é o clado mais basal de Pterodactyloidea, posição ocupada por *Preondactylus* na proposta de Unwin (2003). Kellner (2003) recupera um clado, denominado por este autor de Archaeopterodactyloidea (nodo 14 da figura 22), composto por espécies dos gêneros *Pterodactylus*, *Germanodactylus*, *Ctenochasma*, *Pterodaustro*, *Cycnorhamphus* e *Gallodactylus*. Outro clado, Dsungaripteroidea, agrupa Pteranodontoidea (equivalente ao Ornithocheirioidea de Unwin, 2003) e Tapejaroidea (Dsungaripteridae +



Azhdarchoidea). Já na proposta de Unwin (2003), Ornithocheiroidea é grupo irmão de um clado batizado de Lophocratia e composto por Ctenochasmatoidea, Dsungaripteroidea (*Germanodactylus* + Dsungaripteridae) e Azhdarchoidea (*Tapejara*, *Tupuxuara* e Azhdarchidae). Chama-se a atenção para o fato de que, na proposta de Unwin (2003), *Tapejara* forma o taxon irmão daquele formado por *Tupuxuara* e Azhdarchidae. Nesse contexto, Tapejaridae, como proposto por Kellner (1989), seria um táxon polifilético.

Estas duas propostas filogenéticas foram largamente utilizadas como base em trabalhos cladísticos subsequentes que, em sua maioria, apenas incluíam espécies descritas posteriormente como táxons terminais e, de forma mais restrita, com a adição de alguns novos caracteres (e.g. KELLNER, 2004; LÜ *et al.*, 2008, 2010, 2012a, b; VULLO *et al.*, 2012; WANG *et al.*, 2005, 2008, 2009, 2012). Alguns estudos, como os de Lü & Ji (2006), Lü *et al.* (2006) e Lü (2009) realizaram análises cladísticas utilizando matrizes de dados compostas por uma combinação dos caracteres de Kellner (2003) e Unwin (2003).

A matriz de dados original de Kellner (2003) foi apresentada em sua forma mais recente, após a inclusão de táxons e caracteres, no trabalho de Wang *et al.* (2009). No estudo, a matriz conta com 60 táxons terminais (três deles formando grupos externos sucessivos) e 89 caracteres. Wang *et al.* (2012) apresentou outra matriz derivada, principalmente, do trabalho de Kellner (2003) e Andres & Ji (2008). Embora a quantidade de caracteres deste estudo seja consideravelmente maior (106), os autores utilizaram um número mais restrito de táxons (32). Já a matriz de Unwin (2003) foi apresentada, mais recentemente, por Lü *et al.* (2012a) em sua forma atualizada, contando com 59 táxons e 117 caracteres. De maneira semelhante ao observado para a matriz atualizada de Kellner (2003), a topologia recuperada a partir da incorporação de novos táxons e caracteres à matriz de Unwin (2003) não influenciou no posicionamento dos principais grupos recuperados na análise original.

Duas importantes tentativas de elucidação das relações internas de Pterosauria foram apresentadas por Andres & Ji (2008) e Andres *et al.* (2010). No primeiro, Andres & Ji (2008) analisam a filogenia de Pterodactyloidea a partir de uma base de dados



composta por caracteres de todas as principais filogenias apresentadas até então (e. g. HOWSE, 1986; BENNET, 1989, 1994; KELLNER, 2003, 2004; UNWIN, 2003; WANG *et al.* 2005, MARTILL; NAISH, 2006), além de caracteres completamente novos. Tal análise contou com 61 táxons terminais e 111 caracteres (Figura 23).

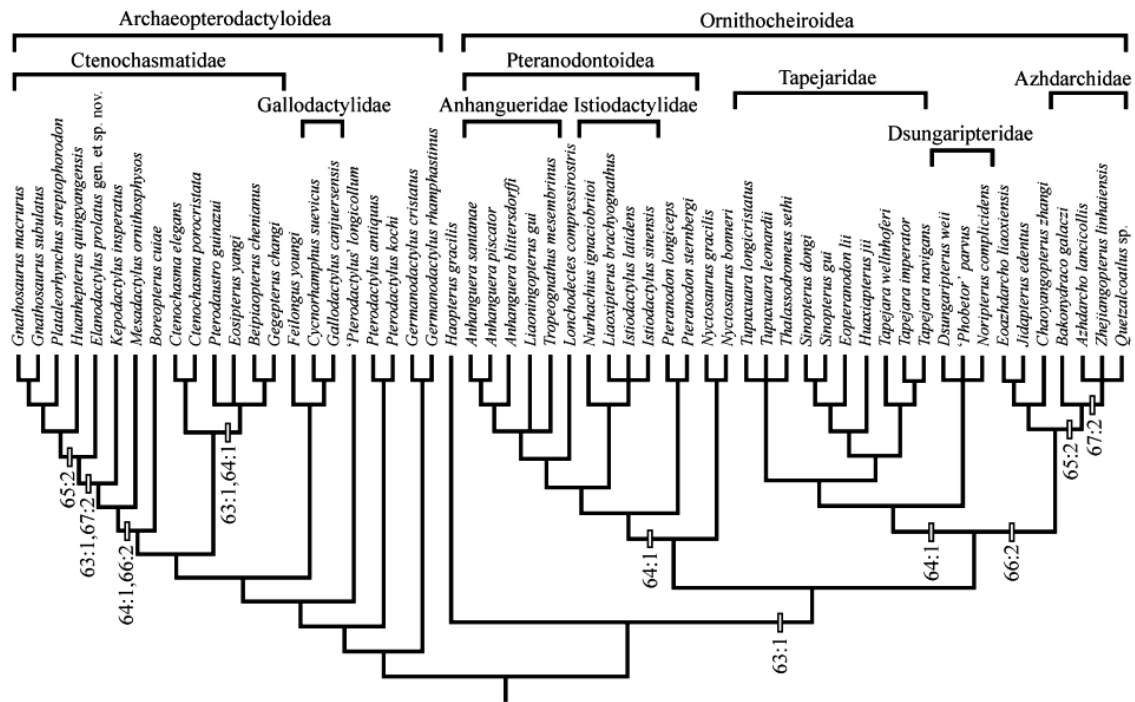


Figura 23. Consenso de Adams gerado a partir das duas árvores mais parcimoniosas recuperadas na análise filogenética de Andres & Ji (2008).

A topologia obtida a partir do consenso de Adams das duas árvores mais parcimoniosas recuperadas na análise de Andres & Ji (2008) reconhece o clado Archaeopterodactyloidea, com composição similar à proposta originalmente por Kellner (2003). Da mesma forma, a monofilia de Pteranodontoidea *sensu* Kellner (2003) é suportada. Tapejaridae *sensu* Kellner (2003, 2004) é considerado monofilético, já que os táxons *Tupuxuara* e *Talassodromeus* estão mais proximamente relacionados a *Tapejara* do que a Azhdarchidae. Uma peculiaridade da análise de Andres & Ji (2008) é o posicionamento de Dsungaripteridae como grupo irmão de Tapejaridae, já que as análises de Kellner (2003) e Unwin (2003) são consensuais no posicionamento deste clado como grupo irmão de um outro formado por Tapejaridae e Azhdarchidae (Azhdarchoidea). Uma consequência direta deste posicionamento não usual de Dsungaripteridae é o de que



estes animais teriam desenvolvido dentes de forma secundária, já que estes são perdidos na base de Azhdarchoidea.

Andres *et al.* (2010) reuniram 18 táxons de pterossauros não pterodactilóides (além do táxon supra-específico Pterodactyloidea) e 75 caracteres na, até então, mais abrangente análise filogenética de pterossauros basais. Como resultado desta análise, os autores recuperaram apenas uma árvore mais parcimoniosa, de 145 passos (Figura 24). Nesta, o posicionamento de Anurognathidae e *Sordes* contrasta fortemente com resultados prévios (e.g. KELLNER, 2003 e UNWIN, 2003), já que estes táxons estão proximamente relacionados a Pterodactyloidea.

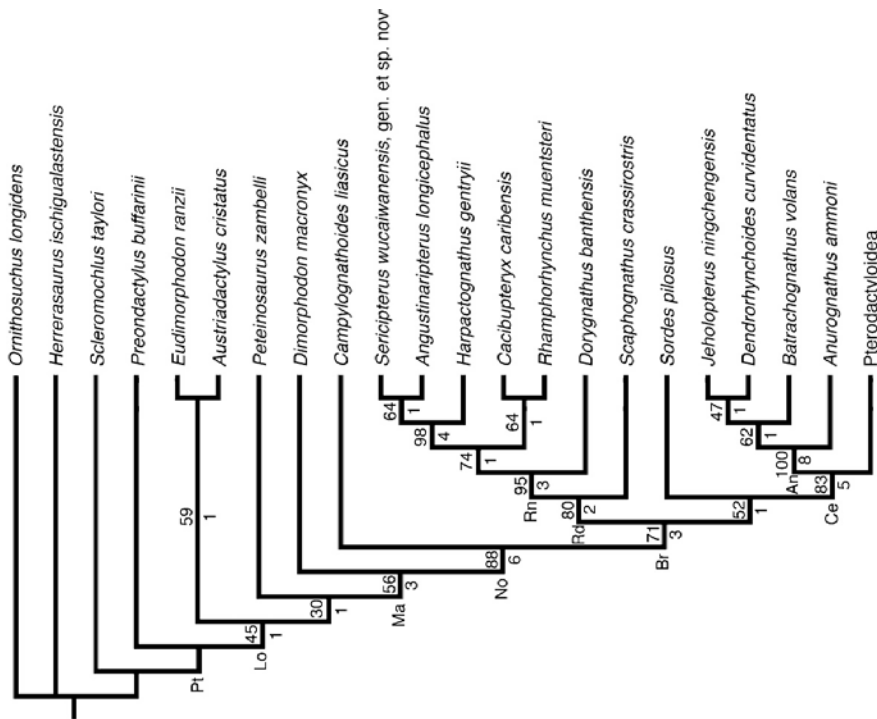


Figura 24. Análise cladística de pterossauros basais realizada por Andres *et al.* (2010).

Estudos cladísticos com bases de dados mais restritas, empregados na inferência de relações filogenéticas internas de táxons menos inclusivos foram, também, realizados por Maisch *et al.* (2004) para pterossauros dsungaripterídeos, Martill & Naish (2006) para tapejarídeos e azhdarquídeos, Bennett (2007) para testar a posição de *Anurognathus*



entre outros táxons basais e Pinheiro *et al.* (2011) para testar relações internas de tapejarídeos.

5.2.4. Relações filogenéticas de pterossauros do Grupo Santana

5.2.4.1. Anhangueridae

O posicionamento filogenético de espécies pertencentes ao clado Anhangueridae entre outros grupos de pterossauros é, de forma geral, consensual nas duas principais propostas filogenéticas para Pterosauria (KELLNER, 2003; UNWIN, 2003). Entretanto, dependendo do arcabouço taxonômico escolhido, a nomenclatura de táxons com, essencialmente, a mesma composição pode variar. O clado Ornithocheiroidea, definido cladisticamente por Unwin (2003) é equivalente a Pteranodontoidea de Kellner (2003), com a diferença de que, na proposta de Kellner (2003), *Nyctosaurus* encontra-se excluído do clado e *Pteranodon* ocupa um posicionamento mais basal. As mesmas topologias serão, posteriormente, repetidas em análises mais completas que tiveram, como base, as matrizes de Kellner (2003) e Unwin (2003).

Assim, os principais debates a respeito da classificação de espécies pertencentes ao táxon Anhangueridae são de ordem taxonômica, e não filogenética, e serão, portanto, abordados no tópico 5.2.6 desta tese. Uma revisão taxonômica abrangente e com embasamento filogenético foi publicada recentemente por Rodrigues & Kellner (2013).

5.2.4.2. Tapejaridae

Kellner & Campos (1988) descreveram um interessante espécime de pterossauro, proveniente de uma concreção calcária da Formação Romualdo. O material, consistindo no primeiro registro de um pterossauro sem dentes para o Grupo Santana, é constituído por um crânio incompleto e alguns fragmentos de ossos de membros anteriores. Este animal, batizado como *Tupuxuara longicristatus*, já apresentava, à primeira vista, sinais de pertencer a uma família ainda desconhecida dentro de Pterodactyloidea. No entanto, os autores afirmaram ser necessário materiais mais



conclusivos para que uma atribuição taxonômica mais acurada pudesse ser inferida para o novo pterossauro.

Um ano depois, com a descrição de *Tapejara wellnhoferi*, um pequeno pterossauro sem dentes, também proveniente da Formação Romualdo, foi proposta uma nova família de pterossauros pterodactilóides: Tapejaridae. Este clado tem, como gênero-tipo, *Tapejara* e seria, segundo Kellner (1989), diagnosticado pela seguinte série de características: 1) animais sem dentes; 2) grande crista sagital na parte anterior do crânio, estendendo-se posteriormente; 3) fenestra naso-antorbital grande, compreendendo quase metade do crânio em vista lateral e 4) rostro inclinado ventralmente. Os gêneros inclusos no clado, ainda segundo Kellner (1989) seriam *Tupuxuara* e *Tapejara*.

Kellner (1995) buscou situar filogeneticamente Tapejaridae em relação a outros grupos de pterossauros. Naquele trabalho, o autor discutiu detalhadamente os caracteres potencialmente sinapomórficos para esta família e comparou Tapejaridae com outros clados bem estabelecidos dentro de Pterodactyloidea. Kellner (1995) chegou à conclusão de que Tapejaridae teria, provavelmente, uma relação de grupo-irmão com Azhdarchidae e seria, também, proximamente relacionado a *Dsungaripterus* [o que já havia sido sugerido por Kellner e Campos (1992) e Kellner e Hasegawa (1993)]. No entanto, nenhuma análise cladística foi realizada, sendo as inferências realizadas puramente através de comparação de caracteres morfológicos. É interessante notar que, no referido trabalho, as características potencialmente diagnósticas para Tapejaridae estariam restritas apenas a uma fenestra naso-antorbital comparativamente grande e à morfologia peculiar da crista sagital. Como foi relatado anteriormente, Kellner (1989) reconhecia quatro características diagnósticas para a família.

Unwin & Lü (1997) consideraram problemáticas as duas características propostas por Kellner (1995) como sinapomórficas para Tapejaridae. Segundo os autores, uma fenestra naso-antorbital de grande tamanho também é encontrada em azhdarquídeos, como *Quetzalcoatlus*. Além disso, uma crista sagital com morfologia semelhante à dos tapejarídeos estaria também presente em um táxon até então não descrito de pterossauro dsungaripterídeo. No mesmo trabalho, Unwin & Lü (1997)



especularam que Tapejaridae poderia representar um clado parafilético, já que *Tupuxuara* apresentaria características derivadas compartilhadas com azhdarquídeos e ausentes em *Tapejara*. Como exemplo, os autores mencionam, apenas, um crânio alongado.

Kellner (2001), em uma análise filogenética de Pterosauria, reconheceu Tapejaridae como grupo monofilético, sustentado pelas duas apomorfias já discutidas em Kellner (1995). Posteriormente, Kellner (2003) continuou a sustentar a monofilia de Tapejaridae. Segundo o autor, Tapejaridae comporia, junto a Azhdarchidae, o clado Azhdarchoidea. Este clado, por sua vez, estaria, junto a Dsungaripteridae em um clado mais inclusivo, denominado Tapejaroidea. Entretanto, na análise cladística, efetuada por Unwin (2003) reconheceu-se um novo clado, batizado de Neoazhdarchia, que compreenderia *Tupuxuara* e Azhdarchidae, sendo sustentado pela presença de notário (estrutura formada pela fusão de vértebras dorsais) e perda do contato entre os metacarpais I-III e o sincarpal distal. Além disso, *Tupuxuara* e Azhdarchidae também compartilhariam um rosto comparativamente grande, formando mais de 88% do comprimento total do crânio. Dessa forma, segundo Unwin (2003), Tapejaridae *sensu* Kellner (1989) seria um clado parafilético com respeito a Azhdarchidae.

Posteriormente, Kellner (2004) (Figura 25) analisou todos os argumentos pró e contra a monofilia de Tapejaridae. Segundo o autor, os argumentos propostos por Unwin (2003) não se encontrariam suficientemente embasados. Quanto à presença ou ausência de notário, Kellner (2004) afirmou que, embora essa estrutura de fato não tenha sido observada em *T. wellnhoferi*, trata-se de um caractere influenciado por fatores ontogenéticos, sendo encontrado, na maior parte das vezes, apenas em indivíduos adultos (o que não é o caso dos espécimes referidos a *Tapejara* conhecidos até então). No que diz respeito à perda do contato entre os metacarpais I-III e o sincarpal distal, também proposto por Unwin (2003) como sinapomorfia de Neoazhdarchia, Kellner (2004) afirmou que esta feição não pode ser acessada em nenhum espécime conhecido de *Tapejara* ou *Tupuxuara*. Quanto ao tamanho relativo do rosto, Kellner (2004) apontou que, embora *Tapejara* realmente compreenda animais de rosto curto, a configuração básica do rosto de *Tupuxuara* e azhdarquídeos é bem diferente: *Tupuxuara* apresenta



uma fenestra naso-antorbital de grandes proporções, mas a região anterior a esta abertura é curta, semelhante ao observado em *Thalassodromeus* e *Tapejara*.

No mesmo trabalho, são propostas mais três sinapomorfias para Tapejaridae, em adição às duas anteriormente apontadas por Kellner (1995, 2001, 2003): 1) processo lacrimal do jugal comparativamente fino; 2) órbita em forma de pêra invertida e 3) presença de um tubérculo bem desenvolvido na margem ventro-posterior do coracóide.

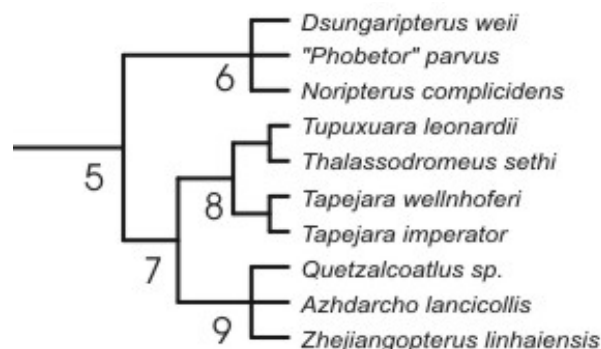


Figura 25. Detalhe da topologia recuperada na análise de Kellner (2004), mostrando as relações de Tapejaridae (nodo 8) com Azhdarchidae (nodo 9). Modificado de Kellner (2004).

Lü *et al.* (2006) suportaram a visão de Unwin (2003) de que Tapejaridae *sensu* Kellner seria parafilético com respeito a Azhdarchidae. Os autores apontaram diferenças morfológicas entre as vértebras cervicais de “tupuxuarídeos” e Tapejaridae *sensu* Unwin (2003). Lü *et al.* (2006) argumentaram que, já que os “tupuxuarídeos” representariam um grupo basal dentro de Neoazhdarchia, as vértebras cervicais extremamente alongadas, típicas de Azhdarchidae, teriam surgido independentemente de outros táxons que apresentam condição semelhante (principalmente, Ctenochasmatidae). Os autores revisaram todos os caracteres já considerados, em trabalhos anteriores, como diagnósticos para Tapejaridae *sensu* Kellner e não os consideraram fundamentados. Quanto aos caracteres que, supostamente, indicariam a paráfília de Tapejaridae *sensu* Kellner, Lü *et al.* (2006) citaram, assim como Unwin (2003), a presença de notário em *Tupuxuara* e azhdarquídeos, a perda do contato entre os metacarpais I-III e o sincarpal distal, além de uma região pré-orbital bem desenvolvida, em comparação ao comprimento total do crânio.



Martill & Naish (2006) analisaram os caracteres propostos por Kellner (1989, 2003, 2004) como sinapomórficos para Tapejaridae e, quando os comparando com os caracteres que sugeririam a parafilia do grupo, chegaram à conclusão de que Tapejaridae *sensu* Kellner seria parafilético, em concordância com Unwin & Lü (1997) e Unwin (2003). De acordo com os autores, a presença de uma crista sagital que se estende até a região posterior do crânio é difícil de ser confirmada, dado que apenas poucos azhdarquídeos conhecidos preservam a região posterior do crânio. No que diz respeito ao grande tamanho relativo da fenestra naso-antorbital, Martill & Naish (2006) afirmaram que tapejarídeos e azhdarquídeos não poderiam ser confiavelmente diferenciados a partir deste caractere, dado que animais como *Zhejiangopterus* possuiriam uma abertura de tamanho comparável a tapejarídeos como *Sinopterus*. Segundo os autores, quando feita uma reavaliação da distribuição deste caractere entre Tapejaridae *sensu* Kellner e Azhdarchidae, é encontrada uma grande variação, com as maiores diferenças sendo encontradas não entre tapejarídeos e azhdarquídeos, e sim entre diferentes clados de Azhdarchidae (*Zhejiangopterus* e *Quetzalcoatlus*). No entanto, é interessante observar que, ao realizar as medições do tamanho relativo desta fenestra, Martill & Naish (2006) utilizaram pontos de referência anatômicos diferentes daqueles utilizados por Kellner (2003, 2004). Com relação ao fino processo lacrimal do jugal e à órbita em forma de pêra invertida mencionados por Kellner (2004), Martill & Naish (2006) afirmaram que estes caracteres não estariam restritos a Tapejaridae *sensu* Kellner e, além disso, alguns tapejarídeos não os apresentariam. Os autores ainda mencionaram que um tubérculo bem desenvolvido na margem ventro-posterior do coracóide não pode ser facilmente identificado através do exame de exemplares de Azhdarchoidea, estando, provavelmente, ausente. No mesmo trabalho, Martill & Naish (2006) suportaram a perda de contato entre os metacarpais I-III e o sincarpal distal como sinapomorfia de Neoazhdarchia. Entretanto, essa afirmativa baseou-se em materiais ainda não publicados referidos a *Tupuxuara*. Foram, ainda, propostas outras potenciais sinapomorfias de Neoazhdarchia, todas baseadas em materiais não publicados.

O trabalho de Martill & Naish (2006) trouxe, também, uma análise filogenética que sustentava Neoazhdarchia e favorecia a parafilia de Tapejaridae *sensu* Kellner (Figura 26). Segundo esta análise, o gênero *Tapejara* não comporia um clado, já que, em



uma das árvores mais parcimoniosas geradas no estudo, “*Tapejara*” *navigans* formaria o grupo-irmão de um clado formado por *Sinopterus dongi*, “*Tapejara*” *imperator* e *Tapejara wellnhoferi*. Em outras árvores igualmente parcimoniosas, os gêneros que compõem Tapejaridae *sensu* Kellner formariam grupos externos sucessivos de Neoazhdarchia (as três espécies, na época, referidas a *Tapejara*, não formariam um grupo monofilético em nenhuma das topologias).

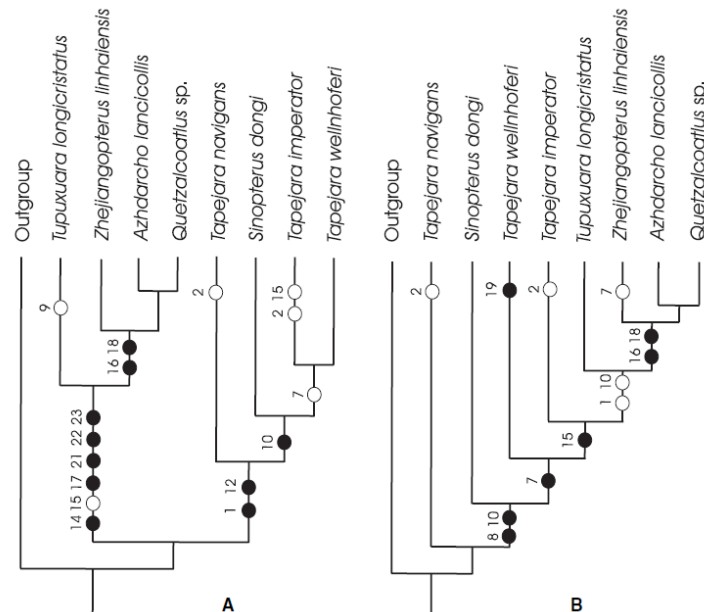


Figura 26. Duas das três árvores mais parcimoniosas obtidas no trabalho de Martill & Naish (2006), mostrando Tapejaridae *sensu* Kellner (2003, 2004) como parafilético com respeito a Azhdarchidae. Retirado de Martill & Naish (2004).

Kellner & Campos (2007) tornaram a reconhecer Tapejaridae como monofilético e contra-argumentaram as proposições de Martill & Naish (2006) com respeito à parafilia do grupo. Segundo os autores, nenhum espécime conhecido, referido a *Tupuxuara*, apresenta os metacarpais I-III completamente preservados, de forma a atestar se estes alcançariam ou não o sincarpal distal. O espécime IMCF 1052 apresentaria, segundo Kellner & Campos (2007) um longo metacarpal I (embora não completamente preservado), sendo provável que este elemento de fato alcançaria a região carpal. Em adição, os autores apontam a natureza ambígua deste caractere: *Sinopterus jii* apresenta a condição primitiva, com o metacarpal I alcançando o carpo, enquanto em “*Huaxiapterus*” *corollatus*, os metacarpais I-III são reduzidos. Kellner & Campos (2007) dividiram Tapejaridae em dois subclados: Tapejarinae, definido como todos os



pterossauros mais proximamente relacionados a *Tapejara wellnhoferi* do que a *Thalassodromeus sethi* (*Tapejara*, *Tupandactylus*, *Sinopterus* e “*Huaxiapterus*”), e Thalassodrominae, definido como todos os pterossauros mais proximamente relacionados a *Thalassodromeus sethi* do que a *Tapejara wellnhoferi* (*Thalassodromeus* e *Tupuxuara*).

A monofilia de Tapejaridae *sensu* Kellner foi aceita em outras análises filogenéticas, como as de Wang *et al.* (2005, 2008 e 2009), Lü *et al.* (2008) e Andres & Ji (2008), mas também a parafilia do grupo foi sugerida por alguns estudos cladísticos recentes (e. g. LÜ *et al.*, 2008; LÜ *et al.*, 2010) Estas análises, porém, não visavam testar especificamente o posicionamento filogenético deste táxon.

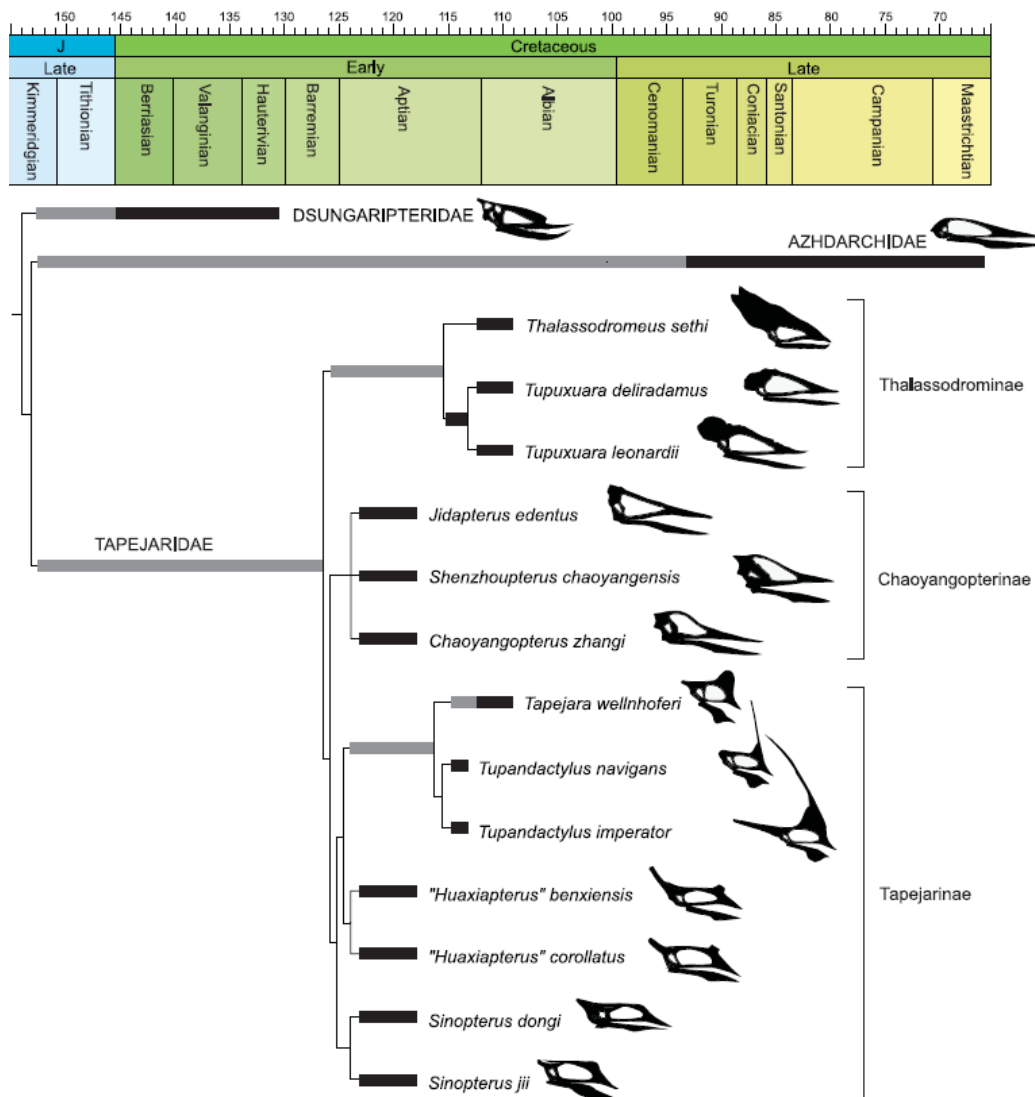


Figura 27. Proposta filogenética para as relações internas de Tapejaridae, segundo Pinheiro *et al.* (2011).



Pinheiro *et al.* (2011) apresentam uma análise filogenética específica para Azhdarchoidea, com o intuito de testar as relações de Tapejaridae *sensu* Kellner (2003, 2004, 2007) e Azhdarchidae (Figura 27). Neste trabalho, a maior parte dos táxons descritos de pterossauros tapejarídeos é codificada, juntamente a espécies de azhdarquídeos e animais pertencentes ao táxon Chaoyangopteridae *sensu* Lü *et al.* (2008). Como resultado, Pinheiro *et al.* (2011) recuperam um Tapejaridae monofilético, no qual estão incluídos pterossauros chaoyangopterídeos. Assim, para evitar incoerência nomenclatural, Chaoyangopteridae é convertido a Chaoyangopterinae. Pinheiro *et al.* (2011) reconhecem, apenas, três sinapomorfias para Tapejaridae: 1) fenestra naso-anterorbital compondo mais de 45% do comprimento total do crânio; 2) órbita em forma de pêra invertida e 3) processo lacrimal do jugal delgado e posicionado subverticalmente.

Em sumário, embora um número significativo de trabalhos científicos versando sobre o assunto tenha sido apresentado, ambos os pontos de vista com relação à monofilia ou parafilia de Tapejaridae *sensu* Kellner apresentam relevantes argumentos, estando esta questão ainda sob constante debate.

5.2.5. Considerações sobre o registro espacial e temporal de Pterosauria

Os Pterosauria constituíram um grupo bem sucedido e cosmopolita, sendo encontrado em todos os atuais continentes. Fósseis de pterossauros são conhecidos em estratos sedimentares datados desde o Noriano, final do Triássico (e. g. *Austriadactylus*, *Eudimorphodon*) até o Maastrichtiano, final do Cretáceo (e. g. *Quetzalcoatlus*, “*Nyctosaurus*” *lamegoi*) (BARRET *et al.*, 2008). Embora Pterosauria já apresente uma aparente queda de diversidade no final do Cretáceo, é provável que o grupo tenha sido completamente extinto por ocasião do evento K/Pg (WELLNHOFER, 1991a).

O registro de Pterosauria, entretanto, é altamente tendenciado. Ao analisar um mapa de ocorrências do grupo, pode ser observada uma concentração de achados em localidades da Europa e América do Norte (Figura 28). Embora nenhum estudo tenha abordado diretamente a hipótese de esses dados refletirem a condição natural de Pterosauria (BARRET *et al.*, 2008), é altamente provável de que essa concentração seja



artificial, fruto de um tendenciamento amostral. Pterossauros são conhecidos e estudados na Europa desde o século XVIII, sendo as primeiras descobertas nos Estados Unidos datadas do século XIX (WELLNHOFER, 1991a). Visto que descobertas nos demais continentes são consideravelmente mais recentes, o esforço amostral diferenciado gerou, sem dúvidas, uma parte considerável da concentração de ocorrências.

Nosso conhecimento sobre a diversidade e distribuição espacial/estratigráfica de Pterosauria está, também, profundamente influenciado por tendenciamentos tafonômicos. A delicadeza dos elementos ósseos de pterossauros teve como consequência um condicionamento de sua preservação a ambientes sedimentares específicos. Embora algumas exceções sejam conhecidas, ambientes energéticos (como, por exemplo, sistemas fluviais) foram ineficientes na preservação de ossos de pterossauros. Como consequência, a maior parte do registro de Pterosauria está associada a ambientes marinhos ou lacustres. Alguns raros grupos de pterossauros, a exemplo de Azhdarchidae, são encontrados preferencialmente em ambientes continentais (WITTON; NAISH, 2008).

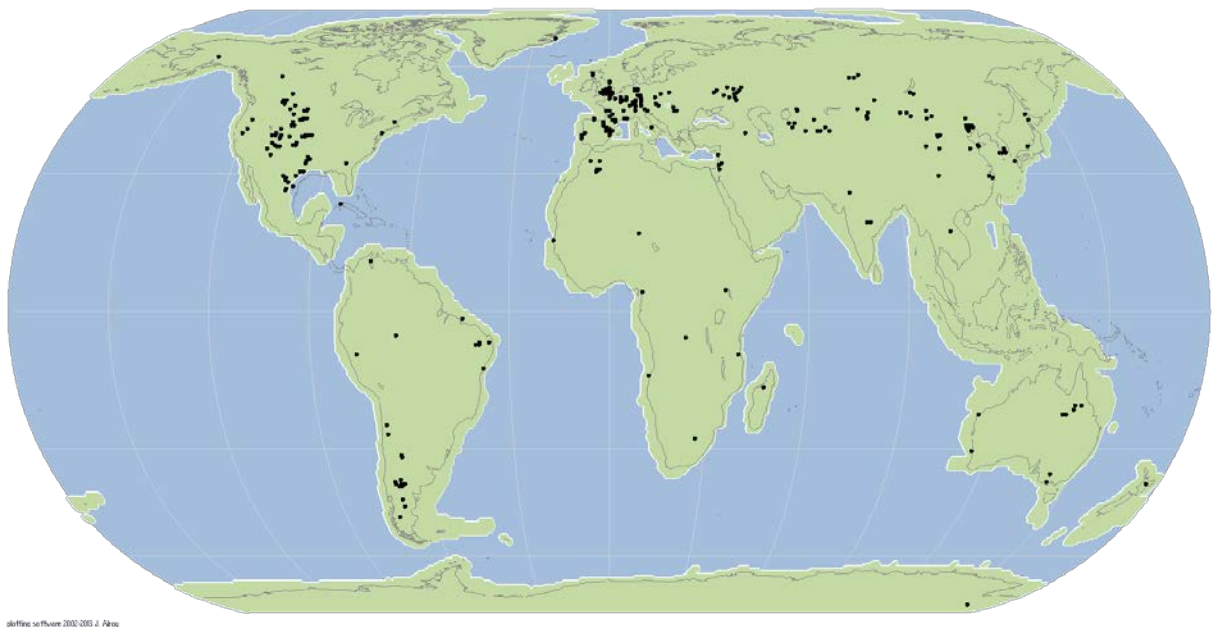


Figura 28. Mapa evidenciando localidades no planeta com a ocorrência registrada de fósseis de pterossauros. Gerado pelo *Paleobiology Database* (fossilworks.org).



Quando traçada uma curva de diversidade de Pterosauria em função do tempo geológico, o tendenciamento tafonômico se torna particularmente evidente. A diversidade de Pterosauria está marcada por picos associados a depósitos sedimentares mesozóicos com potencial paleontológico excepcional (*Fossilagerstätten*) (BUTLER *et al.*, 2009) (Figura 29). Os três principais picos de diversidade estão relacionados, respectivamente, aos calcários jurássicos (Kimmeridgiano-Tithoniano) de Solnhofen (Alemanha); Grupo Jehol, Cretáceo Inferior (Barremiano-Aptiano) da China e Grupo Santana, Cretáceo Inferior (Aptiano-Albiano) do Brasil. *Fossilagerstätten* como esses são responsáveis por preservar uma parte substancial dos táxons conhecidos (BUTLER *et al.*, 2009). Esse viés preservacional tem influência direta não só em nossa percepção da diversidade, como também na ecologia de pterossauros, já que ambientes marinhos e lacustres teriam uma tendência natural a preservar formas piscívoras.

Alguns *Fossilagerstätten* preservam associações menos diversas, como a Formação Niobrara, Cretáceo Superior dos Estados Unidos, ou mesmo assembléias monoespecíficas, como a chamada “Loma del *Pterodaustro*”, Formação Lagarcito, Cretáceo Inferior da Argentina. Ainda assim, tais depósitos podem preservar uma abundância excepcional de elementos esqueléticos. A Formação Niobrara, de onde provêm os pterossauros *Pteranodon* e *Nyctosaurus*, possui, dependendo da interpretação taxonômica, de dois a quatro gêneros de pterossauros (BENNETT, 2001; KELLNER, 2010). Mesmo com essa relativa baixa diversidade, a abundância destes animais permite a realização de estudos como o de Bennett (1992), que propõe dimorfismo sexual em *Pteranodon*. A “Loma del *Pterodaustro*” apresenta uma abundância incomum de ossos e dentes de apenas uma espécie de pterossauro, o ctenochasmátídeo *Pterodaustro guinazui* (CHIAPPE *et al.*, 1998).

Esses tendenciamentos preservacionais devem ser levados em consideração em qualquer estudo paleobiológico realizado com pterossauros. Da forma em que o registro fóssil destes animais nos é apresentado, qualquer inferência generalizada sobre tendências a aumento ou redução de diversidade, distribuição geográfica preferencial, ou mesmo hábitos ecológicos de pterossauros deve ser encarada com cautela.

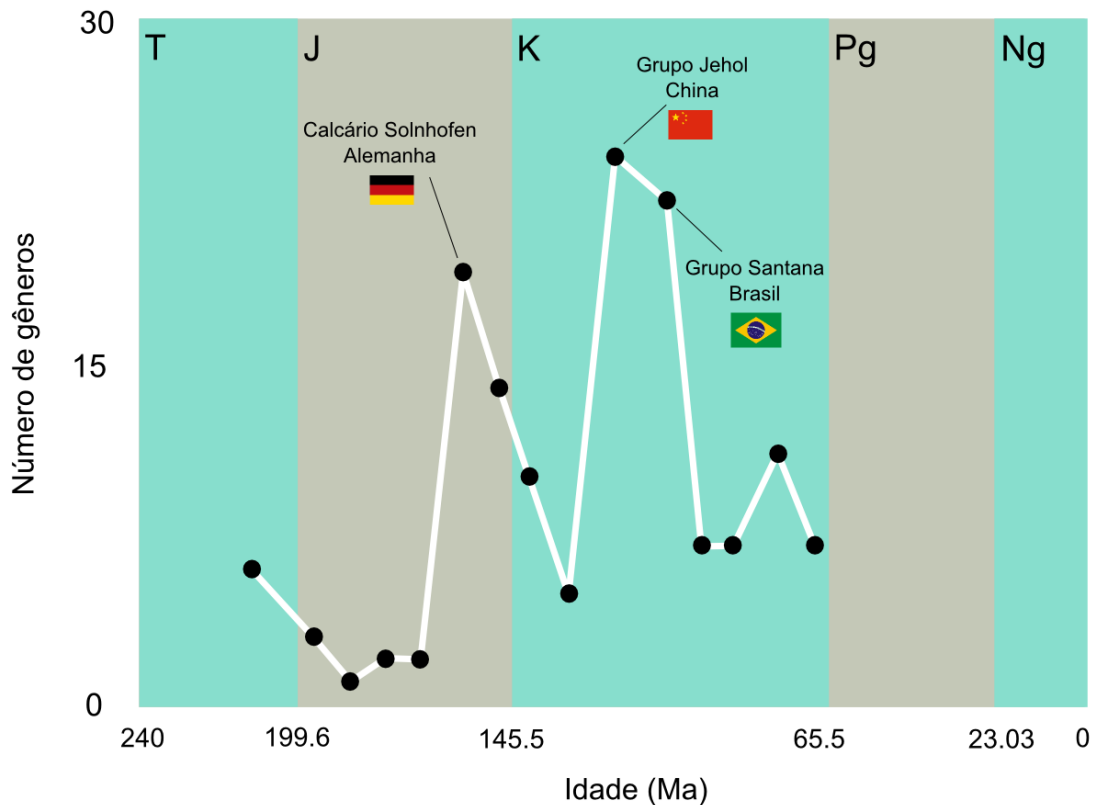


Figura 29. Diversidade de Pterosauria em função do tempo geológico. Gráfico gerado a partir de dados do *Paleobiology Database* (fossilworks.org).

5.2.6. Taxonomia de pterossauros provenientes do Grupo Santana

Nesta seção, realizamos uma revisão detalhada da taxonomia de pterossauros provenientes do Grupo Santana. A última revisão detalhada publicada formalmente foi a de Kellner & Tomida (2000) para pterossauros com dentes desta unidade estratigráfica. A taxonomia de Tapejaridae do Grupo Santana, até então, não foi formalmente sistematizada em uma revisão bibliográfica.

Reconhecemos, aqui, 27 espécies válidas de pterossauros para o Grupo Santana, de acordo com o que está resumido na tabela 2. Ainda assim, alguns táxons mostram sinais de que cairão, em breve, em sinonímia. Cada uma das espécies e táxons supra-específicos serão abordados em maior detalhe.

**Tabela 2.** Nomes propostos para pterossauros do Grupo Santana e seu *status* taxonômico atual.

TAXON	Descrição original	Formação	Status
ANHANGUERIA			
<i>Brasileodactylus araripensis</i>	Kellner (1984)	Romualdo	Táxon válido
<i>Cearadactylus atrox</i>	Leonardi & Borgomanero (1985)	Romualdo	Táxon válido
<i>“Cearadactylus” ligabuei</i>	Dalla Vecchia (1993)	Romualdo	Espécie válida, necessitando novo nome genérico
<i>Ludodactylus sibbicki</i>	Frey <i>et al.</i> (2003b)	Crato	Táxon válido
<i>Barbosania gracilirostris</i>	Elgin & Frey (2011)	Romualdo	Táxon válido
Anhangueridae			
<i>Tropeognathus mesembrinus</i>	Wellnhofer (1987)	Romualdo	Táxon válido
<i>Anhanguera blittersdorffi</i>	Campos & Kellner (1985)	Romualdo	Táxon válido
<i>Anhanguera araripensis</i>	Wellnhofer (1985)	Romualdo	Táxon válido
<i>Anhanguera santanae</i>	Wellnhofer (1985)	Romualdo	Táxon válido
<i>Anhanguera robustus</i>	Wellnhofer (1987)	Romualdo	Táxon válido, mas instável
<i>Anhanguera piscator</i>	Kellner & Tomida (2000)	Romualdo	Táxon válido
<i>Anhanguera spielbergi</i>	Veldmeijer (2003)	Romualdo	Táxon válido
<i>“Pricesaurus megalodon”</i>	Martins Neto (1986)	Romualdo	<i>Nomen nudum</i> (Pinheiro <i>et al.</i> 2012)
TAPEJARIDAE			
Tapejarinae			
<i>Tapejara wellnhoferi</i>	Kellner (1989)	Romualdo	Táxon válido
<i>Tupandactylus imperator</i>	Campos & Kellner (1997)	Crato	Táxon válido
<i>Tupandactylus navigans</i>	Frey <i>et al.</i> (2003a)	Crato	Táxon válido
<i>“Caupedactylus ybaka”</i>	Kellner (2013)	Romualdo	Possível sinônimo júnior de “ <i>T.</i> <i>deliradamus</i> ”



Thalassodrominae			
<i>Tupuxuara longicristatus</i>	Kellner & Campos (1988)	Romualdo	Táxon válido
<i>Tupuxuara leonardii</i>	Kellner & Campos (1994)	Romualdo	Táxon válido
<i>"Tupuxuara" deliradamus</i>	Witton (2009)	Romualdo	Espécie válida mas que, provavelmente, necessita novo nome genérico
<i>Thalassodromeus sethi</i>	Kellner & Campos (2002)	Romualdo	Táxon válido
?Chaoyangopterinae			
<i>Lacusovagus magnificens</i>	Witton (2008)	Crato	Táxon válido
TAPEJARIDAE <i>incertae sedis</i>			
<i>"Santanadactylus" spixi</i>	Wellnhofer (1985)		Táxon instável. Se válido, necessita novo nome genérico
DSUNGARIPTERIDAE			
<i>Banguela oberlii</i>	Headden & Campos (2014)		Táxon válido
PTERODACTYLOIDEA <i>incertae sedis</i>			
<i>Araripesaurus castilhoi</i>	Price (1971)		Táxon válido, porém instável
<i>Santanadactylus brasiliensis</i>	Buissonjé (1980)		Táxon válido, porém instável
<i>Arthurdactylus conandoylei</i>	Frey & Martill (1994)		Táxon válido
<i>Unwindia trigonus</i>	Martill (2011)		Táxon válido
<i>"Araripedactylus dehmi"</i>	Wellnhofer (1977)		<i>Nomen dubium</i> (Kellner & Tomida, 2000)
<i>"Santanadactylus pricei"</i>	Wellnhofer (1985)		<i>Nomen dubium</i> (Kellner & Tomida, 2000)

PTEROSAURIA Kaup 1834

PTERODACTYLOIDEA Plieninger 1901

PTERANODONTOIDEA Kellner 1993 (*sensu* Unwin 2003)

ANHANGUERIA Rodrigues & Kellner 2013



Comentários: táxon criado por Rodrigues & Kellner (2013) para agrupar *Camposipterus* (gênero do Cretáceo da Inglaterra), *Cearadactylus*, *Ludodactylus* e Anhangueridae. Os autores reconhecem duas sinapomorfias para o táxon: 1) presença de uma expansão anterior das pré-maxilas e dentários; 2) dentes maiores localizados na extremidade anterior do rosto. No trabalho original de Rodrigues & Kellner (2013), *Brasileodactylus* não está incluso na composição de Anhangueria. Entretanto, esta espécie possui as duas sinapomorfias propostas na diagnose deste clado, o que embasa sua classificação como tal. O mesmo é válido, como veremos a seguir, para *Barbosania*.

Brasileodactylus araripensis Kellner 1984

Holótipo: MN-4804-V, porção rostral de uma sínfise mandibular (Figura 30).

Horizonte: níveis contendo concreções carbonáticas da Formação Romualdo.

Comentários: primeiro táxon do Grupo Santana a ser descrito com base em material craniano. Kellner (1984) nomeia a espécie com base em uma longa sínfise mandibular, reconhecendo como principais características diagnósticas: 1) seção transversal triangular; 2) expansão rostral, formando uma superfície plana; 3) sulco medial, começando na extremidade anterior e alargando posteriormente; 4) alvéolos grandes, elípticos e distância inter-alveolar crescendo posteriormente, 5) dentes inclinados anteriormente e 6) dentes presentes até a porção rostral da mandíbula.

Como apontado por Kellner & Tomida (2000), algumas das características acima listadas estão, também, presentes em uma variedade de espécies descritas posteriormente para o Grupo Santana. Kellner & Tomida (2000) notam, ainda, que uma seção triangular da mandíbula está presente em alguns espécimes atribuídos a *Ornithicheirus* e ausente em *Anhanguera*. Uma característica marcante de *Brasileodactylus araripensis* é a ausência de uma crista sagital no dentário. Como veremos a seguir, esta crista é comum em pterossauros com dentes do Grupo Santana, e sua ausência é observada apenas em *Brasileodactylus* e *Cearadactylus*. Segundo Elgin & Frey (2011), *Barbosania gracilirostris* também não possui uma crista sagital



mandibular. No entanto, como os próprios autores relatam, a região ventral dos dentários do holótipo desta espécie encontra-se abrasionada, o que dificulta o reconhecimento desta característica. Kellner & Tomida (2000) afirmam que um sulco medial que se estende até o limite rostral da mandíbula é diagnóstico para *Brasileodactylus*. *Cearadactylus atrox*, como veremos a seguir, também apresenta esta característica, ainda que de forma diferente: o sulco medial, em *C. atrox*, bifurca-se antes de atingir a extremidade anterior. Em decorrência de limitações preservacionais, esta característica não pode ser acessada em *Ludodactylus sibbicki*.

A



B



Figura 30. MN-4804-V, holótipo de *Brasileodactylus araripensis* em A, vista dorsal e B, vista lateral. Escala: 5 cm.

Sayão & Kellner (2000) descrevem a porção rostral de um crânio (MN 4797-V), proveniente da Formação Crato, e atribuem o espécime ao gênero *Brasileodactylus*. Entretanto, este espécime encontra-se severamente comprimido lateralmente, limitando o reconhecimento de caracteres diagnósticos de *Brasileodactylus* e impedindo uma atribuição taxonômica precisa, já que *Ludodactylus sibbicki*, também da Formação Crato, configura-se de forma semelhante (VELDMEIJER, 2006; UNWIN; MARTILL, 2007). Assim, considera-se, aqui, prematura a afirmação de que *Brasileodactylus* estaria presente em ambas as formações Crato e Romualdo. Posteriormente, Veldmeijer (2003)



referem tentativamente um crânio quase completo e associado a materiais pós-cranianos, proveniente da Formação Romualdo, ao gênero *Brasileodactylus*. Entretanto, segundo o autor, uma identificação categórica só poderá ser realizada após a preparação completa do espécime em questão. Outros dois espécimes atribuídos a *Brasileodactylus* são descritos por Veldmeijer *et al.* (2009). Um deles (SMNS 55414), uma mandíbula incompleta, guarda fortes semelhanças com o holótipo. O outro exemplar (BSP 1991 I 27) preserva parte das pré-maxilas e maxilas, vértebras cervicais e dorsais, costelas e elementos alares. Entretanto, a ausência de mandíbula neste espécime impede sua comparação direta com o holótipo.

Brasileodactylus araripensis possui as duas sinapomorfias propostas por Rodrigues & Kellner (2013) para o clado Anhangueria (ver acima). Entretanto, apesar de estes autores sugerirem a classificação da espécie como Anhangueria em partes de seu artigo, *Brasileodactylus* está excluído da proposição formal do novo clado. Segundo Taissa Rodrigues (comunicação pessoal, 2013), a inclusão de *Brasileodactylus*, em decorrência do estado incompleto do holótipo, causou instabilidade na análise filogenética realizada pelos autores, justificando sua exclusão na definição de Anhangueria. A presença das duas sinapomorfias citadas acima, entretanto, embasa, aqui, a classificação de *Brasileodactylus* como Anhangueria.

Cearadactylus atrox Leonardi & Borgomanero 1985

Holótipo: MN 7019-V, crânio quase completo, associado à mandíbula. Na descrição original, nenhum número de coleção é atribuído ao espécime, já que este se encontrava depositado na coleção particular de Guido Borgomanero (Figura 31).

Horizonte: indeterminado. Possui preservação característica de fósseis da Formação Romualdo.

Comentários: *Cearadactylus atrox* foi descrito por Leonardi & Borgomanero (1985) a partir de um crânio relativamente completo, mas obtido a partir de coleta clandestina e ainda não completamente preparado. A diagnose original cita: 1) crânio baixo e longo;



2) extremidade rostral espatulada; 3) margens alveolares das pré-maxilas sem oclusão com mandíbula, deixando um amplo intervalo; 4) dentes pré-maxilares muito longos e dirigidos obliquamente para fora do crânio; 5) dentes maxilares espaçados, curtos, cônicos, pouco agudos e dirigidos levemente para trás; 6) fenestra naso-antorbital comprida, com a margem posterior formando um ângulo de cerca de 90° com a margem ventral; 7) maxila não contribui na margem dorsal da fenestra naso-antorbital; 8) sutura entre as pré-maxilas evidente em quase todo comprimento do crânio; 9) ausência de crista sagital no comprimento preservado do espécime; 10) base da região temporal, entre o quadrado e a margem posterior da fenestra naso-antorbital, estreita e afunilada; 11) comprimento da sínfise correspondente a quase 1/3 do comprimento total da mandíbula; 12) ramo mandibular mais alto em sua porção rostral e 13) extremidade anterior da mandíbula espatulada.

Kellner & Tomida (2000) consideram que a maior parte das características diagnósticas propostas por Leonardi & Borgomanero (1985) estão ou amplamente distribuídas em outros táxons do Grupo Santana (1, 2, 4, 5) ou influenciadas pelo mau estado preservacional do holótipo (6, 7, 8, 9). De acordo com estes autores, o suposto espaço formado entre maxilas e mandíbula não é tão pronunciado quanto Leonardi & Borgomanero (1985) dão a entender, sendo também influenciado pela precária preparação do espécime, tal como foi descrito originalmente. Kellner & Tomida (2000) então sustentam que a única autapomorfia inequívoca de *C. atrox* seria um dentário mais expandido rostralmente do que as pré-maxilas.

Unwin (2002) reconhece *C. atrox* como espécie válida, diagnosticada por pela expansão anterior da mandíbula consideravelmente mais desenvolvida do que a das pré-maxilas e o diâmetro do terceiro dente rostral, três vezes maior do que o do quinto. Segundo Unwin (2002), *C. atrox* pode ser confidentemente atribuído a Ctenochasmatidae. Mais recentemente, Vila Nova *et al.* (2010, 2014), após cuidadosa preparação do holótipo de *C. atrox*, revelaram que o fóssil estava adulterado. Após um evento de quebra, a extremidade rostral de mandíbula e pré-maxilas foi colada de forma invertida. Dessa forma, aquilo que era interpretado como a extremidade anterior das pré-maxilas é, na verdade, parte dos dentários, e vice-versa. Esta constatação tem



profunda influência sobre os supostos caracteres diagnósticos de *C. atrox*. Observa-se, por exemplo, que o suposto espaço entre pré-maxilas e mandíbula e a expansão rostral mais desenvolvida no dentário são, na verdade, artefatos da adulteração. Ainda assim, Vila Nova *et al.* (2010, 2014) reconhecem algumas características únicas de *C. atrox*, sustentando a validade da espécie. Dentre elas, os autores citam a presença de uma crista sagital nas pré-maxilas associada à sua ausência nos dentários, sulco com terminação bifurcada na face dorsal dos dentários, número reduzido de dentes e órbitas elevadas com relação à fenestra naso-anterorbital.



Figura 31. Holótipo de *Cearadactylus atrox* (MN 7019-V) em A, vista lateral esquerda do crânio; B, vista lateral direita do crânio e mandíbula e C, vista dorsal do crânio (sem a porção rostral). O posicionamento dos elementos já se encontra corrigido, como sugerido por Vila Nova *et al.* (2014). Escala: 5 cm.

Embora Vila Nova *et al.* (2010, 2014) apontem características de *C. atrox* que aproximam esta espécie de anhanguerídeos, na análise filogenética realizada por estes autores, esta espécie forma o grupo-irmão de Anhangueridae. Rodrigues & Kellner (2013) alocaram *C. atrox* no táxon mais inclusivo Anhangueria, sugerindo uma relação



próxima entre este animal, *Brasileodactylus*, *Ludodactylus*, *Camposipterus* e Anhangueridae.

“*Cearadactylus*” *ligabuei* Dalla Vecchia 1993

Holótipo: CSRL 12692/12713, um crânio parcial composto, em sua maior parte, pela região rostral (Figura 32).

Horizonte: segundo Dalla Vecchia (1993), o holótipo é proveniente da “parte mais basal” da Formação Romualdo, embora nenhuma justificativa para essa afirmação seja apresentada. A localidade onde o espécime foi coletado é desconhecida.

Comentários: Dalla Vecchia (1993), ao descrever “*Cearadactylus*” *ligabuei*, cita, na diagnose: 1) rostro baixo e alongado; 2) extremidade anterior expandida; 3) ausência de crista sagital pré-maxilar; 4) presença de uma concavidade na margem alveolar anterior das maxilas; 5) quatro primeiros pares de dentes consideravelmente maiores que os demais; 6) 22 pares de dentes, que vão desde a extremidade anterior do crânio até a margem anterior da fenestra naso-anterorbital; 7) estrias longitudinais nos dentes; 8) pré-maxilas apresentando margem dorsal proeminente e aguda na região anterior do crânio; 9) presença de quilha palatal; 10) palato configura-se em forma de “v” na região anterior do crânio; 11) maxila participando da margem dorsal da fenestra naso-anterorbital; 12) processo pós-orbital do jugal menos inclinado do que em *C. atrox*; 13) jugal mais alongado antero-posteriormente do que em *C. atrox* e outros pterossauros; 14) processos maxilar e lacrimal do jugal não formam um ângulo de 90°.

Dalla Vecchia (1993) classifica tentativamente a nova espécie no gênero *Cearadactylus* a partir de semelhanças na dentição e na presença de uma concavidade na margem dentária anterior. Entretanto, o autor afirma que uma atribuição taxonômica mais precisa apenas poderia ser realizada após a completa preparação do holótipo de *C. atrox*. Praticamente todos os caracteres diagnósticos de “*C.*” *ligabuei* são amplamente distribuídos em pterossauros da Formação Romualdo, fato já observado por Kellner & Tomida (2000). Segundo estes últimos, as duas únicas características exclusivas da



espécie seriam um rostro proporcionalmente longo (não indicado na descrição original) e um grande número de dentes. Em sua revisão do gênero *Cearadactylus*, Unwin (2002) afirma que “*C.* *ligabuei* não está relacionado a *C. atrox*, guardando similaridades com o gênero *Anhanguera*. Mais recentemente, Rodrigues & Kellner (2013) incluem “*C.* *ligabuei* em uma análise filogenética, recuperando uma relação de táxon-irmão entre esta espécie e *Ludodactylus sибbicki* e comprovando que *C. atrox* e “*C.* *ligabuei* não pertencem ao mesmo gênero. A preparação completa do holótipo de *C. atrox* por Vila Nova *et al.* (2010) permite comparações mais detalhadas entre os dois táxons, o que provavelmente resultará na determinação taxonômica mais acurada de “*C.* *ligabuei*.

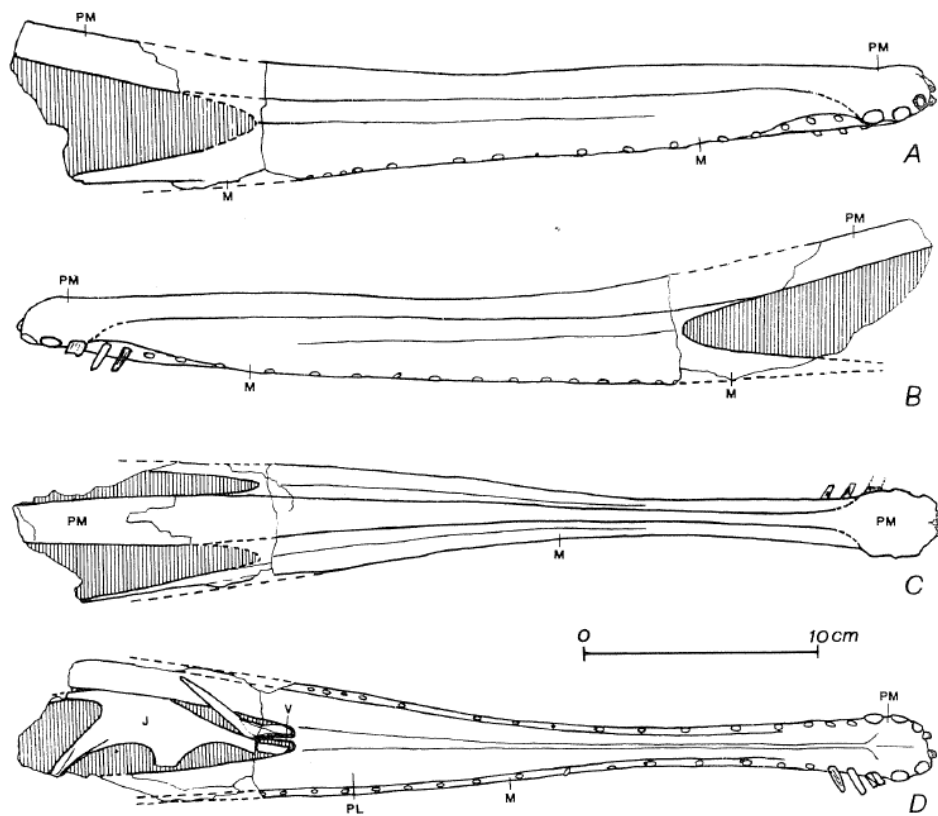


Figura 32. Desenho esquemático do holótipo de “*Cearadactylus*” *ligabuei* (CSRL 12692/12713). Retirado de Dalla Vecchia (1993).

Ludodactylus sибbicki Frey *et al.* 2003b

Holótipo: SMNK PAL 3828, crânio e mandíbula praticamente completos, faltando, apenas, a parte mais posterior da crista sagital (Figura 33).



Horizonte: níveis de calcário laminado da Formação Crato. Exato local de coleta e horizonte estratigráfico desconhecidos.

Comentários: a descrição original de *Ludodactylus sibbicki* por Frey *et al.* (2003b) cita, como diagnose: 1) presença de uma crista parieto-occipital lateralmente comprimida e direcionada caudalmente; 2) processo do lacrimal comprimido dorso-ventralmente e direcionado para dentro da órbita; 3) forame lacrimal em forma de triângulo arredondado, com um de seus vértices direcionado ventralmente; 4) fileira de dentes se estendendo até um ponto próximo da metade da fenestra naso-antorbital; 5) ausência de crista pré-maxilar.



Figura 33. SMNK PAL 3828, holótipo de *Ludodactylus sibbicki*. Escala: 10 cm.

Embora Frey *et al.* (2003b) reportem a presença de uma crista sagital baixa nos dentários de *L. sibbicki*, esta não foi comprovada em nosso exame do holótipo. Como já mencionado anteriormente, a preservação bidimensional de *L. sibbicki* impede comparações detalhadas com *Brasileodactylus*, sendo difícil distinguir materiais dos



dois táxons. Sayão & Kellner (2000) reportam a presença de *Brasileodactylus* na Formação Crato. Entretanto, como já abordado, é possível que o espécime apresentado por estes autores seja, na verdade, um exemplar de *Ludodactylus*.

Barbosania gracilirostris Elgin & Frey 2011

Holótipo: MHNS/00/85, um esqueleto parcial, composto por crânio, mandíbula, vértebras, elementos de cintura escapular e pélvica, ossos de membros anteriores (Figura 34, 35).

Horizonte: o esqueleto ainda se encontra parcialmente coberto por uma grande concreção carbonática da Formação Romualdo. Localidade desconhecida.



Figura 34. Réplica do holótipo de *Barbosania gracilirostris*. Escala: 10 cm.

Comentários: com base em um esqueleto relativamente completo, Elgin & Frey (2011) descrevem *Barbosania gracilirostris*, justificando a proposição de um novo gênero e espécie através da seguinte diagnose: 1) rostró em forma de quilha e com terminação aguda, mas sem crista sagital; 2) alvéolos mandibulares e pré-maxilares mais rostrais posicionados, respectivamente, rostró-ventralmente e rostró-dorsalmente; 3) segundos e



terceiros pares de dentes cranianos e mandibulares duas vezes maiores que os subsequentes; 4) segundos e terceiros pares de dentes orientados cranio-lateralmente e, juntamente com os dentes mais rostrais, formam uma roseta estreita, já que o rostro não é expandido anteriormente; 5) margens laterais do rostro convergem anteriormente de forma gradual; 6) estimados 24 e 20 pares de dentes no crânio e mandíbula, respectivamente; 7) espaço intra-alveolar gradualmente crescente em direção caudal, mantendo-se constante a partir do 13º par de dentes; 8) dentes entre o oitavo e o décimo terceiro pares do crânio e mandíbula apresentando interdigitação quase simétrica; 9) altura da fenestra naso-antorbital compoendo, aproximadamente, 22% de seu comprimento e formando mais ou menos 24% do comprimento total do crânio; 10) parietal com superfície externa plana e margem dorsal do curto processo occipital rebatida e com superfície triangular convexa; 11) 13 vértebras dorsais; 12) margem caudo-ventral do ísquio côncava.



Figura 35. Detalhe da extremidade rostral de *Barbosania gracilirostris*, evidenciando uma suave expansão lateral nas pré-maxilas.

Elgin & Frey (2011), seguindo o arcabouço taxonômico de Unwin (2003), classificam *B. gracilirostris* como Ornithocheiridae. Os autores reconhecem semelhança entre o novo táxon e *Brasileodactylus*, entretanto, são enfáticos na ausência de uma expansão rostral no primeiro. Observando uma réplica do holótipo, depositada no Museu de História Natural de Karlsruhe (Alemanha), observamos que a expansão



rostral existe (Figura 35), embora seja menos acentuada do que em *Brasileodactylus* e *Anhanguera*, configurando-se de forma comparável a *Tropeognathus*. A presença de dentes anteriores maiores que os demais e de uma expansão rostral suporta a inclusão de *B. gracilirostris* no clado Anhangueria, o que ainda necessita corroboração cladística.

ANHANGUERIDAE Campos & Kellner 1985

Comentários: táxon inicialmente reconhecido a partir de espécimes provenientes da Formação Romualdo, através da descrição de *Anhanguera blittesdorffi* (CAMPOS; KELLNER, 1985). Espécies pertencentes a Anhangueridae foram, também, descritas para depósitos da Inglaterra, Marrocos, Níger, Mongólia e Estados Unidos, indicando o cosmopolitismo do grupo durante o Cretáceo Inferior e início do Cretáceo Superior (RODRIGUES; KELLNER, 2013). Algumas espécies aqui classificadas como Anhangueridae foram atribuídas a gêneros de pterossauros ingleses, como *Coloborhynchus* e “*Criorhynchus*” (FASTNACHT, 2001; VELDMEIJER, 2003; VELDMEIJER 2006). Uma abordagem detalhada das diferenças entre os táxons aqui listados e os gêneros supracitados não é o objetivo desta revisão. Entretanto, de forma a minimizar confusões nomenclaturais, é necessário esclarecer que este trabalho segue a proposta de Rodrigues & Kellner (2008) de que *Coloborhynchus* é um gênero monoespecífico, até agora conhecido apenas a partir da espécie *C. clavirostris* e ausente em depósitos brasileiros. A espécie brasileira *Tropeognathus mesembrinus* foi atribuída ao gênero “*Criorhynchus*” por Fastnacht (2001), sendo este gênero, posteriormente, sinonimizado a *Ornithocheirus* por Unwin (2001). Entretanto, devido ao estado preservacional excepcionalmente fragmentário do holótipo de *Ornithocheirus simus* (=“*Criorhynchus*” *simus*), espécime usualmente comparado com *T. mesembrinus*, aqui consideramos *Tropeognathus* como um gênero válido, pelo menos até que novas informações a respeito de *O. simus* tornem-se disponíveis. O fato de que o holótipo de *O. simus* possui características diagnósticas restritas e ambíguas foi, inclusive, reconhecido por Fastnacht (2001). Assim, nos parece imprudente a sinonímia de um gênero conhecido por material craniano completo com outro conhecido apenas por um fragmento virtualmente não informativo. A validade de *Tropeognathus* é, também,



reconhecida por Wellnhofer (1987), Kellner & Tomida (2000), Rodrigues & Kellner (2008) e Pinheiro *et al.* (2012).

Kellner (2003) propõe, como características diagnósticas de Anhangueridae, 1) presença de crista pré-maxilar confinada à região anterior do crânio, 2) extremidade anterior das pré-maxilas expandida e 3) crista sagital nos dentários. Entretanto, a expansão anterior das pré-maxilas é, hoje, considerada como diagnóstica para um clado mais inclusivo, Anhangueria (RODRIGUES & KELLNER, 2013). Da mesma forma, uma crista sagital nas pré-maxilas ocorre, também, em *Cearadactylus* (um Anhangueria não Anhangueridae). Uma detalhada revisão taxonômica de Anhangueridae foi apresentada por Kellner & Tomida (2000). Entretanto, desde a publicação deste trabalho, a composição do táxon sofreu importantes modificações, o que torna necessária uma revisão taxonômica atualizada.

Tropeognathus mesembrinus Wellnhofer 1987

Holótipo: BSP 1987 I 46, um crânio completo, bem preservado, com mandíbula associada (Figura 36).

Horizonte: níveis contendo concreções calcárias da Formação Romualdo.

Comentários: Wellnhofer (1987) descreve um novo gênero, associando a ele duas espécies de animais da Formação Romualdo (*Tropeognathus mesembrinus* e “*Tropeognathus*” *robustus*). Por motivos que detalharemos posteriormente, “*T*”. *robustus* foi, depois, referido ao gênero *Anhanguera*. A diagnose do gênero *Tropeognathus*, segundo Wellnhofer (1987) propõe, como características diagnósticas, 1) cristas pré-maxilares e mandibulares na parte anterior do crânio e 2) dentes bem desenvolvidos, curvados, que vão desde a extremidade anterior até metade da mandíbula e maxilas, diminuindo progressivamente de tamanho. Na proposição da espécie *T. mesembrinus*, Wellnhofer (1987) identifica os seguintes caracteres diagnósticos: 1) crista sagital pré-maxilar alta e arredondada, com uma estrutura correspondente, porém menor, nos dentários; 2) crista parietal curta e obtusa, situada



acima da região occipital; 3) quilha medial bem desenvolvida no palato, com um sulco correspondente na sínfise mandibular; 4) pré-maxilas e dentários não expandidos anteriormente; 5) dentição composta por 13 pares de dentes pré-maxilares e maxilares, além de 11 pares de dentes mandibulares.

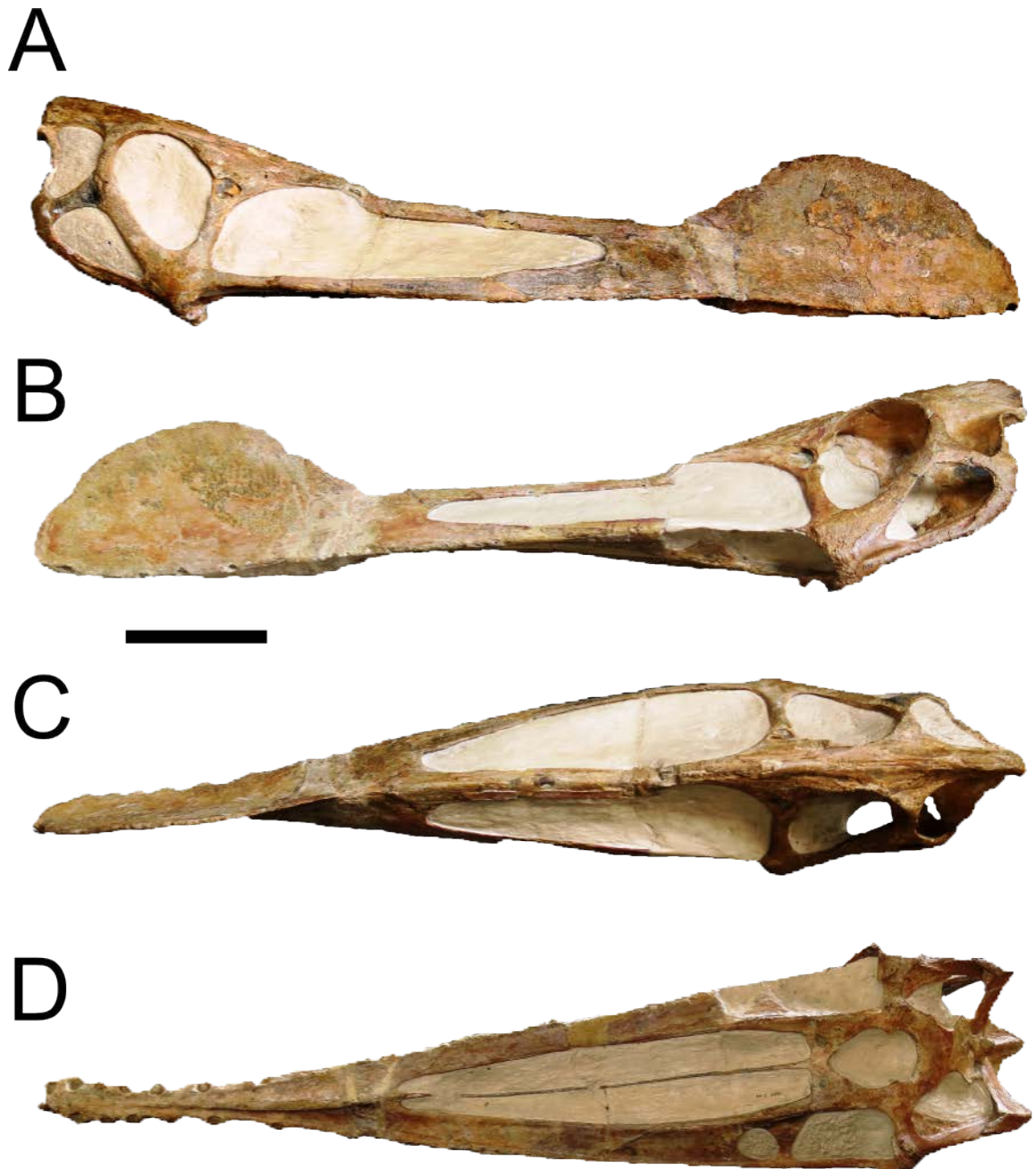


Figura 36. Crânio completo, holótipo de *Tropeognathus mesembrinus* (BSP 1987 I 46) em vistas A e B, laterais; C, dorsal e D, palatal. Escala: 10 cm.



Como apontado por Kellner & Tomida (2000), todas as características diagnósticas propostas para o gênero por Wellnhofer (1987) estão, também, presentes em *Anhanguera*. Da mesma forma, ao contrário do que é apresentado por Wellnhofer (1987), a observação do holótipo revela uma expansão anterior das pré-maxilas e dentários, embora esta seja menos pronunciada do que em *Anhanguera*. Kellner & Tomida (2000) reconhecem a validade de *T. mesebrinus* com base nos caracteres restantes e acrescentam, a estes, uma fenestra naso-antorbital baixa (quando comparada à de *Anhanguera*) e o fato de que as margens anteriores das coanas de *T. mesebrinus* estão posicionadas mais rostralmente do que as margens anteriores das fenestras naso-antorbitais. Entretanto, esta condição é observada, também, em alguns espécimes atribuídos ao gênero *Anhanguera*. Mais uma diferença entre *T. mesebrinus* e *Anhanguera* está no fato de que a sínfise mandibular do primeiro ocupa apenas cerca de 30% do comprimento total da mandíbula. Outra característica relevante de *T. mesebrinus* é uma extremidade rostral das pré-maxilas plana, quando observada anteriormente. Além disso, em contraste com os gêneros *Anhanguera* e *Coloborhynchus*, todos os dentes de *Tropeognathus* estão direcionados ventralmente e a diferenciação dentária é menos evidente. Estes dois últimos caracteres levaram Fastnacht (2001) a alocar *T. mesebrinus* no gênero “*Criorhynchus*”. Este gênero foi, no mesmo ano, sinonimizado com *Ornithocheirus* por Unwin (2001). Embora o holótipo de *T. mesebrinus* apresente algumas semelhanças com alguns espécimes que apresentam um morfótipo característico de “*Criorhynchus*”, consideramos que, pelo menos até que materiais mais completos do segundo sejam apresentados, seria prematuro considerar que os dois representam o mesmo táxon.

Um segundo espécime de *Tropeognathus* (MN 6594-V) foi apresentado por Kellner *et al.* (2013) e identificado como *Tropeognathus* cf. *T. mesebrinus*. Este espécime se destaca por seu tamanho inferido (mais de 8 m de envergadura), que o torna o maior espécime de pterossauro já encontrado no Grupo Santana. Algumas diferenças entre MN 6594-V e o holótipo de *T. mesebrinus*, como a morfologia das cristas pré-maxilar e parietal podem ser explicadas através de diferenças nos estágios ontogenéticos dos espécimes (KELLNER *et al.* 2013).

*Anhanguera* Campos & Kellner 1985

Espécie tipo: *Anhanguera blittersdorffi* Campos & Kellner 1985

Comentários: Gênero descrito a partir de *Anhanguera blittersdorffi*. Bastante característico pela presença de uma crista pré-maxilar restrita à porção rostral do crânio, mas que não atinge a extremidade anterior deste. Kellner (2003) reconhece sete sinapomorfias para o gênero: 1) longo processo nasal posicionado medialmente; 2) forame perfurando o processo nasal; 3) variação de tamanho particular nos dentes anteriores, com o quinto e sexto menores que o quarto e sétimo; 4) escápula substancialmente mais curta do que o coracóide; 5) contato do coracóide com o esterno formando uma superfície de articulação oval com expansão posterior; 6) forame pneumático na parte proximal dorsal do úmero; 7) metacarpal III longo, articulando com carpais, metacarpais I e II reduzidos.

Anhanguera blittersdorffi Campos & Kellner 1985

Holótipo: crânio praticamente completo, sem mandíbula associada, depositado sob o número de coleção MN 4805-V (Figura 37). No artigo original, nenhum número de coleção é atribuído ao material, já que este se encontrava depositado na coleção particular de Rainer Alexander von Blittersdorff.

Horizonte: o holótipo encontrava-se preservado em uma concreção calcária típica da Formação Romualdo. Localidade desconhecida.

Comentários: Na descrição da espécie, Campos & Kellner (1985) referiram, como características diagnósticas, 1) grande crista sagital na parte anterior do crânio, terminando pouco antes do início da abertura naso-antorbital; 2) pequena crista sagital parietal, situada na parte posterior do crânio; 3) dentição presente desde a parte mais distal do crânio até metade da fenestra naso-antorbital; 4) presença de um alargamento na parte distal do crânio, onde se encontram os dentes pré-maxilares, bem maiores que os demais.



Todos estes caracteres foram, anteriormente, discutidos nesta revisão taxonômica, já que são amplamente observados não só no gênero *Anhanguera* mas, também, nos táxons mais inclusivos Anhangueridae e Anhangueria. Como a família Anhangueridae era, no momento de sua proposição, restrita a *A. blittersdorffi*, a diagnose acima reproduzida era considerada como válida para os níveis de espécie, gênero e família. Após a descrição de outras espécies do gênero *Anhanguera*, além de táxons proximamente relacionados, tornou-se claro que *A. blittersdorffi* necessitava de nova diagnose. Segundo Kellner & Tomida (2000), a espécie pode ser diferenciada de outras do gênero *Anhanguera* a partir da presença de um quadrado comparativamente curto e um crânio baixo.



Figura 37. Holótipo de *Anhanguera blittersdorffi* (MN 4805-V). Escala: 10 cm.

Anhanguera araripensis (Wellnhofer 1985)

Holótipo: BSP 1982 I 89, crânio e mandíbula parciais, dentes isolados, elementos alares. Embora a maior parte dos elementos ósseos esteja fragmentada, o material apresenta excelente estado de preservação, sem evidências de deformações (Figura 38).

Horizonte: níveis de concreções carbonáticas da Formação Romualdo.

Comentários: Quando descrito, o holótipo foi atribuído ao gênero *Santanadactylus* (ver abaixo) e batizado “S”. *araripensis*. A espécie era, segundo Wellnhofer (1985) diagnosticada por: 1) ausência de um processo nasal; 2) quadrado fusionado ao pterigóide e basisfenóide; 3) margens das maxilas levemente arqueadas lateralmente; 4)



dentos provavelmente presentes até a extremidade anterior do rostro; 5) superfície dorsal das pré-maxilas aguda até uma região próxima à fenestra naso-antorbital; 6) fossa depressora rasa na mandíbula; 7) processo retro-articular inclinado posteriormente; 8) dobra na margem proximal da crista deltopeitoral do úmero; 9) carpais proximais e distais fusionados em elementos distintos; 10) tubérculo bem desenvolvido no sincarpal proximal.

Embora a porção rostral do holótipo não tenha sido preservada, é evidente um afilamento da face dorsal das pré-maxilas em uma região próxima ao limite anterior das fenestras naso-antorbitais (caractere 5). Kellner & Tomida (2000) interpretaram essa mudança de configuração das pré-maxilas como evidência do princípio de uma crista sagital pré-maxilar na região anterior do crânio, o que embasou a atribuição da espécie ao gênero *Anhanguera*. Segundo Kellner & Tomida (2000), a maior parte dos caracteres apresentados por Wellnhofer (1985) é claramente influenciada pela ontogenia ou está amplamente distribuída em pterossauros anhanguerídeos. Kellner & Tomida (2000), baseando-se no holótipo e em outro espécime referido a *A. araripensis* reconhecem apenas duas características autapomórficas para a espécie: crista sagital pré-maxilar posicionada logo à frente da fenestra naso-antorbital e presença de pequenas projeções laterais nos pterigóides, direcionadas pra dentro das fenestras sub-temporais.

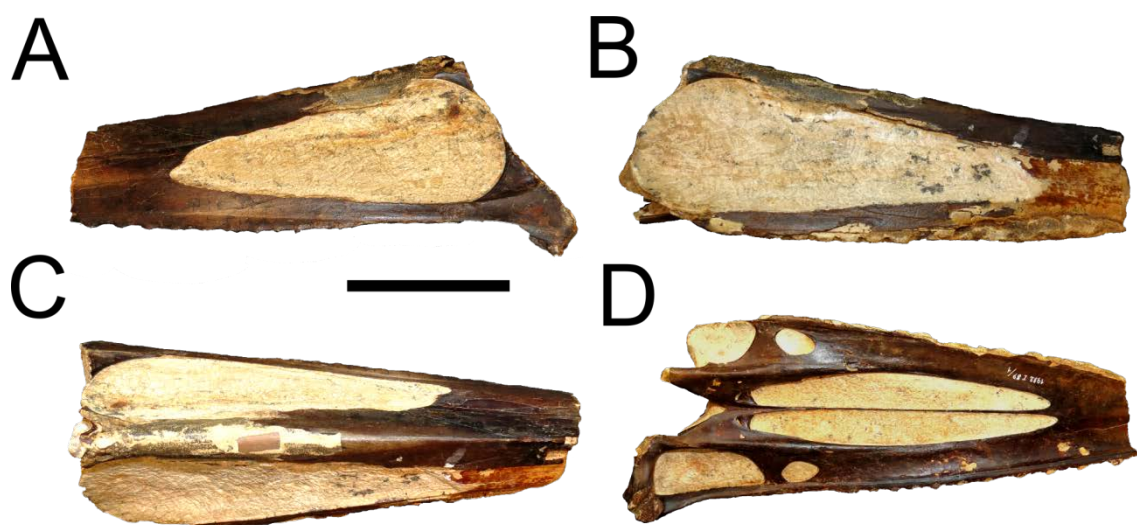


Figura 38. Holótipo de *Anhanguera araripensis* em vistas laterais (A e B), dorsal (C) e palatal (D). Além do crânio aqui representado, o holótipo conta com restos pós-cranianos. Escala: 10 cm.



Anhanguera santanae (Wellnhofer 1985)

Holótipo: BSP 1982 I 90, crânio parcial, faltando a extremidade rostral; elementos de um membro anterior direito (Figura 39).

Horizonte: níveis de concreções carbonáticas da Formação Romualdo, localidade desconhecida.

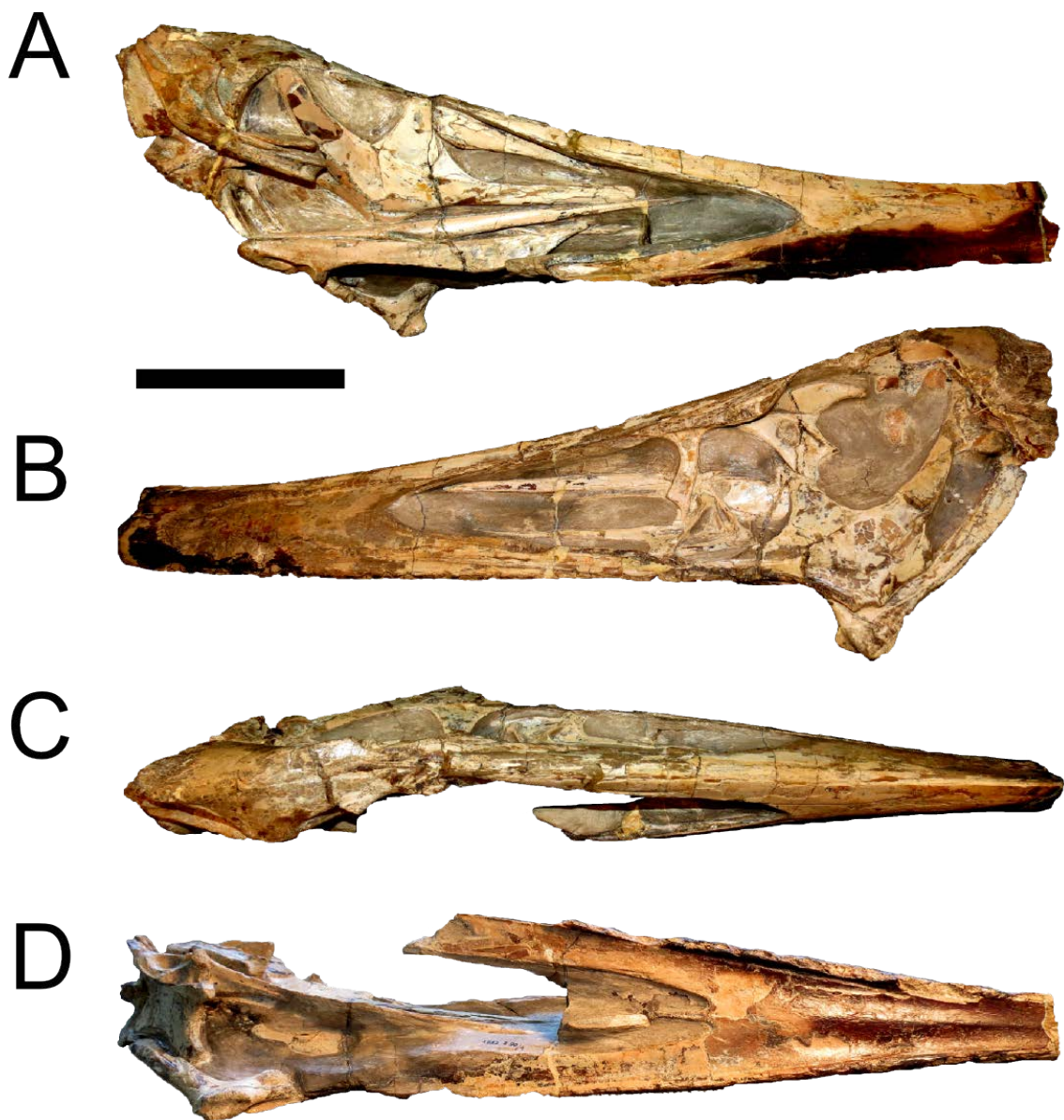


Figura 39. Holótipo de *Anhanguera santanae* (BSP 1982 I 90) em A e B, vistas laterais, C, vista dorsal e D, vista palatal. Escala: 10 cm.



Comentários: da mesma forma que *Anhanguera araripensis*, *A. santanae* foi, na descrição original de Wellnhofer (1985), referido a outro gênero (neste caso, *Araripesaurus*). A diagnose de Wellnhofer (1985) lista: 1) crânio longo e baixo, com a parte rostral inclinada dorsalmente; 2) em vista ventral, margens alveolares retas e posicionadas lateralmente; 3) dentes possivelmente presentes até a extremidade anterior do crânio; 4) dentes arqueados e maiores na região anterior da fileira dentária; 5) processo nasal direcionado para dentro da fenestra naso-antorbital; 6) pterigóide articulado com o processo basipterigóide do basisfenóide e com o quadrado; 7) superfície dorsal das pré-maxilas formando uma quilha em uma posição bem anterior à margem rostral da fenestra naso-antorbital; 8) fossa depressora da mandíbula grande e profunda; 9) processo retro-articular levemente inclinado posteriormente; 10) rádio mais delgado que ulna; 11) carpo formado por dois elementos distais e três proximais.

Kellner (1990) interpreta a forma aguda da margem dorsal das pré-maxilas como evidência de uma crista sagital pré-maxilar, referindo esta espécie ao gênero *Anhanguera*. Após a descrição de um material referido (AMNH 22555), Wellnhofer (1991b) concorda com a classificação de Kellner (1990) e modifica a diagnose de *A. santanae*, considerando válidos apenas os caracteres 1, 2, 4, 5 e 6 da lista acima. Além disso, Wellnhofer (1991b) inclui, na diagnose, uma crista pré-maxilar começando em uma região consideravelmente anterior à fenestra naso-antorbital. Na revisão de Kellner & Tomida (2000), estes autores atentam para o fato de que uma grande parte dos supostos caracteres diagnósticos originais de *A. santanae* são comumente observados em anhanguerídeos ou influenciados por ontogenia. Ainda segundo Kellner & Tomida (2000), a única característica diagnóstica de *A. santanae* seria a posição da crista pré-maxilar, bem anterior à fenestra naso-antorbital. Destaca-se, entretanto, o fato de que o material referido (i.e., AMNH 22555) não pode ser considerado como pertencente à mesma espécie do holótipo (o que será discutido adiante).

Anhanguera robustus (Wellnhofer 1987)

Holótipo: BSP 1987 I 47, uma mandíbula completa (Figura 40).



Horizonte: níveis de concreções carbonáticas da Formação Romualdo.

Comentários: no mesmo trabalho em que a espécie *Tropeognathus mesembrinus* é apresentada, Wellnhofer (1987) descreve, também, “*Tropeognathus*” *robustus*. Como o gênero *Tropeognathus* difere de *Anhanguera* na extensão da crista pré-maxilar que, no primeiro, atinge o limite anterior do crânio, Wellnhofer (1987) supôs que uma condição semelhante seria, provavelmente, observada na crista mandibular. Assim, apesar de o holótipo de “*T*”. *robustus* diferir marcadamente da mandíbula de *T. mesembrinus*, os dois materiais são alocados no mesmo gênero. “*T*”. *robustus* seria, segundo Wellnhofer (1987), diagnosticado por: 1) grande crista mandibular; 2) Margem anterior da crista reta, formando um ângulo de, aproximadamente, 50° com a margem dorsal da mandíbula; 3) mandíbula expandida anteriormente e 4) dentes bem desenvolvidos e maiores na região anterior.



Figura 40. Holótipo de *Anhanguera robustus* BSP 1987 I 47. Escala: 10 cm.

Kellner & Tomida (2000) afirmam que uma mandíbula expandida anteriormente e dentes rostrais mais desenvolvidos estão amplamente distribuídos em Anhangueridae, restringindo os caracteres diagnósticos de *A. robustus* aos de número 1 e 2 da lista acima. Entretanto, a nosso ver, os caracteres restantes estão, provavelmente, ligados a uma crista desenvolvida resultante do avançado estágio ontogenético do animal, sendo provável que *A. robustus* venha a ser considerado *nomen dubium*.

Anhanguera piscator Kellner & Tomida 2000



Holótipo: NSM-PV 19892, esqueleto parcial, apresentando um crânio completo, mandíbula, parte da coluna vertebral, costelas, esterno, elementos alares, cinturas escapular e pélvica (Figura 41).

Horizonte: níveis de concreções calcárias da Formação Romualdo. Na descrição original, se afirma que o holótipo foi, possivelmente, coletado nas proximidades da cidade de Santana do Cariri.

Comentários: Kellner & Tomida (2000) descrevem um dos mais completos e bem preservados esqueletos de pterossauro do Grupo Santana. O espécime representa uma espécie até então desconhecida de pterossauro anhanguerídeo de grande porte, *Anhanguera piscator*. Kellner & Tomida (2000) diagnosticam o novo táxon pela presença de 1) crista pré-maxilar óssea longa, porém baixa, não atingindo o ponto mais alto do crânio; 2) basisfenóide apresentando uma constrição em sua parte média; 3) espinha neural do eixo formando um ângulo de, aproximadamente 45°; 4) crista ventral aguda na articulação distal da ulna; 5) corpo da escápula comprimido; 6) processo cranial do coracóide comparativamente curto; 7) vértebras caudais alongadas, com as espinhas neurais da série média alcançando as vértebras precedentes e portando processos bem desenvolvidos em sua superfície ventral.

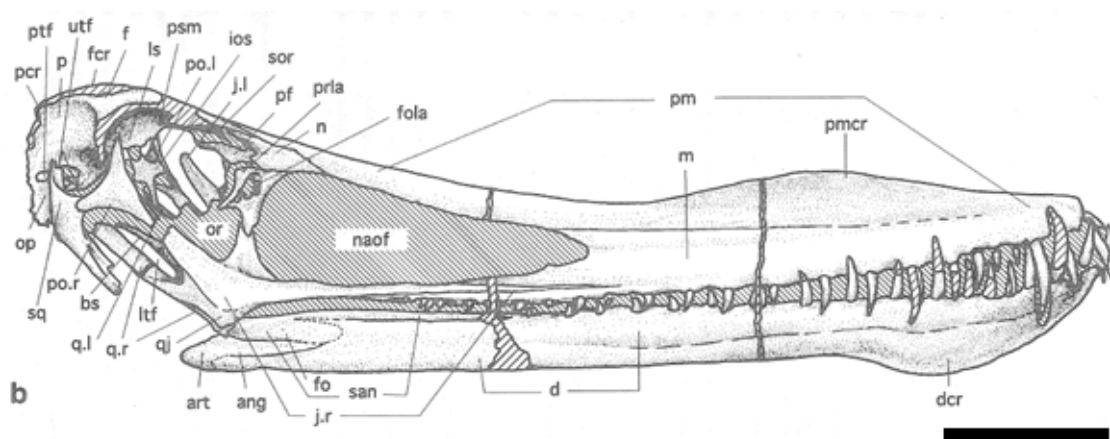


Figura 41. Holótipo de *Anhanguera piscator* (NSM-PV 19892). Retirado de Kellner & Tomida (2000).

Uma vez que o holótipo representa, provavelmente, um animal juvenil (KELLNER, TOMIDA, 2000), as características diagnósticas relativas à morfologia e



tamanho da crista sagital pré-maxilar podem estar tendenciadas pela ontogenia. Da mesma forma, os caracteres diagnósticos pós craniais não podem ser comparados com outras espécies do gênero *Anhanguera*, tais como *A. blittersdorffi*. Frey *et al.* (2003b) afirmam não ser possível distinguir *A. robustus* (na proposta taxonômica destes autores, “*Coloborhynchus robustus*”) de *A. piscator*, propondo que o segundo represente um sinônimo júnior do primeiro. Como vimos anteriormente, *A. robustus* não possui características diagnósticas confiáveis e, por esse motivo, consideramos a sinonímia de *A. robustus* e *A. piscator* não fundamentada.

Anhanguera spielbergi (Veldmeijer 2003)

Holótipo: RGM 401 880, crânio incompleto, mandíbula, algumas vértebras, elementos de cintura escapular e pélvica, além de ossos de membros anteriores e posteriores (Figura 42).

Horizonte: o holótipo estava preservado em uma grande concreção calcária da Formação Romualdo. Localidade desconhecida.

Comentários: Veldmeijer (2003) considera o espécime como pertencente ao gênero *Coloborhynchus*, diagnosticando a nova espécie por: 1) crista palatal pouco definida, quase ausente; 2) sulco mandibular raso, não se estende até a expansão anterior dos dentários; 3) expansão lateral das maxilas pouco definida; 4) grande crista sagital pré-maxilar, que se estende desde a extremidade anterior do crânio até a borda anterior da fenestra naso-antorbital; 5) ramos mandibulares fortemente inclinados medialmente; 6) lâmina esternal arredondada, com comprimento comparável à largura.

Embora o tamanho e morfologia da crista pré-maxilar possam estar influenciados pelo estágio ontogenético avançado presumido para o holótipo, os demais caracteres diagnósticos são compatíveis com a validade da espécie. Kellner (2006) considera “*C*”. *spielbergi* como pertencente ao gênero *Anhanguera*, o que é suportado, também, por Rodrigues & Kellner (2008), Pinheiro *et al.* 2012 e Rodrigues & Kellner (2013).



Figura 42. Crânio pertencente ao holótipo de *Anhanguera spielbergi* (RGM 401 880) em A, vista lateral, B, vista dorsal e C, vista palatal. Escala: 10 cm. Fotos cedidas por Taissa Rodrigues.

AZHDARCHOIDEA Nesson 1984 (*sensu* Unwin 2003)

TAPEJARIDAE Kellner 1989 (*sensu* Pinheiro *et al.* 2011)

Espécie tipo: *Tapejara wellnhoferi* Kellner 1989

Comentários: Concomitante à descrição de *Tapejara wellnhoferi*, Kellner (1989) agrupou este pterossauro junto a *Tupuxuara longicristatus* Kellner & Campos (1988) em uma nova família de pterossauros pterodactilóides, Tapejaridae. Nos anos que se seguiram, outros animais provenientes do Grupo Santana foram agrupados nesta família, tais como *Tupandactylus imperator*, *Tupandactylus navigans*, *Thalassodromeus*



sethi e *Tupuxuara leonardii*. Posteriormente, uma série de pterossauros chineses (pertencentes aos gêneros *Sinopterus* e “*Huaxiapterus*”), provenientes da Formação Jiufotang (Aptiano), foram, também, posicionados neste táxon (KELLNER; CAMPOS, 2007). Mais recentemente, uma espécie de tapejarídeo, *Europejara olcadesorum*, foi descrita para o Cretáceo da Espanha (VULLO *et al.* 2012).

Embora as relações entre os membros de Tapejaridae e outros táxons de pterodactilóides permanecessem, a princípio, desconhecidas (KELLNER, 1989), uma relação filogenética próxima com Azhdarchidae foi sugerida por Kellner (1995). Posteriormente, tal relação foi indicada por trabalhos como os de Kellner (2003) e Unwin (2003), sendo testada e sustentada por vários estudos cladísticos posteriores (e.g. KELLNER, 2004; ANDRES; JI, 2008). Entretanto, alguns dos estudos citados divergem significativamente no que diz respeito à monofilia de Tapejaridae *sensu* Kellner & Campos (2007). Segundo trabalhos como os de Unwin (2003), Lü *et al.* (2006) e Martill & Naish (2006), tapejarídeos pertencentes aos gêneros *Tupuxuara* e *Thalassodromeus* estariam mais proximamente relacionados a azdharquídeos, o que tornaria Tapejaridae *sensu* Kellner & Campos (2007) parafilético com respeito a Azhdarchidae. Unwin (2003) cria o táxon Neoazhdarchia para agrupar animais pertencentes a Thalassodrominae (*Tupuxuara* e *Thalassodromeus*) e Azhdarchidae. Embora tal proposta tenha sido suportada por Lü *et al.* (2006) e Martill & Naish (2006) [dentre outros trabalhos que utilizaram, essencialmente, as mesmas matrizes de dados de Unwin(2003)], a monofilia de Tapejaridae *sensu* Kellner & Campos (2007) é suportada por Kellner (2004), Wang *et al.* (2005, 2008, 2009), Andres & Ji (2008) e Pinheiro *et al.* (2011)

Pinheiro *et al.* (2011), recuperaram Chaoyangopteridae *sensu* Lü *et al.* (2008) como pertencente a Tapejaridae, formando uma relação de grupo-irmão com Tapejarinae. Assim, o nome deste táxon foi convertido para Chaoyangopterinae (Lü *et al.* 2008) É importante ressaltar que este grupo de pterossauros chineses é, ainda, excepcionalmente pouco conhecido e conta apenas com breves e pobremente ilustradas descrições. Assim, o posicionamento filogenético de Chaoyangopteridae *sensu* Lü *et al.*



(2008) ainda pode ser considerado como incerto. A proposta filogenética de Pinheiro *et al.* (2011) será adotada neste trabalho.

Tapejarinae Kellner & Campos 2007

Comentários: Táxon criado por Kellner & Campos (2007) para agrupar tapejarídeos que apresentam extremidade rostral inclinada ventralmente, porção óssea posterior da crista cranial baixa e órbita situada em um nível levemente inferior à margem dorsal da fenestra naso-antorbital. Este táxon apresenta representantes brasileiros (*Tapejara* e *Tupandactylus*), chineses (*Sinopterus* e “*Huaxiapterus*”), além de uma espécie para o Cretáceo da Espanha (*Europejara olcadesorum*) (KELLNER, 1989; CAMPOS; KELLNER, 1997; WANG; ZHOU, 2003; VULLO *et al.*, 2012).

Tapejara Kellner 1989

Tapejara wellnhoferi Kellner 1989

Holótipo: MN-9565-V, um crânio parcial em bom estado de preservação (Figura 43). Na descrição original, o exemplar é associado ao número de coleção CD-R-80 (coleção Desirée, de R. A. von Blittersdorff) (KELLNER, 1989).

Horizonte: níveis contendo concreções carbonáticas da Formação Romualdo.

Comentários: Espécie-tipo da família Tapejaridae, esse pequeno animal, descrito por Kellner (1989) é, também, o mais bem conhecido táxon de pterossauro do Grupo Santana, representado por vários espécimes já descritos (KELLNER, 1989; WELLNHOFER; KELLNER, 1991; KELLNER, 1996; ELGIN; CAMPOS, 2011; ECK *et al.*, 2011), além de um número de exemplares ainda não publicados. A morfologia craniana de *Tapejara wellnhoferi* é extremamente peculiar, permanecendo única até a descrição relativamente recente de tapejarídeos do Eocretáceo chinês, tais como *Sinopterus* e “*Huaxiapterus*”.

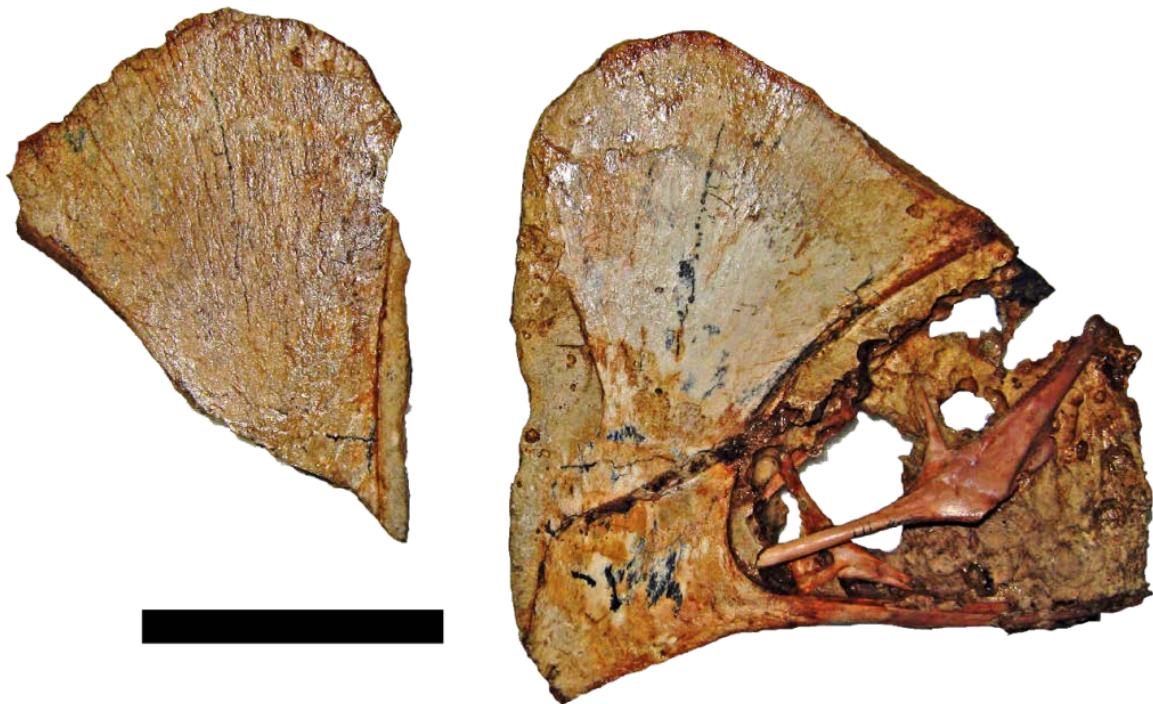


Figura 43. Holótipo de *Tapejara wellnhoferi* (MN-9565-V), descrito por Kellner (1989). O espécime encontra-se exposto em norma lateral esquerda. Escala: 5 cm.

Na descrição original da espécie, Kellner (1989) apontou, como características diagnósticas, 1) crista sagital grande e alta, posicionada na região anterior do crânio e estendida posteriormente; 2) rostró inclinado ventralmente; 3) ausência de crista medial no palato; 4) órbita situada abaixo da margem dorsal da fenestra naso-antorbital.

Após a primeira descrição, subsequentes trabalhos ilustraram e descreveram espécimes adicionais de *T. wellnhoferi* (Figura 44). Um crânio relativamente completo (AMNH 24440), articulado à mandíbula e algumas vértebras cervicais, foi descrito por Wellnhofer & Kellner (1991). No mesmo trabalho, é ilustrada a extremidade rostral de mais um espécime, depositado em uma coleção particular (UOSG 12891). Além das características já apontadas por Kellner (1989), Wellnhofer & Kellner (1991) chamam atenção para a morfologia da crista sagital do animal, que se torna baixa posteriormente, onde as pré-maxilas formam um processo delgado que corre paralelamente, mas não em contato direto, com os frontoparietais. Além disso, é evidente a presença de uma crista posterior, formada pelos frontais, parietais e supra-occipital. A mandíbula de AMNH



24440 possui uma crista sagital ventral bem desenvolvida e a região sinfiseal apresenta uma depressão, acompanhando a inclinação ventral das pré-maxilas.

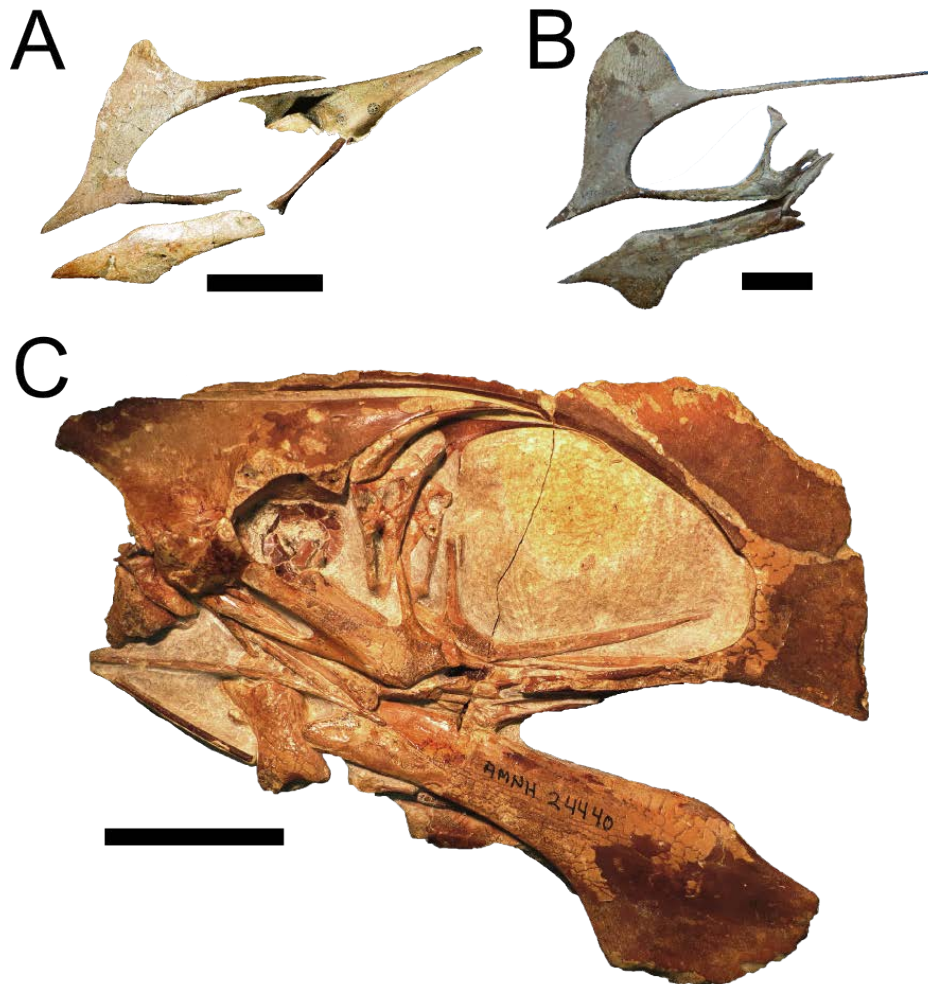


Figura 44. Espécimes atribuídos a *Tapejara wellnhoferi*. A. SMNK PAL 1137; B. IMNH 1053; C. AMNH 23330. B: modificado de Veldmeijer (2006). A e B em norma lateral esquerda e C em norma lateral direita. Escalas: 10 cm.

O grau de completitude dos espécimes descritos por Wellnhofer & Kellner (1991) (AMNH 24440 e UOSG 12891), em adição ao holótipo, permitiu uma acurada reconstrução do crânio deste pterossauro. Assim, Wellnhofer & Kellner (1991) apresentam uma diagnose emendada para a espécie, da forma que se segue: pterossauros pterodactilóides com crânio curto, crista sagital pré-maxilar na parte anterior do crânio, que se reduz a uma extensão posterior baixa, seguindo a região média do teto craniano;



presença de uma crista frontoparietal curta; fenestra naso-antorbital de grandes proporções e órbita relativamente pequena, situada abaixo do nível da margem superior da fenestra naso-antorbital; rostro inclinado ventralmente, com uma depressão côncava em vista palatal e terminando anteriormente de forma aguda; ausência de crista palatal; crista sagital ventral na sínfise mandibular; margem superior da sínfise inclinada ventralmente, com uma depressão côncava em vista dorsal; vértebras cervicais curtas, com espinhos neurais baixos e dois grandes forames pneumáticos laterais ao canal neural; ausência de forames pneumáticos no eixo.

Material pós-craniano de *T. wellnhoferi* foi, posteriormente, descrito por Eck *et al.* (2011) e Elgin & Campos (2011). Eck *et al.* (2011) acrescentam à diagnose emendada de Wellnhofer & Kellner (1991) um caractere pós-craniano: “úmero perfurado por dois forames pneumáticos, um situado na face dorsal do osso, na base do processo posterior e um segundo na face ventral do *collum*”.

Algumas características consideradas como diagnósticas para *Tapejara wellnhoferi* em trabalhos como o de Wellnhofer & Kellner (1991) foram, posteriormente, observadas em tapejaríneos chineses e brasileiros, tais como *Sinopterus*, “*Huaxiapterus*” e *Tupandactylus*. Estas características incluem, por exemplo, a morfologia geral da crista sagital pré-maxilar, mais alta anteriormente e transformando-se em um processo delgado acima da fenestra naso-antorbital; presença de uma crista posterior, formada, principalmente, pelos frontoparietais (presente em tapejaríneos chineses e em *Tupandactylus imperator*) e inclinação ventral da margem rostral das pré-maxilas. No entanto, *T. wellnhoferi* pode ser diferenciado dos demais tapejaríneos através da morfologia de ambas as cristas sagitais. Em espécimes conhecidos de *Sinopterus*, a crista sagital pré-maxilar é menos desenvolvida e a crista frontoparietal apresenta-se dorsalmente refletida (WANG; ZHOU, 2003; LÜ; YUAN, 2005). “*Huaxiapterus*” (“*H. corollatus*” e “*H. benxiensis*”) apresenta uma morfologia peculiar, com uma pronunciada tuberosidade na margem anterior da crista pré-maxilar rostral. O gênero *Tupandactylus* difere de *Tapejara* por apresentar um crânio mais grácil e uma enorme crista de tecido mole, sustentada anteriormente por um delgado processo ósseo pré-maxilar. Embora se possa argumentar que uma crista de tecido mole não foi ainda



observada em *T. wellnhoferi* meramente por razões de ordem tafonômica, a presença de tal estrutura em *Tupandactylus* é distintamente associada à presença de uma superfície rugosa na margem dorsal das pré-maxilas, onde a crista se ancorava (CAMPOS; KELLNER, 1997; FREY *et al.*, 2003a; PINHEIRO *et al.*, 2011). Tais rugosidades não foram, até então, observadas em *T. wellnhoferi*. Além disso, a morfologia mandibular de *T. wellnhoferi*, apresentando uma crista sagital bem desenvolvida nos dentários, que forma uma margem anterior côncava e um “bico” sinfiseal agudo, permanece única entre os tapejaríneos conhecidos. Animais chineses apresentam cristas baixas no dentário, enquanto *Tupandactylus imperator* apresenta uma crista bem desenvolvida, mas com margem anterior convexa (PINHEIRO *et al.*, 2011).

Tupandactylus Kellner & Campos 2007

Espécie-tipo: *Tupandactylus imperator* (Campos & Kellner 1997).

Comentários: o gênero *Tupandactylus* foi criado por Kellner & Campos (2007) para alocar espécies anteriormente referidas a *Tapejara* (*Tupandactylus imperator* e *Tupandactylus navigans*). Segundo Kellner & Campos (2007), “comparações entre os crânios de *Tapejara wellnhoferi* e *Tupandactylus imperator* indicam várias diferenças morfológicas e, assim, um novo gênero é proposto para acomodar o tapejarídeo da Fm. Crato”. Kellner & Campos (2007, pág. 5) enumeram as seguintes características como diagnósticas para o gênero: 1) crista sagital grande e alta, formada por uma porção ossificada basal e uma extensa área de tecido mole; 2) extensa porção pré-maxilar anterior da crista, portando uma projeção dorsal em forma de espinho; 3) parte posterior da crista sagital baixa e estendendo-se muito além da região occipital.

No mesmo ano, Unwin & Martill (2007) criaram o gênero “*Ingridia*” com a mesma intenção de distinguir *Tu. imperator*, *Tu. navigans* e *Ta. wellnhoferi*. No entanto, por ter sido publicado anteriormente, a prioridade é garantida a *Tupandactylus*, em detrimento a “*Ingridia*” (sinônimo júnior).



É importante ressaltar que a diagnose apresentada por Kellner & Campos (2007) para o gênero impediria a inclusão de *Tupandactylus navigans* (=“*Tapejara*” *navigans*) neste. Como será descrito posteriormente, uma das características diagnósticas desta espécie seria a suposta ausência de uma crista frontoparietal na região pós-occipital do crânio. Segundo Kellner & Campos (2007), os espécimes referidos a *Tu. navigans* encontram-se abradidos nesta região e a validade da espécie seria dúbia. Pinheiro *et al.* (2011) consideram *Tu. navigans* como válida, com base em outras características cranianas (ver abaixo). Também se destaca o fato de que esta característica (“parte posterior da crista sagital baixa e estendendo-se muito além da região occipital”) foi observada em outros tapejaríneos, tais como “*Huaxiapterus*” e pelo menos dois espécimes atribuídos a *Tapejara*. No entanto, em “*Huaxiapterus*”, essa extensão da crista sagital apresenta uma distinta curvatura dorsal.

Tupandactylus imperator (Campos & Kellner 1997)

Holótipo: MCT 1622-R, um crânio quase completo, mal preservado, comprimido lateralmente em uma laje de calcário laminado (Figura 45).

Horizonte: níveis de calcário micrítico da Formação Crato.

Comentários: tapejaríneo de grande porte relativo, chamou atenção, desde sua primeira descrição (CAMPOS; KELLNER, 1997), por sua crista sagital excepcionalmente grande, formada, principalmente, por tecido não ossificado. Essa extensão de tecido mole é sustentada anteriormente por um processo pré-maxilar em forma de espinho e, posteriormente, pela crista frontoparietal. A morfologia da crista sagital é, dessa forma, a principal peculiaridade da espécie, sendo amplamente utilizada na diagnose proposta por Campos & Kellner (1997): “tapejarídeo com uma crista sagital grande e alta, começando na extremidade anterior do crânio e se estendendo posteriormente muito além da região occipital; crista sagital dividida em duas partes, uma porção basal completamente ossificada, expandida anteriormente e uma porção superior composta por tecido mole, que constitui a maior parte da crista; região anterior e posterior do crânio com longas faixas de osso, suportando a parte não ossificada da crista; fenestra



naso-anterorbital compondo quase 60% do comprimento entre a extremidade das pré-maxilas e a parte posterior dos esquamosais”.



Figura 45. Holótipo do tapejaríneo *Tupandactylus imperator* (MCT 1622-R), em norma lateral esquerda. Escala: 10 cm.

Outros materiais foram, posteriormente, referidos ao táxon. Frey *et al.* (2003a) ilustram um crânio incompleto, associado à parte proximal da mandíbula; Unwin & Martill (2007) apresentam um crânio isolado de grandes proporções (este material encontrava-se, por ocasião da publicação, depositado em uma coleção particular);



Pinheiro *et al.* (2011) descrevem o espécime até então mais bem preservado (CPCA 3590), apresentando uma mandíbula completa e grandes extensões de tecido mole.

Reconhecendo a disparidade entre *Tupandactylus imperator* e *Tupandactylus navigans*, Pinheiro *et al.* (2011) apresenta uma diagnose emendada para o primeiro, como segue: “pterossauro tapejarídeo com um processo occipital (crista frontoparietal) de comprimento similar ao do restante do crânio (medido entre a extremidade rostral das pré-maxilas e os esquamossais); crista de tecido mole excepcionalmente grande, suportada anteriormente por um processo supra-pré-maxilar direcionado caudalmente; componente de tecido mole da crista cranial composto por fibras paralelas curvadas em direção caudal; lâmina óssea pré-maxilar projetada anteriormente; mandíbula portando crista sagital bem desenvolvida, arredondada e com margem rostral inclinada em um ângulo de, aproximadamente, 60° em relação aos ramos mandibulares”.

Tupandactylus navigans (Frey *et al.* 2003a)

Holótipo: SMNK PAL 2344, crânio quase completo, bem preservado, comprimido lateralmente em uma laje de calcário laminado (Figura 46).

Horizonte: Níveis de calcário micrítico da Formação Crato (no trabalho original, os autores referem-se à localidade de Nova Olinda).

Comentários: seis anos após a descrição de *Tupandactylus imperator*, uma espécie proximamente relacionada é descrita para os mesmos níveis de calcário laminado da Formação Crato. Em comum com *T. imperator*, a nova espécie apresentava uma crista sagital composta, em sua maior parte, de tecido mole sustentado por um processo supra-pré-maxilar em forma de espinho. No entanto, como preservado no holótipo e no material referido (SMNK PAL 2343, figura 47), *Tupandactylus navigans* (referido ao gênero *Tapejara* na descrição original) não apresentava uma crista frontoparietal bem desenvolvida. Assim, a crista de tecido mole tinha sua margem posterior nivelada de forma rente à região occipital.

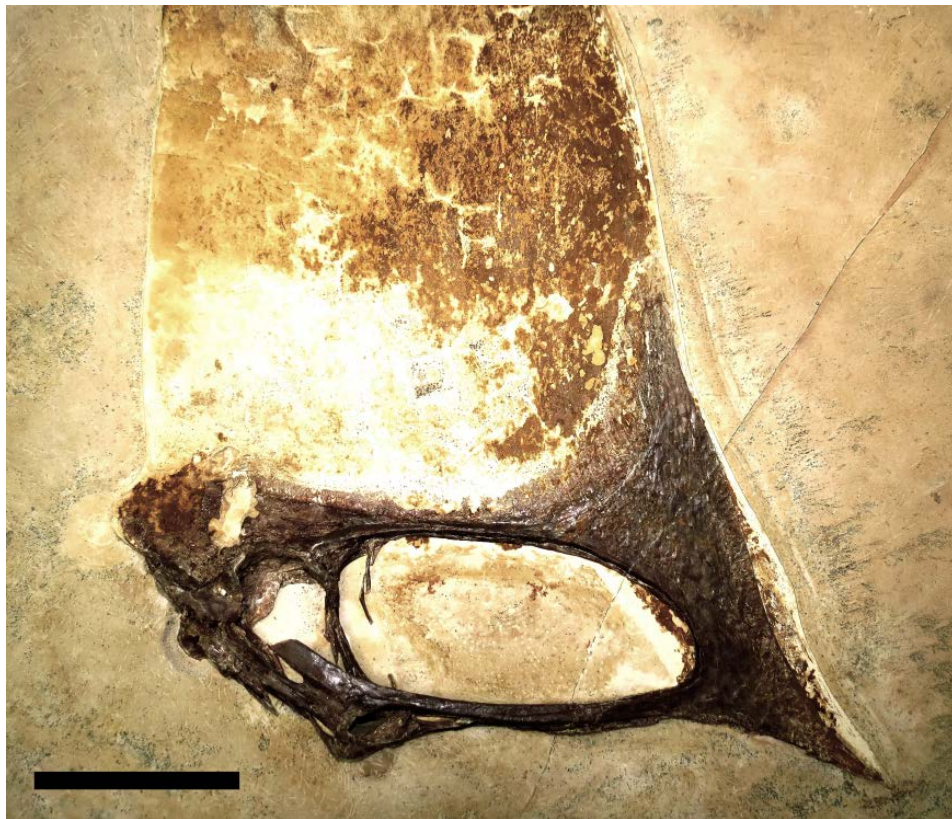


Figura 46. Holótipo de *Tupandactylus navigans* (SMNK PAL 2344), descrito por Frey *et al.* (2003a). Escala: 10 cm.

A diagnose específica proposta por Frey *et al.* (2003a) cita: 1) ossos da crista pré-maxilar/maxilar estriados rostralmente e dorsalmente; 2) processo caudal do jugal duas vezes mais largo do que em outras espécies do gênero *Tapejara* (notar que *T. navigans* foi referido a *Tapejara* em sua descrição original); 3) componente de tecido mole dorsal da crista sagital precedido por um processo supra-pré-maxilar vertical; 4) processo caudal das pré-maxilas fusionados ao teto craniano.

Esta diagnose sobrepõe-se às de outras espécies de tapejarídeos do Grupo Santana em vários aspectos. Estrias na margem dorsal das pré-maxilas são claramente visíveis em todos os espécimes publicados de *T. imperator* (FLP, observação pessoal); o processo caudal do jugal encontra-se mal preservado no holótipo de *T. imperator*, ausente em CPCA 3590 e ainda parcialmente encoberto por sedimentos em SMNK PAL 2839 (espécimes referidos). Entretanto, neste último, o osso parece, de fato, mais delgado do que de *T. navigans*. O processo caudal das pré-maxilas, embora separado do



teto craniano em *Tapejara wellnhoferi* e em outros tapejaríneos chineses (como *Sinopterus*), encontra-se, também, bem fusionado em *T. imperator*.

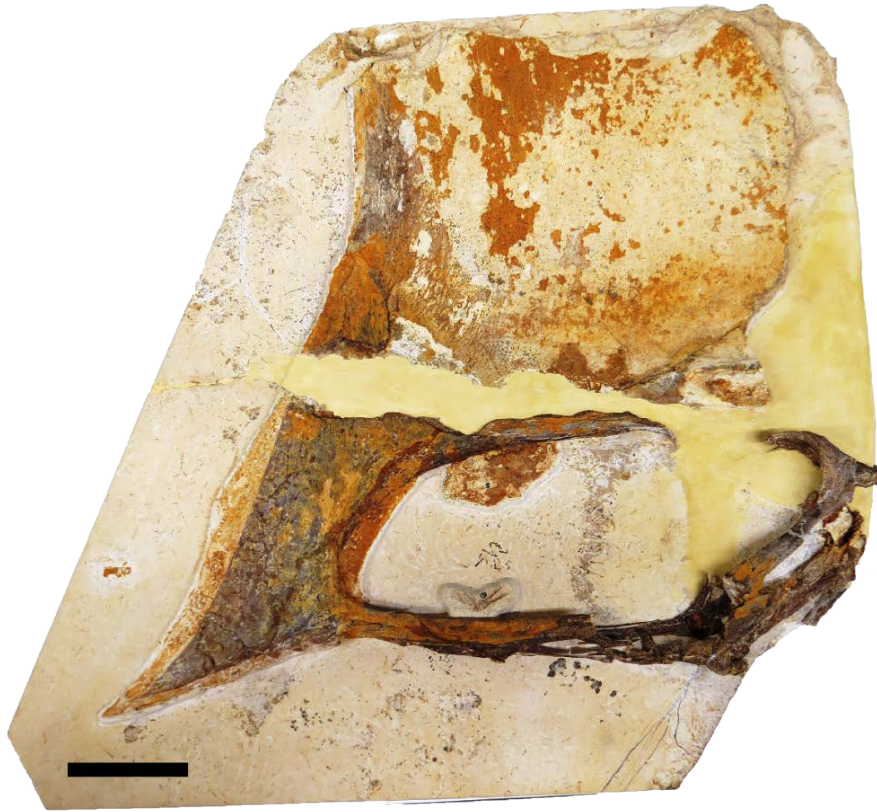


Figura 47. Material referido a *Tupandactylus navigans* (SMNK PAL 2344), descrito por Frey *et al.* (2003a). Escala: 5 cm.

É notável o fato de que a suposta ausência de uma crista frontoparietal, um dos caracteres potencialmente mais distintivos de *T. navigans* (essa estrutura encontra-se bem desenvolvida em *Tapejara* e *T. imperator*), não foi listada na diagnose. Kellner & Campos (2007) questionam a validade de *T. navigans* e chamam atenção para o fato de que a região occipital, onde a crista frontoparietal estaria situada, encontra-se abradida no holótipo desta espécie e ausente no material referido (fato comprovado por observação pessoal de FLP). Segundo Kellner & Campos (2007), a validade e posição sistemática de *T. navigans* é duvidosa e dependeria de um exame acurado dos espécimes.



Pinheiro *et al.* (2011) reconhecem *T. navigans* como válida, observando que, embora a ausência de crista frontoparietal ainda seja dúbia, já que essa estrutura não pode ser acessada com um bom grau de confiabilidade em nenhum dos espécimes conhecidos, *T. navigans* difere de *T. imperator* em outras características cranianas. Como já ressaltado na diagnose original, proposta por Frey *et al.* (2003a), a margem anterior da crista sagital de *T. navigans* se posiciona de forma mais vertical. Nessa região, *T. imperator* apresenta uma lâmina óssea convexa e anteriormente projetada, diagnóstica para essa espécie. Além disso, segundo Pinheiro *et al.* (2011), o crânio de *T. imperator* é mais achatado do que o de *T. navigans*, com uma razão entre comprimento e altura de 3.6, em contraste à proporção de 2.3 apresentada pela segunda espécie. Pinheiro *et al.* (2011) consideram essas características suficientemente robustas para diferenciar *T. imperator* e *T. navigans*. No entanto, estes autores ressaltam que, dado o fato de que as diferenças entre os dois táxons estão associadas à crista sagital, uma estrutura provavelmente utilizada como display sexual e, por essa razão, potencialmente sexualmente dimórfica, a possibilidade de que estes representem dois sexos de uma mesma espécie não pode ser descartada até que novos dados tornem-se disponíveis.

“*Caupedactylus ybaka*”

Holótipo: MN 4726-V, crânio quase completo, mandíbula, esterno, escápula, coracóide e parte da primeira falange do dígito alar (Figura 48).

Horizonte: níveis contendo concreções carbonáticas da Formação Romualdo.
Localidade indeterminada.

Comentários: Kellner (2013) descreve “*Caupedactylus ybaka*”, com base em um espécime bem preservado e portando um crânio praticamente completo. Como diagnose, o autor lista a seguinte combinação de caracteres: crista sagital pré-maxilar expandida anteriormente e posteriormente; rostró inclinado ventralmente, com a margem ventral do crânio formando uma superfície côncava; ausência de espaço vazio quando a mandíbula se encontra em oclusão; processo lacrimal do jugal inclinado a um ângulo de 115°; “fenestra pós-palatinal” reduzida; quadrado inclinado a, aproximadamente, 150°; basisfenóide não contribui na vacuidade interpterigóide;



metade posterior da sínfise mandibular espessa, formando uma superfície levemente convexa.

Embora Kellner (2013) seja, de fato, bem sucedido em diferenciar “*C. ybaka*” da maior parte das espécies de tapejarídeos descritos para o Grupo Santana, é interessante observar que o holótipo do novo táxon não pode ser satisfatoriamente diferenciado de “*T*”. *deliradamus*. Na comparação entre os dois táxons, Kellner (2013) afirma que “*T*”. *deliradamus* seria *nomen dubium*, já que o holótipo seria, na opinião desse autor, não informativo e o material referido (KPMNH DL 84), por ser uma adulteração, não poderia ser utilizado na obtenção de qualquer informação anatômica. Entretanto, contraditoriamente, Kellner (2013) utiliza o material referido de “*T*”. *deliradamus* (o espécime adulterado) para diferenciar as duas espécies, com base na suposta presença de uma quilha palatal no espécime adulterado. É interessante observar que a parte adulterada do espécime corresponde à porção rostral, onde a quilha palatal estaria situada. Assim, “*C. ybaka*” é, provavelmente, sinônimo júnior de “*T*”. *deliradamus*. Como o novo material deixa claro que “*T*”. *deliradamus* não pertence ao gênero *Tupuxuara*, ambas as espécies necessitam de revisão nomenclatural.

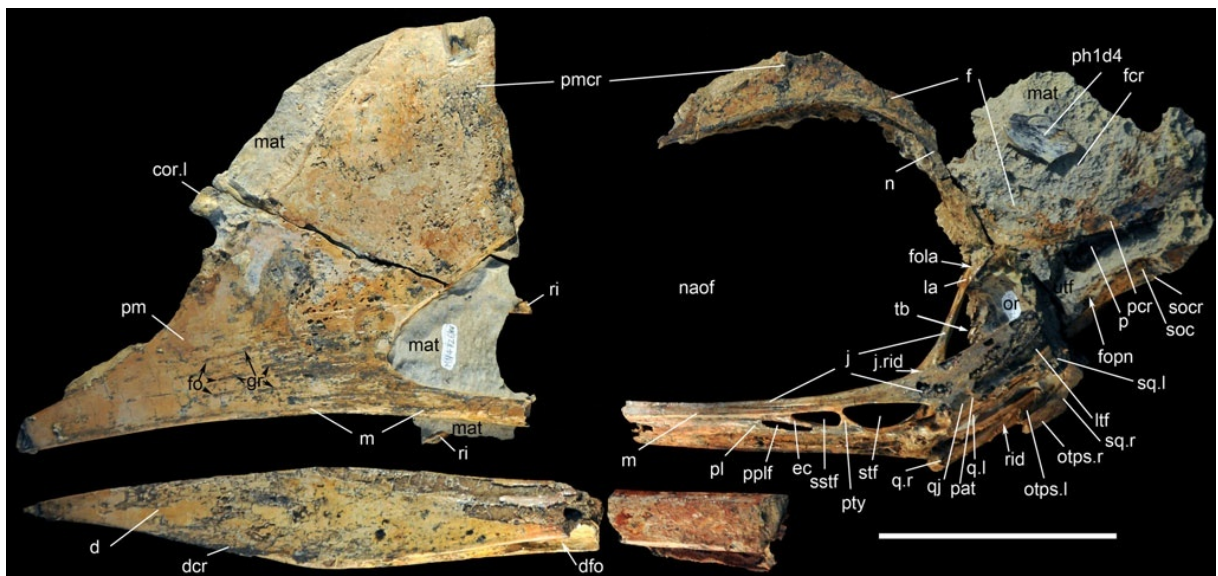


Figura 48. “*Caupedactylus ybaka*”, holótipo (MN 4726-V) em vista lateral esquerda. Escala: 10 cm.



Comentários: de acordo com a diagnose proposta por Kellner & Campos (2007), Thalassodrominae agruparia “pterossauros com fenestra naso-anterorbital muito alta e porção óssea da crista sagital que começa na parte anterior do crânio e direciona-se posteriormente maior do que em outros pterossauros” (tradução literal do original em inglês). Até o momento, Thalassodrominae é representado exclusivamente por táxons brasileiros, pertencentes ao gênero monoespecífico *Thalassodromeus* e ao gênero *Tupuxuara*, com três espécies descritas.

Como discutido anteriormente, alguns autores questionam o posicionamento filogenético de Thalassodrominae, argumentando que estes estariam mais proximamente relacionados a Azhdarchidae do que a Tapejarinae, o que configuraria um Tapejaridae parafilético (UNWIN; LÜ, 1997; UNWIN, 2003; MARTILL; NAISH, 2006; LÜ *et al.*, 2006). Na descrição de “*Tupuxuara deliradamus*”, Witton (2009), por considerar válida a proposta de um Tapejaridae polifilético, converte o nome do táxon Thalassodrominae a Thalassodromidae, que estaria posicionado dentro de Neoazhdarchia (Azhdarchidae + Thalassodromidae).

Tupuxuara Kellner & Campos 1988

Espécie-tipo: *Tupuxuara longicristatus* Kellner & Campos, 1988.

Comentários: *Tupuxuara* foi inicialmente descrito com base em materiais fragmentários (KELLNER; CAMPOS, 1988; KELLNER; CAMPOS, 1994), mas apresenta, hoje, diversos espécimes referidos (KELLNER, 2004; VELDMEIJER, 2006; MARTILL; WITTON, 2008; WITTON, 2009). Dentre estes, os mais completos ainda carecem de descrição anatômica detalhada. Como será detalhado a seguir, duas espécies referidas ao gênero (*T. longicristatus* e “*T. deliradamus*”) não apresentam materiais comparáveis entre si. Entretanto, *Tupuxuara* está bem caracterizado pela morfologia palatal, distintamente convexa (KELLNER; CAMPOS, 2007; PINHEIRO; SCHULTZ, 2012) e morfologia da crista sagital, semelhante à de *Thalassodromeus*, mas apresentando sutura curvilínea entre pré-maxilas e frontoparietais.



Tupuxuara longicristatus Kellner & Campos 1988

Holótipo: MN-6591-V, crânio parcial, associado a elementos alares, tais como fragmentos dos metacarpais I-IV direitos e fragmento do metacarpal IV esquerdo; fragmento de falanges de ambos os dígitos alares e uma falange ungueal. Por ocasião da descrição, o holótipo encontrava-se depositado na Coleção Desirée, de R. A. von Blittersdorff, sob a numeração CD-R-003 (Figura 49).

Horizonte: níveis contendo concreções carbonáticas da Formação Romualdo.

Comentários: Primeiro tapejarídeo descrito na literatura. Uma observação preliminar já indicava se tratar de uma forma extremamente peculiar, que apresentava uma crista sagital de grandes proporções, direcionada posteriormente, e grande fenestra naso-antorbital. Kellner & Campos (1988) propõem a seguinte diagnose: “pterossauros de porte médio, com crista sagital que se inicia na parte anterior da pré-maxila e é direcionada para a parte posterior do crânio; desprovidos de dentes; presença de quilha mesial na parte ventral do palato; 1ª falange do dígito alar e metacarpo relativamente finos e compridos; presença de dois forâmenes pneumáticos na articulação proximal da 1ª falange do dígito alar, um dos quais situados dentro da parte superior da articulação com o metacarpo IV”.

Após a descoberta de outros espécimes, descritos como novas espécies do gênero *Tupuxuara*, tornou-se claro que algumas das características diagnósticas propostas por Kellner & Campos (1988) não se adéquam ao nível específico, sendo típicas do gênero, ou mesmo diagnósticas de Thalassodrominae (KELLNER; CAMPOS, 2007). De fato, como será detalhado posteriormente, o único caractere capaz de diferenciar com certo grau de confiança *T. longicristatus* de *Tupuxuara leonardii* é a morfologia e extensão da quilha palatal. Devido ao fato de que espécimes mais completos de outras espécies de *Tupuxuara* permanecem não descritos, é difícil precisar como os caracteres pós-cranianos sugeridos por Kellner & Campos (1988) se comportam no gênero. Martill & Naish (2006) afirmam que tais caracteres são ambíguos ou estariam presentes em táxons mais inclusivos de pterodactilóides.



Figura 49. MN-6591-V, crânio parcial, componente do holótipo de *Tupuxuara longicristatus*. Escala: 5 cm.

Martill & Naish (2006), por assumirem, de forma que provou, posteriormente, ser errônea (KELLNER; CAMPOS, 2007), uma sinonímia entre *T. longicristatus*, *T. leonardii* e *Thalassodromeus sethi*, propuseram uma diagnose revisada mais ampla e inclusiva para *Tu. longicristatus*: “rostró dorsal à parte anterior da fenestra naso-antorbital aproximadamente quatro vezes mais profundo do que a barra maxilar-jugal, com as margens dorsal e ventral do processo dorsal paralelas, se estendendo de forma paralela até uma região posterior à parte média da fenestra naso-antorbital”. Tal diagnose pode ser facilmente associada a qualquer táxon conhecido de Thalassodrominae, e queda como inválida após a confirmação de que *Tu. longicristatus*, *Tu. leonardii* e *Th. Sethi* são, de fato, distintos (KELLNER & CAMPOS, 2007).

Tupuxuara leonardii Kellner & Campos 1994

Holótipo: espécime composto por uma porção rostral extremamente fragmentária, depositado sob o número de coleção MCT-1495-R (Figura 50, A, B).



Horizonte: níveis contendo concreções carbonáticas da Formação Romualdo. Os autores afirmam que o holótipo seria proveniente de uma região próxima à cidade de Santana do Cariri, Ceará.



Figura 50. A e B: MCT-1495-R, holótipo de *Tupuxuara leonardii* em vista lateral esquerda e palatal, respectivamente; C: IMCF 1052, material referido em vista lateral direita. Escalas: 5 cm em A e B; 20 cm em C. C: cortesia de André J. Veldmeijer.

Comentários: baseado em um fragmento craniano, Kellner & Campos (1994) descrevem mais uma espécie do gênero *Tupuxuara*. O novo táxon diferenciaria de *T. longicristatus* pela morfologia da quilha palatal, como proposto na diagnose original (KELLNER; CAMPOS, 1994): “tapejarídeo com uma forte quilha mesial no palato, que não se estende até a parte anterior do crânio”.

Após a descrição original, material mais completo, referido ao táxon, foi reportado (este material já havia sido mencionado em Kellner & Hasegawa (1993)) e ilustrado em alguns trabalhos (VELDMEIJER, 2006; WITTON, 2009; PINHEIRO; SCHULTZ, 2012). No entanto, nenhuma descrição osteológica detalhada do espécime (IMCF 1052) foi apresentada até o momento.

Segundo Martill & Naish (2006), a quilha palatal não é um caractere suficientemente robusto para diferenciar *T. longicristatus* e *T. leonardii*. Estes autores afirmam que essa característica aparece diversas vezes dentro de Pterodactyloidea e, por vezes, varia dentro de um mesmo táxon, como no exemplo de *Azhdarcho*. Além disso, Martill & Naish (2006) observam que os holótipos das duas espécies representam



regiões ligeiramente distintas do crânio, o que teria prejudicado a interpretação de Kellner & Campos (1994) sobre o posicionamento da quilha palatal dos dois táxons. Assim, de acordo com Martill & Naish (2006), *T. leonardii* não poderia ser separado claramente de *T. longicristatus* e, assim, constituiria um sinônimo júnior deste último.

Kellner & Campos (2007) reafirmam a distinção taxonômica entre *T. longicristatus* e *T. leonardii*, relatando que Martill & Naish (2006) teriam citado de forma errônea Bakhurina & Unwin (1995), que não fazem menção à presença de quilha palatal em *Azhdarcho*. Witton (2009) também reconhece como distintas as espécies *T. longicristatus* e *T. leonardii*. O estudo direto do material atestou a acentuada diferença morfológica na quilha palatal dos dois táxons. No entanto, ainda não é claro como essa característica poderia sofrer variações intra-específicas. Assim, enquanto novos dados não forem publicados, *T. leonardii* pode ser considerado como distinto de *T. longicristatus*.

“Tupuxuara” deliradamus Witton 2009

Holótipo: SMNK PAL 6410, crânio fragmentário, composto, principalmente pela região temporal e parte da crista sagital. Região articular da mandíbula associada (Figura 51).

Horizonte: níveis contendo concreções carbonáticas da Formação Romualdo. O autor afirma que o holótipo seria proveniente da região de Santana do Cariri, Ceará, o que é difícil de ser confirmado, já que o espécime é proveniente de coleta clandestina e posterior transação comercial.

Comentários: Uma terceira espécie, referida ao gênero *Tupuxuara* foi descrita com base na região posterior fragmentária de um crânio por Witton (2009). É importante ressaltar que o holótipo de *“Tupuxuara” deliradamus* não apresenta sobreposição com o holótipo (e único espécime conhecido) de *Tupuxuara longicristatus*. Assim, os dois poderiam representar um só táxon. Segundo Witton (2009), o espécime KPMNH DL 84, atribuído a *T. leonardii* por Veldmeijer (2006), também seria referido a *“T.” deliradamus*.



Segundo Witton (2009), “*T.* *deliradamus* seria diagnosticado por: “ângulo proeminente de 120° na margem posterior da fenestra naso-antorbital, com o vértice situado na fenestra lacrimal; borda posterodorsal da fenestra naso-antorbital reta; quadrado relativamente delgado, reclinado 150° em relação ao eixo longo da barra maxilar; órbita posicionada abaixo da metade da altura da fenestra naso-antorbital”.

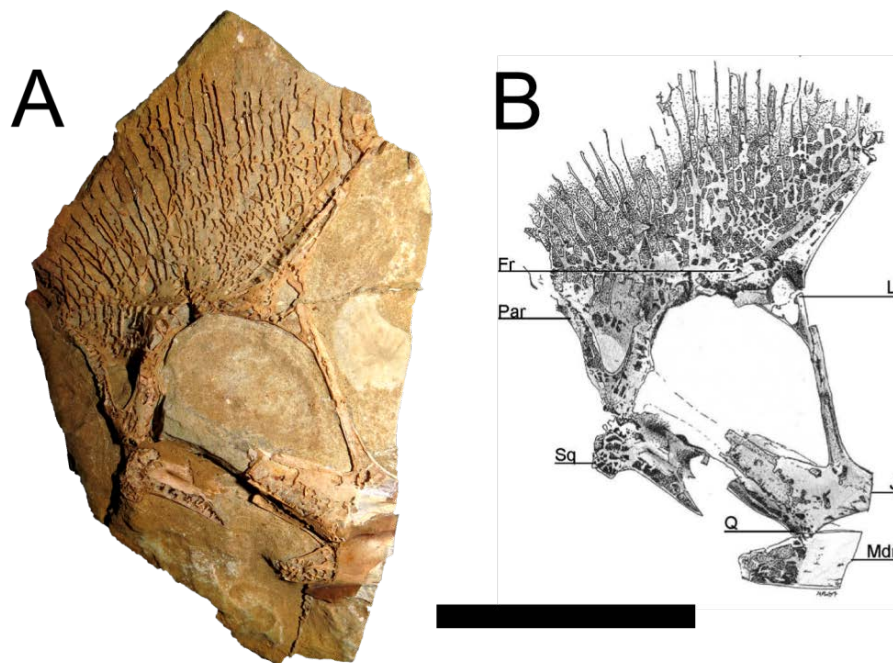


Figura 51. SMNK PAL 6410, holótipo de “*Tupuxuara*” *deliradamus*, exposto em vista lateral direita. B: retirado de Witton (2009). Escala: 5 cm.

Como indicado por Witton (2009), os caracteres diagnósticos desta espécie parecem não estar vinculados a padrões de crescimento ontogenético. No entanto, a falta de sobreposição com *T. longicristatus*, proveniente dos mesmos estratos, é suficiente para caracterizar “*T.* *deliradamus* como um táxon problemático.

Kellner (2013) considera “*T.* *deliradamus* como *nomen dubium*. Segundo este autor, o estado preservacional desejável do holótipo, aliado a uma preparação incompleta, tornaria este espécime praticamente não informativo. Kellner (2013) afirma, também, que o material referido de “*T.* *deliradamus* (KPMNH DL 84) estaria adulterado e, portanto, qualquer informação anatômica a respeito deste segundo



espécime deve ser encarada com cautela. Observação direta do holótipo de “*T*”. *deliradamus*, entretanto, nos revelou que este espécime está suficientemente bem preservado e preparado, de forma que informações anatômicas para a proposição de um táxon distinto podem ser extraídas (embora, como explicitamos anteriormente, a falta de sobreposição com *T. longicristatus* represente um problema).

A descrição do tapejarídeo “*Caupedactylus ybaka*” por Kellner (2013) coloca em dúvida a atribuição de “*T*”. *deliradamus* ao gênero *Tupuxuara*. Kellner (2013) não apresenta argumentos satisfatórios suportando a distinção entre os dois táxons. Ao diferenciar “*Caupedactylus ybaka*” de “*T*”. *deliradamus*, este autor cita, apenas, um caractere observado no material referido de “*T*”. *deliradamus*, espécime cuja autenticidade é questionada mesmo por Kellner (2013). Assim, é possível que “*T*”. *deliradamus* e “*Caupedactylus ybaka*” sejam sinônimos, o que faz com que os dois táxons necessitem de revisão nomenclatural.

Thalassodromeus Kellner & Campos 2002

Thalassodromeus sethi Kellner & Campos 2002

Holótipo: DGM 1476-R, um crânio praticamente completo e bem preservado, faltando porções da mandíbula, rostro, além de parte da barra jugal/maxilar (Figura 52).

Horizonte: níveis de concreções carbonáticas da Fm. Romualdo. Segundo os autores, o material provém das proximidades de Santana do Cariri, Ceará.

Comentários: segundo Kellner & Campos (2002), “tapejarídeo com crista cranial desenvolvida, composta pelas pré-maxilas, frontais, parietais e supra-occipital, começando na extremidade anterior do crânio e se estendendo posteriormente, até muito além da região occipital; extremidade posterior da crista sagital em forma de “V”; sutura entre pré-maxilas e frontoparietais retilínea; porção anterior das pré-maxilas e dentários com margens dorsais e ventrais agudas; palatinos fortemente côncavos na região anterior à crista palatal; região occipital mais larga do que em outros tapejarídeos



(largura entre os quadrados representando 20% do comprimento entre pré-maxilas e esquamais).



Figura 52. Holótipo de *Thalassodromeus sethi* (DGM 1476-R) em vista lateral esquerda. Escala: 20 cm.

Embora, em muitos aspectos, semelhante a *Tupuxuara*, justificando a inclusão dos dois gêneros no táxon *Thalassodrominae*, *Thalassodromeus sethi* possui características diagnósticas suficientemente robustas, que o definem como um táxon diferente. Entretanto, esta visão foi contestada por Martill & Naish (2006), já que estes autores consideraram o holótipo de *T. sethi* como um indivíduo maduro da espécie *Tupuxuara longicristatus* e, portanto, sinônimo júnior deste último. Kellner & Campos (2007) mostraram convincentemente que *Thalassodromeus* constituía um táxon diferenciado, enfatizando, principalmente, diferenças na morfologia da crista sagital e do palato. Além disso, os autores relataram a existência de uma peculiar fenestra localizada na base da crista sagital de *Thalassodromeus* e ausente em *Tupuxuara*. Pinheiro & Schultz (2012), analisando a morfologia palatal de pterossauros pterodactilídeos, constatarem mais uma diferença entre os dois gêneros: em *Thalassodromeus*, os ectopterigóides não contactam os processos mediais dos pterigóides, em condição diferente do que é observado em *Tupuxuara*.



?Chaoyangopterinae (Lü *et al.* 2008)

Comentários: o taxon “Chaoyangopteridae” foi criado por Lü *et al.* (2008) para agrupar uma série de enigmáticos pterossauros chineses, que compartilhariam uma fenestra naso-antorbital margeada dorsalmente por uma barra pré-maxilar delgada e estendendo-se posteriormente até além da articulação entre quadrado e articular (LÜ *et al.*, 2008). Este táxon incluiria as formas chinesas *Chaoyangopterus*, *Jidapterus*, *Eoazhdarcho*, *Eopteranodon*, *Shenzhoupterus* e, possivelmente, a forma brasileira *Lacusovagus* (como detalhado abaixo). A análise cladística de Lü *et al.* (2008) posicionou “Chaoyangopteridae” em uma politomia envolvendo tapejaríneos e “neoazhdarchídeos” (Thalassodrominae + Azhdarchidae). Um resultado semelhante, embora ainda menos resolvido, foi obtido por Lü *et al.* (2010). Andres & Ji (2008) recuperaram “Chaoyangopteridae” como monofilético, grupo-irmão de Azhdarchidae. Nesse trabalho, entretanto, *Eopteranodon* foi agrupado dentro de Tapejaridae. Pinheiro *et al.* (2011), em uma análise filogenética utilizando, como grupos terminais, praticamente todos os táxons conhecidos de Tapejaridae e “Chaoyangopteridae”, além de espécies de azhdarquídeos, obteve, como resultado, a inclusão de “Chaoyangopteridae” dentro de Tapejaridae, formando uma relação de grupo-irmão com Tapejarinae. Para evitar incongruências na nomenclatura, o nome deste clado foi, então, convertido para Chaoyangopterinae, sendo definido como “todos os pterossauros mais proximamente relacionados a *Chaoyangopterus zhangi* do que a *Tapejara wellnhoferi* (PINHEIRO *et al.*, 2011).

Lacusovagus Witton 2008

Lacusovagus magnificens Witton 2008

Holótipo: SMNK PAL 4325, um crânio parcial, representando a região pré-orbital de um pterossauro de grande porte. Preservado em norma dorsal, comprimido em uma placa de calcário laminado (Figura 53).

Horizonte: níveis de calcário micrítico da Formação Crato, localidade desconhecida.



Comentários: *Lacusovagus magnificens* representa, de longe, o maior pterossauro encontrado até o momento na Formação Crato. O holótipo apresenta um tamanho que rivaliza o de *Thalassodromeus sethi*, animal encontrado na Formação Romualdo (ver acima).

A morfologia de *L. magnificens* é bastante peculiar. Em contraste com todos os azhdarcóides conhecidos no grupo Santana, este animal não apresenta uma crista pré-maxilar na porção anterior do crânio. A presença e morfologia de cristas pré-maxilares são características relevantes na diagnose e taxonomia de *Thalassodrominae* e *Tapejarinae*. Assim, *L. magnificens* não pode ser alocado em nenhum destes táxons. Segundo Witton (2008), *L. magnificens* é diagnosticado por: “ramo maxilar que se projeta lateralmente na extremidade posterior, mas adota uma orientação paralela à linha sagital do crânio em sua parte média e afila-se na porção rostral; rostró pré-nasal sem crista, baixo, mas lateralmente largo, que mede <37% do comprimento do maxilar (*jaw*), com um ângulo de 70° em sua extremidade dorsal”.



Figura 53. *Lacusovagus magnificens* (SMNK PAL 4325), crânio parcial, preservado em norma dorsal.

Escala: 10 cm.

Witton (2008) exclui a possibilidade de *L. magnificens* ser um táxon proximalmente relacionado a pterossauros thalassodromíneos ou tapejaríneos. Segundo o autor, esta espécie apresentaria afinidades com pterossauros chineses pertencentes ao táxon *Chaoyangopterinae* (no artigo, o autor utiliza, em uma nota adicionada posteriormente ao aceite do artigo, a terminologia “*Chaoyangopteridae*”). Este táxon, ainda pouco conhecido, seria caracterizado por uma fenestra naso-antorbital margeada



dorsalmente por uma barra delgada e estendendo-se posteriormente até além da articulação entre o quadrado e articular. Embora a segunda característica não possa ser observada no holótipo de *L. magnificens*, este animal não apresenta crista sagital pré-maxilar (pelo menos não na região anterior do crânio), e a margem dorsal da fenestra naso-antorbital é distintamente delgada. No entanto, essa observação pode estar influenciada pela preservação do espécime, fortemente comprimido dorsoventralmente. Assim, a atribuição de *L. magnificens* a Chaoyangopterinae deve ser encarada com cautela.

cf. Tapejaridae

“Santanadactylus” spixi Wellnhofer 1985

Holótipo: extremidades distais de ulna e rádio, carpais, pteróide, fragmento de metacarpal IV e sesamóides.

Horizonte: níveis de concreções carbonáticas da Formação Romualdo.

Comentários: no mesmo trabalho em que são descritos os táxons *“Araripesaurus” santanae*, *“Santanadactylus” araripensis* e *“Santanadactylus pricei”*, Wellnhofer (1985) propõe, também, a espécie *“Santanadactylus” spixi*. O material consiste de elementos alares fragmentários, de difícil atribuição taxonômica para o estado de conhecimento da época. Assim, no trabalho original, *“S” spixi* é classificado como Ornithocheiridae. Uma característica interessante do holótipo é a largura do rádio com relação à ulna (2/3), mais compatível com a morfologia observada em tapejarídeos. Além desta característica, Wellnhofer (1985) cita, como diagnósticos, três ossos compondo a região carpal; carpal proximal em formato de um quadrado arredondado; tuberosidade ulnar pouco desenvolvida, além de outras características mais sutis da região carpal.

A análise filogenética de Bennett (1989) agrupa *“S”. spixi* junto a *Dsungaripterus*, mostrando que o gênero *Santanadactylus* seria polifilético. É importante destacar que, no ano de publicação deste trabalho, apenas um tapejarídeo era



conhecido (*Tupuxuara longicristatus*), com pouca informação disponível no que diz respeito ao pós-crânio. De fato, filogeneticamente, Dsungaripteridae está mais proximamente relacionado a Tapejaridae do que a Pteranodontoidea [ou Ornithocheiridae, na concepção de Wellnhofer (1985)]. Uma atribuição a Tapejaridae é sugerida por Kellner (1995) e Kellner & Tomida (2000).

Dado que pouco se conhece sobre a anatomia pós-craniana de Tapejaridae, ainda é difícil estabelecer se “*S*”. *spixi* seria sinônimo de outra espécie conhecida por material craniano. A diagnose proposta por Wellnhofer (1985), provavelmente, não é suficientemente robusta para evitar que este táxon seja, eventualmente, considerado *nomen dubium*.

DSUNGARIPTERIDAE Young 1964

Comentários: peculiar clado de pterossauros pterodactilóides, proposto por Young (1964) por ocasião da descrição de *Dsungaripterus weii*. Os Dsungaripteridae apresentam, caracteristicamente, um crânio robusto, crista sagital na porção medial do crânio, ausência de dentes na extremidade anterior do rostro, fenestra sub-orbital e dentes especializados, comumente adaptados ao hábito alimentar durófago. Até a descrição de *Banguela oberlii* (ver a seguir), os Dsungaripteridae eram conhecidos apenas para estratos pré-aptianos.

Banguela orbelii Headden & Campos 2014

Holótipo: NMSG SAO 251093, extremidade anterior de uma mandíbula (Figura 54).

Horizonte: localidade desconhecida, modo de preservação típico dos fósseis encontrados na Formação Romualdo.

Comentários: O espécime NMSG SAO 251093, anteriormente referido na literatura como SAO 251093 e atribuído por Veldmeijer *et al.* (2005) a *Thalassodromeus sethi* é reavaliado por Headden & Campos (2014). De acordo com os últimos, NMSG SAO 251093 difere de *T. sethi* em uma série de características, incluindo o formato da



cavidade sinfiseal, extensão da superfície sinfiseal dorsal com relação à ventral, formato da quilha sinfiseal dorsal e extensão da quilha sinfiseal ventral. Assim, Headden & Campos descrevem, com base neste espécime, *Banguela oberlii*. Uma análise filogenética recupera o novo táxon dentro de Dsungaripteridae e, de fato, *B. oberlii* apresenta maior similaridade a *Dsungaripterus* do que a *T. sethi*. Caso a atribuição do novo táxon a Dsungaripteridae esteja correta, *B. oberlii* representa, temporalmente, o registro de pterossauro dsungaripterídeo mais recente.

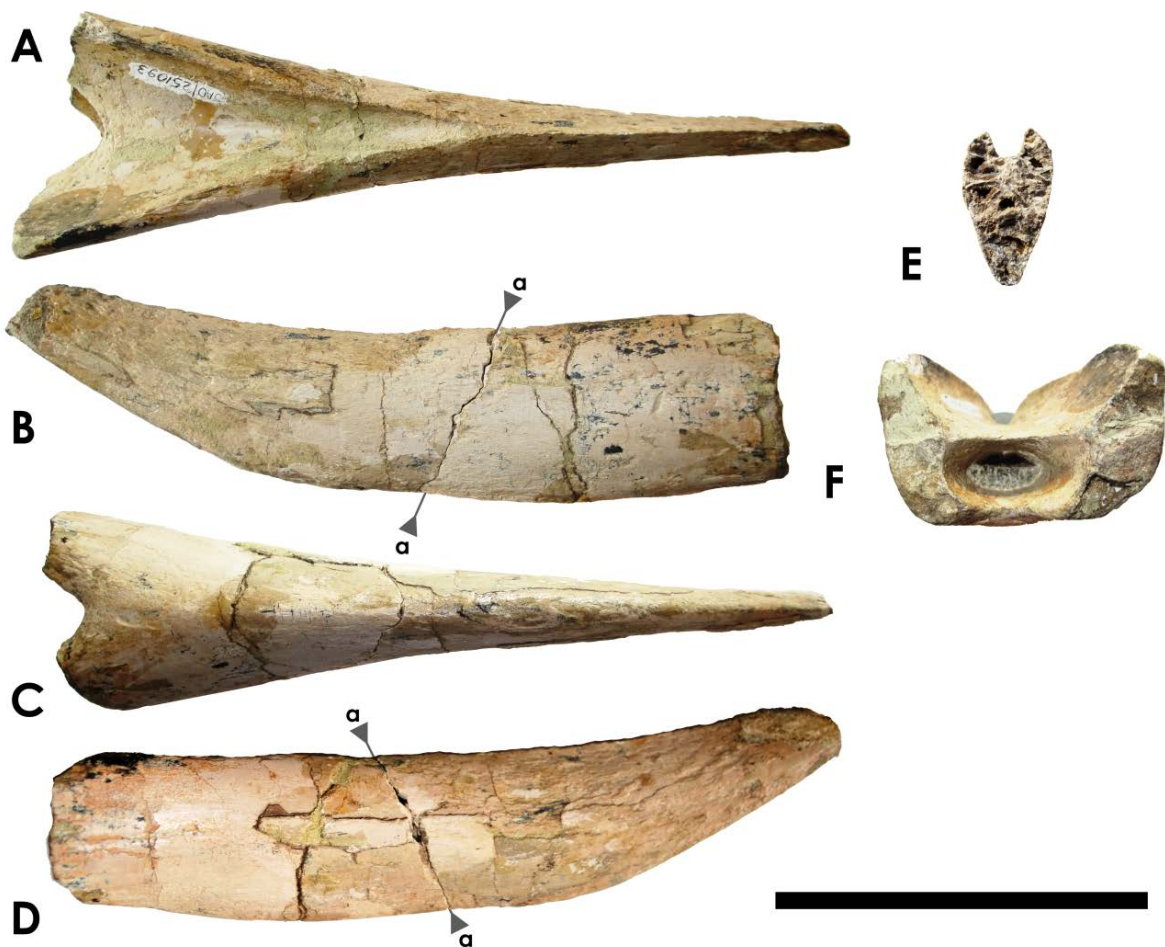


Figura 54. Holótipo de *Banguela oberlii* (NMSG SAO 251093) em A, vista dorsal; B, vista lateral esquerda; C, vista ventral; D, vista lateral direita; E, seção indicada pela letra “a” no espécime; F, vista posterior. Escala: 10 cm. Cortesia de Jaime Headden.

PTERODACTYLOIDEA *incertae sedis*

Araripesaurus castilhoi Price 1971



Holótipo: DGM 529-R, uma concreção calcária contendo partes fragmentadas de um membro anterior direito (rádio, ulna, carpais proximais e lateral, pteróide, metacarpais, falanges) (Figura 55).

Horizonte: o espécime está contido em uma concreção característica da Formação Romualdo.

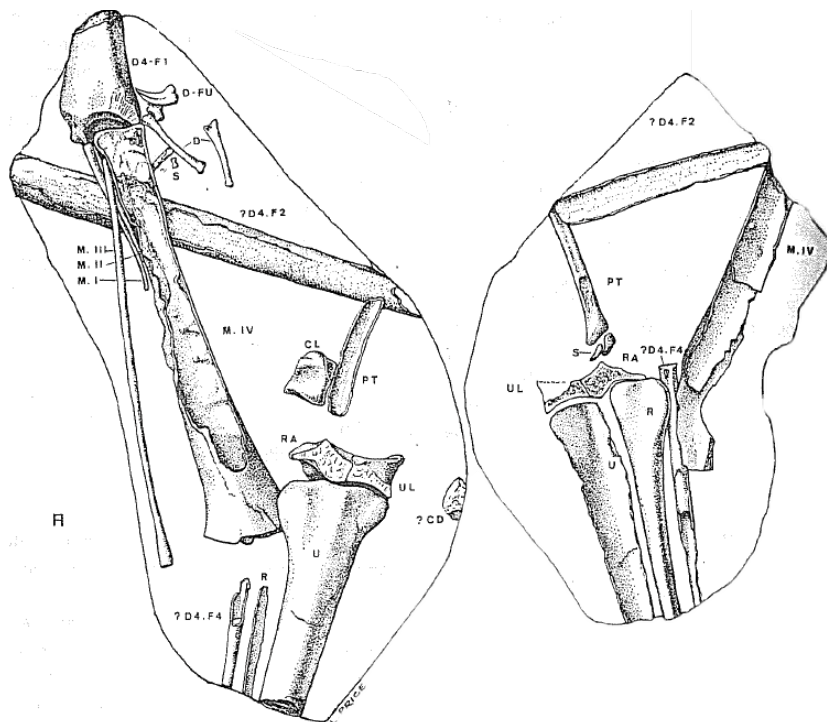


Figura 55. Desenho do holótipo de *Araripesaurus castilhoi* (DGM 529-R), o primeiro pterossauro descrito para o Grupo Santana. Retirado de Price (1971). A escala do desenho não é apresentada no trabalho original.

Comentários: primeiro pterossauro descrito para o Grupo Santana. A diagnose de Price (1971) inclui, apenas, características amplamente distribuídas entre pterodactilóides de grande porte, como é observado por Kellner & Tomida (2000). Estes últimos reconhecem um forame na parte superior do processo extensor da ulna, nunca antes observado em outro pterossauro e, potencialmente, uma autapomorfia da espécie. Segundo Kellner & Tomida (2000), *A. castilhoi*, por apresentar um rádio com diâmetro menor que a metade do diâmetro da ulna, pode ser classificado em um clado ainda não



nomeado de Pteranodontoidea. Ainda assim, é possível que *A. castilhoi* venha a ser considerado *nomen dubium*.

Santanadactylus brasiliensis Buissonjé 1980

Holótipo: escapula e coracóide incompletos, e articulação proximal de um úmero direito (M 4894).

Horizonte: níveis de concreções calcárias da Formação Romualdo.

Comentários: Buissonjé (1980) descreve o holótipo como gênero e espécie nova de pterossauro pterodactilóide com base, apenas, em características hoje consideradas como amplamente distribuídas em Pterodactyloidea (KELLNER; TOMIDA, 2000). Na revisão taxonômica de Kellner & Tomida (2000), é reconhecida uma potencial apomorfia para a espécie: a porção proximal e média da crista deltopeitoral do úmero possuem margem ventral reta. Esta apomorfia, a nosso ver, é frágil, já que é provavelmente dependente de ontogenia e não pode ser comparada com a maior parte dos táxons do Grupo Santana. Kellner & Tomida (2000) reconhecem o holótipo como proximamente relacionado a *Pteranodon* e *Anhanguera*. Entretanto, o material referido apresentado por Buissonjé (1980), duas vértebras cervicais, certamente não possui afinidades com Pteranodontoidea, sendo interpretado como Ctenochasmatidae por Unwin (2002). A nosso ver, este material guarda semelhanças com Tapejaridae.

Arthurdactylus conandoylei Frey & Martill 1994

Holótipo: SMNK 1133 PAL, esqueleto parcial sem crânio, mandíbula, vértebras cervicais, esterno e algumas vértebras caudais (Figura 56).

Horizonte: o espécime encontra-se preservado em uma placa de calcário laminado da Formação Crato (segundo os autores, “Membro Nova Olinda”).



Figura 56. Holótipo de *Arthurdactylus conandoylei* (SMNK 1133 PAL). Escala: 10 cm.

Comentários: *Arthurdactylus conandoylei* é o primeiro pterossauro descrito para a Formação Crato. Sua diagnose está baseada em alguns ossos não fusionados (costelas e vértebras sacrais, ísquio e púbis), um notário formado por três vértebras dorsais, falange IV do dígito alar curvada distalmente e um processo pós-acetabular curto e agudo. Segundo Kellner & Tomida (2000), todas as características ligadas à ausência de fusão entre ossos são, provavelmente, vinculadas ao estágio ontogenético do animal, visão que sustentamos aqui. Entretanto, o processo pós-acetabular agudo e uma abertura oval na cintura pélvica de *A. conandoylei* podem ser considerados diagnósticos. A ausência de crânio no holótipo impede uma atribuição taxonômica precisa. Kellner & Tomida (2000) afirmam que *A. conandoylei* seria membro de Pteranodontoidea e proximamente relacionado a Anhangueridae. Frey & Martill (1994) classificaram a espécie como Ornithocheiridae, uma visão sustentada, por exemplo, por Unwin & Martill (2007).

Unwindia trigonus Martill 2011



Holótipo: SMNK PAL 6597, rosto parcial, mal preservado (Figura 57).

Horizonte: o holótipo encontra-se, ainda, parcialmente inserido em uma concreção calcária típica da Formação Romualdo. Martill (2011) relata que o fóssil foi comprado de um coletor local e provém, supostamente, das imediações da cidade de Santana do Cariri, Ceará.



Figura 57. Holótipo de *Unwindia trigonus* em vista lateral direita. Escala: 5 cm. Cortesia de Mark Witton.

Martill (2011), na diagnose de *Unwindia trigonus*, cita: 1) dentição reduzida nas pré-maxilas e maxilas, com apenas 7 pares de dentes, todos eles anteriores à fenestra naso-anterorbital. 2) dentes de tamanhos similares. Este autor classifica o novo animal no táxon Ctenochasmatoidea. Embora o holótipo, de fato, apresente marcantes diferenças com relação a outros táxons do Grupo Santana, a atribuição de *U. trigonus* a Ctenochasmatoidea deve ser encarada com cautela. Isso se deve ao fato de que SMNK PAL 6597 encontrava-se, no momento de sua descrição, em estágio inicial de preparação, o que impede a identificação clara das características diagnósticas propostas por Martill (2011). Após preparação mais cuidadosa, *U. trigonus* se encontra, atualmente, em processo de redescrição (comunicação pessoal de Mark Witton, 2012).



6. ANÁLISE INTEGRADORA

A segunda parte desta tese inclui três artigos científicos versando sobre anatomia, evolução e sistemática de pterossauros, com ênfase em materiais provenientes da Formação Romualdo, Grupo Santana (Cretáceo Inferior), Bacia do Araripe. Além da apresentação de novos materiais e reavaliação de espécimes já descritos ou brevemente mencionados na literatura, um novo táxon de pterossauro é proposto para esta unidade sedimentar.

A reavaliação de espécimes já descritos sob paradigmas modernos é, muitas vezes, fonte de importantes aportes ao conhecimento de organismos fósseis. Revisitamos, em dois dos trabalhos aqui apresentados, materiais que já protagonizaram ou foram mencionados em trabalhos científicos pretéritos. Sob nova ótica, estes materiais se provaram fonte de importantes informações sobre a taxonomia de pterossauros do Grupo Santana, inclusive adicionando à diversidade desta unidade sedimentar através da proposição de uma nova espécie.

Um material inédito, descrito em um dos artigos aqui apresentados, traz informações sobre a anatomia palatal de pterossauros pterodactilóides. A partir da descrição deste material e comparação com outros espécimes, foi possível reconhecer estruturas anatômicas e tendências evolutivas nunca antes observadas em Pterosauria. A anatomia palatal, por ter profundas implicações em estudos sobre estratégias alimentares em vertebrados, é um tema de especial relevância, ainda que pouco estudado. A disparidade morfológica observada no palato de pterossauros pterodactilóides nos sugere uma variedade de hábitos e estratégias alimentares no clado.

Artigo 1. *What is “Pterosaur megalodon”? Reassessment of an enigmatic pterosaur*

Martins Neto (1986), em um resumo de evento científico, propôs a criação de um novo gênero e espécie de pterossauro pterodactilóide, *Pterosaur megalodon*. O material craniano estudado por Martins Neto (1986), uma porção rostral e uma porção média de, provavelmente, dois espécimes distintos, nunca foi ilustrado ou descrito em



detalhe, embora tenham sido citados em recentes trabalhos científicos (e.g. MARTILL, 2011). Recentemente, estes espécimes foram depositados na coleção do Centro de Pesquisas Paleontológicas da Chapada do Araripe (CPCA), sob as numerações CPCA 3591 e CPCA 3592 (descritos resumidamente acima). Os fósseis foram, então, transportados até o Laboratório de Paleontologia de Vertebrados da UFRGS, onde foram preparados, fotografados, desenhados e comparados com outros pterossauros pterodactilóides, em especial, com espécies do Grupo Santana. Os materiais revelaram afinidades com Anhangueridae, em especial com o gênero *Anhanguera*. Todas as características diagnósticas propostas originalmente foram consideradas dúbias ou inválidas. Por esse motivo e pelo fato de que "*Pricesauros megalodon*" foi publicado em desacordo com as recomendações do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, consideramos este táxon como *nomen nudum*.

O artigo científico, intitulado *What is "Pricesauros megalodon"?* *Reassessment of an enigmatic pterosaur* foi publicado em 2012 no volume 15 da Revista Brasileira de Paleontologia. O trabalho completo está representado adiante nesta tese.

Artigo 2. An unusal pterosaur specimen (Pterodactyloidea, ?Azhdarchoidea) from the Early Cretaceous Romualdo Formation of Brazil, and the evolution of the pterodactyloid palate

Descrevemos, neste trabalho, o espécime MPSC R 859. Após cuidadosa preparação, este fóssil se revelou um fragmento palatal com morfologia única, diferindo de todos os outros pterossauros com preservação de elementos palatais. Este espécime indica a presença de uma espécie de pterossauro pterodactilóide ainda não nomeada na Formação Romualdo. Durante a comparação de MPSC R 859 com outros táxons, descrevemos a morfologia palatal de táxons como *Tapejara*, *Tupuxuara* e *Thalassodromeus*, demonstrando que caracteres palatais podem ser utilizados com um bom grau de confiança na determinação taxonômica de tapejarídeos do Grupo Santana.

O estudo de MPSC R 859 nos fez atentar para interessantes aspectos da anatomia palatal de pterossauros pterodactilóides, nunca antes descritos ou



erroneamente interpretados. Assim, neste trabalho, reinterpretemos a anatomia da região palatal de vários táxons de Pterodactyloidea, como *Pterodactylus*, *Anhanguera*, *Pteranodon* e *Tupuxuara*. Este novo estudo teve, como base, além de espécimes bem conhecidos e descritos na literatura, alguns materiais inéditos. Devido, principalmente, à raridade de espécimes com o palato preservado e à difícil distinção entre os elementos ósseos, o estudo desta estrutura foi negligenciado na literatura. Em nosso trabalho, a anatomia palatal de Pterodactyloidea revelou uma intrigante variedade de morfótipos e processos evolutivos, descritos pela primeira vez. A disparidade morfológica entre os diferentes táxons pterodactilóides é uma evidência da presença de uma diversidade de estratégias alimentares neste clado.

O artigo científico oriundo desta pesquisa se intitula *An unusual pterosaur specimen (Pterodactyloidea, ?Azhdarchoidea) from the Early Cretaceous Romualdo Formation of Brazil, and the evolution of the pterodactyloid palate* e foi publicado em 2012 na revista PLOS ONE. O trabalho completo está reproduzido adiante nesta tese.

Artigo 3. *Back from the drawer: a new look on an old specimen of Anhanguera (Pterosauria, Pterodactyloidea), with the description of a new taxon*

Analisando a fauna de pterossauros da Formação Romualdo, é notável a predominância de animais pertencentes ao clado Anhangueridae e animais proximamente relacionados (Anhangueria não Anhangueridae). Dentre outras semelhanças, esses animais compartilham entre si rostros alongados e dentição formada por dentes cônicos, espaçados entre si e maiores anteriormente. Embora estudos biomecânicos focados na alimentação destes animais sejam escassos, todos eles são interpretados como piscívoros. A existência de uma variedade de animais que possivelmente competiam por alimentos em uma mesma unidade estratigráfica merece atenção. Neste trabalho, descrevemos uma nova espécie para o gênero *Anhanguera*, com base em um material já bem conhecido, descrito inicialmente por Wellnhofer (1991). Embora o espécime AMNH 22555 tenha sido referido a *Anhanguera santanae* (WELLNHOFER, 1991), ele difere deste animal e de outros *Anhanguera* por uma série de características craniais, não explicáveis satisfatoriamente por fatores ontogenéticos



ou dimorfismo sexual, o que justifica a criação de um novo táxon. Neste trabalho, discutimos, também, aspectos ecológicos de anhanguerídeos da Formação Romualdo, propondo hipóteses que justificariam a presença de uma diversidade de animais com, aparentemente, nichos ecológicos sobrepostos, em uma mesma unidade sedimentar.

O artigo científico, intitulado *Back from the drawer: a new look on an old specimen of Anhanguera (Pterosauria, Pterodactyloidea), with the description of a new taxon* se encontra submetido para avaliação no periódico PLOS ONE. O trabalho completo está representado adiante nesta tese.



6. REFERÊNCIAS

ANDRES, B.; CLARK, J.; XING, X. 2010. A new rhamphorhynchid pterosaur from the Upper Jurassic of Xinjiang, China, and the phylogenetic relationships of basal pterosaurs. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 30, p. 163-187.

_____; JI, Q. 2008. A new pterosaur from the Liaoning province of China, the phylogeny of the Pterodactyloidea, and convergence in their cervical vertebrae. **Palaeontology**, v. 51, n. 2, p. 453-469.

ASSINE, M. L. 1992. Análise estratigráfica da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 22, n. 3, p. 289-300.

_____. 2007. Bacia do Araripe. **Boletim de Geociências da Petrobrás**, v. 15, n. 2, p. 371-389.

BARRETT, P. M.; BUTLER, R. J.; EDWARDS, N. P.; MILNER, A. R. 2008. Pterosaur distribution in time and space: an atlas. **Zitteliana**, B28, p. 61-107.

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

_____. 1994. Taxonomy and Systematics of the Late Cretaceous Pterosaur *Pteranodon* (Pterosauria, Pterodactyloidea). **Occasional Papers of the Natural History Museum**, n. 169, p. 1-70.

_____. 1996. The phylogenetic position of the Pterosauria within the Archosauromorpha. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 118, p. 261-309.

_____. 2001. The osteology and functional morphology of the Late Cretaceous pterosaur *Pteranodon*. **Palaeontographica Abt. A**, v. 260, p. 1-112.

_____. 2007. A second specimen of the pterosaur *Anurognathus ammoni*. **Paläontologische Zeitschrift**, v. 81, p. 376-398.

_____. 2012. The phylogenetic position of the Pterosauria within the Archosauromorpha re-examined. **Historical Biology**, iFirst, p. 1-19.



BENTON, M. J. 1986. Classification and phylogeny of the diapsid reptiles. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 84, p. 97-164.

_____. 1999. *Scleromochlus taylori* and the origin of dinosaurs and pterosaurs. **Philos Trans R Soc B**, v. 353: 1-25.

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

_____. 1963. Geologia e estratigrafia da Chapada do Araripe. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 17., 1963, Recife. **Anais**. Recife: Sociedade Brasileira de Geologia/SUDENE. Suplementos, p. 47.

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

BONFIM JR., F. C.; MARQUES, R. B. 1997. Um novo lagarto do Cretáceo do Brasil (Lepidosauria, Squamata, Lacertilia – Formação Santana, Aptiano da Bacia do Araripe). **Anuário do Instituto de Geociências**, v. 20, p. 233-240.

BRITO, P. M. 2007. The Crato Formation fish fauna. In: MARTILL, D. M.; BECHLY, G.; LOVERIDGE, R. F. (Ed.). **The Crato Fossil Beds of Brazil – window into an Ancient World**. Cambridge: Cambridge University Press. p. 429-443.

BUISSONJÉ, P. H. 1980. *Santanadactylus brasiliensis* nov. gen., nov. sp., a long-necked, large pterosaur from the Aptian of Brasil. **Proceedings B**, v. 83, n. 2, p. 145-172.

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

BRUSATTE, S. L.; BENTON, M. J.; DESOJO, J. B.; LANGER, M. C. 2010. The higher-level phylogeny of Archosauria (Tetrapoda: Diapsida). **Journal of Systematic Paleontology**, v. 8, p. 3-47.

CAMPOS, D. A.; KELLNER, A. W. A. 1985. Panorama of the flying reptiles study in Brazil and South America. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 57, n. 4, p. 453-466.



_____; _____. 1997. Short note on the first occurrence of Tapejaridae in the Crato Member (Aptian), Santana Formation, Araripe Basin, Northeast Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 69, n. 1, p. 83-87.

CARVALHO, I. S.; VIANA, M. S. S.; LIMA FILHO, M. F. 1995. Os icnofósseis de dinossauros da Bacia do Araripe (Cretáceo Inferior, Ceará – Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 67, p. 433-442.

DALLA VECCHIA, F. M. 1993. *Cearadactylus? ligabuei* nov. sp., a new early Cretaceous (Aptian) pterosaur from Chapada do Araripe (Northeastern Brazil). **Bollettino della Società Paleontologica Italiana**, v. 32, n. 3, p. 401-409.

DENTZIEN-DIAS, P. C.; FIGUEIREDO, A. E. Q.; PINHEIRO, F. L.; SCHULTZ, C. L. 2010. Primeira evidência icnológica de um tetrápode natante no Membro Crato (Cretáceo Inferior), Formação Santana (Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil). **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 13, n. 3, p. 257-260.

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

ELGIN, R. A.; CAMPOS, H. B. N. 2011. A new specimen of the azhdarchoid pterosaur *Tapejara wellnhoferi*. **Historical Biology**, v. 24, p. 586-591.

_____; FREY, E. 2011. A new ornithocheirid, *Barbosania gracilirostris* gen. et sp. nov. (Pterosauria, Pterodactyloidea) from the Santana Formation (Cretaceous) of NE Brazil. **Swiss Journal of Palaeontology**, v. 130, p. 259-275.

EVANS, S. E.; YABUMOTO, Y. 1998. A lizard from the Early Cretaceous Crato Formation, Araripe Basin, Brazil. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatsefte**, v. 6, p. 349-364.

FARA, E.; SARAIVA, A. A. F.; CAMPOS, D. A.; MOREIRA, J. K. R.; SIEBRA, D. C.; 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. **Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology**, v. 218, p. 145-160.

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



FIGUEIREDO, R. G.; KELLNER, A. W. A. 2009. A new crocodylomorph specimen from the Araripe Basin (Crato Member, Santana Formation), northeastern Brazil. **Paläontologische Zeitschrift**, v. 83, p. 323-331.

FREY, E.; MARTILL, D. M. 1994. A new pterosaur from the Crato Formation (Lower Cretaceous, Aptian) of Brazil. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie**, v. 194, p. 379-412.

_____; _____; BUCHY, M-C. 2003a. A new species of tapejarid pterosaur with soft-tissue head crest. **Geological Society, London, Special Publications**, v. 217, p. 65-72.

_____; _____; _____. 2003b. A new crested ornithocheirid from the Lower Cretaceous of northeastern Brazil and the unusual death of an unusual pterosaur. **Geological Society, London, Special Publications**, v. 217, p. 55-63.

_____; SALISBURY, S. W. 2007. Crocodylians of the Crato Formation: evidence for enigmatic species. In: MARTILL, D. M.; BECHLY, G.; LOVERIDGE, R. F. (Ed.). **The Crato Fossil Beds of Brazil – window into an Ancient World**. Cambridge: Cambridge University Press. p. 463-474.

GARDINER, B. G. 1982. Tetrapod classification. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 74, p. 207-232.

GAUTHIER, J. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. In: PADIAN, K. (Ed.) **The origin of birds and the evolution of flight**, vol. 8. Memoirs of the California Academy of Sciences, p. 1-55.

GOLOBOFF, P. A.; FARRIS, J.S.; NIXON, K. 2003. TNT: Tree analysis using New Technology. Version 1.1. Software livre, disponível em <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/TNT>.

GRIMALDI, D.; ENGEL, M. S. 2001. **Evolution of the Insects**. Cambridge: Cambridge University Press. 772 p.

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



HEADDEN, J. A.; CAMPOS, H. N. 2014. An unusual edentulous pterosaur from the Early Cretaceous Romualdo Formation of Brazil. **Historical Biology**, DOI: 10.1080/08912963.2014.904302.

HONE, D. W. E.; BENTON, M. J. 2007. An evaluation of the phylogenetic relationships of the pterosaurs among archosauromorph reptiles. **Journal of Systematic Paleontology**, v. 5, p. 465-469.

_____; _____. 2008. Contrasting supertree and total-evidence methods: the origin of pterosaurs. In: BUFFETAUT, E.; HONE, D. W. E. (Eds.) **Flugsaurier: pterosaur papers in honour of Peter Wellnhofer**. Munique: Zitteliana B 28. p. 35-60.

HOWSE, S. C. B. 1986. On the cervical vertebrae of the Pterodactyloidea (Reptilia: Archosauria). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 88, p. 307-328.

HUENE, F. 1914. Beiträge zur Geschichte der Archosaurier. **Geologische und palaeontologische Abhandlungen**, v. 13, p. 1-53.

KELLNER, A. W. A. 1984. Ocorrência de uma mandíbula de Pterosauria (*Brasileodactylus araripensis*, nov. gen., nov. sp.) na Formação Santana, Cretáceo da Chapada do Araripe, Ceará, Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 33., 1984, Rio de Janeiro. **Anais**. Rio de Janeiro: Sociedade Brasileira de Geologia. p. 578-590.

_____. 1989. A New edentate pterosaur of the Lower Cretaceous from the Araripe Basin, Northeast Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 61, n. 4, p. 439-445.

_____. 1995. The relationships of the Tapejaridae (Pterodactyloidea) with comments on pterosaur phylogeny. In: SYMPOSIUM ON MESOZOIC TERRESTRIAL ECOSYSTEMS AND BIOTA, 6., 1995, Beijing. **Short Papers**, p. 73-77.

_____. 1996b. Description of the braincase of two Early Cretaceous pterosaurs (Pterodactyloidea) from Brazil. **American Museum Novitates**, n. 3175, p. 1-34.

_____. 1999. Short note on a new dinosaur (Theropoda, Coelurosauria) from the Santana Formation (Romualdo Member, Albian), Northeastern Brazil. **Boletim do Museu Nacional**, n. 49, p. 1-8.

_____. 2001. New hypothesis of pterosaur phylogeny. In: BARROS, L. M.; NUUVENS, P. C.; FILGUEIRA, J. B. M. (Ed.). **I e II Simpósios sobre a Bacia do Araripe e bacias interiores do Nordeste, Comunicações**. Crato. p. 249-258.



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

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

_____. 2006. **Pterossauros: os Senhores do Céu do Brasil**. Rio de Janeiro: Vieira & Lent, 175 p.

_____. 2010. Comments on the Pteranodontidae (Pterosauria, Pterodactyloidea) with the description of two new species. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 82, n. 4, p. 1063-1084.

_____. 2013. A new unusual tapejarid (Pterosauria, Pterodactyloidea) from the Early Cretaceous Romualdo Formation, Araripe Basin, Brazil. **Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh**, v. 103, p. 1-13.

_____; CAMPOS, D. A. 1986. Primeiro registro de amphibia (Anura) do Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 58, p. 610.

_____; _____. 1988. 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.

_____; _____. 1992. A new tapejarid from the Santana Formation (Lower Cretaceous) from the Araripe Basin, Northeast Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 12 (supl. 3), p. 36-37.

_____; _____. 1994. 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.

_____; _____. 1996. First Early Cretaceous theropod dinosaur from Brazil with comments on Spinosauridae. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie**, v. 199, n. 2, p. 151-166.

_____; _____. 2002. The function of the cranial crest and jaws of a unique pterosaur from the Early Cretaceous of Brazil. **Science**, v. 297, p. 389-392.



_____; _____. 2007. Short note on the ingroup relationships of the Tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea). **Boletim do Museu Nacional - Geologia**, n. 75, p. 1-14.

_____; _____. SAYÃO, J. M.; SARAIVA, A. A. F.; RODRIGUES, T.; OLIVEIRA, G.; CRUZ, L. A.; COSTA, F. R.; SILVA, H. P.; FERREIRA, J. S. 2013. The largest flying reptile from Gondwana: a new specimen of *Tropeognathus* cf. *T. mesembrinus* Wellnhofer, 1987 (Pterodactyloidea, Anhangueridae) and other large pterosaurs from the Romualdo Formation, Lower Cretaceous, Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 84, p. 113-135.

_____; HASEGAWA. 1993. Postcranial skeleton of *Tupuxuara* (Pterosauria, Pterodactyloidea, Tapejaridae) from the Lower Cretaceous of Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 13 (supl. 3), p. 44.

_____; MAISEY, J. G.; CAMPOS, D. A. 1994. Fossil down feather from the Lower Cretaceous of Brazil. **Palaeontology**, v. 37, p. 483-487.

_____; TOMIDA, Y. 2000. Description of a new species of Anhangueridae (Pterodactyloidea) with comments on the pterosaur fauna from the Santana Formation (Aptian-Albian), northeastern Brazil. **National Science Museum Monographs**, n. 17, p. 1-135.

LEAL, M. E. C.; BRITO, P. M. 2006. Anura do Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. In: GALLO, V.; BRITO, P. M.; SILVA, H. M.; FIGUEIREDO, F. J. (Eds.). **Paleontologia de Vertebrados – grandes temas e contribuições científicas**. Rio de Janeiro: Interciência. p. 145-152;

LEONARDI, G.; BORGOMANERO, G. 1985. *Cearadactylus atrox* nov. gen., nov. sp. novo Pterosauria (Pterodactyloidea) da Chapada do Araripe, Ceará, Brasil. **Coletânea de Trabalhos Paleontológicos**, v. 2, p. 75-80.

LÜ, J. 2009. A new non-pterodactyloid pterosaur from Qinglong County, Hebei province of China. **Acta Geologica Sinica**, v. 83, p. 189-199.

_____; JI, Q. 2006. Preliminary results of a phylogenetic analysis of the pterosaurs from the Western Liaoning and surrounding areas. **J. Paleont. Soc. Korea**, vol. 22, p. 239-261.

_____; JIN, X.; UNWIN, D. M.; ZHAO, L.; AZUMA, Y.; 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**, v. 80, n. 3, p. 315-326.

_____; PU, H.; XU, L.; WU, Y.; WEI, X. 2012a. Largest toothed pterosaur skull from the Early Cretaceous Yixian Formation of western Liaoning, China, with comments on the family Boreopteridae. **Acta Geologica Sinica**, v. 86, p. 287-293.

_____; UNWIN, D. M.; ZHAO, B.; GAO, C.; SHEN, C. 2012b. A new rhamphorhynchid (Pterosauria: Rhamphorhynchidae) from the Middle/Upper Jurassic of Qinglong, Hebei Province, China. **Zootaxa**, v. 3158, p. 1-19.

_____; _____. XU, L.; ZHANG, X. 2008. 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.

_____; _____. JIN, X.; LIU, Y.; JI, Q. 2010. Evidence for modular evolution in a long-tailed pterosaur with a pterodactyloid skull. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 277, p. 383-389.

_____. XU, L.; JI, Q. 2008. Restudy of *Liaopterus* (Istiodactylidae: Pterosauria), with comments on the Chinese istiodactylid pterosaurs. **Zitteliana**, B 28, p. 229-241.

_____. YUAN, C. 2005. New tapejarid pterosaur from western Liaoning, China. **Acta Geologica Sinica**, v. 79, n. 4, p. 453-458.

MABESOONE, J. M.; TINOCO, I. M. 1973. Paleocology of the Aptian Santana Formation (Northeastern Brazil). **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 14, p. 97-118.

MAISCH, M. W.; MATZKE, A. T.; SUN, G. 2003. A new dsungaripteroid pterosaur from the Lower Cretaceous of the southern Junggar Basin, north-west China. **Cretaceous Research**, vol. 25, p. 625-634.

MAISEY, J. G. (Ed.). 1991. **Santana Fossils – An Illustrated Atlas**. Neptune: T. F. H. Publications. 459 p.

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



_____; BECHLY, G.; LOVERIDGE, R. F. (Ed.). 2007. **The Crato Fossil Beds of Brazil – window into an Ancient World**. Cambridge: Cambridge University Press. 625 p.

_____; CRUICKSHANK, A. R. I.; FREY, E.; SMALL, P. G.; CLARKE, M. 1996. A new crested maniraptoran dinosaur from the Santana Formation (Lower Cretaceous) of Brazil. **Journal of the Geological Society**, v. 153, p. 5-8.

_____; HEIMHOFER, U. 2007. Stratigraphy of the Crato Formation. In: MARTILL, D. M.; BECHLY, G.; LOVERIDGE, R. F. (Ed.). **The Crato Fossil Beds of Brazil – window into an Ancient World**. Cambridge: Cambridge University Press. p. 25-43.

_____; NAISH, D. 2006. Cranial crest development in the azhdarchoide pterosaur *Tupuxuara*, with a review of the genus and tapejarid monophyly. **Palaeontology**, v. 49, n. 4, p. 925-941.

_____; WILBY, P. R. 1993. Stratigraphy. In: MARTILL, D. M. (Ed.). **Fossils of the Santana and Crato formations, Brazil. Field Guides to Fossils, 5**. London: The Palaeontological Association. p. 20-50.

_____; WITTON, M. P. 2008. Catastrophic failure in a pterosaur skull from the Cretaceous Santana Formation of Brazil. **Zitteliana**, B 29, p. 175-183.

MARTINS NETO, R. G. 1986. *Pricesaurus megalodon* nov. gen. nov. sp. (Pterosauria, Pterodactyloidea), Cretáceo Inferior, Chapada do Araripe (NE-Brasil). **Ciência e Cultura (suplemento)**, vol. 38, p. 757.

_____; KELLNER, A. W. A. 1988. Primeiro registro de pena na Formação Santana (Cretáceo Inferior), Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**. v. 60, p. 61-68.

MOHR, B. A. R.; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C.; LOVERIDGE, R. F. 2007. The macrophyte flora of the Crato Formation. In: MARTILL, D. M.; BECHLY, G.; LOVERIDGE, R. F. (Ed.). **The Crato Fossil Beds of Brazil – window into an Ancient World**. Cambridge: Cambridge University Press. p. 537-565.

NAISH D. 2007. Turtles of the Crato Formation. In: MARTILL, D. M.; BECHLY, G.; LOVERIDGE, R. F. (Ed.). **The Crato Fossil Beds of Brazil – window into an Ancient World**. Cambridge: Cambridge University Press. p. 452-457.



_____; MARTILL, D. M.; FREY, E. 2004. Ecology, Systematics and biogeographical relationships of dinosaurs, including a new theropod, from the Santana Formation (?Albian, Early Cretaceous) of Brazil. **Historical Biology**, v. 16, n. 2, p. 57-70.

_____; _____; MERRICK, I. 2007. Birds of the Crato Formation. In: MARTILL, D. M.; BECHLY, G.; LOVERIDGE, R. F. (Ed.). **The Crato Fossil Beds of Brazil – window into an Ancient World**. Cambridge: Cambridge University Press. p. 525-533.

NESBITT, S. J. 2011. The early evolution of archosaurs: relationships and the origin of major clades. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, vol. 352, 292 pp.

_____; HONE, D. W. E. 2010. An external mandibular fenestra and other archosauriform character states in basal pterosaurs. **Palaeodiversity**, v. 3, p. 225-233.

NEUMANN, V. H.; CABRERA, L. 1999. Uma nueva propuesta estratigráfica para la tectonosecuencia post-rifte de la Cuenca de Araripe, nordeste de Brasil. In: SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO DO BRASIL, 5., 1963, Rio Claro. **Boletim**. Rio Claro: UNESP. p. 279-285.

OLIVEIRA, G. R.; SARAIVA, A. A. F.; SILVA, H. P.; KELLNER, A. W. A. 2010. Preliminary note on the first record of Paleomedusoides (Testudines, Pleurodira) in the Ipubi Formation, Santana Group, Araripe Basin. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 7., 2010, Rio de Janeiro. **Boletim de Resumos**. Rio de Janeiro: UNIRIO/DNPM. p. 53.

PADIAN, K. 1984. The origin of pterosaurs. In: REIF, W.E.; WESTPHAL, F. (Eds.) **Third symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems**. Tübingen: Attempto Verlag. p. 163-168.

PETERS, D. 2000. A reexamination of four prolacertifoms with implications for pterosaur phylogenesis. **Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia**, v. 106, p. 293-336.

PINHEIRO, F. L.; FORTIER, D. C.; SCHULTZ, C. L.; ANDRADE, J. A. F. G.; BANTIM, R. A. M. 2011. New information on the pterosaur *Tupandactylus imperator*, with comments on the relationships of Tapejaridae. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 56, p. 567-580.

_____; SCHULTZ, C. L. 2012. An unusual pterosaur specimen (Pterodactyloidea, ?Azhdarchoidea) from the Early Cretaceous Romualdo Formation of Brazil, and the evolution of the pterodactyloid palate. **PLoS One**, v. 7, e50088.



_____; _____. MARTINS NETO, R. G.; ANDRADE, J. A. F. G. 2012. What is “*Pricesaurus megalodon*”? Reassessment of an enigmatic pterosaur. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 15, p. 264-272.

PONTE, F. C.; APPI, C. J. 1990. Proposta de revisão da coluna litoestratigráfica da Bacia do Araripe. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 36., 1990, Natal. **Anais**. Natal: Sociedade Brasileira de Geologia. p. 211-226.

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

RODRIGUES, T.; KELLNER, A. W. A. 2008. Review of the pterodactyloid pterosaur *Coloborhynchus*. **Zitteliana**, B 28, p. 219-228.

_____; _____. 2013. Taxonomic review of the *Ornithocheirus* complex (Pterosauria) from the Cretaceous of England. **ZooKeys**, v. 308, p. 1-112.

ROMER, A. S. 1956. **The Osteology of the Reptiles**. Malabar: Krieger Pub Co. 800 pp.

SALISBURY, S. W.; FREY, E.; MARTILL, D. M.; BUCHY, M-C. 2003. A new mesosuchian crocodylian from the Lower Cretaceous Crato Formation of north-eastern Brazil. **Palaeontographica, Abteilung A (Paläozoologie – Stratigraphie)**, v. 270, p. 3-47.

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

SEELEY, H. G. 1901. **Dragons of the air**. London: Methuen & CO. 239 p.

SERENO, P. C. 1991. Basal Archosaurs: phylogenetic relationships and functional implications. **Journal of vertebrate Paleontology**, v. 11, n. 4 (suplemento), p. 1-53.

SMALL, H. 1913. Geologia e suprimento de água subterrânea no Ceará e parte do Piauí. **Inspeção de Obras Contra Secas, Série Geológica**, v. 25, p. 1-180.

UNWIN, D. M. 1995. Preliminary results of a phylogenetic analysis of the Pterosauria (Diapsida: Archosauria). In: SUN, A.; WANG, Y. (Eds.). **Sixth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota, Beijing**. Short Papers, p. 69-72.



_____. 2001. An overview of the pterosaur assemblage from the Cambridge Greensand (Cretaceous) of Eastern England. **Mitt. Mus. Nat.kd. Berl., Geowiss. Reihe**, vol. 4, p. 189-221.

_____. 2002. On the systematic relationships of *Cearadactylus atrox*, an enigmatic Early Cretaceous pterosaur from the Santana Formation of Brazil. **Mitt. Mus. Nat.kd. Berl., Geowiss**, v. 5, p. 239-263.

_____. 2003. On the phylogeny and evolutionary history of pterosaurs. **Geological Society, London, Special Publications**, v. 217, p. 139-190.

_____. 2005. **The Pterosaurs: from deep time**. New York: Pi Press. 246 p.

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

_____; MARTILL, D. M. 2007. Pterosaurs of the Crato Formation. In: MARTILL, D. M.; BECHLY, G.; LOVERIDGE, R. F. (Ed.). **The Crato Fossil Beds of Brazil – window into an Ancient World**. Cambridge: Cambridge University Press. p. 475-524.

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

VELDMEIJER, A. 2003a. Preliminary description of a skull and wing of a Brazilian Cretaceous (Santana Formation; Aptian-Albian) pterosaur (Pterodactyloidea) in the collection of the AMNH. **PalArch, series vertebrate palaeontology**, v. 0, n. 0, p. 1-14.

_____. 2003b. Description of *Coloborhynchus spielbergi* sp. nov. (Pterodactyloidea) from the Albian (Lower Cretaceous) of Brazil. **Scripta Geologica**, v. 125, p. 35-139.

_____. 2005. Description of two pterosaur (Pterodactyloidea) mandibles from the Lower Cretaceous Santana Formation, Brazil. **DEINSEA**, v. 11, p. 67-86.

_____. 2006. **Toothed pterosaurs from the Santana Formation (Cretaceous; Aptian – Albian) of northeastern Brazil. A reappraisal on the basis of newly described material**. 269 f. Tese de doutorado. Proefschrift Universiteit Utrecht, Munich.

_____; MEIJER, H. J. M.; SIGNORE, M. 2009. Description of Pterosaurian (Pterodactyloidea: Anhangueridae, *Brasileodactylus*) remains from the Lower



Cretaceous of Brazil. **Deinsea – Annual of the Natural History Museum Rotterdam**, v. 13, p. 9-40.

VIANA, M. S. S.; NEUMANN, V. H. L. 1999. O Membro Crato da Formação Santana, Chapada do Araripe, CE – Riquíssimo registro de fauna e flora do Cretáceo. In: SCHOBENHAUS, C.; CAMOS, D. A.; QUEIROZ, E. T.; WINGE, M.; BERBERT-BORN, M. L. C. (Ed.). **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**. Brasília: DNPM/CPRM – Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e Paleobiológicos (SIGEP), v. 01, p. 113-120.

_____; BRITO, P. M.; SILVA-TELLES, A. C. 1989. Paleontologia de uma camada de folhelhos pirobetuminosos do Membro Romualdo, Formação Santana, na Mina Pedra Branca, Município de Nova Olinda, Ceará. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 11, **Anais**, Curitiba: UFPR/SBP, p. 207-217.

VILA NOVA, B. C.; KELLNER, A. W. A.; SAYÃO, J. M. 2010. Short note on the phylogenetic position of *Cearadactylus atrox*, and comments regarding its relationships to other pterosaurs. **Acta Geoscientica Sinica**, v. 31, sup. 1, p. 73-75.

_____, B. C.; SARAIVA, A. A. F.; MOREIRA, J. K. R., SAYÃO, J. M. 2011. Controlled excavations in the Romualdo Formation Lagerstätte (Araripe Basin, Brazil) and pterosaur diversity: remarks based on new findings. **Palaios**, v. 26, p. 173-179.

_____; SAYÃO, J. M.; NEUMANN, V. H. M. L.; KELLNER, A. W. A. 2014. Redescription of *Cearadactylus atrox* (Pterosauria, Pterodactyloidea) from the Early Cretaceous Romualdo Formation (Santana Group) of the Araripe Basin, Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 34, n. 1, p. 126-134.

VULLO, R.; MARUGÁN-LOBÓN, J.; KELLNER A. W. A.; BUSCALIONI, A. D.; GOMEZ, B.; FUENTE, M.; MORATALLA, J. J. 2012. A new crested pterosaur from the Early Cretaceous of Spain: The first European tapejarid (Pterodactyloidea: Azhdarchoidea). **PLoS ONE**, v. 7, e38800.

WANG, X.; KELLNER, A. W. A.; JIANG, S.; CHENG, X. 2012. New toothed flying reptile from Asia: close similarities between early Cretaceous pterosaur faunas from China and Brazil. **Naturwissenschaften**. *In press*.

_____; KELLNER, A. W. A.; JIANG, S.; MENG, X. 2009. 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.



_____; _____; ZHOU, Z.; CAMPOS, D. A. 2005. Pterosaur diversity and faunal turnover in Craceous terrestrial ecosystems in China. **Nature**, v. 437, p. 875-879.

_____; _____; _____. 2008. Discovery of a rare arboreal forest-dwelling flying reptile (Pterosauria, Pterodactyloidea) from China. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 105, n. 6, p. 1983-1987.

_____; 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**, v. 48, n. 1, p. 16-23.

WELLNHOFER, P. 1977. *Araripedactylus dehmi* nov. gen., nov. sp., ein neuer Flugsaurier aus der Unterkreide von Brasilien. **Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. Hist. Geol.**, v. 17, p. 157-167.

_____. 1985. Neue Pterosaurier aus der Santana-Formation (Apt) der Chapada do Araripe, Brasilien. **Palaeontographica Abt.**, v. 187, p. 105-182.

_____. 1987. New crested pterosaurs from the Lower Cretaceous of Brazil. **Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. Hist. Geol.**, n. 27, p. 175-186.

_____. 1991a. **The Illustrated Encyclopaedia of Pterosaurs**. New York: Crescent Books. 192 p.

_____. 1991b. Weitere Pterosaurierfunde aus der Santana-Formation (Apt) der Chapada do Araripe, Brasilien. **Palaeontographica Abt. A**, v. 215, p. 43-101.

_____; KELLNER, A. W. A. 1991. The skull of *Tapejara wellnhoferi* Kellner (Reptilia, Pterosauria) from the Lower Cretaceous Santana Formation of the Araripe Basin, Northeastern Brazil. **Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. Hist. Geol.**, v. 31, p. 89-106.

WILD, R. 1983. A new pterosaur (Reptilia, Pterosauria) from the Upper Triassic (Norian) of Friuli, Italy. **Gortania – Atti del Museo Friuliano di Storia Naturale**, vol. 5, p. 45-62.

WITTON, M. P. 2008. A new azhdarchoid pterosaur from the Crato Formation (Lower Cretaceous, Aptian?) of Brazil. **Palaeontology**, v. 51, n. 6, p. 1289-1300.

_____. 2009. 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, n. 5, p. 1293-1300.



_____; NAISH, D. 2008. A Reappraisal of Azhdarchid Pterosaur Functional Morphology and Paleoecology. **PLOS ONE**, v. 2, n. 5, e2271.

WOODWARD, A. S. 1907. On a new dinosaurian reptile (*Scleromochlus taylori*, gen. et. sp. nov.) from the Trias of Lossiemouth, Elgin. **Quarterly journal of the Geological Society of London**, vol. 63, p. 140-146.

YOUNG, C. C. 1964. On a new pterosaurian from Sinkiang, China. **Vertebrate Palasiatica**, v. 8, p. 221-225.



Parte II

ARTIGOS

WHAT IS “*PRICESAURUS MEGALODON*”? REASSESSMENT OF AN ENIGMATIC PTEROSAUR

FELIPE LIMA PINHEIRO, CESAR LEANDRO SCHULTZ

Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, IGeo, UFRGS, Cx.P. 15001, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil.
fl_pinheiro@yahoo.com.br, cesar.schultz@ufrgs.br

RAFAEL GIOIA MARTINS NETO[†]

Departamento de Geologia, Campus Cariri, UFC, 63105-040, Juazeiro do Norte, CE, Brasil.

JOSÉ ARTUR FERREIRA GOMES DE ANDRADE

Centro de Pesquisas Paleontológicas da Chapada do Araripe, DNPM, Praça da Sé, 105, 63100-440,
Crato, CE, Brasil. *artur.andrade@dnpm.gov.br*

ABSTRACT – The specimens attributed to “*Pricesaurus megalodon*” are re-examined in order to determine whether they constitute a distinct taxon of pterodactyloid pterosaur. After careful preparation and study, the material (rostral and middle parts of two probably distinct skulls) revealed affinities with the Anhangueridae, especially with the genus *Anhanguera* Campos & Kellner. The taxon “*Pricesaurus megalodon*” is considered here a *nomen nudum* for lacking distinctive diagnostic features and for being published in noncompliance with the standards of the International Code of Zoological Nomenclature.

Key words: pterosaur, Anhangueridae, “*Pricesaurus megalodon*”, Romualdo Formation, Araripe Basin.

RESUMO – Os espécimes atribuídos a “*Pricesaurus megalodon*” são reavaliados com o objetivo de se determinar se estes constituem um táxon distinto de pterossauro pterodactiloide. Após cuidadosa preparação e estudo, o material (um fragmento rostral e a parte média de, provavelmente, dois crânios distintos) revelou afinidades com Anhangueridae, em especial com o gênero *Anhanguera* Campos & Kellner. O táxon “*Pricesaurus megalodon*” é, aqui, considerado como *nomen nudum* por carecer de características diagnósticas distintas e por ter sido publicado em desacordo com as recomendações do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica.

Palavras-chave: pterossauro, Anhangueridae, “*Pricesaurus megalodon*”, Formação Romualdo, bacia do Araripe.

INTRODUCTION

In 1986, in an abstract of a scientific meeting, Martins Neto (1986) proposed the erection of “*Pricesaurus megalodon*”, a new genus and species of pterodactyloid pterosaur from the Romualdo Formation of the Araripe Basin (northeastern Brazil) (Figure 1). The material comprised a rostral and a middle fragment of skull. Though it was found in two separate calcareous concretions, the material was attributed to a single individual by this author. According to Martins Neto (1986), “*P. megalodon*” was a crestless pterodactyloid pterosaur that had the following series of diagnostic features: (i) relative width of premaxillae in respect to maxillae; (ii) reduced intra-alveolar distance; (iii) very deep premaxillary alveoli; and (iv) rounded anterior margin of the nasoantorbital fenestra. These rather imprecise characters were literally translated to English from the original abstract in Portuguese and they will be discussed in more detail below.

Kellner & Campos (1988) analyzed the specimens and stated that the two fragments clearly represented two different individuals, the rostral fragment belonging to a larger animal.

Based on an elevation on the premaxillae of this specimen, suggesting the presence of a sagittal crest, these authors identified it as *Anhanguera* sp. After Kellner & Campos (1988), the other material (the middle part of a skull) was not sufficiently well preserved and prepared to provide an accurate identification. Therefore, these authors attributed the specimen to Pterosauria indet.

Kellner & Campos (1988) concluded that there was not sufficient evidence to support the erection of a new taxon and considered “*Pricesaurus megalodon*” a *nomen vanum*. After this, the taxon was considered “of dubious validity” by Martill (2011).

It is important to remember that, at the time of the proposition of “*Pricesaurus megalodon*”, the knowledge about Romualdo Formation pterosaurs was very incipient, with few formally proposed species - often based on fragmentary material (see Kellner & Tomida, 2000). In fact, the specimens referred to “*P. megalodon*” were never studied in detail or illustrated. Recently, this material was incorporated into the fossil collection of the Centro de Pesquisas Paleontológicas da Chapada do Araripe (CPCA, Crato, Brazil). Further preparation and careful study were

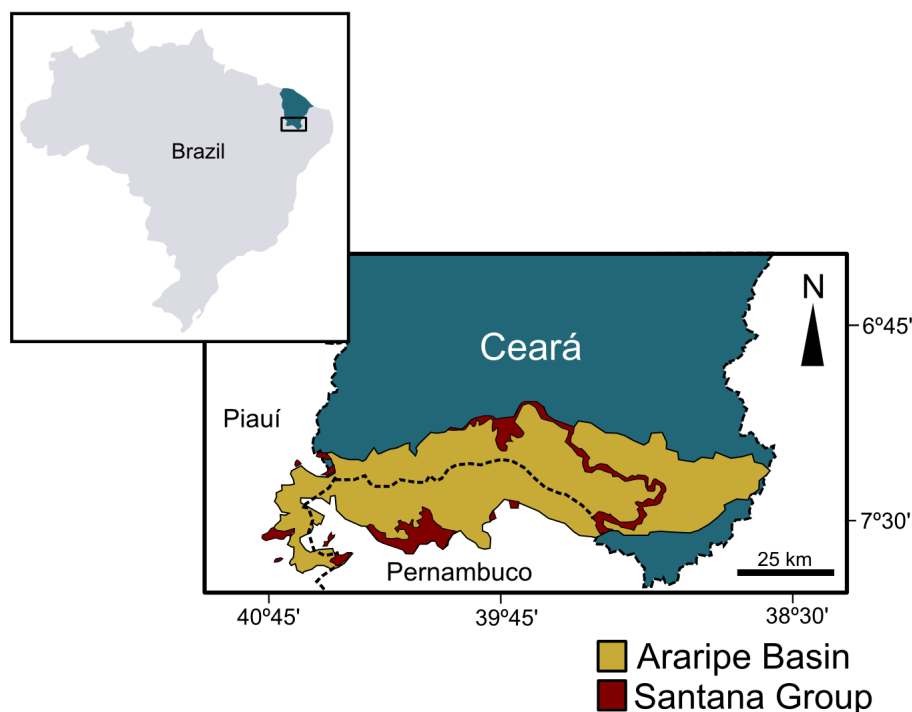


Figure 1. Location map of the Araripe Basin, northeastern Brazil. Names on the map correspond to Brazilian states.

then carried out with the intention to come to a more accurate taxonomic identification, in the light of the present knowledge of Romualdo Formation pterosaurs. The results of this work are reported in the present paper.

GEOLOGICAL SETTING

The sedimentary beds of the Romualdo Formation (Santana Group, ?Albian, Araripe Basin, northeastern Brazil) are characterized by conglomeratic sandstones followed by a transgressive sequence of green and black shales (Assine, 2007). Within the black shales, there is a layer of approximately 5 m in thickness, rich in carbonate concretions, with lateral continuity throughout the basin. This specific layer was probably originated during a mass-mortality event and constitutes the most fossiliferous stratum of the Araripe Basin (Mabesoone & Tinoco, 1973; Assine, 1992, 2007; Vila Nova *et al.*, 2011). In addition to the abundant and diversified fish fauna, the carbonate concretions of the Romualdo Formation have also yielded a number of tetrapod specimens, especially pterosaurs (see Kellner & Tomida, 2000 for a revision).

SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

Suborder PTEROSAURIA Kaup, 1834
Order PTERODACTYLOIDEA Plieninger, 1901
Family ANHANGUERIDAE Campos & Kellner, 1985

Anhanguera Campos & Kellner, 1985

Types species. *Anhanguera blittersdorffi* Campos & Kellner, 1985.

Anhanguera sp.
(Figures 2A-D)

Material. Rostral end of a skull, comprising premaxillae and possibly, maxillae. Housed in the Centro de Pesquisas Paleontológicas da Chapada do Araripe under the collection number CPCA 3592 (Figure 2).

Locality, horizon and age. The specimen comes from the concretion-bearing level of the Romualdo Formation (Santana Group, Araripe Basin), being probably Albian (Early Cretaceous) in age. The exact locality is unknown.

Description. CPCA 3592 is a heavily weathered rostral end of a skull, measuring 90 mm in preserved length and 33 mm in maximum height. The outer bone surface is missing in a considerable part of the specimen but the overall shape of the bones is preserved as an internal mold of calcite. The fused premaxillae probably compose most of the specimen. In dorsal view, it is evident that the rostral expansion is spoon-shaped. Eight alveoli can be distinguished on the right side of the specimen and six on the left side. Although there is no visible suture between the bones, the maxillae may contribute to the posterior part of the specimen, possibly after the seventh alveolus (there is a short diastema between alveoli VII and VIII). The rostral extremity of the specimen is eroded, exposing the internal structure of the most rostral alveoli, in which the first pair is anteriorly faced. Although the alveolar margin is shattered, making it difficult to determine precisely the alveolar sizes, a considerable difference in the diameter of some alveoli is observed. The first and second pairs are considerably smaller than the third and fourth ones. The following two pairs (5th and 6th) are of similar size to the first and second; the 7th and 8th (preserved only on the right side) are slightly larger. At the level with the fourth alveolus, the premaxillae rise dorsally. This is the beginning of a sagittal crest. The dorsal margin of the crest is abraded but the structure reaches its maximum preserved height above alveolus VIII. The palatal surface is also probably

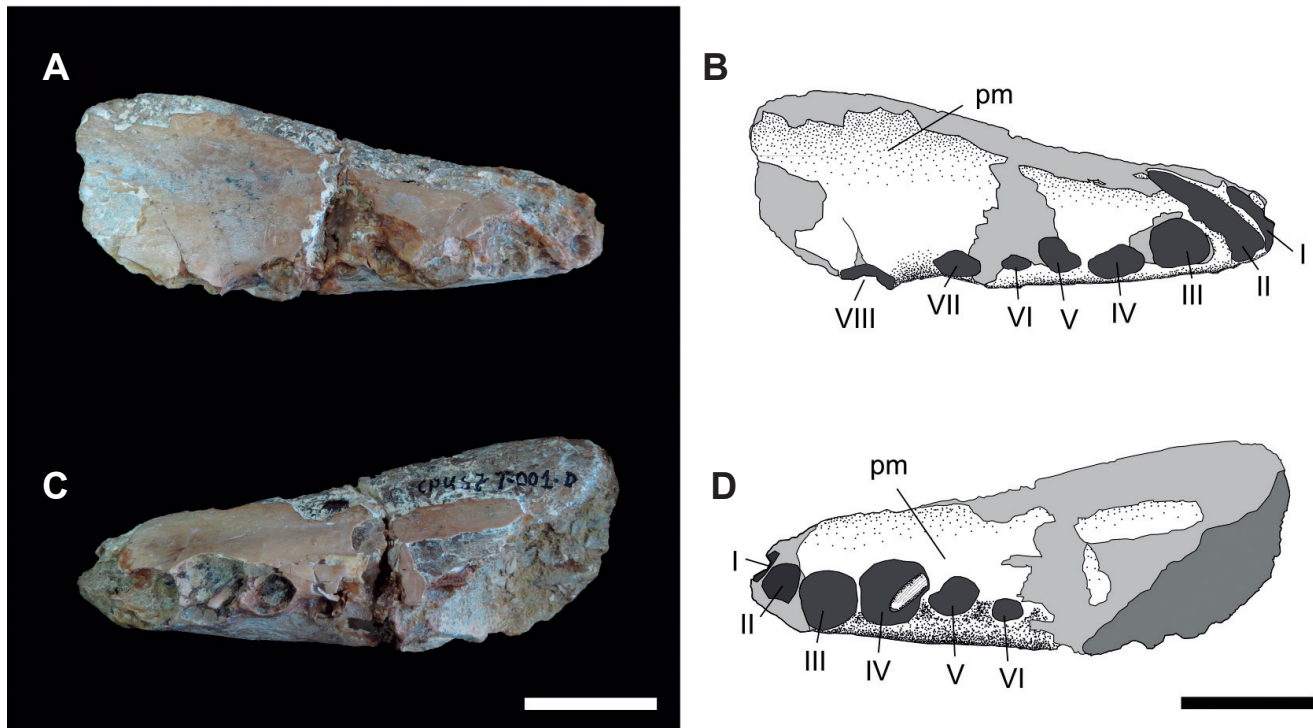


Figure 2. *Anhanguera* sp., specimen CPCA 3592. **A-B**, right lateral view; **C-D**, left lateral view. **Abbreviations:** pm, premaxilla; I-VI, dental alveoli. Scale bars = 25 mm.

formed by the fused premaxillae and is strongly convex. In contrast to the lateral bone surface, the palate has a rough texture. The fourth alveolus in left lateral aspect bears a small conical replacement tooth, which is broken at its extremity and measures 8 mm. The tooth enamel has well-marked longitudinal striae.

cf. *Anhanguera* sp.
(Figures 3A-H, 4)

Material. Middle part of a skull, comprising premaxillae, maxillae, vomers and right jugal/quadratojugal. The specimen is housed at the Centro de Pesquisas Paleontológicas da Chapada do Araripe under the collection number CPCA 3591.

Locality, horizon and age. This specimen, like CPCA 3592, was also found in an unknown locality in the Romualdo Formation (?Albian), Araripe Basin.

Description. CPCA 3591 is a fragmentary pterosaur skull, composed by part of the rostrum and a considerable portion of the nasoantorbital opening, anterior to the nasals. The specimen as preserved is 180 mm long and 52 mm high. Parts of the right jugal/quadratojugal are disarticulated and lie inside the nasoantorbital fenestra, with its ventral margin standing outside the choanae, in palatal view. Although three-dimensional, with little evidence of compression, the specimen is not well preserved. The outermost bone layer is missing on a considerable portion of the left side of the skull, exposing trabecular bone filled with calcite. The venterolateral margin of the right maxilla anterior to the nasoantorbital fenestra is heavily crushed, with the shattered bone, still embedded in matrix, lying adjacent to the skull. Also, the palate anterior to the choanae is crushed and dorso-ventrally

compressed. Most of the alveolar margin was not preserved, but six alveoli can be distinguished near the nasoantorbital opening, in right lateral aspect. The rostral contour of the nasoantorbital fenestra can be precisely delimited only in left lateral aspect because, on the right side of the skull, this region is badly preserved. The displacement of the right jugal suggests that the cranial bones were not completely fused, probably indicating an early to sub-adult ontogenetic stage. Nevertheless, since the original articular surfaces cannot be seen, the displacement of this bone could be also attributed to fractures. The premaxillae and maxillae are well fused, but a thin suture line between these bones is easily distinguishable both in the left and right sides of the skull. Rostrally, the skull is broken at 92 mm from the anterior margin of the nasoantorbital opening, whereas, caudally, most of the jugal processes of the maxillae, as well as most of the posterior process of the fused premaxillae are preserved.

Premaxillae: these bones are medially fused, with no evidence of a suture between the left and right elements. These bones form the entire preserved cranial roof as well as most of the dorsal margin of the nasoantorbital fenestra. Ventrally, thin rectilinear suture lines divide the premaxillae from the maxillae. These sutures run almost parallel to the dorsal margin of the skull. Above the nasoantorbital fenestra, the dorsal surface of the premaxillae is distinctly rounded. Towards the rostral terminus of the preserved skull, however, the dorsal margin of these bones becomes sharp, giving the skull a triangular cross-section. Although a considerable portion anterior to the nasoantorbital opening is preserved, there is no sign of a sagittal premaxillary crest. Nevertheless, the sharp anterior dorsal margin of the premaxillae may suggest that this structure was present at the missing rostral

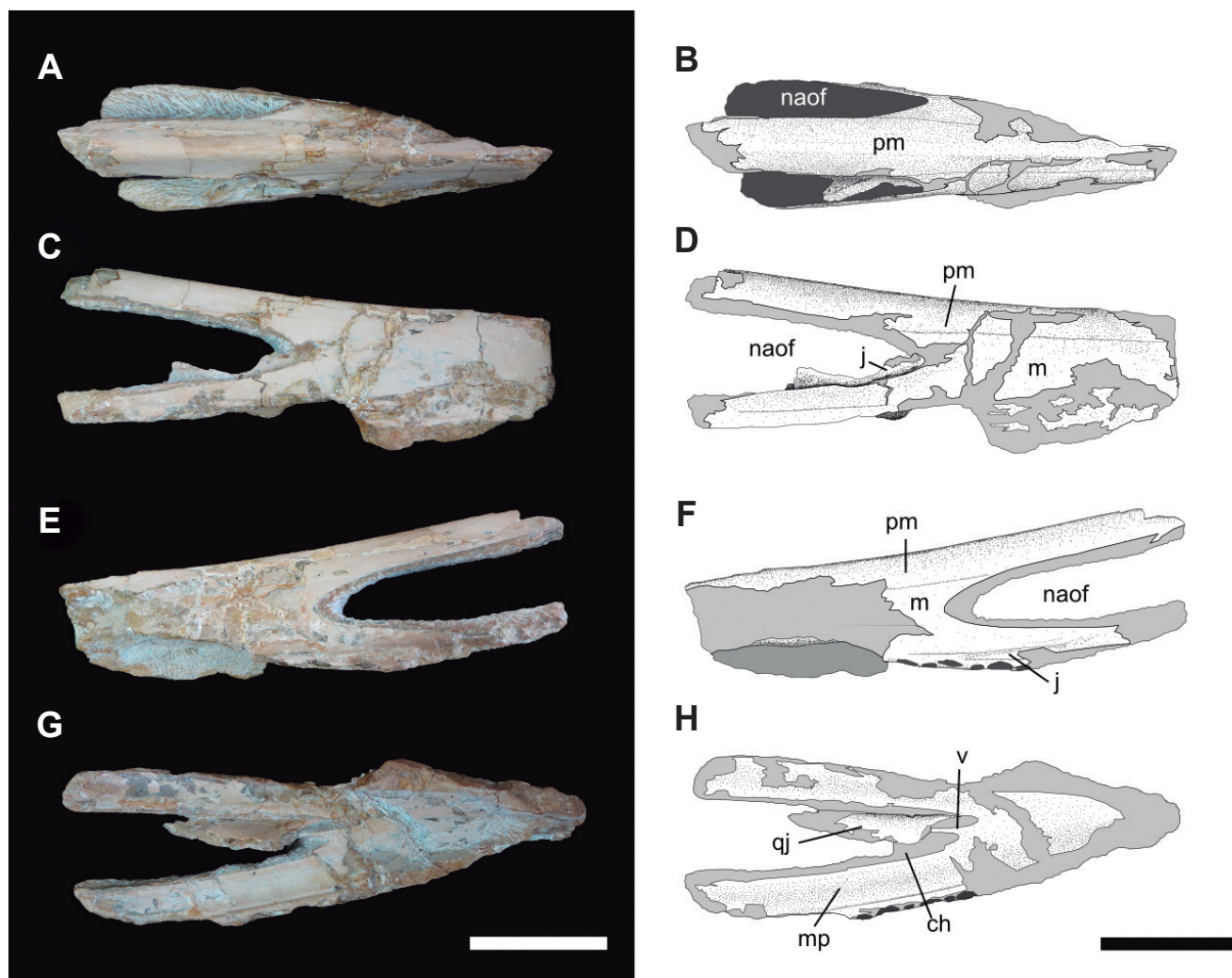


Figure 3. Cf. *Anhanguera* sp., specimen CPCA 3591. **A-B**, dorsal view; **C-D**, right lateral view; **E-F**, left lateral view; **G-H**, palatal view. **Abbreviations:** ch, choanae; j, jugal; m, maxilla; mp, maxillary plate; naof, nasoantorbital fenestra; pm, premaxillae; qj, quadratojugal; v, vomers. Scale bars = 50 mm.

portion of the skull, as was observed for *Anhanguera araripensis* by Kellner & Tomida (2000).

Maxillae: the two maxillae are badly preserved, being crushed on the right side of the skull and lacking the outer bony layer on most of the left side, where trabeculae can be observed. The maxillae are well fused to the premaxillae but can be distinguished from these bones, as described above, by rectilinear suture lines. Short posterodorsal processes border the anteriormost dorsal boundaries of the nasoantorbital fenestrae. Most of the alveolar margin was not preserved but six small tooth sockets can be observed in left lateral aspect. Some of the alveoli are damaged, but the best preserved ones show an oval labio-lingually compressed outline about 6 mm in length and 4 mm in width. The suture lines between the caudal rami of the maxillae and the maxillary processes of the jugals apparently reach a level anterior to the rostral margin of the nasoantorbital fenestrae. In palatal view, the slightly concave palatal plates of the maxillae (see Ösi *et al.*, 2010 for a reinterpretation of the pterosaur palate) margin the choanae anterolaterally, being the rostral limits of these openings placed anteriorly

to the rostral end of the nasoantorbital fenestra. No sutures between the palatal plates of the maxillae and the vomers can be visualized. A thin groove separates the maxillary plates from the alveolar margin. This groove is interpreted by most authors as the suture between the maxillae and palatines (*e.g.* Campos & Kellner, 1985; Wellnhofer, 1985; Veldmeijer, 2003a; but see Ösi *et al.*, 2010).

Vomers: the vomers form a very slim fused element dividing the choanae medially. There is no sign of sutures between these bones and the palatal plates of the maxillae. In CPCA 3591 only the anteriormost portion of the vomers is preserved.

Jugal and quadratojugal: the fragmentary fused right jugal and quadratojugal (Figure 4) are disarticulated and lie deeply in the nasoantorbital fenestra. A probable suture between these two bones can be distinguished medially. The jugal is a flat triradiate bone, badly preserved on its medial surface. The lacrimal and postorbital processes of the jugal are broken, and the proximal portion of the maxillary process is still covered by matrix. The quadratojugal has a slim and acute process that forms the postero-ventral margin of the lower temporal fenestra.

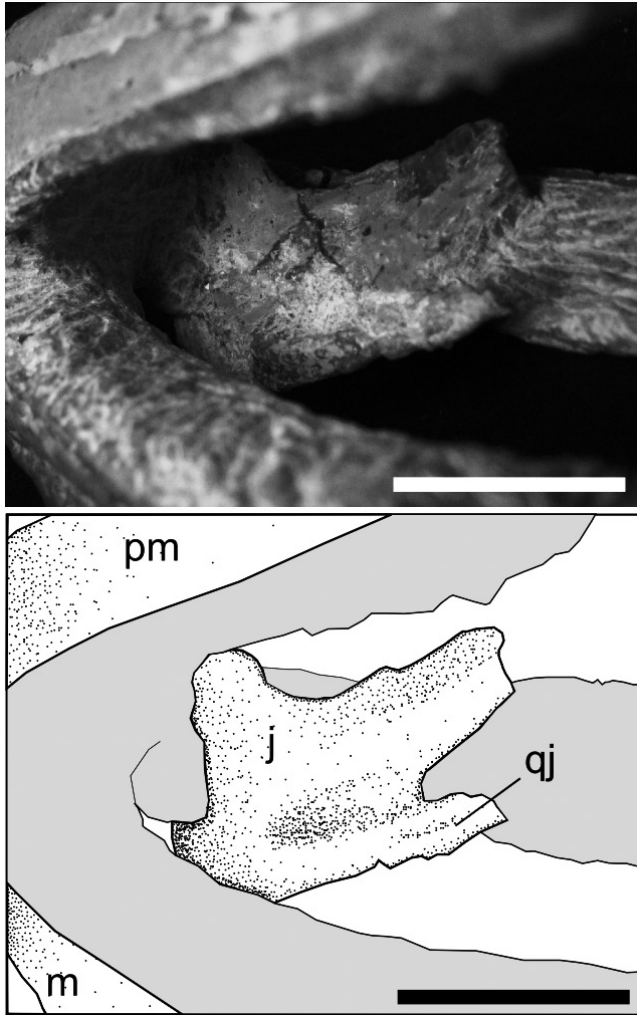


Figure 4. Detail of the right jugal and quadratojugal, displaced inside the nasoantorbital fenestra of specimen CPCA 3591. **Abbreviations:** j, jugal; m, maxilla; pm, premaxilla; qj, quadratojugal. Scale bars = 25 mm.

DISCUSSION AND COMPARISONS

The taxonomy of toothed pterosaurs from the Romualdo Formation is, often, the subject of a strong debate. This issue is mainly due to the difficulty that arises when one compares the

exceptionally well-preserved taxa from this sedimentary unit with the poorly preserved and extremely reworked specimens of the British Cretaceous (Rodrigues & Kellner, 2008). During the course of the Brazilian pterosaur research, a number of taxa from the Araripe Basin were referred to English genera, like *Coloborhynchus* and “*Criorhynchus*” (Fastnacht, 2001; Veldmeijer, 2003a; Veldmeijer, 2006). A detailed approach to the issue is not an objective of the present paper. However, in order to avoid misunderstandings regarding the nomenclature that is herein utilized, it is necessary to make clear that the present study agrees with the work of Rodrigues & Kellner (2008) in that *Coloborhynchus* is a monospecific genus, so far restricted to the species *C. clavirostris* Owen, 1874 and absent in Brazilian deposits. The Brazilian species *Tropeognathus mesembrinus* Wellnhofer, 1987 was attributed to the genus “*Criorhynchus*” by Fastnacht (2001), and this genus was synonymized with *Ornithocheirus* by Unwin (2001). Nevertheless, due to the extremely fragmentary condition of the holotype of *Ornithocheirus simus* (=“*Criorhynchus*” *simus*), the specimen that is usually compared with *T. mesembrinus*, here is regarded *Tropeognathus* as a valid genus, at least until more information on *O. simus* becomes available. The fact that the type specimens of *O. simus* have few characteristic morphological features was also recognized by Fastnacht (2001). It seems, therefore, unwise to synonymize a genus that is represented by complete cranial material taking into account one species is represented only by an almost uninformative fragment. The validity of *Tropeognathus* is in agreement with the works of Wellnhofer (1987), Kellner & Tomida (2000) and Rodrigues & Kellner (2008).

As mentioned in the introduction of this paper, Kellner & Campos (1988) regarded the two specimens here described as incompatible in size, and for that reason, belonging to two different individuals. Nevertheless, using the holotype of *Anhanguera blittersdorffii* (MN-4805-V) as reference, we considered the sizes of the specimens compatible (*i.e.* the specimens probably came from animals of similar sizes) (Figure 5). On the other hand, collecting data are nonexistent, but the two specimens come from distinct calcareous concretions (this fact was originally observed by R.G.M.N., coauthor of this paper). Therefore, there is no concrete evidence to believe that they come from a single animal.

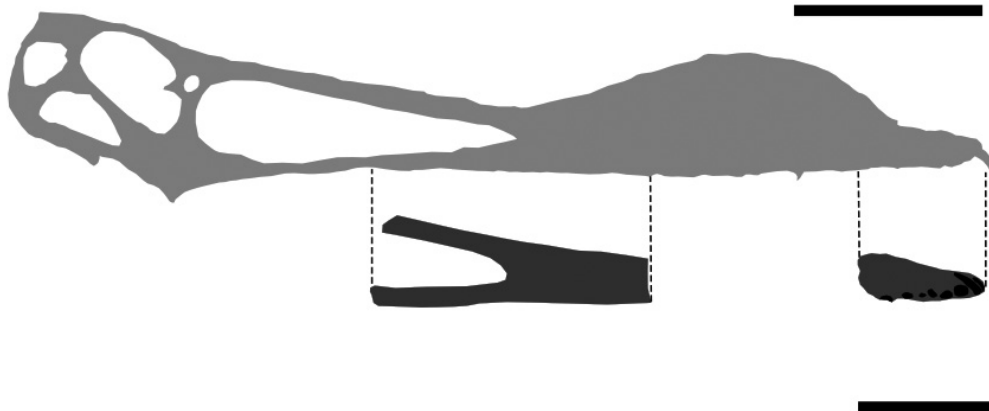


Figure 5. Comparison between the proportions of the specimens CPCA 3591, 3592 (below) and the holotype of *Anhanguera blittersdorffii* (above). Scale bars = 100 mm.

The overall shape of CPCA 3592 follows the usual morphology of anhanguerid pterosaurs like *Anhanguera blittersdorffi* and *A. piscator* Kellner & Tomida, 2000. Comparisons are limited due to the bad state of preservation of this specimen, which obliterates features such as the exact size of the sagittal crest (this structure is dorsally abraded). In CPCA 3592, the rostral limit of the premaxillary crest is situated above the 4th-5th alveoli, a character that contrasts with the condition observed in *Tropeognathus mesembrinus*, since in the latter, the sagittal crest extends until the rostral tip of the skull (Wellnhofer, 1987). *Cearadactylus atrox* Leonardi and Borgomanero, 1985 was also revealed to bear a premaxillary crest (Vila Nova *et al.*, 2010) (see below). Nevertheless, until more detailed data are published, comparisons of the crest of *C. atrox* with the one of CPCA 3592 are impossible. The comparative sizes of the teeth in CPCA 3592 (as inferred by the diameters of the alveoli) are similar to those found in *A. blittersdorffi* and *A. piscator* in the aspect that the most anterior ones represent larger teeth, the 3rd and 4th pairs being the largest ones (Campos & Kellner, 1985; Kellner & Tomida, 2000). As observed by Kellner & Tomida (2000) for *A. piscator*, the 5th and 6th pairs are smaller than the 4th and 7th. This is also observed in *A. blittersdorffi* and *A. santanae* (Wellnhofer, 1985), with this character being regarded as typical of the genus *Anhanguera* (see Kellner & Tomida, 2000). Veldmeijer (2006) mapped alveolar and diastema sizes for a number of toothed pterosaurs from the Araripe Basin (referred by him to *Coloborhynchus*). A regular pattern of alveolar sizes was recognized, supporting the observations of Kellner & Tomida (2000). It is important to remark that most of the specimens studied by Veldmeijer (2006) are attributed to *Anhanguera* by Kellner & Tomida (2000), and this is the position supported herein. Also, the shattered alveolar margin of CPCA 3592 prevents from making precise measurements of the alveoli on this specimen and the tooth sockets can be only compared in their relative sizes. For instance, in CPCA 3592, the corresponding alveoli often show different sizes on the right and left side of the specimen.

CPCA 3592 is here attributed to the genus *Anhanguera*, based on the presence of a premaxillary crest that does not extend to the tip of the premaxillae and on the comparative sizes of the 5th and 6th pairs of alveoli in respect to the 4th and 7th pairs. This specimen is morphologically comparable with *A. blittersdorffi* and *A. piscator*, having a size intermediate between the holotypes of these two species.

The attribution of some species we refer to as *Anhanguera* to the genus *Coloborhynchus* by some authors (e.g. Fastnacht, 2001; Unwin, 2001; Veldmeijer, 2006; Martill & Unwin, 2012) was based mainly on a reflected palatal surface at the tip of the rostrum, exposing anteriorly the first pair of alveoli. According to those authors, this palatal reflection is present both in *Anhanguera* and *Coloborhynchus*, being much more developed in the latter. As we discussed above, we recognize *Coloborhynchus* as a monospecific genus, restricted to the British Cretaceous. This assumption follows the extensive revision of this taxon by Rodrigues & Kellner (2008). Nevertheless, taking in consideration this feature, CPCA 3592

does not have a pronounced anterior reflection of the palate and, even if we followed the taxonomic framework proposed most recently by Martill & Unwin (2012), this specimen would still be classified as *Anhanguera*.

CPCA 3591, in all its preserved extension, lacks a median premaxillary crest. Nevertheless, towards the rostral limits of the specimen, the dorsal margin of the premaxillae becomes sharper, suggesting that a premaxillary crest was present. Premaxillary crests restricted to the rostrum are well spread among toothed pterosaurs from the Romualdo Formation (Campos & Kellner, 1985; Wellnhofer, 1987; Wellnhofer, 1991; Kellner & Tomida, 2000; Veldmeijer, 2003a). Until now, only *Brasileodactylus*, *Barbosania* and *Unwindia* securely lacked this structure (Veldmeijer 2003b; Veldmeijer *et al.*, 2009; Elgin & Frey, 2011; Martill, 2011). The genus *Brasileodactylus* is also found in the older Crato Formation (Sayão & Kellner, 2000). *Ludodactylus sibbicki* Frey, Martill & Buchy, 2003 lacks a premaxillary crest but this taxon is, so far, restricted to the Crato Formation (Frey *et al.*, 2003). The holotype of *Cearadactylus atrox* (another taxon described as crestless by Leonardi & Borgomanero, 1985) revealed after further preparation and study by Vila Nova *et al.* (2010) that the premaxillae of this pterosaur also bear a crest, though there is no evidence of a similar structure on the dentary. CPCA 3591 differs from *C. atrox* in the aspect that, in the latter, the maxillae does not participate in the formation of the dorsal margin of the nasoantorbital fenestra whereas, in CPCA 3591, as well as, seemingly, in all anhanguerids, a small posterodorsal process of the maxilla forms the anterodorsal boundary of the opening.

It is noteworthy that, following the work of Vila Nova *et al.* (2010), most of the diagnostic features formerly attributed to *Cearadactylus atrox* by Leonardi & Borgomanero (1985) and, later, by Unwin (2002) are biased by the fact that the fossil was adulterated at the time of the first description of the species. A better understanding of *Cearadactylus* and its relationships within Pterodactyloidea will be possible with the redescription of the totally prepared holotype.

The position of the premaxillary crest with respect to the anterior margins of the nasoantorbital fenestrae varies considerably among anhanguerid pterosaurs (Figure 6). In some taxa, such as *Anhanguera blittersdorffi* and *A. piscator*, the crests begin above or shortly after the rostral limits of this opening (Campos & Kellner, 1985; Kellner & Tomida, 2000). An intermediate condition can be observed in *Tropeognathus*, *A. araripensis* and *A. spielbergi*, in which the crest begins at a short distance anterior to the fenestrae (Wellnhofer, 1987; Kellner & Tomida, 2000; Veldmeijer, 2003a). In *A. santanae* the posterior limit of the crest is at a distance almost as long as the length of the nasoantorbital fenestra itself. Considering that the rostral sharpening of the dorsal margin of the premaxillae is indeed an indication of the presence of a sagittal crest, as observed by Kellner & Tomida (2000) for *A. araripensis*, the distance between the anterior border of the nasoantorbital opening and the presumed beginning of this structure in CPCA 3591 is comparable to the condition found in *A. santanae*.

The taxonomic validity of the presence/absence of cranial

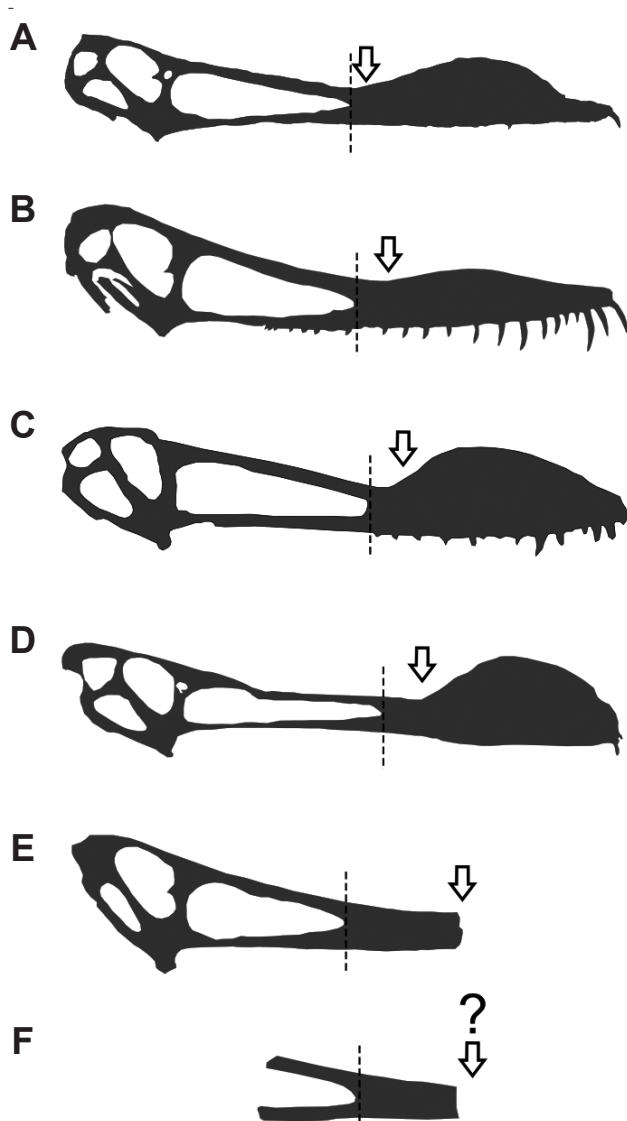


Figure 6. Position of the posterior end of the premaxillary crest with respect to the anterior margin of the nasoantorbital fenestra in some representative anhanguerids. **A**, *Anhanguera blittersdorffii* Campos & Kellner, 1985; **B**, *Anhanguera piscator* Kellner & Tomida 2000; **C**, *Anhanguera spielbergi* Veldmeijer, 2003a; **D**, *Tropeognathus mesembrinus* Wellnhofer, 1987; **E**, *Anhanguera santanae* (Wellnhofer, 1985); **F**, CPCA 3591. Not to scale.

crests and of the overall morphology of this structure in Romualdo Formation pterosaurs is not unanimously accepted. Some authors regard this structure as potentially sexually dimorphic and, thus, of limited diagnostic value (e.g. Bennett, 1992; Veldmeijer, 2006). In fact, pterosaur cranial crests were, probably, mostly display structures and a certain level of sexual dimorphism would be expected. Bennett (1992) proposed sexual dimorphism for the genus *Pteranodon*, taking into account the morphology of cranial crests in association with postcranial elements, such as the pelvic girdle. Nevertheless, due to the low number of pterosaur specimens with associated cranial and postcranial material in the Romualdo Formation, this issue cannot be assessed at the present time. In addition, although the presence and morphology of cranial crests have been traditionally regarded as of taxonomic value

by most authors, the different pterosaur taxa from the Romualdo Formation are, in the majority of cases, also distinguishable by other, presumably, more reliable morphological features (see Kellner & Tomida, 2000 for a revision).

The overall shape of *Tropeognathus*, the other genus (aside from *Anhanguera* and *Cearadactylus*) of crested toothed pterosaurs from the Romualdo Formation, the reduced number of teeth below the nasoantorbital fenestra of this pterosaur (as well as the their considerably smaller sizes) and the presence of a massive premaxillary crest that begins close to the rostral margin of the nasoantorbital opening are clearly distinguishable from the conditions observed in CPCA 3591. As discussed above, CPCA 3591 also differs from *Cearadactylus* because of the participation of the maxillae in the dorsal margin of the nasoantorbital fenestra. So far, only the genus *Anhanguera* presents morphotypes (*A. santanae*) where the premaxillary crest begins at a considerable distance from the nasoantorbital opening (Wellnhofer, 1991; Kellner & Tomida, 2000). Other similarities with this genus would include the disposition of the preserved alveoli, the shape of the nasoantorbital fenestra and the contribution of the maxillae to this opening. Assuming that CPCA 3591 indeed had a premaxillary crest, this specimen is compatible with this genus and very similar to *A. santanae*. Nevertheless, CPCA 3591 differs from *A. santanae* by the extension of the choanae that, in this specimen, end at a level anterior to the rostral limits of the nasoantorbital fenestrae, although this character could be an artifact of the badly preserved state of the material (the palate is slightly compressed and the right choana is more anteriorly displaced than the left one). Therefore, we consider here CPCA 3591 as cf. *Anhanguera*, based on the probable presence of a premaxillary sagittal crest that begins at a considerable distance from the nasoantorbital opening.

One of the argued diagnostic features of "*Pricesaurus megalodon*" ("very deep premaxillary alveoli") is related to CPCA 3592. The characters "*relative width of premaxillae in respect to maxillae*" and "*rounded anterior margins of the nasoantorbital fenestra*" refer to CPCA 3591, whereas "*reduced intra-alveolar distance*" could be attributed to both specimens (see Martins Neto, 1986).

In CPCA 3592, the alveolar margin is shattered and the real limits of the alveoli cannot be securely defined. Some of the most anterior ones seem, superficially, unusually big and deep. Nevertheless, this is apparently an artifact of the broken outer bony layer, which exposes the internal alveolar structure. Regarding the "*relative width of premaxillae in respect to maxillae*", this character is rather imprecise, lacking a more accurate explanation by Martins Neto (1986). In our understanding, the proportion of these two bones does not show any major differences between CPCA 3591 and other pterosaurs such as *Anhanguera araripensis*, *A. blittersdorffii* and *A. piscator*, the same being true for the "*rounded anterior margins of the nasoantorbital fenestra*". The supposed "*reduced intra-alveolar distance*" is probably also biased by the badly preserved alveolar margin. In CPCA 3591, only three alveoli preserve their original outline and the other ones are artificially enlarged due to a taphonomic artifact.

Even if “*Pricesaurus megalodon*” had unique diagnostic features, the erection of this taxon by Martins Neto (1986) is in unconformity with Article 8 of the International Code of Zoological Nomenclature, which states:

“8.2. *Publication may be disclaimed. A work that contains a statement to the effect that it is not issued for public and permanent scientific record, or for purposes of zoological nomenclature, is not published within the meaning of the Code*” (International Code of Zoological Nomenclature, 1999).

Therefore, to be considered valid, a name must be published in a vehicle that guarantees its permanence on the scientific record and its public access, with names published in meeting abstracts not being accepted for these reasons. Thus, “*Pricesaurus megalodon*” shall be considered a *nomen nudum*.

CONCLUSIONS

The specimens described as “*Pricesaurus megalodon*” are attributable to *Anhanguera* sp. (CPCA 3592) and cf. *Anhanguera* (CPCA 3591), with all the diagnostic features proposed originally being dubious or invalid. Because of that and since the specimens were not formally described following the guidelines of the International Code of Zoological Nomenclature, this name is considered a *nomen nudum*.

ACKNOWLEDGEMENTS

The initial studies of “*Pricesaurus megalodon*” specimens were carried out before the premature death of R.G. Martins Neto (1954-2010). Rafael, coauthor of the present paper, devoted 24 years of his life to research on Araripe Basin fossils. His extensive work on Crato Formation arthropods will, certainly, influence generations of researchers. Rafael Martins Neto’s death was a great loss for Brazilian paleontology and we express here our grief and gratitude. The authors would also like to thank the American Museum of Natural History, New York, USA (in particular, M. Norell and C. Mehling), A. Kellner (Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brazil), Á. Saraiva (Museu de Paleontologia de Santana do Cariri, Brazil), O. Rauhut (Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, Munich, Germany), E. Frey (Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe, Germany), R. Schoch (Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Germany), L. Steel (The Natural History Museum, London, England) and M. Riley (Sedgwick Museum of Earth Sciences, Cambridge, England) for allowing access to fossil collections. The visit to the AMNH was funded by a Collection Study Grant (Richard Gilder Graduate School), whereas research at the BSP was possible thanks to a Deutscher Akademischer Austausch Dienst (DAAD) scholarship. Thanks are given to A. Boos for language revision. Also, the sharp revisions provided by A. Veldmeijer and A. Ösi substantially improved this paper. This work was partially funded by the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) through scholarships granted to FLP and CLS. and the Instituto de Geociências of the Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brazil.

REFERENCES

- Assine, M.L. 1992. Análise estratigráfica da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, **22**:289-300.
- Assine, M.L. 2007. Bacia do Araripe. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, **15**:371-389.
- Bennett, S.C. 1992. Sexual dimorphism of *Pteranodon* and other pterosaurs, with comments on cranial crests. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **12**:422-434.
- Campos, D.A. & Kellner, A.W.A. 1985. Panorama of the flying reptiles study in Brazil and South America. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **57**:454-466.
- Elgin, R.A. & Frey, E. 2011. A new ornithocheirid, *Barbosania gracilirostris* gen. et sp. nov. (Pterosauria, Pterodactyloidea) from the Santana Formation (Cretaceous) of NE Brazil. *Swiss Journal of Palaeontology*, **130**:259-275. doi:10.1007/s13358-011-0017-4
- Fastnacht, M. 2001. First record of *Coloborhynchus* (Pterosauria) from the Santana Formation (Lower Cretaceous) of the Chapada do Araripe, Brazil. *Paläontologische Zeitschrift*, **75**:23-36.
- Frey, E.; Martill, D.M. & Buchy, M.-C. 2003. A new crested ornithocheirid from the lower Cretaceous of northeastern Brazil and the unusual death of an unusual pterosaur. In: E. Buffetaut & J.M. Mazin (eds.) *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*, Geological Society Special Publications, **217**, p. 55-63.
- International Commission on Zoological Nomenclature, 1999. International Code of Zoological Nomenclature, 4th ed. The International Trust of Zoological Nomenclature.
- Kellner A.W.A. & 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**:460-469.
- Kellner, A.W.A. & 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*, Tokyo, National Science Museum, 135 p.
- Leonardi, G. & Borgomanero, G. 1985. *Cearadactylus atrox* nov. gen., nov. sp. Novo Pterosauria (Pterodactyloidea) da chapada do Araripe, Ceará, Brasil. Brasília, *Coletânea de Trabalhos Paleontológicos*, Brasília, Departamento Nacional da Produção Mineral, p. 75-80. (Série Geologia 27, Seção Paleontologia e Estratigrafia 2).
- Mabesoone, J.M. & Tinoco, I.M. 1973. Paleogeology of the Aptian Santana Formation (Northeastern Brazil). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **14**:97-118.
- Martill, D.M. 2011. A new pterodactyloid pterosaur from the Santana Formation (Cretaceous) of Brazil. *Cretaceous Research*, **32**:236-243. doi:10.1016/j.cretres.2010.12.008
- Martill, D.M. & Unwin, D.M. 2012. The world’s largest toothed pterosaur, NHMUK R481, an incomplete rostrum of *Coloborhynchus capito* (Seeley, 1870) from the Cambridge Greensand of England. *Cretaceous Research*, **34**:1-9. doi:10.1016/j.cretres.2011.09.003
- Martins Neto, R.G. 1986. *Pricesaurus megalodon* nov. gen. nov. sp. (Pterosauria, Pterodactyloidea), Cretáceo Inferior, Chapada do Araripe (NE-Brasil). *Ciência e Cultura (suplemento)*, **38**:757.
- Ösi, A.; Prondvai, E.; Frey, E. & Pohl, B. 2010. New interpretation of the palate of pterosaurs. *The Anatomical Record*, **293**:243-258. doi:10.1002/ar.21053
- Rodrigues, T. & Kellner, A.W.A. 2008. Review of the pterodactyloid pterosaur *Coloborhynchus*. *Zitteliana*, **B 28**:219-228.

- Sayão, J.M. & Kellner, A.W.A. 2000. Description of a pterosaur rostrum from the Crato member, Santana Formation (Aptian – Albian) Northeastern, Brazil. *Boletim do Museu Nacional, Nova Série, Geologia*, **54**:1-8.
- Unwin, D.M. 2001. An overview of the pterosaur assemblage from the Cambridge Greensand (Cretaceous) of Eastern England. *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin, Geowissenschaftliche Reihe*, **4**:189-221.
- Unwin, D.M. 2002. On the systematic relationships of *Cearadactylus atrox*, an enigmatic Early Cretaceous pterosaur from the Santana Formation of Brazil. *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin, Geowissenschaftliche Reihe*, **5**:239-263.
- Veldmeijer, A.J. 2003a. Description of *Coloborhynchus spielbergi* sp. nov. (Pterodactyloidea) from the Albian (Lower Cretaceous) of Brazil. *Scripta Geologica*, **125**:35-139.
- Veldmeijer, A.J. 2003b. Preliminary description of a skull and wing of a Brazilian Cretaceous (Santana Formation; Aptian-Albian) pterosaur (Pterodactyloidea) in the collection of the AMNH. *PalArch*, p. 1-13.
- Veldmeijer, A.J. 2006. *Toothed pterosaurs from the Santana Formation (Cretaceous; Aptian-Albian) of northeastern Brazil*. Utrecht University, PhD. thesis, 269 p.
- Veldmeijer, A.J.; Meijer, H.J.M. & Signore, M. 2009. Description of Pterosaurian (Pterodactyloidea: Anhangueridae, *Brasileodactylus*) remains from the Lower Cretaceous of Brazil. *DEINSEA*, **13**:9-40.
- Vila Nova, B.C.; Kellner, A.W.A. & Sayão, J.M. 2010. Short note on the phylogenetic position of *Cearadactylus atrox*, and comments regarding its relationships to other pterosaurs. *Acta Geoscientica Sinica*, **31**(supp. 1):73-75.
- Vila Nova, B.C.; Saraiva, A.A.F.; Moreira, J.K.R. & Sayão, J.M. 2011. Controlled excavations in the Romualdo Formation Lagerstätte (Araripe Basin, Brazil) and pterosaur diversity: Remarks based on new findings. *Palaios*, **26**:173-179. doi: 10.2110/palo.2010.p10-072r
- Wellnhofer, P. 1985. Neue Pterosaurier aus der Santana-Formation (Apt) der Chapada do Araripe, Brasilien. *Palaeontographica Abteilung A*, **187**:105-182.
- Wellnhofer, P. 1987. New crested pterosaurs from the Lower Cretaceous of Brazil. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie*, **27**:175-186.
- Wellnhofer, P. 1991. Weitere Pterosaurierfunde aus der Santana-Formation (Apt) der Chapada do Araripe, Brasilien. *Palaeontographica Abteilung, A*, **215**:43-101.

Received in March, 2012; accepted in August, 2012.

An Unusual Pterosaur Specimen (Pterodactyloidea, ?Azhdarchoidea) from the Early Cretaceous Romualdo Formation of Brazil, and the Evolution of the Pterodactyloid Palate

Felipe L. Pinheiro^{1,2*}, Cesar L. Schultz¹

1 Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, IGeo, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Avenida Bento Gonçalves, Porto Alegre, Brazil, **2** Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, Munich, Germany

Abstract

A new and unusual specimen of a probable azhdarchoid pterosaur is described for the Early Cretaceous (Albian) Romualdo Formation of Brazil. The specimen consists of a palate that, although fragmentary, has a unique morphology differing from all other known pterosaurs with preservation of palatal elements. The new specimen probably indicates the presence of a yet undescribed pterodactyloid taxon for Romualdo Formation and brings new information on pterosaur diversity of this sedimentary unity. Mainly due to the rarity of pterodactyloid specimens with palate preservation, this structure has been overlooked in this clade. Here, we reassess the palatal anatomy of Pterodactyloidea, revealing an intriguing variety of morphotypes and evolutionary trends, some of them described here for the first time. The morphological disparity displayed by different pterodactyloid taxa may be further evidence of the presence of diverse feeding strategies within the clade.

Citation: Pinheiro FL, Schultz CL (2012) An Unusual Pterosaur Specimen (Pterodactyloidea, ?Azhdarchoidea) from the Early Cretaceous Romualdo Formation of Brazil, and the Evolution of the Pterodactyloid Palate. PLoS ONE 7(11): e50088. doi:10.1371/journal.pone.0050088

Editor: Andrew A. Farke, Raymond M. Alf Museum of Paleontology, United States of America

Received: August 16, 2012; **Accepted:** October 16, 2012; **Published:** November 21, 2012

Copyright: © 2012 Pinheiro, Schultz. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Funding: Funding visit to AMNH was funded by a Collection Study Grant (Richard Gilder Graduate School - <http://rggs.amnh.org/>), whereas research at the Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie was possible thanks to a Deutscher Akademischer Austauschdienst (<http://www.daad.de/>) scholarship. This work was also partially funded by the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (<http://www.cnpq.br/>) through scholarships granted to FLP and CLS. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript. No additional external funding received for this study.

Competing Interests: The authors have declared that no competing interests exist.

* E-mail: fl_pinheiro@yahoo.com.br

Introduction

The fragile nature of pterosaur skeletons has had the effect of limiting superior preservation of their remains to isolated *Lagerstätten* throughout the world [1,2]. Even in these deposits, three-dimensional preservation rarely occurs. In most cases, pterosaur fossils are crushed, and important anatomical features are often obliterated. As a consequence, some details of pterosaur anatomy remain poorly known, which frequently leads to misinterpretations of structures. A good example of this is the pterosaur palate, because its study depends on either three-dimensionally preserved specimens or on exceptionally rare palatal views of compressed skulls. Principally because of this limitation, some bones and structures have been misidentified throughout the literature [3].

Only recently was a new interpretation of the pterosaur palate made [3], in a study that utilized the Extant Phylogenetic Bracket [4] to identify homologous structures in the palates of pterosaurs, birds and crocodiles. Although this new research, focusing on pterosaur palate anatomy, did indeed improve our understanding of this structure, it was focused primarily on non-pterodactyloids. Examining the palates of well-known pterodactyloid pterosaurs, in addition to those of still-unpublished specimens, led us to the conclusion that some anatomical features and evolutionary trends

were not yet properly described for this clade. Therefore, a new examination of this subject is needed.

The Romualdo Formation of the Araripe Basin (Early Cretaceous of Northeastern Brazil) (Figure 1) is probably the world's most abundant source of three-dimensionally preserved pterosaur specimens, with some of the best pterodactyloid fossils with preservation of the palate, such as *Anhanguera blittersdorffii* [5], *A. araripeensis* [6], *Tapejara wellnhoferi* [7], and *Tropeognathus mesembrinus* [8] having been found in its sediments. In fact, palatal features are often used in the diagnosis of pterosaur taxa from the Romualdo Formation, such as *Thalassodromeus sethi* [9], *Tupuxuara leonardii* [10], and *Tropeognathus mesembrinus*, among others. As will be discussed here, palatal morphology can be especially helpful in determining the taxonomy of azhdarchoid pterosaurs from this formation. The three-dimensionally preserved specimens from the Romualdo Formation, in addition to other specimens with exposed palates, can also assist in acquiring knowledge of the anatomy and evolution of this structure within the Pterodactyloidea.

We describe here a new and unusual pterodactyloid pterosaur specimen from the Romualdo Formation. The new material consists of a fragmentary palate and, although very incomplete, displays a combination of anatomical features so far never observed in other pterodactyloids. In addition, the anatomy and

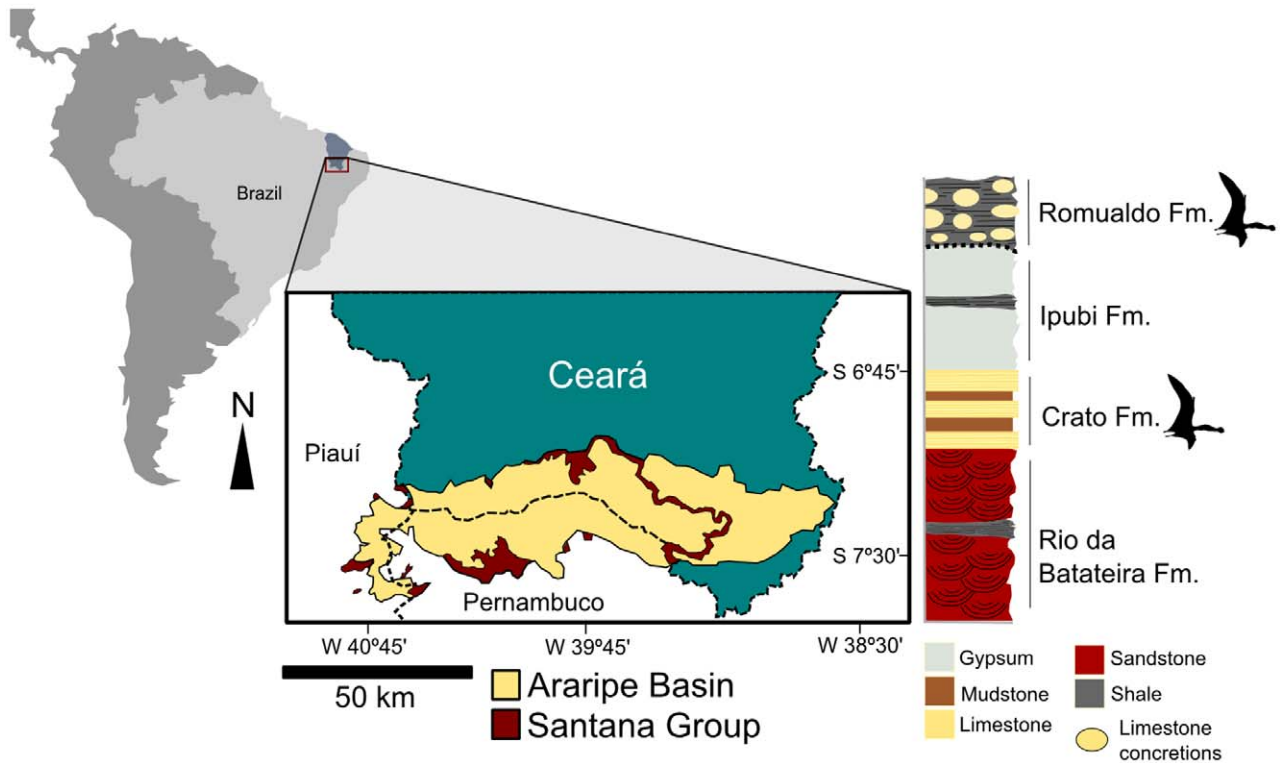


Figure 1. Location map of the Araripe Basin, northeastern Brazil and simplified stratigraphic chart of the Santana Group.
doi:10.1371/journal.pone.0050088.g001

evolution of the pterodactyloid palate is reassessed, evidencing interesting morphologies and evolutionary trends within the clade.

Methods

Specimen MPSC R 859 was mechanically prepared by FLP at the Vertebrate Paleontology Laboratory of Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil. Most of the other specimens analyzed and described in this paper were first hand examined by FLP, whilst other data utilized for comparisons were obtained from the literature.

Institutional Abbreviations: AMNH: American Museum of Natural History, New York, New York, USA; BSP: Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, Munich, Germany; DGM: Museu de Ciências da Terra, Rio de Janeiro, Brazil; IMCF: Iwaki Coal and Fossil Museum, Iwaki, Japan; KUPV: Museum of Natural History, University of Kansas, Lawrence, USA; MN: Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brazil; MPSC: Museu de Paleontologia de Santana do Cariri, Santana do Cariri, Brazil; SMNK: Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe, Germany; TMM: Texas Memorial Museum, Austin, USA; UOSG/SÃO: Collection Oberli, St. Gallen, Switzerland; YPM: Peabody Museum of Natural History, New Haven, Connecticut, USA.

Results

Systematic Paleontology

PTEROSAURIA Kaup 1834 [11].

PTERODACTYLOIDEA Plieninger 1901 [12].

?AZHDARCHOIDEA Nessov 1984 [13] (*sensu* Unwin 2003 [14]).

Gen. et sp. indet.

Material. A fragmentary palate, composed mainly by the maxillae, vomers and, probably, palatines (Figure 2). The specimen is housed at the Museu de Paleontologia de Santana do Cariri (Ceará, Brazil) under the collection number MPSC R 859.

Locality and horizon. The specimen comes from a calcareous concretion typical of the Romualdo Formation of Araripe Basin. Nevertheless, the exact locality is unknown. The Romualdo Formation, one of the formations that compose the Santana Group, crops out throughout the Araripe Plateau, close to the boundaries of Ceará, Pernambuco and Piauí States, Northeastern Brazil (Figure 1) and is usually dated as Albian. For further information on Romualdo Formation geology, paleoecology and age, see Mabesoone and Tinoco [15], Assine [16,17] and Martill [18].

Description

MPSC R 859 is a fragmentary pterosaur palate, consisting of a portion of the maxillae (primarily in the form of the palatal maxillary plates), the vomers and, most likely, the palatines. The specimen has 153 mm of preserved length and 46 mm of maximum width. The straight, unbroken dorsal margins suggest that the preserved portion of the maxillae were situated under anteroposteriorly extended nasoantorbital fenestrae. Although fragmentary, the specimen is very well preserved, presenting no signs of compression. The ventral surface was exposed on the outside of the calcareous concretion and is considerably weathered. The dorsal surface was only partially prepared, because the bone becomes very thin (less than 0.5 mm thick) and fragile at the posterior half of the specimen. The choanae and the suborbital fenestrae are partially preserved. The specimen is broken approximately 97 mm from the anterior margins of the choanae,

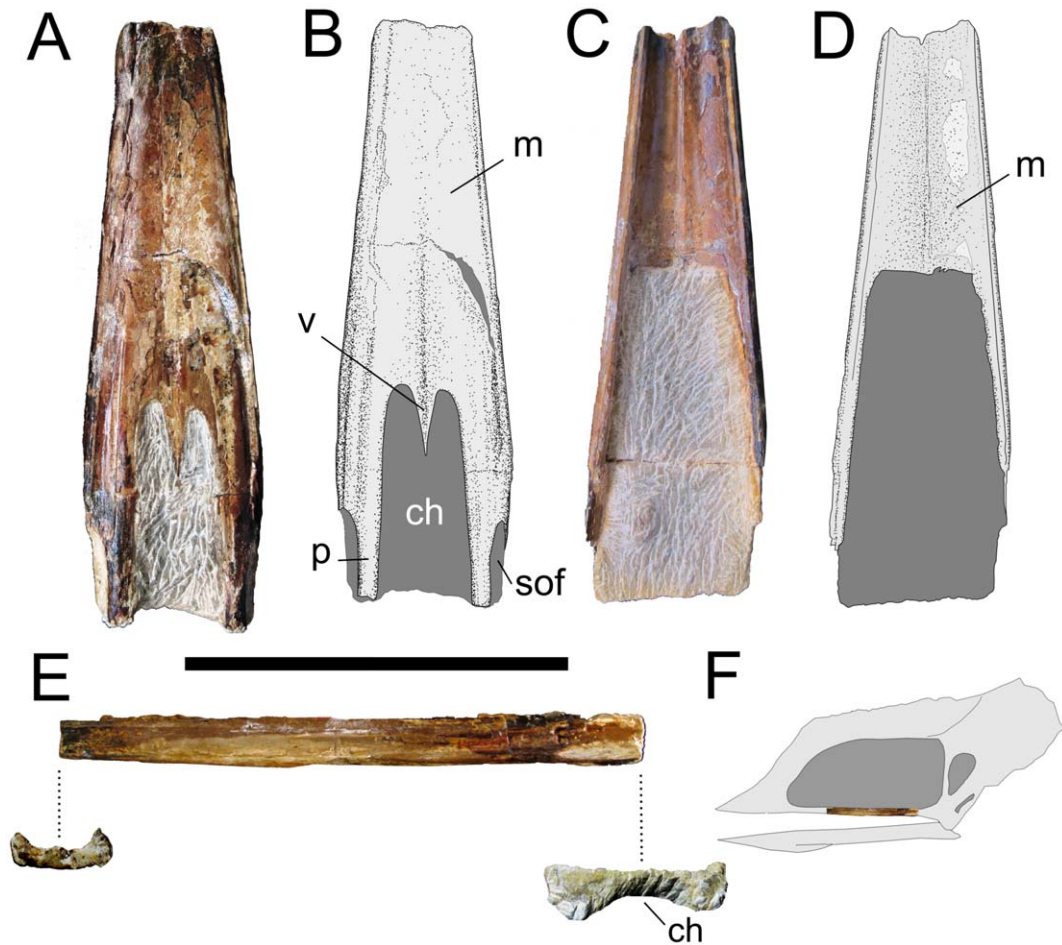


Figure 2. Specimen MPSC R 859 in A, B, ventral; C, D, dorsal and E, left lateral views. In F, the inferred position of the palatal fragment is demonstrated in a hypothetical azhdarchoid skull. Scale bar: 100 mm. ch, choanae; m, maxilla; p, palatine; sof, suborbital fenestra; v, vomers. doi:10.1371/journal.pone.0050088.g002

whereas posteriorly, the specimen ends 23 mm from the anterior margins of the suborbital fenestrae. Perhaps due to the weathering, the suture lines are not distinguishable in the ventral view. However, in the dorsal view, a clear medial suture separates the maxillary palatal plates.

Maxillae. The holotype consists almost entirely of the two maxillae. These bones are medially fused, and a clear suture line can be visualized in the dorsal view, forming a very discrete ridge. Although ventrally, there are shallow grooves between the palatal plates of the maxillae and their lateral walls, the maxillae are continuous in their dorsal aspect, with no sign of division (such as grooves or sutures) between their two distinct components. From the dorsal view, the maxillae are concave, with the palatal plates curving gently into the lateral rims. The ventral grooves between the palatal plates and the lateral walls of the maxillae, which are often visible in pterodactyloid palates, have been interpreted by most authors as being the sutures between the maxillae and the palatines (see [3] for a revision).

The palatal maxillary plates form a flat ventral surface, with no sign of palatal ridges. The palate is very slightly depressed medially, marking the place where the two maxillae fuse, although no clear sign of a suture is visible. The maxillary palatal plates are relatively thick anteriorly and gradually reduce in thickness to an exceptionally thin bony sheet in a region close to the anterior margins of the choanae. The maxillae border the choanae

anterolaterally and, likely, the suborbital fenestrae anteriorly. There is no discernible suture between the maxillae and palatines.

The lateral walls of the maxillae are very slender and shallow (108 mm in height). Although subparallel posteriorly, their lateral margins begin to converge, in dorsal view, at a region close to the rostral ending of the choanae. Throughout the entire specimen, the maxillary walls constrict dorsally into very thin bony blades, which border the nasoantorbital openings ventrally. The maxillae maintain their dorsoventral height over the complete length of the specimen, with no evidence of dorsal expansion, indicating that the entire preserved portion of MPSC R 859 was located under nasoantorbital fenestrae of large proportions. Ventrally, the maxillary walls display neither teeth nor empty alveoli. The sutures between the maxillae and the vomers and between the maxillae and the palatines are not visible.

Vomers. The fused vomers form a slim triangular element that partially divides the choanae anteriorly. There is no sign of sutures between the two elements or between these and the maxillae. The vomers are most likely incomplete. Although elongated vomers completely dividing the choanae and contacting the medial processes of the pterygoids are visible in exceptionally well-preserved pterodactyloid specimens (e.g., *Anhanguera araripensis*), in most cases the fragility of these bones prevents complete preservation.

Palatines. Although these bones cannot be individualized, they likely comprise the slender components that form the margins of the suborbital fenestrae medially and the choanae laterally.

Discussion

Comparison and Taxonomic Assignment

As described above, the dorsal margins of the maxillae of MPSC R 859 are intact and remain straight, lacking any ascendant curvature along their entire preserved length. This indicates that all of the preserved elements were situated under nasooantorbital fenestrae of large proportions, extending well anterior of the rostral borders of the choanae.

The preserved maxillae of MPSC R 859 are edentulous throughout their length. Some toothed pterosaurs, such as members of the clades Archaeopterodactyloidea [19] (e.g., *Gnathosaurus* [20], *Feilongus* [21], *Cycnorhamphus* [22], *Ctenochasma* [23] and *Moganopterus* [24]) and Istiodactylidae [25], have teeth restricted to the anterior portion of the skull, rostral to the nasooantorbital fenestrae. However, the extension of the nasooantorbital openings in MPSC R 859 is incompatible with the clade Archaeopterodactyloidea. In the new specimen, as described above, the nasooantorbital openings extend substantially further from the anterior end of the choanae, suggesting a very large size for these fenestrae. This condition differs from the relatively short nasooantorbital openings observed in archaeopterodactyloid pterosaurs. *Moganopterus zhuiana*, referred to Boreopteridae by [24] shares some similarities with MPSC R 859. However, the two-dimensionally preserved holotype of the former prevents detailed comparisons. Although istiodactylids have exceptionally large nasooantorbital fenestrae, in these pterosaurs (at least in *Istiodactylus latidens*, the only one with three-dimensionally preserved cranial elements), the tip of the rostrum is remarkably blunt, but the maxillae converge in a higher angle than what is observed in MPSC R 859. Also, the skull of *I. latidens* is more robust, differing from the slender condition observed in the specimen we describe (see [25,26]). Additionally, the posterior palatal anatomy of these pterosaurs remains unknown, and the extension of the choanae with respect to the nasooantorbital fenestrae cannot be determined. The palatal maxillary plates of *I. latidens*, although mainly planar, are slightly raised in a region close to the sagittal plane (Mark Witton, personal communication, 2012), also differing from the condition displayed by MPSC R 859.

While lacking elements comparable to MPSC R 859, the recently-described *Unwindia trigonus* [27], also from the Romualdo Formation, has teeth restricted to the rostral end of the skull, well anteriorly from the rostral margin of the nasooantorbital fenestrae. The incomplete nature of *Unwindia*'s holotype avoids an accurate determination of the nasooantorbital opening's size for this taxon. Nevertheless, based on the general construction of its skull, it's unlikely that *Unwindia* had nasooantorbital fenestrae comparable in size with what is inferred for MPSC R 859.

Because of the reasons cited above, the morphology of MPSC R 859 is more compatible with a few edentulous pterosaur taxa, so that it remains probable that the new specimen was completely toothless. Although the possibility that MPSC R 859 had teeth cannot be totally excluded, the combination of exceptionally large nasooantorbital openings, slender, anteriorly convergent maxillae and teeth restricted to the anterior end of the rostrum has never been observed in any known pterosaur taxon. Because of the probable absence of teeth in MPSC R 859, we'll focus further comparisons of this specimen with edentulous pterosaurs (*Nyctosaurus* [28], Pteranodontidae, Tapejaridae and Azhdarchidae). However, it is worth noting that, considering the fragmentary

nature of the new specimen, it is possible that more complete material of poorly known tooth-bearing taxa (such as *Unwindia* and *Moganopterus*) will, eventually, display similarities with MPSC R 859.

The palatal anatomy of *Nyctosaurus* and the pteranodontids can be reconstructed based on the few specimens preserved, at least partially, in a palatal view [28–31]. Both *Nyctosaurus* and *Pteranodon* [28] have comparatively short nasooantorbital fenestrae (with respect to the length of the choanae), with a very different configuration than that found in MPSC R 859, and can therefore be eliminated from the discussion. It is noteworthy that a nominal species of *Nyctosaurus* (*N. lamegoi* [32]) was proposed for the Late Cretaceous Gramame Formation of Northeastern Brazil. Nevertheless, the holotype – and only specimen known thus far – consists of a single fragmentary humerus, and its attribution to the genus can be regarded as tentative [1].

Toothless pterosaurs with proportionately large nasooantorbital openings are thus far restricted to the Azhdarchoidea (Azhdarchidae, Tapejaridae and Chaoyangopteridae *sensu* Lü et al. [33], but see [34]). Although azhdarchid pterosaurs once had a world-wide distribution, their remains are, in most cases, restricted to fragmentary postcranial bones [35]. Fairly complete skulls are known only for *Zhejiangopterus linhaiensis* [36] and *Quetzalcoatlus* [37]. Also, an incomplete skull (TMM 42489-2) from the Maastrichtian Javelina Formation (United States), sometimes attributed to Tapejaridae, may also be referred to this clade (Mark Witton, personal communication, 2012). As is common in pterosaur preservation, known *Z. linhaiensis* skulls are laterally compressed [38] and information regarding their palatal morphology is unavailable. However, this pterosaur had very large nasooantorbital fenestrae, and it is possible that the rostral margin of this opening was situated at a considerable distance from the anterior margins of the choanae. Nevertheless, direct comparisons between this species and MPSC R 859 cannot be made until more information regarding the two taxa is available.

Although badly crushed, specimens attributed to *Quetzalcoatlus* sp. with partial preservation of palatal bones were described by Kellner and Langston [39]. Similar to *Zhejiangopterus linhaiensis*, *Quetzalcoatlus* also presents large nasooantorbital fenestrae. According to Kellner and Langston [39], the choanae are incomplete in all of the specimens. However, in the best-preserved one (TMM 41961-1), these openings occupy approximately 20% of the inferred skull length. Although this measurement is an approximation, the length of the choanae with respect to the size of the nasooantorbital fenestrae in *Quetzalcoatlus* (after Kellner and Langston [39], one-third of the total skull length) seems to be incompatible with the condition observed in MPSC R 859. Nevertheless, the fragmentary nature of the latter avoids more accurate comparisons. Additionally, the palatal plates of the maxillae in *Quetzalcoatlus* (described as palatines by [39]) are flattened anteriorly, and they gradually become convex posteriorly. This contrasts with the flat maxillary plates of MPSC R 859.

The morphology of MPSC R 859 compares more favorably with that observed in members of Tapejaridae *sensu* Pinheiro et al. 2011 [34] (i.e., Tapejaridae *sensu* Kellner and Campos, 2007 [40] and Chaoyangopteridae *sensu* Lü et al. 2008 [33]). Although tapejarinid tapejarids, such as *Tapejara*, *Tupandactylus* [41] and *Sinopterus* [42], are characterized by “short-faced” skulls (at least when compared with thalassodrominid tapejarids or azhdarchids), all tapejarids have exceptionally long nasooantorbital fenestrae and lack teeth. In contrast with azhdarchids, all unambiguous species in the family Tapejaridae described thus far preserve cranial material. Additionally, Romualdo Formation Tapejaridae (*Thalassodromeus*, *Tupuxuara* and *Tapejara*) are known from three-

dimensionally preserved specimens, from which palatal morphology can be assessed. Indeed, palatal characters are often used in the diagnosis of nominal tapejarid species from this formation.

Tapejarid pterosaurs have thus far been confidently recorded from the Crato and Romualdo Formations (Aptian/Albian) of the Araripe Basin (Northeastern Brazil), the Jiufotang Formation (Aptian) of Liaoning province (Northeastern China) and the La Huérguina Formation (Barremian) of Las Hoyas, Spain [34,40,43]. In addition, some fragmentary specimens from the Kem Kem beds (Cenomanian) of Morocco [44] and the Javelina Formation (Maastrichtian) of the United States [1,45] may also be attributable to the Tapejaridae (but see above), indicating a worldwide distribution of this taxon during the Cretaceous.

The monophyly of Tapejaridae is still debated, with some authors supporting it [21,34,40,43,45–49], while others regard the taxon as paraphyletic with respect to Azhdarchidae [14,38,50,51]. Although further discussions regarding the phylogeny of this taxon are beyond the scope of the present paper, a monophyletic Tapejaridae is supported herein (see [34] for a recent discussion of this issue).

The Chaoyangopteridae *sensu* Lü et al. 2008 [33] are a group of edentulous pterosaurs from the Yixian and Jiufotang Formations (Early Cretaceous of China). *Lacusovagus magnificens* [52], from the Crato Formation of the Araripe Basin, is also tentatively referred in this taxon. The taxonomic position of the Chaoyangopteridae *sensu* Lü et al. 2008 [33] is uncertain, largely due to the scarcity of information and the brief descriptions of existing specimens. Although some authors regard this taxon as closely related to the Azhdarchidae [33,49], a recent phylogenetic analysis reclassified the group as a clade within the Tapejaridae and renamed it as Chaoyangopterinae [34]. Nevertheless, due to the scarcity of data, both positions are still disputable. In any case, all chaoyangopterids with preserved cranial elements evidence large nasoantorbital fenestrae, in a condition similar to what is observed in other tapejarids and azhdarchoids. Unfortunately, further comparisons between MPSC R 859 and chaoyangopterids are impossible due to the lack of preserved palatal elements in the chaoyangopterid specimens thus far described.

Brazilian tapejarids are represented by *Tupandactylus* (*T. imperator* and *T. navigans* [53]) from the Crato Formation (?Aptian) and *Tupuxuara* (*T. longicristatus* [54], *T. leonardii* and *T. deliradamus* [55]), *Tapejara wellnhoferi* and *Thalassodromeus sethi* from the younger Romualdo Formation (Albian) of the Araripe Basin. As is usual in Crato Formation fossils, the specimens referred to *T. imperator* are laterally compressed, with no information whatsoever on palatal anatomy. The same can be stated for a number of recently described tapejarinid tapejarids from the Jiufotang Formation (northeastern China), such as *Sinopterus* and “*Huaxiapterus*” [56].

Although not mentioned in the original description of the species [53], the two specimens thus far attributed to the Brazilian tapejarinid taxon *Tupandactylus navigans* (SMNK PAL 2344 and SMNK PAL 2343) do have preserved palatal elements. Although these materials are also laterally compressed, the manner in which the bones are preserved suggests that the palate of *T. navigans* was convex in the region where the palatal openings are located.

In spite of the fact that the palatal anatomy of *Tupandactylus* remains poorly known, this genus is closely related to *Tapejara wellnhoferi*, whose palate can be assessed. *Tapejara wellnhoferi* is the best known tapejarid from the Romualdo Formation, with several specimens having been formally described [7,57–59]. Most of these specimens consist of skulls with palatal components.

As observed in the holotype (MN 6595 V) and in the specimens AMNH 2440 (Figure 3A) and UOSG 12891 that were referenced,

the anteriormost region of the palatal surface of *T. wellnhoferi* bears a shallow concavity. In this region, the premaxillomaxilla is inclined downwards at an angle of approximately 25° with respect to the posterior ventral border of the maxillae [7,57]. Following this depression, where the maxillae become abruptly horizontal, specimens AMNH 2440 and UOSG 12891 show a pronounced convexity (Figure 3A). In the holotype, this region is poorly preserved: the extremely thin bone layer collapsed, creating an artificially flat surface (FLP, personal observation). However, when the palate is intact, the choanae of *T. wellnhoferi*, closely followed by the narrow suborbital fenestrae, are located in a strong convexity, and the suborbital fenestrae can easily be observed in lateral aspect. The palatal surface of *T. wellnhoferi* bears a well-developed medial foramen, identified as a probable *foramen incisivum* by Ōsi et al. [3]. Additionally, between the *foramen incisivum* and the choanae, the holotype (MN 6595 V) has two foramina that may correspond to the *aperturæ maxillo-premaxillaris*. If this identification is correct, then the contact between the maxillae and the premaxillae of *T. wellnhoferi* is located in this region [3]. The palatal anatomy of *T. wellnhoferi* contrasts sharply with that observed in MPSC R 859, since the palatal surface of the latter is flat throughout its entire preserved length. Although it is possible that a convexity or concavity develops anteriorly (in the missing area of the palate), the region bearing the palatal openings is remarkably planar. Both the choanae and the suborbital fenestrae are ventrally oriented and cannot be properly seen unless in ventral aspect. Other differences between MPSC R 859 and the monospecific genus *Tapejara* include the great distance between the anterior borders of the choanae and the suborbital fenestrae (larger than the maximum width of the choanae), as well as the absence of foramina on the palatal surface in the new specimen.

The tapejarinid *Europejara olcadesorum* [43], recently described for the Lower Cretaceous of Spain, preserves some palatal elements. Nevertheless, the holotype is badly crushed and the original three-dimensional shape of the bones cannot be assessed, limiting comparisons with MPSC R 859.

The genus *Tupuxuara*, thus far composed of three nominal species (*T. longicristatus*, *T. leonardii* and *T. deliradamus*), is characterized by a strongly convex palate. As can be observed in the holotypes of *T. longicristatus* and *T. leonardii*, a median keel (which is much more developed in *T. leonardii*) originates at the anterior part of the rostrum and broadens posteriorly, where the palate becomes increasingly convex [10,54] (Figure 3, B). The specimen IMCF 1052, illustrated in lateral aspect by Veldmeijer [60] and Witton [55], demonstrates that the palate of *T. leonardii* remains convex throughout its entire length, with the suborbital and subtemporal fenestrae being easily distinguishable in lateral view. This is also the condition described by Witton [55] for *T. deliradamus*. Although the morphology of the palate where the palatal openings are located is still unknown for *T. longicristatus*, the holotype (MN 6591 V) shows strongly convex maxillary palatal plates below the nasoantorbital fenestrae (Figure 3, B), making it likely that the condition in *T. longicristatus* was similar to that observed in other *Tupuxuara* species. Specimen MPSC R 859, therefore, differs from the genus *Tupuxuara* in having a flat palate, with no evidence of palatal ridges or convexities.

Specimen MPSC R 859 also differs from *Thalassodromeus*, the other taxon of azhdarchoid pterosaur from the Romualdo Formation. Thus far, this genus is composed of a single species, *T. sethi*, represented by the holotype (DGM 1476 R), an almost complete skull [9], and a fragmentary mandibular symphysis, which was referred (SAO 251093) [61]. *Thalassodromeus* is unique for its singular palatal configuration. The anteriormost portion of the premaxillomaxilla is convex, forming a sharp blade. Poster-

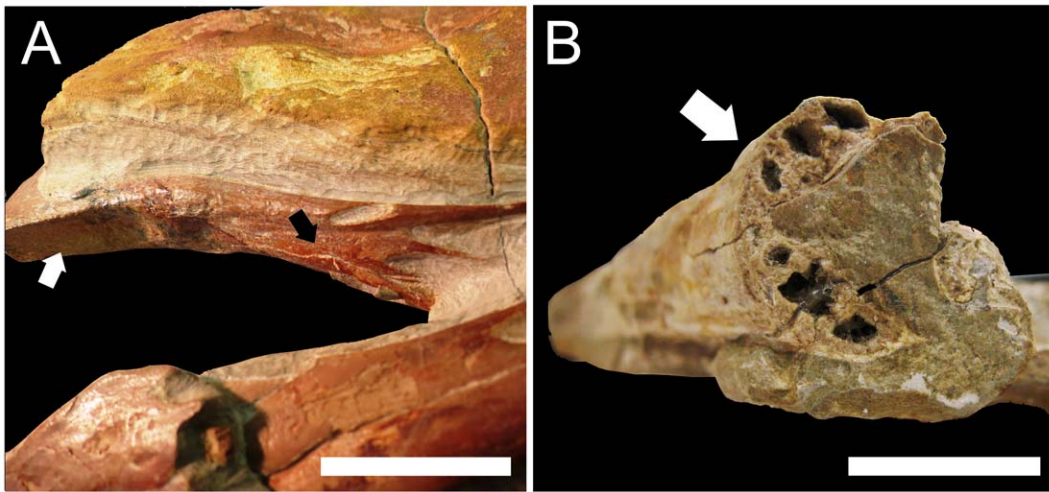


Figure 3. Tapejarid specimens with preservation of the palate. A, *Tapejara wellnhoferi* (AMNH 24440) showing an anterior concavity (white arrow) and a strong convexity (dark arrow) on the palatal surface; B, *Tupuxuara longicristatus* (holotype – MN 6591 V) showing the strongly convex palate that is typical of the genus. Scale bars: 30 mm in A and 20 mm in B. doi:10.1371/journal.pone.0050088.g003

iorly, below the nasoantorbital fenestrae, the maxillary palatal plates become abruptly concave, with well-developed rims [9,40], and the palate remains concave throughout its posterior length (FLP, personal observation). The absence of ventral maxillary rims in MPSC R 859 is sufficient for distinguishing the new specimen from *Thalassodromeus*.

As demonstrated above, the three genera of Romualdo Formation tapejarids can easily be distinguished from one another by their singular palatal morphologies. This strongly indicates that different feeding strategies were employed by closely related tapejarid taxa. Additionally, palatal anatomy can be a reliable source of information for the diagnosis of genera and nominal species in this clade.

As discussed, MPSC R 859 has a unique palatal morphology, different from all other pterosaurs with preserved palatal bones. Although the new specimen lacks unambiguous diagnostic characters of any known pterodactyloid clade, we tentatively attribute it to Azhdarchoidea because it probably lacks teeth and has nasoantorbital fenestrae of unusually large proportions (albeit neither of these two features are unique to the clade, this combination has thus far only been observed in azhdarchoids). A more accurate attribution of MPSC R 859 to any clade within the Azhdarchoidea is more challenging. The rarity of azhdarchid skulls, combined with the laterally compressed preservation of the majority of them, prevents a reliable reconstruction of azhdarchid palatal morphology, the same being true for chaoyangopterids and Chinese tapejarinids. Nevertheless, as discussed above, the general construction of the *Quetzalcoatlus* skull and the inferred proportions of the nasoantorbital fenestrae with respect to the length of the choanae in this taxon is different from that found in MPSC R 859. In this respect, the new specimen is more compatible with the Tapejaridae, especially with the long-snouted thalassodrominid morphotypes.

Due to the scarcity of information concerning azhdarchid cranial morphology, it seems unwise to regard the condition observed in *Quetzalcoatlus* as the standard for Azhdarchoidea, and MPSC R 859 also cannot be excluded from this clade with certainty. Nevertheless, taking into account the relative abundance of tapejarid pterosaurs in the Romualdo Formation, the absence of azhdarchids in this sedimentary unit thus far, and the general

morphology of MPSC R 859 (more similar to what is currently observed in thalassodrominid tapejarids), it is also likely that the new specimen was a tapejarid.

Albeit, as discussed, MPSC R 859 has a unique palatal configuration, the new specimen is fragmentary to the extent that avoids the recognition of unambiguous diagnostic features. MPSC R 859, however, may indicate the presence of a yet undescribed azhdarchoid taxon in Romualdo Formation.

Evolution of the Pterodactyloid Palate

As mentioned above, the study of the pterosaur palate depends upon the rare specimens in which this structure is preserved, either three-dimensionally or as an uncommon palatal view of a crushed skull. Furthermore, the high degree of bone fusion, commonly observed in pterosaur skulls, can make the delimitation of palatal elements difficult [3]. Although the absolute number of known pterosaur specimens has increased substantially during the last few decades (mainly due to the discovery of previously unknown pterosaur-bearing strata, such as the Romualdo and Crato formations in Brazil and the Jiufotang and Yixian formations in China), the relative number of skulls with preserved palates is still small. Among Pterodactyloidea, informative palatal preservation was reported or illustrated for the genera *Anhangura*, *Ctenochasma*, *Dsungaripterus* [62], *Europejara*, *Gnathosaurus*, *Quetzalcoatlus*, *Nyctosaurus*, *Pteranodon*, *Pterodactylus* [63], *Tapejara*, *Thalassodromeus*, *Tropeognathus* and *Tupuxuara* [5–9,29–31,39,43,54,57,64–67]. See also the revision provided by Ōsi et al. [3].

A major reinterpretation of pterosaur palatal anatomy was made by Ōsi et al. [3] in a study that recognized crucial misinterpretations of bones and structures that were often repeated throughout the literature. The best example is the identification by most authors as “palatines” of what turned out to be palatal plates of the maxillae. The conclusions of Ōsi et al. [3] are supported by topological correspondence, within an evolutionary framework provided by the Extant Phylogenetic Bracket [4]. Our observations of pterosaur specimens with preserved palates are, thus far, in agreement with the new interpretations, and the model of Ōsi et al. [3] is herein supported.

Although the evolution of the pterosaur palate, culminating in the condition observed in generalized pterodactyloids, is discussed

by Ösi et al. [3], this study focused primarily on non-pterodactyloid pterosaurs, especially *Dorygnathus* [68]. Our reexamination of previously described specimens, combined with published data and some as yet unpublished material, revealed that the palatal anatomy within the Pterodactyloidea is complex and cannot be generalized by a single model. Additionally, the evolution of this structure within the group shows interesting patterns, which will be discussed here.

Four major evolutionary trends were identified by Ösi et al. [3] for the palate of pterosaurs: 1) an enlargement of the choanae, following the elongation of the rostrum and the shortening of the medial processes of the pterygoids; 2) a decrease in the size of the interpterygoid vacuity; 3) an enlargement of the rostral processes of the pterygoids relative to the length of the medial processes of the same bones; and 4) a loss of the lateral processes of the pterygoids, which, in basal pterosaurs, divide the subtemporal fenestrae in two, creating the paired pterygo-ectopterygoid fenestrae. An increase in the size of the subtemporal fenestrae through their confluence with the pterygo-ectopterygoid openings would be a consequence of a more developed adductor musculature, in response to the larger jaws of pterodactyloids [3].

The assumption made by Ösi et al. [3] that their model for the palatal evolution of the Pterodactyloidea is valid for all known taxa with palatal preservation, however, proved to be false. Confluent subtemporal and pterygo-ectopterygoid fenestrae are, indeed, observable in some forms. Nevertheless, as will be demonstrated below, lateral processes of the pterygoids are secondarily developed in some taxa, while the ectopterygoids are reduced to vestigial elements in others. We describe, below, the palatal anatomy of some representative pterodactyloid pterosaurs, demonstrating the morphological diversity within the group.

The palate of *Pterodactylus*-like pterosaurs is, generally, inferred based on BSP 1936 I 50, a specimen attributed to “*Pterodactylus micromyx*” [69] (Figure 4A, B). The reconstruction provided by Wellnhofer [64] follows the earlier conceptualization of the pterosaur palate, with the choanae limited anteriorly by the palatines and the maxillae restricted to the dental margin. According to this author, the ectopterygoid is a well-developed element, with an anteriorly directed process that borders the choanae laterally and the “postpalatine-fenestra” medially. However, a reassessment of the specimen, under the new anatomical paradigm, showed that what was interpreted by Wellnhofer [64] as an anterior process of the ectopterygoid is, probably, the palatine. Both the choanae and the interpterygoid vacuities are relatively large and appear to be confluent, *i.e.*, the medial processes of the pterygoids do not contact each other. Nevertheless, the skull is distorted and the pterygoids are not in their natural positions, impeding an accurate estimation of the lengths of the openings. The unfused nature of the pterygoids could also be related to the ontogenetic stage of the specimen (Attila Ösi, personal communication, 2012). Interestingly, the pterygoids of “*Pterodactylus micromyx*” show laterally directed processes that do not reach the jugals, as if this taxon were transitional between a typical non-pterodactyloid palate (as seen in *Dorygnathus* and *Rhamphorhynchus* [70]) (Figure 5A) and the pterodactyloid model proposed by Ösi et al. [3] (Figure 5, B). Although the *Gnathosaurus* palate was observed only as a cast (BSP 1964 I 94), this pterosaur, closely related to *Pterodactylus*, demonstrates a similar morphology in what appears to be the primitive condition for Pterodactyloidea.

Palate preservation in *Pteranodon* is rather rare, but reconstructions were made based on specimens such as KUPV 976, 2212 and YPM 1177 [31,71] (Figure 4E, F). This pterosaur shows a peculiar variation of the primitive pterodactyloid palate: the exceptionally well-developed ectopterygoids laterally contacted the

maxillae, dorsally crossed the rostral processes of the pterygoids and contacted the fused medial processes of the latter, close to the sagittal plane of the skull. Provided that the reconstructions of Eaton [71] and Bennett [31] are accurate, there are no laterally directed processes on the pterygoids and the subtemporal openings are large. In contrast, the suborbital fenestrae are almost vestigial, constricted between the palatal plates of the maxillae anteriorly and the diagonally oriented ectopterygoids posteriorly.

An even more singular condition is observed in the Anhangueridae [5]. This taxon shares a common ancestor with *Pteranodon* at the base of the clade Pteranodontoidea [19] and is well represented by several specimens with superb palatal preservation, such as the holotypes of *Anhanguera blittersdorffi* (MN 4805 V), *Anhanguera araripensis* (BSP 1982 I 89) (Figure 4C, D) and *Tropeognathus mesembrinus* (BSP 1987 I 46). Nevertheless, the high level of bone fusion and the obliteration of the sutures in these specimens make the interpretation of the bony elements exceptionally difficult. Thus far, all anhanguerids with good palatal preservation demonstrate a small paired bony element contacting the median processes of the pterygoids laterally. These bones were ignored when *A. blittersdorffi* [5] and *T. mesembrinus* [8] were first described but were later identified as ectopterygoids in the original description of *A. araripensis* by Wellnhofer [6]. Actually, this author identifies two very distinct elements as ectopterygoids: the small bones laterally fused to the median processes of the pterygoids and the bony bridges that divide the subtemporal fenestrae from what Wellnhofer [6] called “*fenestra postpalatinalis*”. Specimen comparisons revealed that a contact between the ectopterygoids and the median processes of the pterygoids is present in at least two other taxa of derived pterodactyloids – *Pteranodon* and *Tupuxuara*. The topological correspondence led us to conclude that the small elements described here for *Anhanguera* and *Tropeognathus* are vestigial ectopterygoids, partially agreeing with the identification by Wellnhofer [6]. Further corroboration of this hypothesis lies in the fact that, in *A. araripensis*, the distal extremities of these elements seem to lie on the dorsal surface of the rostral processes of the pterygoids, in the way that would be expected if the bridge-like ectopterygoids of *Pteranodon*, which dorsally surpass the rostral processes of the pterygoids, were reduced to their proximal ends. One implication of this interpretation is that the bony division between the lateral palatal openings is, in fact, a secondarily developed lateral process of the pterygoid (*contra* Wellnhofer [6]), and the opening identified by Wellnhofer [6] as the “*fenestra postpalatinalis*” is, in fact, a confluence between two distinct openings, topologically analogous to the suborbital and pterygo-ectopterygoid fenestrae of non-pterodactyloids (for practical reasons, we propose that this opening continues to be labeled as the suborbital fenestra in the Anhangueridae). In addition, the pterygoids are preserved in the dorsal aspect in the holotype of *Anhanguera santanae* [6], showing a continuity between the main portions of these bones and their lateral processes. Therefore, in the Anhangueridae, the “pterodactyloid model” of two paired sets of lateral fenestrae is maintained, although this is acquired by a “reversion” to a primitive condition – the presence of lateral processes on the pterygoids.

As discussed, palatal anatomy can be of special importance in the taxonomy of azhdarchoid pterosaurs, notably the tapejarids. However, in these pterosaurs, palatal characters with taxonomic relevance are thus far restricted to the region anterior to the choanae, especially with respect to the presence or absence of palatal ridges and the general morphology of the maxillary palatal plates. Few azhdarchoid specimens possess complete palates, and the posterior region of this structure is poorly known in this lineage. Nevertheless, in specimens such as IMCF 1052, attributed

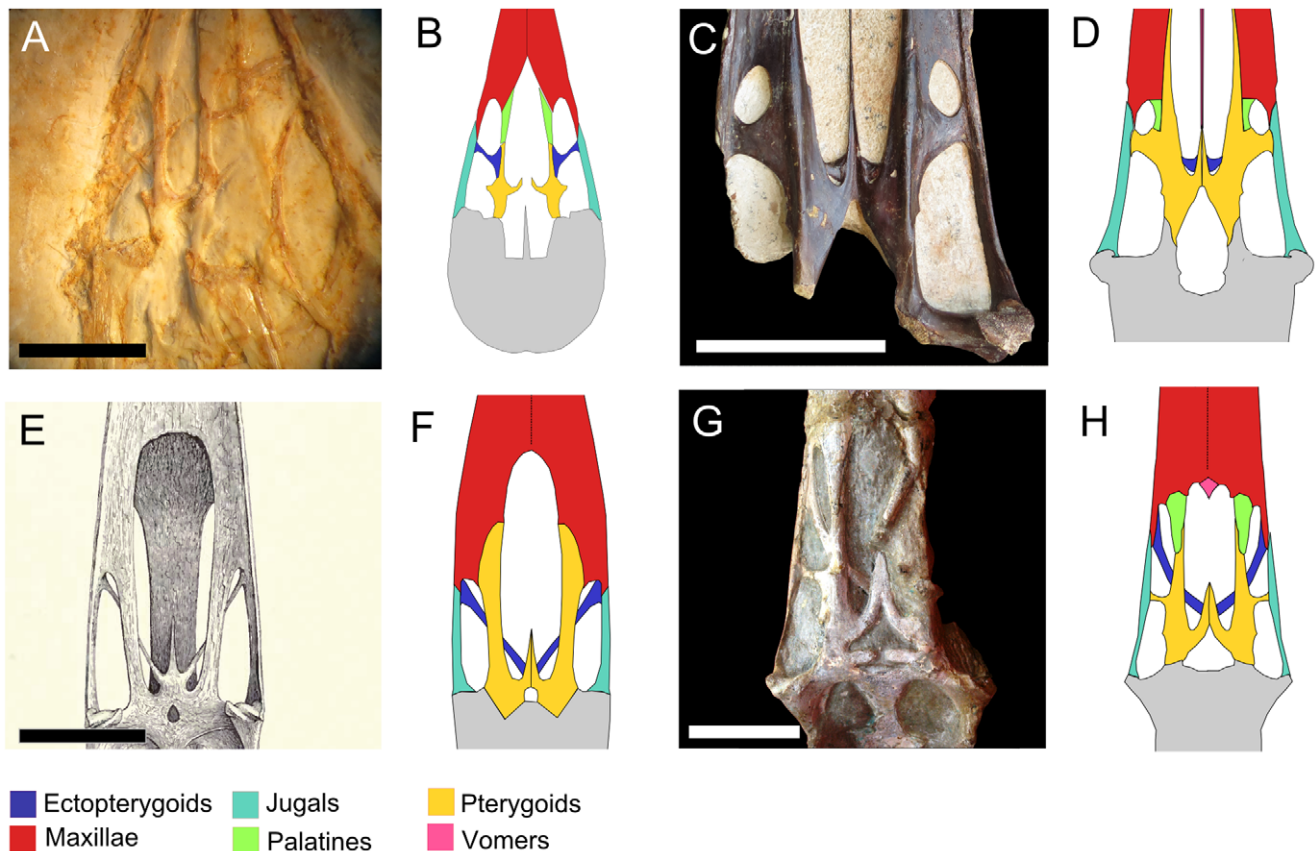


Figure 4. Photographs and reconstructions of representative specimens, showing palatal morphological variation among pterodactyloids. A and B, *Pterodactylus micronyx* (BSP 1936 I 50); C and D, *Anhanguera araripensis* (BSP 1982 I 89); E and F, *Pteranodon*; G and H, *Tupuxuara* (IMCF 1052). E, modified from [68]; G, photo by André Veldmeijer, courtesy of the Iwaki Coal and Fossil Museum, Japan. Scale bars: 5 mm in A and 50 mm in C, E and G. doi:10.1371/journal.pone.0050088.g004

to *Tupuxuara leonardii* (illustrated by Veldmeijer [60] and Witton [55]), the palatal morphology can be fully assessed. IMCF 1052 displays three pairs of lateral palatal fenestrae, in a pattern that closely resembles the non-pterodactyloid condition (Figure 4G, H). As in *Pteranodon*, the ectopterygoids are exceptionally well-developed and contact the fused medial processes of the pterygoids, crossing the rostral rami of the pterygoids dorsally. Additionally, lateral processes are present on the pterygoids, dividing the subtemporal fenestrae and creating secondary pterygo-ectopterygoid fenestrae.

Although it would be unwise to state that the highly specialized morphology observed in *Tupuxuara* is the standard for the Azhdarchoidea, this genus shares some similarities with what was described by Kellner and Langston [39] for *Quetzalcoatlus*, indicating that, for some aspects, a certain level of conservativeness should be expected. As in *Tupuxuara*, *Quetzalcoatlus* shows lateral processes on the pterygoids that, as observed by Kellner and Langston [39], probably divided the subtemporal fenestrae. In the same way, according to the authors, the ectopterygoid of *Quetzalcoatlus*, although incomplete on the specimen studied, extends diagonally above the pterygoid. Thus, it is likely that the conditions in this azhdarchid and in *Tupuxuara* were similar. Despite the fact that the palate of *Thalassodromeus sethi* was only superficially described by Kellner and Campos [9], this pterosaur also had three pairs of lateral palatal fenestrae, although the ectopterygoids are much broader and it is unlikely that they

reached the median processes of the pterygoids (FLP, personal observation). The condition in *Tapejara* is currently unknown.

Piscivory is generally assumed to have been the feeding habit for most pterosaurs [1,73], and it is indeed likely that a large number of known taxa preyed on fishes. As a matter of fact, most of the taxa studied directly herein are thought to be, at least partially, piscivorous [1,8,9,31,74]. However, studies of pterosaur feeding strategies are scarce, and conclusions are often based on superficial anatomical observations rather than on comprehensive studies of functional morphology. It is also important to observe that our knowledge of pterosaurs is remarkably biased by a “Lagerstätten effect”: preservation of their remains often depends upon special environmental conditions, and our understanding of pterosaur diversity is probably strongly influenced by a concentration of informative specimens in a few deposits [2,75,76].

The study of palatal anatomy, as well as other aspects of the feeding apparatus, is of great relevance for a better understanding of pterosaur feeding habits. The diversity of palatal morphologies described, for the first time, herein may suggest that pterodactyloids displayed complex and diversified feeding strategies, in a way analogous with what was already proposed for non-pterodactyloid stem-groups [77]. The anatomical disparity between supposedly piscivorous forms, demonstrated here by several different palatal morphologies, could be evidence that piscivory emerged secondarily in a number of lineages. Nevertheless, more data are needed to test this hypothesis, mainly because, as highlighted above, most inferences about pterosaur feeding strategies are based on

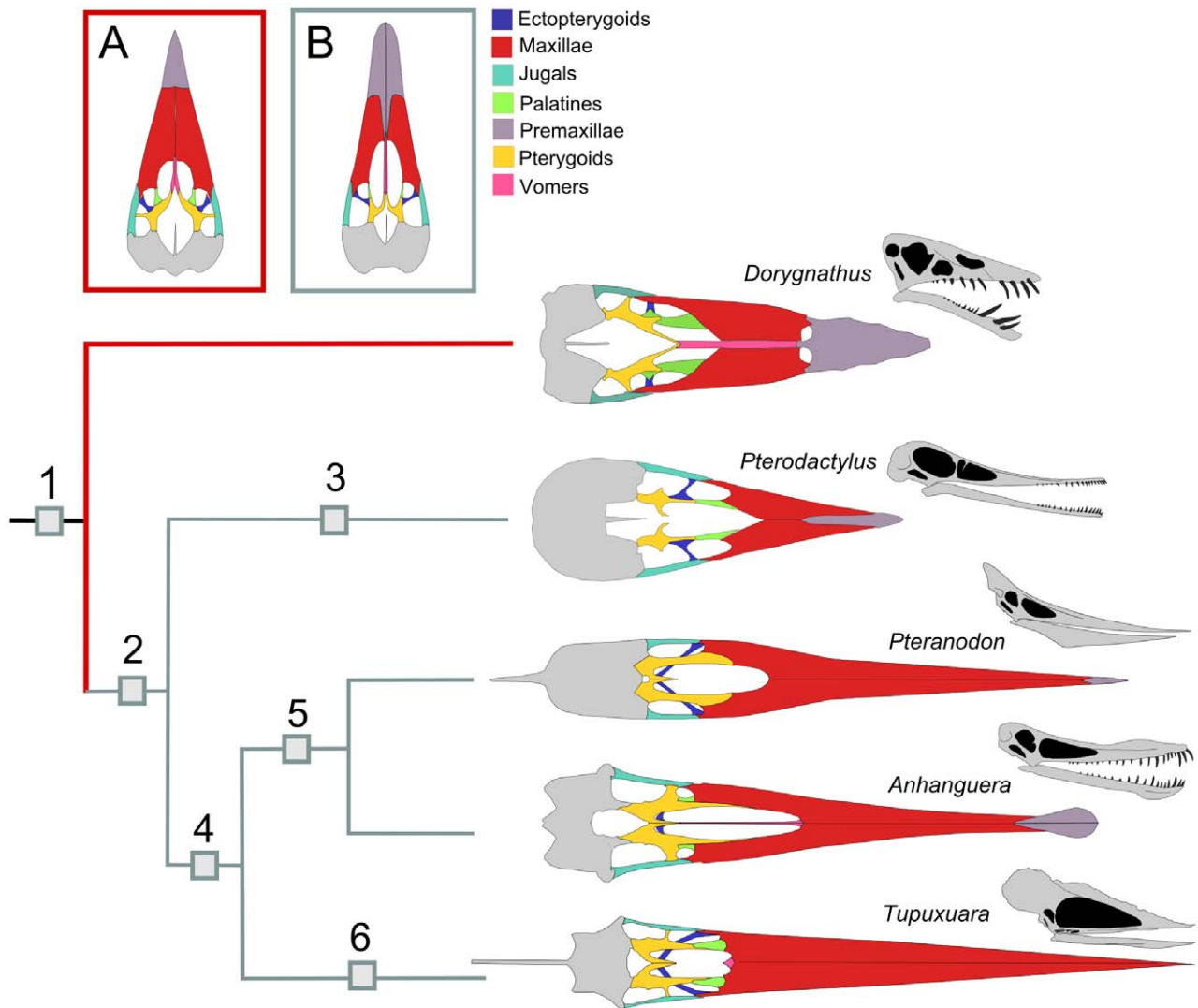


Figure 5. Palatal reconstructions of representative pterosaurs. A, non-pterodactyloid condition; B, primitive pterodactyloid morphology; 1, Pterosauria; 2, Pterodactyloidea; 3, Archaeopterodactyloidea; 4, Ornithocheiroidea; 5, Pteranodontoidea; 6, Tapejaroidea. A, B and *Dorygnathus* palate: redrawn from Ősi et al. [3]; *Pteranodon*: redrawn from Bennett [28]. Not to scale. The phylogenetic relationships follow the topology proposed by Kellner [46] and, more recently, Wang et al. [72]. doi:10.1371/journal.pone.0050088.g005

superficial anatomical characters. Regardless, it is likely that pterodactyloid feeding habits were much more diverse than the fossil record has led us to believe.

Conclusions

Fragmentary remains can, sometimes, provide relevant information about fossil taxa. MPSC R 859, although very incomplete, has a unique morphology and increases our knowledge of the Romualdo Formation pterosaur fauna. The new specimen makes it clear that palatal features can be of great relevance in diagnosing azhdarchoid pterosaurs and that the variation is probably related to the development of a diversity of feeding habits among the members of this clade.

Mainly because palatal anatomy is difficult to assess in most pterosaur specimens, this region has been overlooked, with very few palatal characters being used in pterosaur phylogenetic analyses. However, as demonstrated here, the Pterodactyloidea show considerable variation in palatal morphotypes, and this

diversity seems to be congruent with the proposed phylogenetic relationships of the clade. Thus, with more information available, palatal anatomy can be significant for achieving a better resolution of pterosaur phylogeny. In the same way, a better understanding of pterodactyloid palatal anatomy is of crucial relevance in accessing the feeding habits and, in a broader sense, the ecology of this clade.

Acknowledgments

The authors would like to thank the following people for granting access to specimens under their care and, also, for kind help during visits: Álamo Saraiva and João Kerensky (MPSC); Oliver Rauhut and Markus Moser (BSP); Mark Norell and Carl Mehling (AMNH); Alexander Kellner and Helder Silva (MN); Eberhard Frey (SMNK), Rainer Schoch (SMNS), Lorna Steel (BMNH) and Matt Riley (CAMSM). Thanks are given to André Veldmeijer, Yukimitsu Tomida and Marcel Lacerda, who significantly helped the research here presented. This paper was improved to a great extent after the revisions provided by Attila Ősi and Mark Witton, who were also kindly helpful during discussions about the theme

here addressed. Also, the authors are indebted with Mr. Satoru Nabana for allowing publication of the Iwaki *Tupuxuara* specimen photographs. Richard Butler and Marcos A. F. Sales made relevant suggestions after critical reading of an early version of the manuscript.

References

- Wellnhöfer P (1991) The illustrated encyclopedia of pterosaurs. London: Salamander Books Ltd 1991: 192.
- Buffetaut E (1995) The importance of “Lagerstätten” for our understanding of the evolutionary history of certain groups of organisms: the case of pterosaurs. In: II International Symposium on Lithographic Limestones. Extended Abstracts. Ediciones de la Universidad Autónoma de Madrid. 49–52.
- Osi A, Prondvai E, Frey E, Pohl B (2010) New interpretation of the palate of pterosaurs. *The Anat Rec* 293: 243–258.
- Witmer LM (1995) The extant phylogenetic bracket and the importance of reconstructing soft tissues in Fossils. In: Thomason JJ ed. Functional morphology in vertebrate paleontology. New York: Cambridge University Press. 19–33.
- Campos DA, Kellner AWA (1985) Panorama of the flying reptiles study in Brazil and South America. *An Acad Bras Cienc* 57: 454–466.
- Wellnhöfer P (1985) Neue Pterosaurier aus der Santana-Formation (Apt) der Chapada do Araripe, Brasilien. *Palaontographica Abt. A* 187: 105–182.
- Kellner AWA (1989) A new edentate pterosaur of the Lower Cretaceous from the Araripe Basin, northeastern Brazil. *An Acad Bras Cienc* 61: 439–445.
- Wellnhöfer P (1987) New crested pterosaurs from the Lower Cretaceous of Brazil. *Mitt. Bayer Staatslg Paläont hist Geol* 27: 175–186.
- Kellner AWA, Campos DA (2002) The function of the cranial crest and jaws of a unique pterosaur from the Early Cretaceous of Brazil. *Science* 297: 389–392.
- Kellner AWA, Campos DA (1994) A new species of *Tupuxuara* (Pterosauria, Tapejaridae) from the Early Cretaceous of Brazil. *An Acad Bras Cienc* 66: 467–473.
- Kaup JJ (1834) Versuch einer Eintheilung der Säugethiere in 6 Stämme und der Amphibien in 6 Ordnungen. *Isis* 3: 311–315.
- Plieninger F (1901) Beiträge zur Kenntnis der Flugsaurier. *Paläontogr* 48: 65–90.
- Nessov LA (1984) Upper Cretaceous pterosaurs and birds from Central Asia. *Paleontol Zh* 1: 47–57.
- Unwin DM (2003) On the phylogeny and evolutionary history of pterosaurs. In: Buffetaut E, Mazin J;M, eds. Evolution and paleobiology of pterosaurs. London: Geological Society. 139–199.
- Mabesoone JM, Timoco IM (1973) Paleogeology of the Aptian Santana Formation (northeastern Brazil). *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 14: 97–118.
- Assine ML (1992) Análise estratigráfica da bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Geociências* 22: 289–300.
- Assine ML (2007) Bacia do Araripe. *Boletim de Geociências da Petrobrás* 15: 371–389.
- Martill DM (2007) The age of the Cretaceous Santana Formation fossil Konservat Lagerstätte of north-east Brazil: a historical review and an appraisal of the biochronostratigraphic utility of its paleobiota. *Cretaceous Res* 28: 895–920.
- Kellner AWA (1996) Description of new material of Tapejaridae and Anhangueridae (Pterosauria, Pterodactyloidea) and discussion of pterosaur phylogeny. Unpublished doctoral thesis. 347 p.
- Meyer HV (1834) *Gnathosaurus subulatus*, ein Saurus aus dem lithographischen Schiefer vom Solnhofen. *Museum Senckenbergianum* 1: 3–7.
- Wang X, Kellner AWA, Zhou Z, Campos DA (2005) Pterosaur diversity and faunal turnover in Cretaceous terrestrial ecosystems in China. *Nature* 437: 875–879.
- Quenstedt FA (1853) Über *Pterodactylus suevicus* im lithographischen Schiefer Württembergs. Tübingen. 52 p.
- Meyer HV (1852) *Ctenochasma romeri*. *Palaontographica* 2: 82–84.
- Lü J, Pu H, Xu L, Wu Y, Wei X (2012) Largest toothed pterosaur skull from the Early Cretaceous Yixian Formation of Western Liaoning, China, with comments on the family Boreopteridae. *Acta Geol Sin* 86: 287–293.
- Howse SCB, Milner AR, Martill DM (2001) Pterosaurs. In: Martill DM, Naish D eds. *Dinosaurs of the Isle of Wight*, *Palaontological Association, Field Guide to Fossils* 10. Pp 324–335.
- Witton MP (2012) New insights into the skull of *Istiodactylus latidens* (Ornithocheiroidea, Pterodactyloidea). *PLOS ONE* 7(3): e33170. DOI: 10.1371/journal.pone.0033170.
- Martill DM (2011) A new pterodactyloid pterosaur from the Santana Formation (Cretaceous) of Brazil. *Cretaceous Res* 32: 236–243.
- Marsh OC (1876) Principal characters of American pterodactyls. *Amer J Sci Arts* 12: 479.
- Williston SW (1902) On the skull of *Nyctodactylus*, an Upper Cretaceous pterodactyl. *J Geol* 10: 520–531.
- Wellnhöfer P (1978) Pterosauria. Stuttgart: Gustav Fisher. 82 p.
- Bennett SC (2001) The osteology and functional morphology of the Late Cretaceous pterosaur *Pteranodon*. *Palaontographica Abt. A* 260: 1–153.
- Price LI (1953) A presence de Pterosauria no Cretáceo Superior do estado da Paraíba. *Notas Preliminares e Estudos*. 71: 1–10.
- Lü J, Unwin DM, Xu L (2008) A new azhdarchoid pterosaur from the Lower Cretaceous of China and its implications for pterosaur phylogeny and evolution. *Naturwissenschaften* 95: 891–897.
- Pinheiro FL, Fortier DC, Schultz CL, De Andrade JAFG, Bantim RAM (2011) New information on the pterosaur *Tupandactylus imperator*, with comments on the relationships of Tapejaridae. *Acta Pal Polon* 56: 567–580.
- Averianov AO (2010) The osteology of *Azhdarcho lancicollis* Nessov, 1984 (Pterosauria, Azhdarchidae) from the Late Cretaceous of Uzbekistan. *Proceedings of the Zoological Institute RAS* 314: 264–317.
- Cai Z, Wei F (1994) *Zhejiangopterus linhaiensis* (Pterosauria) from the Upper Cretaceous of Linhai, Zhejiang, China. *Vertebrata Palasiatica* 32: 181–194.
- Lawson DA (1975) Could pterosaurs fly? *Science* 188: 676–677.
- Unwin DM, Lü J (1997) On *Zhejiangopterus* and the relationships of pterodactyloid pterosaurs. *Hist Biol* 12: 199–210.
- Kellner AWA, Langston W (1996) Cranial remains of *Quetzalcoatlus* (Pterosauria, Azhdarchidae) from Late Cretaceous sediments of Big Bend National park, Texas. *J Vert Pal* 16: 222–231.
- Kellner AWA, Campos DA (2007) Short note on the ingroup relationships of the Tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea) *Boletim do Museu Nacional* 75: 1–14.
- Campos DA, Kellner AWA (1997) Short note on the first occurrence of Tapejaridae in the Crato Member (Aptian), Santana Formation, Araripe Basin, Northeast Brazil. *An Acad Bras Cienc* 69: 83–87.
- Wang X, Zhou Z (2003) A new pterosaur (Pterodactyloidea, Tapejaridae) from the Early Cretaceous Jiufotang Formation of western Liaoning, China and its implications for biostratigraphy. *Chi Sci Bull* 48: 16–23.
- Vullo R, Marugán-Lobón J, Kellner AWA, Bascaloini AD, Gomez B, et al. (2012) A new crested pterosaur from the Early Cretaceous of Spain: the first European tapejarid (Pterodactyloidea: Azhdarchoidea). *PLOS ONE* 7(7): e38900. doi: 10.1371/journal.pone.0038900.
- Wellnhöfer P, Buffetaut E (1999) Pterosaur remains from the Cretaceous of Morocco. *Paläontologische Zeitschrift* 73: 133–142.
- Kellner AWA (2004) New information on the Tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea) and discussion of the relationships of this clade. *Ameghiniana* 41: 521–534.
- Kellner AWA (2003) Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group. In: Buffetaut E, Mazin J;M, eds. Evolution and paleobiology of pterosaurs. London: Geological Society. 105–137.
- Wang X, Kellner AWA, Zhou Z, Campos DA (2008) Discovery of a rare arboreal forest-dwelling flying reptile (Pterosauria, Pterodactyloidea) from China. *Proc Natl Acad Sci U S A* 105: 1983–1987.
- Wang X, Kellner AWA, Jiang S, Meng X (2009) An unusual long-tailed pterosaur with elongated neck from western Liaoning of China. *An Acad Bras Cienc* 81: 793–812.
- Andres B, Ji Q (2008) A new pterosaur from the Liaoning province of China, the phylogeny of the Pterodactyloidea, and convergence in their cervical vertebrae. *Palaontology* 51: 453–469.
- Martill DM, and Naish D (2006) Cranial crest development in the azhdarchoid pterosaur *Tupuxuara*, with a review of the genus and tapejarid monophyly. *Palaontology* 49: 925–941.
- Lü J, Jin X, Unwin DM, Zhao L, Azuma Y, Ji Q (2006) A new species of *Huaxiaopterus* (Pterosauria: Pterodactyloidea) from the Lower Cretaceous of Western Liaoning, China with comments on the Systematics of Tapejarid Pterosaurs. *Acta Geol Sin* 80: 315–326.
- Witton MP (2008) A new azhdarchoid pterosaur from the Crato Formation (Lower Cretaceous, Aptian?) of Brazil. *Palaontology* 51: 1289–1300.
- Frey E, Martill DM, Buchy M-C (2003) A new species of tapejarid pterosaur with soft-tissue head crest. In: Buffetaut E, Mazin J;M, eds. Evolution and paleobiology of pterosaurs. London: Geological Society. 65–72.
- Kellner AWA, Campos DA (1988) Sobre um novo pterossaurio com crista sagittal da Bacia do Araripe, Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil. *An Acad Bras. Cienc* 60: 459–469.
- Witton MP (2009) A new species of *Tupuxuara* (Thalassodromidae, Azhdarchoidea) from the Lower Cretaceous Santana Formation of Brazil, with a note on the nomenclature of Thalassodromidae. *Cretaceous Res* 30: 1293–1300.
- Lü J, Yuan C (2005) New tapejarid pterosaur from western Liaoning, China. *Acta Geol Sin* 79: 453–458.
- Wellnhöfer P, Kellner AWA (1991) The skull of *Tapejara wellnhoferi* Kellner (Reptilia, Pterosauria) from the Lower Cretaceous Santana Formation of the Araripe Basin, northeastern Brazil. *Mitt. Bayer. Staatslg Paläont hist Geol* 31: 89–106.
- Elgin and Campos (2011) A new specimen of the azhdarchoid pterosaur *Tapejara wellnhoferi* *Hist Biol* DOI: 10.1080/08912963.2011.613467.
- Eck C, Elgin RA, Frey E (2011) On the osteology of *Tapejara wellnhoferi* Kellner 1989 and the first occurrence of a multiple specimen assemblage from the Santana Formation, Araripe Basin, NE-Brazil. *Swiss J Palaentol* 130: 277–296.

Author Contributions

Conceived and designed the experiments: FLP. Analyzed the data: FLP CLS. Wrote the paper: FLP.

60. Veldmeijer A (2006) Toothed pterosaurs from the Santana Formation (Cretaceous; Aptian-Albian) of northeastern Brazil. A reappraisal on the basis of newly described material. Unpublished doctoral thesis. 269 p.
61. Veldmeijer AJ, Signore M, Meijer HJM (2005) Description of two pterosaur (Pterodactyloidea) mandibles from the Lower Cretaceous Santana Formation, Brazil. *Deinsea* 11: 67–86.
62. Young CC (1964) On a new pterosaurian from Sinkiang, China. *Vertebr Palasiatica* 8: 221–256.
63. Cuvier G (1809) Mémoire sur le squelette fossile d'un Reptil Volant des environs d'Aichstedt, que quelques naturalists ont pris pour un oiseau, et donc nous formons un genre de Sauriens, sous le nom Ptero-Dactyle. *Ann Mus Hist natur* 13, 1–424.
64. Wellnhofer P (1970) Die Pterodactyloidea (Pterosauria) der Oberjura-Plattenkalke Süddeutschlands. *Abh Bayer Akad Wiss, mat-naturwiss Kl, NF* 141: 1–133.
65. Young CC (1973) Wuerho pterosaurs. Special Publication of the Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology Academia Sinica 11: 18–34.
66. Veldmeijer AJ (2003) Description of *Coloborhynchus spielbergi* sp. Nov. (Pterodactyloidea) from the Albian (Lower Cretaceous) of Brazil. *Scripta Geologica* 125: 35–139.
67. Bennett SC (2007) A review of the pterosaur *Ctenochasma*: taxonomy and ontogeny. *Neues Jahrb Geol Palaont Abh* 245: 23–31.
68. Theodori C (1830) Knochen vom *Pterodactylus* aus der Liasformation von Banz. *Frorieps Notizen für Natur- und Heilkunde* 632: 1–101.
69. Meyer HV (1856) Letter on various fossil vertebrates. *Neues Jahrbuch für Mineralogier, Geognomie Geologie Petrefakt* 826.
70. Meyer HV (1847) *Homoeosaurus maximiliani* und *Rhamphorhynchus (Pterodactylus) longicaudus*, zwei fossile Reptilien aus dem Kalkschiefer von Solenhofen. Frankfurt (Schmerber). 22 p.
71. Eaton GF (1910) Osteology of *Pteranodon*. *Mem. Connecticut Acad Arts Sci* 2: 1–38.
72. Wang X, Kellner AWA, Jiang S, Cheng X (2012) New toothed flying reptile from Asia: close similarities between early Cretaceous pterosaur faunas from China and Brazil. *Naturwissenschaften* DOI 10.1007/s00114-012-0889-1.
73. Unwin DM (2005) The pterosaurs: from deep time. New York: Pi Press. 352 p.
74. Kellner AWA, Tomida Y (2001) Description of a new species of Anhangueridae (Pterodactyloidea) with comments on the pterosaur fauna from the Santana Formation (Aptian-Albian), northeastern Brazil. National Science Museum Monographs, Tokyo. 135 p.
75. Buffetaut E, Clarke JB, Le Loeuff J (1996) A terminal Cretaceous pterosaur from the Corbières (southern France) and the problem of pterosaur extinction. *Bull Soc Geol France* 167 : 753–759.
76. Butler RJ, Barrett PM, Nowbath S, Upchurch P (2009) Estimating the effects of sampling biases on pterosaur diversity patterns: implications for hypotheses of bird/pterosaur competitive replacement. *Paleobiology* 35: 432–446.
77. Ósi A (2011) Feeding-related characters in basal pterosaurs : implications for jaw mechanism, dental function and diet. *Lethaia* 44 : 146–152.

PONE-D-14-20812

Back from the drawer: a new look at an old specimen of *Anhanguera* (Pterosauria, Pterodactyloidea), with the description of a new taxon

PLOS ONE

Dear Mr. Pinheiro,

Thank you for submitting your manuscript entitled "Back from the drawer: a new look at an old specimen of *Anhanguera* (Pterosauria, Pterodactyloidea), with the description of a new taxon" to PLOS ONE. Your assigned manuscript number is PONE-D-14-20812.

We will now begin processing your manuscript and may contact you if we require any further information. You will receive an update once your manuscript passes our in-house technical check; you can also check the status of your manuscript by logging into your account at <http://pone.edmgr.com/>.

Please visit EveryONE (<http://blogs.plos.org/everyone>), the PLOS ONE community blog for our published authors and readers, to find out what the journal is thinking, changing and doing.

If you have any inquiries or other comments regarding this manuscript, please contact plosone@plos.org.

Thank you for your support of PLOS ONE.

Kind regards,

PLOS ONE

Back from the drawer: a new look at an old specimen of *Anhanguera* (Pterosauria, Pterodactyloidea), with the description of a new taxon

Felipe L. Pinheiro^{1*}, Taissa Rodrigues²

1. Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, IGeo, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil; 2. Departamento de Biologia, Centro de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Espírito Santo, Alegre, Brazil. *Corresponding author, fl_pinheiro@yahoo.com.br

Abstract

Among the pterosaur assemblage from the Romualdo Formation of the Araripe Basin, Lower Cretaceous of Brazil, the Anhangueridae is the most speciose clade, with several species described based on cranial material. Although this diversity may be inflated, the number of taxa described based on characters that are probably independent of sex and ontogeny is still high, suggesting, at first glance, the coexistence of several species that shared the same niche and competed for resources. Interestingly, a number of known specimens that probably represent new taxa still await description, and some already described material needs taxonomic review. Following the reevaluation of a well-known exemplar, we add to the Anhangueridae diversity of the Romualdo Formation through the description of a new species of *Anhanguera*. The holotype of the new taxon was traditionally regarded as *Anhanguera santanae*, but differs from this species (and from other anhanguerids) by a series of unique cranial features. In addition, the ecology of Romualdo Formation anhanguerids is discussed, and we draw attention to the fact that some pterosaurs of this unit may not be coeval and, also, that sufficient food resources can sustain a large number of competing species, which may explain the unusual diversity.

Introduction

The Anhangueridae is a clade known at the present time from several localities worldwide, including named species from Brazil, the United States, Morocco, China and England [1]. The Romualdo Formation (Araripe Basin, northeastern Brazil) is especially rich in pterosaur fossils, with anhanguerids figuring as the most abundant and

speciose clade with seven named species (*Tropeognathus mesembrinus* and six species of *Anhanguera*), as well as several related ones and dozens of referred specimens. Even though this taxonomy has been disputed by several authors [2-5], the species abundance is nonetheless remarkable.

In February 1985, Wellnhofer [6] described a number of new specimens from the Romualdo Formation, with two new species based on fossils comprising skull material: “*Santanadactylus*” *araripensis* and “*Araripesaurus*” *santanae*. Later that same year, Campos and Kellner [7] described the new genus and species *Anhanguera blittersdorffi*, based on a complete skull. In 1987, Wellnhofer [8] described two further species, *Tropeognathus mesembrinus* and *Tropeognathus robustus*. With broader knowledge of these Romualdo Formation anhanguerids, some taxonomic proposals arose, placing all these species in the genus *Anhanguera* [9]. Additional specimens but no new named species were described by Wellnhofer [10]; among them was AMNH 22555: an incomplete skeleton, including a skull and a fragmentary mandible. It was the most complete skeleton then known from the Romualdo Formation and served as the basis for the first anhanguerid skeleton reconstruction ever made [10]. This specimen was regarded as conspecific with the holotype of *Anhanguera santanae* (previously in the genus “*Araripesaurus*”). Remarkably, two more complete skeletons including skulls were later described and referred to the species *Anhanguera piscator* [2] and “*Coloborhynchus*” *spielbergi* [5]. Following recent proposals [2,11], we here regard *Tropeognathus mesembrinus* as the sole species of the genus and *Anhanguera* to contain the species *A. blittersdorffi*, *A. araripensis*, *A. santanae*, *A. robustus*, *A. piscator*, *A. spielbergi* and the new taxon here described.

With several specimens known today, including some undescribed ones held in public collections, it is now well established that anhanguerids have a very conservative skeletal morphology. Postcranial remains show only punctual variations, and some discrepancies described years ago as diagnostic [10] can be explained as ontogenetic variation, despite the large size of the specimens [2,12]. The fact that the vast majority of anhanguerid material comprises isolated bones, and that only a few samples of associated postcranial and cranial material are known, precludes a better understanding of the diagnostic value of postcranial characters. As highlighted in taxonomic revisions of ornithocheiroid pterosaurs, such as Unwin [4], the considerably conservative postcranial anatomy of ornithocheiroids makes it virtually impossible to tell even genera

apart and to recognize diagnostic features when cranial remains are absent. Thus, priority should be given to cranial anatomy in the erection of new taxa and recognition of supraspecific groups. However, anhanguerid skulls are also very conservative, and subtle differences are currently used to diagnose the species of *Anhanguera*. The particular premaxillary sagittal crests typical of that clade have been used frequently to distinguish species [2], but cranial crest differences due to ontogeny and sexual dimorphism have, to date, been far less discussed than in other pterosaur taxa (i.e., [12,13]).

Because AMNH 2255, the specimen referred to *A. santanae* by Wellnhofer [10], is significantly more complete than the holotype of this species (SNSB-BSPG 1982 I 90), it has been, since its description, used as a proxy for the morphology of this taxon. Also, this specimen was the source of most of the information used in the coding of *A. santanae* as a terminal taxon in several phylogenetic analyses (e.g., [14-16]). Though the attribution of AMNH 22555 to *A. santanae* has never been seriously challenged, this specimen presents several features that distinguish it from *A. santanae* and other *Anhanguera* specimens.

Institutional abbreviations

AMNH – American Museum of Natural History, New York, USA

MN – Museu Nacional / Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brazil

SAO – Sammlung Oberli, a private collection belonging to Mr. Urs Oberli, Sankt Gallen, Switzerland

SNSB-BSPG – Staatliche Naturwissenschaftliche Sammlungen Bayerns / Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, Munich, Germany

Nomenclatural acts

The electronic edition of this article conforms to the requirements of the amended International Code of Zoological Nomenclature, and hence the new names contained herein are available under that Code from the electronic edition of this article. This

published work and the nomenclatural acts it contains have been registered in ZooBank, the online registration system for the ICZN. The ZooBank LSIDs (Life Science Identifiers) can be resolved and the associated information viewed through any standard web browser by appending the LSID to the prefix "http://zoobank.org/". The LSID for this publication is: urn:lsid:zoobank.org:pub: XXXXXXXX. The electronic edition of this work was published in a journal with an ISSN, and has been archived and is available from the following digital repositories: PubMed Central, LOCKSS [author to insert any additional repositories].

Geological setting

According to Wellnhofer [10], specimen AMNH 22555 was found inside a large calcareous concretion typical of the Romualdo Formation (?Albian, Araripe Basin, northeastern Brazil) (Figure 1). The Romualdo Formation is characterized by conglomeratic sandstones followed by a transgressive sequence of green and black shales [17]. Within the black shales, the presence of several layers rich in carbonate concretions is noticeable, with lateral continuity throughout the basin [18,19]. The genesis of these layers is associated with mass mortality events, followed by the formation of early diagenetic concretions that entrapped a large number of elements of the biota. The Romualdo Formation *Lagerstätte* is probably the most fossiliferous stratum of the Araripe Basin [17].

Systematic paleontology

Pterosauria Kaup 1934 [20]

Pterodactyloidea Plieninger 1901 [21]

Anhangueria Rodrigues and Kellner 2013 [1]

Anhangueridae Campos and Kellner 1985 [7]

Anhanguera Campos and Kellner 1985 [7]

Anhanguera belchiori sp. nov.

Derivation of the name. In honor of the Brazilian popular composer and singer Belchior, whose fine music inspired the authors during several stages of this work. Belchior is also from Ceará state, where the specimen here described was probably found.

Type material. Holotype AMNH 22555, a partial skeleton, originally described by Wellnhofer [10], housed at the American Museum of Natural History (New York, USA) (Figure 2). A cast is housed at the Staatliche Naturwissenschaftliche Sammlungen Bayerns / Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie (Munich, Germany), and another one will be deposited in the paleovertebrate collection of the Museu Nacional / Universidade Federal do Rio de Janeiro (AWA Kellner, pers. comm.).

Locality and horizon. Romualdo Formation, Araripe Basin, ?Albian, northeastern Brazil. According to Wellnhofer [10], the specimen comes from Jardim municipality in the state of Ceará (previously Barra do Jardim), but most likely its exact locality is undetermined.

Diagnosis. *Anhanguera* species presenting the following combination of characters (autapomorphies are signaled with a *): short rostrum anterior to the nasoantorbital fenestrae, of about the same length as these openings*; posttemporal fenestrae directed downwards*; anterior teeth surrounded by strong bony collars; weak frontoparietal crest, mostly posteriorly directed; very strong palatal ridge, followed posteriorly by a convexity on the palatal surface*; laterally expanded choanae*.

Description

Generalities. Specimen AMNH 22555 is a partial pterosaur skeleton (Figure 3), composed of an almost complete skull, proximal end of the right mandibular ramus, nearly all vertebral elements, some ribs, scapulae, coracoids, an almost complete pelvis and some limb elements – carpals, femoral and humeral fragments, incomplete radius and ulna, pteroid, metacarpals and foot phalanges. As mentioned earlier, the specimen was thoroughly described and illustrated by Wellnhofer [10] and, at that time, assigned to the pterodactyloid species *Anhanguera santanae*. Thus, as further description of postcranial elements would be redundant, we will focus on cranial aspects, only briefly

described by Wellnhofer [10], especially on those that clearly distinguish AMNH 22555 from *A. santanae* and from other anhanguerids.

The skull of AMNH 22555 is nearly complete and best preserved in right lateral aspect (Figure 3, 4). Even so, rostral elements anterior to the nasoantorbital fenestrae are crushed and laterally compressed in this view. Posterior skull bones are broken and disarticulated in left lateral view, in which the absence of bones such as the left jugal and lacrimal obliterates the edges of skull openings. The palate anterior to the choanae is well preserved, whereas posterior palatal bones are, mostly, absent. Parts of the right pterygoid lie inside the nasoantorbital opening, in lateral view. Despite the fact that the dental margin of the maxillae is intact anteriorly, with the presence of some teeth (mostly broken) and empty alveoli, the ventral margins of both the left and right maxillae are eroded and incomplete posteriorly, preventing an accurate estimation of the number of teeth. The posterior skull roof is almost intact, with a slight lateral displacement of the frontoparietals. Above the nasoantorbital openings, the outer bone layer of the dorsal margin of the fused premaxillae is eroded. The dorsal limits of the premaxillae are badly crushed throughout the anterior half of the skull, preventing the reconstruction of the sagittal crest anatomy. In occipital view, only the broad supraoccipital plate and right opisthotic are fairly well preserved.

In general, the skull bones are disarticulated and, sometimes, displaced from their original positions. The premaxillae and maxillae, as well as the frontals and parietals, are tightly fused with each other, the ordinary condition for pterodactyloids. Some postcranial bones, known to fuse in mature individuals, show the unfused condition in AMNH 22555, indicating that this specimen is osteologically immature [10,22]. Those elements include separate scapulae and coracoids, as well as proximal and distal carpals. The first five dorsal vertebrae show very thick neural spines and prezygapophyses fused with the postzygapophyses of the previous vertebra, indicating that a notarium was present in mature individuals of this species.

Premaxilla. The fused premaxillae compose most of the skull roof, with their posterior ends above the orbits, where they contact the frontoparietals. Although the left premaxilla is considerably well preserved throughout its whole extension, the right element is badly crushed anteriorly to the nasoantorbital fenestra. Sutures between the premaxillae and maxillae can only be observed close to the nasoantorbital fenestrae,

especially on the left side of the skull (where this region is best preserved). Anteriorly, the ventral limits of the premaxillae are not clear, and the number of teeth associated with these bones cannot be inferred. The dorsal surface of the premaxillae is broken in the region anterior to the nasoantorbital fenestrae, making it difficult to determine the presence of a sagittal crest. However, this broken dorsal border extends above the projection of the surface dorsal to the nasoantorbital openings, which may indicate that the crest was present. It is probable that the premaxillae also composed the anterior part of the palate, where the bone is strongly pierced by small foramina. However, due to bone fusion, it is impossible to determine the exact contribution of the premaxillae to the palatal surface. There is a discrete anterior expansion of the skull, with the rostrum being about 1.5–2 mm wider at the level of the 4th tooth sockets than at the 3rd and 5th alveoli. This is more reminiscent of the slight expansion seen in *Tropeognathus mesembrinus*, but at this point it cannot be ruled out that the expansion could grow larger with maturity.

Maxilla. Bordered dorsally by the premaxillae, the maxillae form the anterior and part of the ventral margins of the nasoantorbital fenestrae. Because the suture lines between the maxillae and premaxillae are located at the anterodorsal border of the nasoantorbital fenestrae, the maxillae also make a small contribution to the dorsal margin of these openings. Ventrally, the palatal plates of the maxillae (see [23,24]) fuse together, forming a well-developed palatal ridge that ends about 5 cm before the anterior limits of the choanae. The dental margins of the maxillae form strong rims, and some of the rostral teeth (especially the 7th to 10th tooth pairs) are surrounded at their bases by robust bony collars, generally punctured by foramina on their medial side. Because the jugal processes of both maxillae are broken, the posterior limits of these bones cannot be determined. Anterior to the 9th tooth pair, the ventral margins of the maxillae gently curve upwards, and the anteriormost teeth are inserted level with the ventral margins of the orbits.

Nasal. Together with the lacrimals, the nasals form the posterodorsal margins of the nasoantorbital fenestrae. The right nasal is better preserved than the left one, and shows an irregular shape, with acute anterior and posterior extensions. The dorsal margin is straight and contacts the premaxillae. The nasals have lateral longitudinal ridges, probably indicating the contact area with the lacrimals (in AMNH 22555, these bones are slightly displaced). The nasals have concave posterior margins, fitting the convex

prefrontals and supraorbitals. The ventral surfaces of the acute anterior processes of the nasals are perforated by well-developed foramina. The nasoantorbital openings are completely filled with carbonaceous matrix and, thus, the medial contact between the left and right nasals, as well as the ventral nasal process, are obscured.

Prefrontal. Only the right prefrontal is preserved. Dorsally, this bone makes contact with the nasal and the supraorbital, whereas ventrally it shows a rectilinear suture with the lacrimal. The prefrontal contributes to part of the anterodorsal margin of the orbit.

Supraorbital. Both supraorbitals are preserved. These bones are roughly triangular in dorsal aspect and compose part of the skull roof above the orbits. The contact between the supraorbitals and frontoparietals is marked by grooves, which are deeper at their posterior limits. The supraorbitals are also partially covered by the posterior extension of the premaxillae.

Frontoparietal. There is no visible distinction between the frontals and parietals, but a clear suture line divides the left and right elements of these bones. The frontoparietals form almost the entire skull roof above the orbits and the upper temporal fenestrae, being overlaid anteriorly by the slender posterior extension of the premaxillae that projects between the left and right frontoparietals. Above the upper temporal fenestrae, the dorsal margin of the frontoparietals forms a short crest that probably provided a greater area of origin for the *musculus adductor mandibulae externus*.

Jugal. Only the right jugal is preserved. This is a robust element, mostly composed of three strong processes that contribute to the boundaries of several skull openings. The maxillary process of the jugal extends anteriorly, forming part of the posteroventral margin of the nasoantorbital fenestra as well as the lateral margin of the palatal subtemporal fenestra. This process is broken in the preserved jugal of AMNH 22555, preventing an estimation of how far anteriorly the contact with the maxillae was located. The lacrimal process of the jugal is directed dorsally, with a slight anterior inclination, and forms part of the anterior margin of the orbit, as well as part of the posterior margin of the nasoantorbital fenestra. The spot where this process connects with the main corpus of the jugal is depressed, forming a ridge, so that the whole process is medially displaced with respect to the remainder of the bone. The contact with the lacrimal occurs at about one fourth of the total height of the orbit. The most developed jugal process is the posterior, postorbital, one. This bony extension is very thick anteriorly,

but becomes narrower throughout its posterodorsal end, where it contacts the postorbital via an overlapping joint. The temporal process of the jugal composes most of the posterior edge of the orbit, and the whole anterior border of the lower temporal fenestra.

Postorbital. Both postorbitals are preserved; the left one is completely displaced from its original position and the right one shows a slight medial displacement. These bones have a roughly triangular outline and occupy a central position on the temporal region of the skull. The postorbitals make contact dorsally with the frontoparietals, anteriorly with the posterior processes of the jugals and posteriorly with the squamosals. The edges of these bones contribute to the margins of both the upper and lower temporal fenestrae, and also have a small participation in the posterior borders of the orbits.

Lacrima. In AMNH 22555, only the right lacrimal is preserved. This bone is triangular in shape, making contact with the prefrontal and the nasal dorsally and overlying the lacrimal process of the jugal ventrally. The posterior edge of the lacrimal bears a well-developed, lateromedially broad process directed inside the orbit. The lacrimal is pierced by a vast foramen that occupies most of the main corpus of this bone.

Squamosal. The squamosal is a curved bone, with its concavity directed anteriorly, where this element composes most of the posterior border of the lower temporal fenestra. Dorsally, the squamosal contacts the postorbital and frontoparietals. Between these bones there is a smaller concavity that bounds the ventral margin of the upper temporal fenestra. The squamosal ends ventrally with two acute processes. The anterior one sutures with the slim quadratojugal, whereas the posterior runs parallel to the quadrate and is probably the origin site of the *musculus depressor mandibulae*. The posterior, convex edge of squamosal makes contact with the opisthotic.

Quadratojugal. This slender bone makes contact with the main corpus of the jugal anteriorly and with one of the ventral processes of the squamosal posteriorly, delimiting ventrally the lower temporal fenestra.

Quadrate. Only the right quadrate is completely preserved. This bone contacts laterally the squamosal, quadratojugal and part of the jugal. The anteroventral end of the quadrate expands to form the helical articular surface with the lower jaw. The quadrate

shaft runs medially, parallel to the ventral extension of the squamosal. The inclination of the quadrate with respect to the ventral margin of the maxilla is about 145 degrees.

Supraoccipital. The supraoccipital is a broad plate that forms a large portion of the occiput. Above the dorsal margin of the *foramen magnum*, this bone develops a low sagittal crest, probably linked to the origin of the *musculus rectus capitis*. Lateral to the crest, the supraoccipital is pierced by two large pneumatic foramina. The dorsal border of the right posttemporal fenestra is preserved, showing that this opening was inclined downwards.

Opisthotic. In AMNH 22555, both the right and left opisthotics are broken and displaced from their original positions. Although the right element is better preserved, little anatomical information can be drawn from this bone. It can be noted that the opisthotics were configured as wide plates that occupied a considerable portion of the occiput.

Palatine. The structures traditionally regarded, in most pterosaurs, as the palatines were recently reinterpreted as a secondary surface formed by ventral plates of the maxillae (see [23,24]). The high degree of synostosis, common in Pterodactyloidea, makes the individualization of palatal elements difficult. In anhanguerids, the palatines probably bordered the suborbital fenestrae medially, the right element being partially preserved in AMNH 22555.

Pterygoid. Although most of the posterior palatal bones were lost, part of the left pterygoid lies in dorsal view inside the nasoantorbital fenestra. This bone shows a very long and acute rostral process, connected to a concave surface, which is followed posteriorly by a transversal ridge. This ridge could be interpreted as part of a vestigial ectopterygoid, already reported for other specimens of *Anhanguera* [24]. In close association, there is a flat, triangular bone of uncertain affinities. It is possible that it represents the posterior extension of the pterygoid, which would contact the basipterygoid caudally.

Vomers. The fused vomers form a slim element that partially divides the choanae medially. There is no sign of sutures between the two vomers or between them and other elements of the palate.

Dentition. Only the dentition pattern of the upper jaw of AMNH 22555 can be assessed, and is reminiscent of that seen in other species of *Anhanguera*. The 1st pair of teeth is located at the tip of the rostrum, slightly higher than the 2nd pair, facing anteriorly, as is usual in anhanguerians [1]. The alveoli grow in width until the 3rd pair. As is usual in the genus *Anhanguera*, the 4th and 7th pairs of alveoli are larger than the 5th and 6th. From the 8th onwards, the alveoli tend to gradually decrease in width. The distances between the alveoli increase gradually, but are most notably larger from between the 7th and 8th alveoli onwards. As noted above, the maxillary margin is not well preserved and most posteriormost alveoli cannot be assessed, but the dentition would continue until at least the beginning of the nasoantorbital fenestra. Some teeth are preserved, showing a curved and pointed shape and longitudinal lines where the enamel is present, as typical of anhanguerids [25].

Discussion

Since the first assignment of AMNH 22555 to the genus *Anhanguera* by Wellnhofer [26], this taxonomic attribution was never questioned, being reaffirmed in the works of Kellner [9], Wellnhofer [10], Kellner and Tomida [2], and others. Kellner [14] listed as synapomorphies of the genus *Anhanguera* (1) the presence of an elongate and medially placed nasal process, (2) a foramen on the nasal process, (3) a characteristic size difference in the rostral teeth (in which the 5th and 6th teeth pairs are smaller than the 4th and 7th ones); (4) a scapulae length of at most 80% of that of the coracoids, (5) a coracoidal articulation surface with the sternum oval and with a posterior expansion, and (6) a pneumatic foramen on the proximal dorsal surface of the humeri. However, more recently described specimens challenge some of these features and show that they are more widespread. Characters (1) and (2) are present on *Ludodactylus sibbicki* from the Crato Formation [27], and characters (4), (5) and (6) are also found in *Brasileodactylus* sp. (SNSB-BSPG 1991 I 27; [28]) and in *Istiodactylus* [29,30].

Therefore, from these, only character (3) would be synapomorphic for *Anhanguera*.

Naturally, these are characters used in a cladistic sense but others have been proposed as diagnostic of the genus. While comparing *Anhanguera* and *Coloborhynchus*, Fastnacht [3] stated that *Anhanguera* presents (1) a premaxillary crest beginning more posteriorly instead of at the anterior tip of the rostrum, (2) a premaxillary crest lower than in

Coloborhynchus with its height about one third of its length, (3) a thin crest, (4) the anterior end of the rostrum inclined at an angle of about 45 degrees, and (5) the absence of a spoon-shaped distal expansion of the rostrum. From these, character (2) could potentially be due to ontogenetic changes. Character (5) is a misinterpretation since the type species, *Anhanguera blittersdorffi*, has a distal expansion with this morphology (see [11]). Characters (1), (3) and (4), although useful to distinguish *Anhanguera* from *Coloborhynchus*, are also present in *Liaoningopterus* and *Caulkicephalus* [31,32] and therefore are more widespread within the clade. A very similar set of characters was also discussed by Veldmeijer [5]. This author suggests that AMNH 22555 is a juvenile *Coloborhynchus*. However, some of the characters used by him to separate *Anhanguera* and *Coloborhynchus*, such as the position of the premaxillary crest, are also listed by him as possibly explained by ontogenetic variation. Veldmeijer [5] thus suggests that features present at the back of the skull of AMNH 22555 are more similar to *Anhanguera spielbergi* (regarded by him in the genus *Coloborhynchus*) than to the holotype of *Anhanguera santanae*. As explained above, the anhanguerid skull is very conservative and these minor differences might not be diagnostic. Instead, we here consider all these species in the genus *Anhanguera* as their morphology is well consistent with the type species, *Anhanguera blittersdorffi* [7]. On the other hand, the back of the skull of *Coloborhynchus clavirostris*, the type species of that genus, is unknown [11]. Therefore, it seems that *Anhanguera* remains diagnosed by a single character, the 5th and 6th teeth pairs being smaller than the 4th and 7th ones, and by combinations of characters.

AMNH 22555 indeed presents the synapomorphy of the genus *Anhanguera*, thus, there are no reasons to propose a new generic assignment for this specimen. However, the attribution of AMNH 22555 to the species *Anhanguera santanae* is weakly supported, as suggested before [5], and we propose that the specimen has sufficient diagnostic features to represent a new species of *Anhanguera*, *Anhanguera belchiori* sp. nov., as is discussed below.

Is AMNH 22555 an Anhanguera santanae?

When first described by Wellnhofer [10], AMNH 22555 was referred to *Anhanguera santanae*, a pterodactyloid pterosaur described a few years before by the same author

and from the same formation [6]. Wellnhofer [10] believed that the unfused carpal bones, pterygoid and quadrate, and scapula and coracoid indicated a late coossification of several bones in the skeleton, which should have taken place as the animal was already a subadult, and that this late bone fusion was a diagnostic feature of *Anhanguera*. The assignment of AMNH 22555 to *Anhanguera santanae* was made mainly on the basis that both specimens share the same number of bones in the carpals, besides possessing similar sized skulls, even though their premaxillary crests differ [10]. A close examination of both the *A. santanae* holotype and AMNH 22555, however, revealed to us a series of morphological differences that are not easily explained by ontogenetic variation or sexual dimorphism.

The taxonomic value of cranial crests in pterosaurs is still disputed, mainly due to the assumption that these structures evolved by sexual selection and are, most likely, sexually dimorphic [12,13,33]. Dimorphism in fossil taxa can only be tested when based on large numbers of samples or, in other words, hardly ever. It was proposed for *Pteranodon* by Bennett [12] and this could be the case for *Anhanguera*. Thus, our comparisons will, as far as is possible, exclude premaxillary crest characters, in order to minimize possible effects of ontogeny and sexual dimorphism on the taxonomic statements proposed herein.

Although *Anhanguera belchiori* sp. nov. is indeed similar to the *Anhanguera santanae* holotype in size and overall skull morphology, the two specimens differ in a series of features (Figure 5, 6). First of all, the frontoparietals of *A. santanae* are narrower and project posterodorsally as a thick frontoparietal crest. On the other hand, the frontoparietals of *A. belchiori* sp. nov. are broader and form a much more delicate crest, mostly posteriorly extended. The two specimens also differ in the morphology of the jugal: the lacrimal process of this bone is much broader in *A. santanae* than in *A. belchiori* sp. nov. Furthermore, it is noticeable that, although the rostrum of the *A. santanae* holotype is incomplete, the presence of a premaxillary crest can be inferred by the sharp dorsal surface of the premaxillae at the anterior end of the specimen [10]. Unless the sagittal crest of *A. santanae* had a unique morphology, different from that observed in all other anhanguerids, the beginning of a sagittal crest at such a distance from the nasoantorbital fenestrae would almost certainly indicate the presence of a long rostrum, very different from the comparatively short snout of *A. belchiori* sp. nov. If *A.*

santanae had a rostrum comparable in size with that observed in *A. belchiori* sp. nov., this would result in an aberrantly short premaxillary crest.

Differences between *A. belchiori* sp. nov. and *A. santanae* also extend to the occipital and palatal regions. In occipital view, it is notable that the supraoccipital crest is much more conspicuous in *A. santanae* than in *A. belchiori* sp. nov. Also, although the occiput of AMNH 22555 is not well preserved, the dorsal margin of the posttemporal fenestra is well marked and reveals that this opening was probably directed downwards, unlike the condition observed in *A. santanae*. As a consequence of the bad preservation, however, this character must be regarded with caution. In palatal view, it is remarkable that in *A. belchiori* sp. nov. the fusion of the palatal plates of the maxillae forms a very strong palatal ridge (although not deep as in *Tropeognathus*) that is followed posteriorly by a slight convexity of the palatal surface. *A. santanae* also bears a palatal ridge, but this structure is much lower and extends posteriorly to a region closer to the choanae than that seen in *A. belchiori* sp. nov. In addition, the choanae morphology is also different between the specimens, those of *A. belchiori* sp. nov. being distinctly rounder and lateromedially expanded.

AMNH 22555 and other species of Anhanguera

Anhanguera blittersdorffi, the type species of *Anhanguera*, was first diagnosed by characters that later proved to be diagnostic of more inclusive clades, such as the presence and morphology of the premaxillary and frontoparietal crests and the presence of a distal expansion and of larger teeth at the tip of the rostrum [7]. Wellnhofer [10] pointed out that *Anhanguera santanae* (including the specimen AMNH 22555) differed from *Anhanguera blittersdorffi* by possessing a skull that is “shorter, not so low and not so elongate,” a steeper quadrate and fewer teeth. To these characters, Kellner and Tomida [2] added that *Anhanguera santanae* had a longer quadrate, a shorter and higher nasoantorbital fenestra, and a smaller premaxillary crest, confined to the most anterior part of the skull (i.e., not extending to the beginning of the nasoantorbital fenestra). With the exception of the morphology of the quadrate and the nasoantorbital fenestra, all other differences are based on AMNH 22555, since the holotype of *Anhanguera santanae* does not have a preserved rostrum.

Anhanguera araripensis is known by a very incomplete skull. It differs from all other species of the genus, including *Anhanguera belchiori* sp. nov., by the presence of small

lateral projections on the basioccipital processes of the pterygoids [34]. Based on this character, other specimens have been referred to this species, such as MN 4735-V [2] and “SAO” 16494 [5,35]. However, first hand examination showed that in the latter the pterygoid is broken and the acute lateral projections are absent. Other features present in *Anhanguera araripensis* that are likely age- and sex-independent are the presence of a constricted Meckelian fossa (briefly reported by Rodrigues and Kellner [11]) and the presence of a pneumatic foramen on the cranial side of the ulna [6]. The latter is absent in AMNH 22555. Kellner and Tomida [2] have also suggested that *Anhanguera araripensis* and *Anhanguera santanae* can be distinguished by the position and morphology of the premaxillary crest (an observation based on the holotype of the species and on AMNH 22555).

The holotype of *Anhanguera robustus* is an isolated mandible and thus comparisons with *A. belchiori* sp. nov. are mostly limited to the retroarticular process. Unfortunately, the taxonomic significance of these small variations is still unclear.

Differences between *Anhanguera piscator*, *Anhanguera santanae* and AMNH 22555 have been listed previously [2]. These authors, for instance, cite differences in the quadratojugal between *Anhanguera piscator* and AMNH 22555 and that fewer teeth are present in *Anhanguera santanae* (a reconstruction based on AMNH 22555), which, according to them, is probably due to the difference in the lengths of the rostra, as well as some postcranial features.

Comparisons made by Veldmeijer [5] between *Anhanguera spielbergi* and AMNH 22555 show several similarities between these taxa, mostly explained by the conservative morphology of the skull and postcranial skeleton in anhanguerids. Veldmeijer [5] diagnosed *Anhanguera spielbergi* as having a shallow palatal ridge, slight ventrolateral extension of the toothed margins of the maxillae and a large premaxillary crest, among other features. These characters alone enable us to separate both species, but they furthermore differ in the number of dorsal vertebrae (12 in *Anhanguera spielbergi* and 13 in AMNH 22555 [5]), in the inclination of the lacrimal process of the jugal (anteriorly inclined in *A. spielbergi*), and in the inclination of the posttemporal fenestrae (upward inclined in *A. spielbergi*). Also, Veldmeijer [5] lists several differences between the pelvises of the two taxa.

Probably the most evident difference between *A. belchiori* sp. nov. and other *Anhanguera* species described so far is the comparatively short rostrum (Figure 7). Actually, when comparing the proportion of the rostrum anterior to the nasoantorbital openings with the length of these apertures, *A. belchiori* sp. nov. has the smallest value of all *Anhanguera* species from which these measurements can be obtained. Short rostra are usually linked to early ontogenetic stages in a number of vertebrates, and this was already proposed for the non-pterodactyloid *Rhamphorhynchus* and some archaeopterodactyloids [36,37]. This, however, seems not to be the case for *Anhanguera* (at least not for the specimens so far described for this clade). *Anhanguera piscator*, for example, a taxon described based on an osteologically immature specimen [2], has a rostrum proportionally longer than the holotype of *Anhanguera spielbergi*, an adult individual [5]. The same is probably valid for the *Tropeognathus mesembrinus* holotype, a likely mature individual [8] with a proportionally short snout. This interpretation is, of course, hampered by the lack of early ontogenetic stages in the fossil record of *Anhangueria*, a bias that could reflect niche partitioning between adults and juveniles. In this scenario, early juveniles could have feeding habits more connected to terrestrial environments or geographically distant foraging areas and were, therefore, not easily incorporated into the sedimentary record. Despite the occurrence of individuals that have not reached skeletal maturity (such as AMNH 22555) being common in the Romualdo Formation, all of them are relatively large animals and cannot be considered as early juveniles.

Another important distinctive character of AMNH 22555 is the presence of pronounced bony collars surrounding some of the most rostral teeth, culminating on the 7th and 8th teeth pairs (Figure 6, A). This condition contrasts with what is observed in most other *Anhanguera* species where, although some pronouncements of the ventral margin of the maxillae associated with teeth insertion are expected, there is no major development of strong bony collars. One exception is *Anhanguera spielbergi*, which also has bony collars surrounding the 7th and 8th upper teeth pairs, but that are less developed than in AMNH 22555.

Remarks on the phylogenetic relationships of Anhanguera belchiori sp. nov.

The phylogenetic position of anhanguerid species among other pterodactyloids is somehow consensual between the two classic phylogenetic propositions for pterosaur

relationships [14,38]. There is, however, some dispute about the nomenclature of taxa with essentially the same composition. The Ornithocheiroidea *sensu* Unwin [38] is equivalent to Pteranodontoidea *sensu* Kellner [14], with some differences, such as the exclusion of *Nyctosaurus* and the basal position of *Pteranodon* in Pteranodontoidea.

Anhanguera santanae is usually included as a terminal taxon in a number of phylogenetic studies [14-16]. It is important to note, however, that the completeness of AMNH 22555 (i.e., *Anhanguera belchiori* sp. nov.) has made it virtually the sole contributor to data matrixes that have tested the relationships of this taxon.

Anhanguera species are distinguished from each other by subtle characters that are, so far, not covered in the proposed pterodactyloid phylogenies. Thus, in order to access *Anhanguera* internal relationships, a new and higher resolution phylogeny is needed. Based on currently used discrete characters, the only difference between *A. santanae* and *A. belchiori* sp. nov. would be a larger amount of missing data in the *A. santanae* coding.

Why so many Anhanguera species?

As revealed, the diversity of anhanguerids in the Romualdo Formation is intriguing, with eight described species, seven of which belong to the genus *Anhanguera* (including *Anhanguera belchiori* sp. nov.). As pointed out by Kellner and Tomida [2], it is likely that this number is overestimated due to the lack of comparable elements between some of the taxa. However, the number of unambiguous species, described on the basis of cranial elements, is still high. Although we agree that some of the proposed morphospecies could represent the same biological species with intraspecific variation, this issue cannot be assessed based on the present knowledge of Romualdo Formation pterosaurs. At first glance, the coexistence of a large number of taxa with supposedly overlapping ecological niches may seem puzzling. However, competitive exclusion of species happens only when the resources are scarce to the point of limiting population growth. If we assume, as is likely, that *Anhanguera* species competed for prey, sufficiently high fish populations (as observed in the Romualdo Formation *Lagerstätte*) could sustain several piscivorous species. On the other hand, ecological inferences based on Romualdo Formation fossils are severely hampered by the fact that almost all specimens were collected without stratigraphic control. The temporal resolution of Romualdo Formation fossils was never estimated and several events of mass mortality

probably took place [18,19]. Thus, based on the present stage of knowledge, we cannot exclude the possibility that some of the Romualdo Formation pterosaurs were not coeval, which could also be an explanation for the high number of congeneric species in the same geological unit. Stratigraphically controlled excavations, such as the ones reported by [18,19] hopefully will shed light on this issue.

Acknowledgments

For granting access to AMNH 22555 and other pterosaur specimens, the authors are particularly indebted to Mark Norell and Carl Mehling (AMNH). Also, we would like to thank the following people for allowing the study of specimens under their care and for kind help during visits: Álamo Saraiva and João Kerensky (MPSC); Oliver Rauhut and Markus Moser (SNSB-BSPG); Alexander Kellner and Helder Silva (MN); Eberhard Frey (SMNK); Rainer Schoch (SMNS); Sandra Chapman and Lorna Steel (NHMUK); Dan Pemberton and Matt Riley (CAMSM); Stephen Hutt (IWCMS); David Gelsthorpe (MANCH); Urs Oberli (SAO); Jon de Vos (Naturalis); Mauro Bon (MSN); and Wang Xiaolin (IVPP). FLP thanks Cesar Schultz for advisement on pterosaurs, TR thanks Alexander Kellner for advisement on anhanguerids.

References

1. Rodrigues T, Kellner AWA (2013) Taxonomic review of the *Ornithocheirus* complex (Pterosauria) from the Cretaceous of England. *Zookeys* 308: 1-112.
2. Kellner AWA, Tomida Y (2000) Description of a new species of Anhangueridae (Pterodactyloidea) with comments on the pterosaur fauna from the Santana Formation (Aptian-Albian), northeastern Brazil. *National Science Museum Monographs* 17: 1-135.
3. Fastnacht M (2001) First record of *Coloborhynchus* (Pterosauria) from the Santana Formation (Lower Cretaceous) of the Chapada do Araripe, Brazil. *Palaontol. Z.* 75: 23-36.
4. Unwin DM (2001) An overview of the pterosaur assemblage from the Cambridge Greensand (Cretaceous) of Eastern England. *Mitt. Mus. Nat.kd. Berl., Geowiss. Reihe* 4: 189-221.

5. Veldmeijer A (2003) Description of *Coloborhynchus spielbergi* sp. nov. (Pterodactyloidea) from the Albian (Lower Cretaceous) of Brazil. *Scripta Geologica* 125: 35-139.
6. Wellnhofer P (1985) Neue Pterosaurier aus der Santana-Formation (Apt) der Chapada do Araripe, Brasilien. *Palaeontogr. Abt. A* 187: 105-182.
7. Campos DA, Kellner AWA (1985) Panorama of the Flying Reptiles Study in Brazil and South America. *An. Acad. Bras. Cienc.* 57: 453-466.
8. Wellnhofer P (1987) New Crested Pterosaurs from the Lower Cretaceous of Brazil. *Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. Hist. Geol.* 27: 175-186.
9. Kellner AWA (1990) Os répteis voadores do Cretáceo brasileiro. *Anuário do Instituto de Geociências* 12: 86-106.
10. Wellnhofer P (1991) Weitere Pterosaurierfunde aus der Santana-Formation (Apt) der Chapada do Araripe, Brasilien. *Palaeontogr. Abt. A* 215: 43-101.
11. Rodrigues T, Kellner AWA (2008) Review of the pterodactyloid pterosaur *Coloborhynchus*. *Zitteliana*, B 28: 219-228.
12. Bennett SC (1992) Sexual dimorphism of *Pteranodon* and other pterosaurs, with comments on cranial crests. *J. Vertebr. Paleontol.* 12: 422-434.
13. Lü J, Unwin DM, Deeming DC, Jin X, Liu Y, Ji Q (2011) An Egg-Adult Association, Gender, and Reproduction in Pterosaurs. *Science* 331: 321-324.
14. Kellner AWA (2003) Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group. In: Buffetaut E, Mazin J-M, eds. *Evolution and paleobiology of pterosaurs*. London: Geological Society. pp 105-137.
15. Andres B, 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.
16. Andres B, Myers TS (2013) Lone Star pterosaurs. *Earth Environ Sci Trans R Soc Edinb* 103: 383-398.
17. Assine ML (2007) Bacia do Araripe. *Boletim de Geociências da Petrobrás* 15: 371-389.
18. Fara E, Saraiva AAF, Campos DA, Moreira JKR, Siebra DC, Kellner AWA (2005) Controlled excavations in the Romualdo Member of the Santana Formation (Early Cretaceous, Araripe Basin, northeastern Brazil): stratigraphic, palaeoenvironmental and palaeoecological implications. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleocology* 218: 145-160.

19. Vila Nova BC, Saraiva AAF, Moreira JKR, Sayão JM (2011) Controlled excavations in the Romualdo Formation Lagerstätte (Araripe Basin, Brazil) and pterosaur diversity: remarks based on new findings. *Palaios* 26: 173-179.
20. Kaup JJ (1834) Versuch einer Eintheilung der Saugethiere in 6 Stämme und der Amphibien in 6 Ordnungen. *Isis* 3: 311-315.
21. Plieninger F (1901) Beiträge zur Kenntnis der Flugsaurier. *Paläontogr* 48: 65-90.
22. Bennett SC (1993) The ontogeny of *Pteranodon* and other pterosaurs. *Paleobiology* 19: 92-106.
23. Ösi A, Prondvai E, Frey E, Pohl B (2010) New interpretation of the palate of pterosaurs. *Anat Rec* 293: 243-258.
24. Pinheiro FL, Schultz CL (2012) An Unusual Pterosaur Specimen (Pterodactyloidea, ?Azhdarchoidea) from the Early Cretaceous Romualdo Formation of Brazil, and the Evolution of the Pterodactyloid Palate. *PLoS ONE* 7(11): e50088.
doi:10.1371/journal.pone.0050088
25. Rodrigues T, Kellner AWA (2010) Note on the pterosaur material described by Woodward from the Recôncavo Basin, Lower Cretaceous, Brazil. *Rev. bras. paleontol.* 13: 159-164.
26. Wellnhofer P (1988) Terrestrial locomotion in pterosaurs. *Hist Biol* 1: 3-16.
27. Frey E, Martill DM, Buchy M-C (2003) A new crested ornithocheirid from the Lower Cretaceous of northeastern Brazil and the unusual death of an unusual pterosaur. In: Buffetaut E, Mazin J-; M, eds. *Evolution and paleobiology of pterosaurs*. London: Geological Society. pp 55-63.
28. Veldmeijer AJ, Meijer HJM, Signore M (2009) Description of pterosaurian (Pterodactyloidea: Anhangueridae, *Brasileodactylus*) remains from the Lower Cretaceous of Brazil. *Deinsea* 13: 9-40.
29. Hooley RW (1913) On the skeleton of *Ornithodesmus latidens*; an ornithosaur from the Wealden Shales of Atherfield (Isle of Wight). *Quarterly Journal of the Geological Society* 96: 372-422.
30. Andres B, Ji Q (2006) A new species of *Istiodactylus* (Pterosauria, Pterodactyloidea) from the Lower Cretaceous of Liaoning, China. *J Vertebr Paleontol* 26: 70-78.
31. Wang X, Zhou Z (2003) Two new pterodactyloid pterosaurs from the Early Cretaceous Jiufotang Formation of Western Liaoning, China. *Vertebrat Palasiatic* 41: 34-41.

32. Steel L, Martill DM, Unwin DM, Winch JD (2005) A new pterodactyloid pterosaur from the Wessex Formation (Lower Cretaceous) of the Isle of Wight, England. *Cretac Res* 26: 686-698.
33. Elgin RA, Grau CA, Palmer C, Hone DWE, Greenwell D, Benton MJ (2008) Aerodynamic characters of the cranial crest in *Pteranodon*. *Zitteliana B* 28: 167-174.
34. Kellner AWA (1991) *Pterossauros do Brasil*. Unpublished M. Sc. thesis. 543 p.
35. Veldmeijer A (2006) Toothed pterosaurs from the Santana Formation (Cretaceous; Aptian-Albian) of northeastern Brazil. A reappraisal on the basis of newly described material. Unpublished doctoral thesis. 269 p.
36. Bennett SC (1995) A statistical study of *Rhamphorhynchus* from the Solnhofen limestone of Germany: year-classes of a single large species. *J Paleontol* 69: 569-580.
37. Bennett SC (1996) Year-classes of pterosaurs from the Solnhofen limestone of Germany: taxonomic and systematic implications. *J Vertebr Paleontol* 16: 432-444.
38. Unwin DM (2003) On the phylogeny and evolutionary history of pterosaurs. In: Buffetaut E, Mazin J-M, eds. *Evolution and paleobiology of pterosaurs*. London: Geological Society. 139–199.

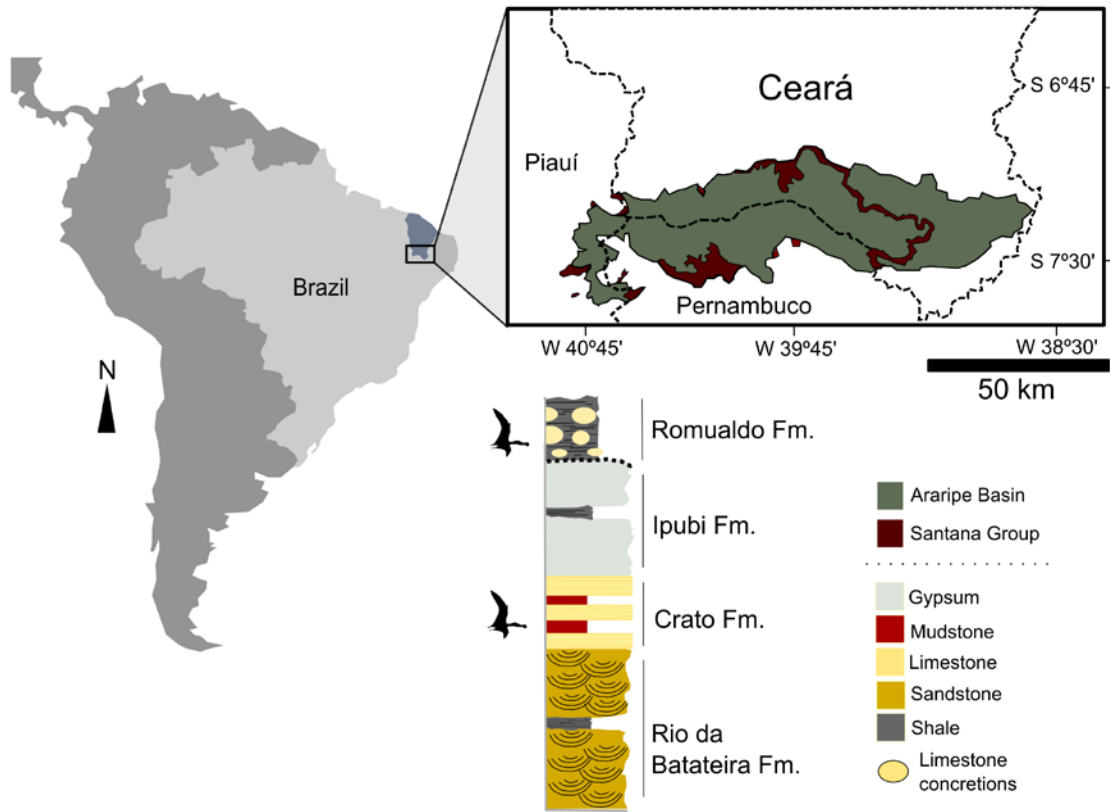


Figure 1. Location map of the Araripe Basin, northeastern Brazil and simplified stratigraphic chart of the Santana Group. Levels where pterosaur fossils are found are indicated. Modified from [24].

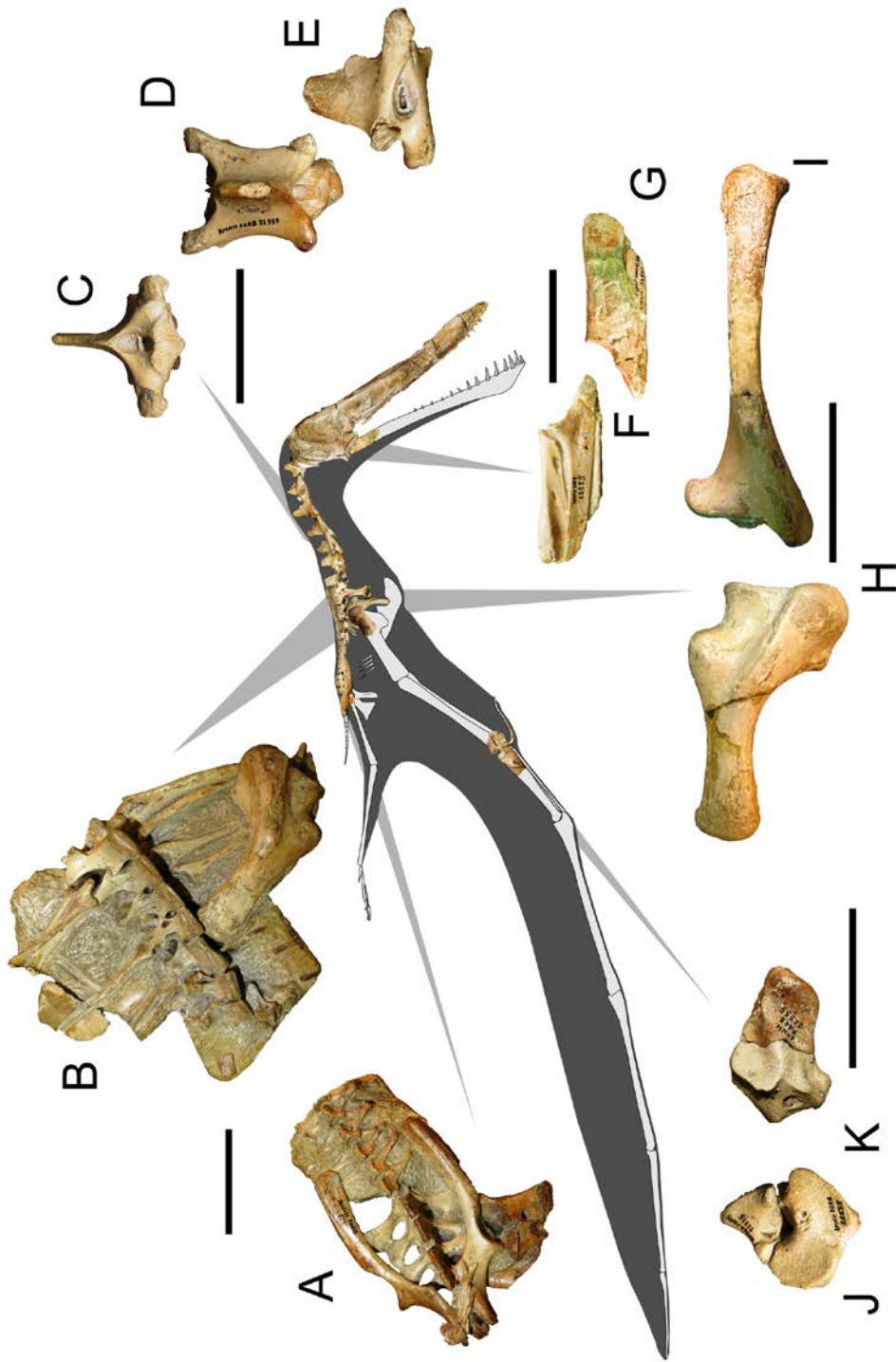


Figure 2. Specimen AMNH 22555, a partial anhanguerid skeleton. Some selected elements are figured in detail. A, pelvic region in dorsal view; B, torso in dorsal view; C, D, E, sixth cervical vertebrae in, respectively, anterior, dorsal and right lateral views; F, G, right mandibular ramus in, respectively, medial and lateral views; H, left scapula in dorsal view; I, left coracoid in lateral view; J, distal carpals in distal view; K, proximal carpals in distal view. Scale bars equal to 50 mm.



Figure 3. AMNH 22555 skull in A, right lateral; B, dorsal and C, palatal views. Scale bar equal to 100 mm.

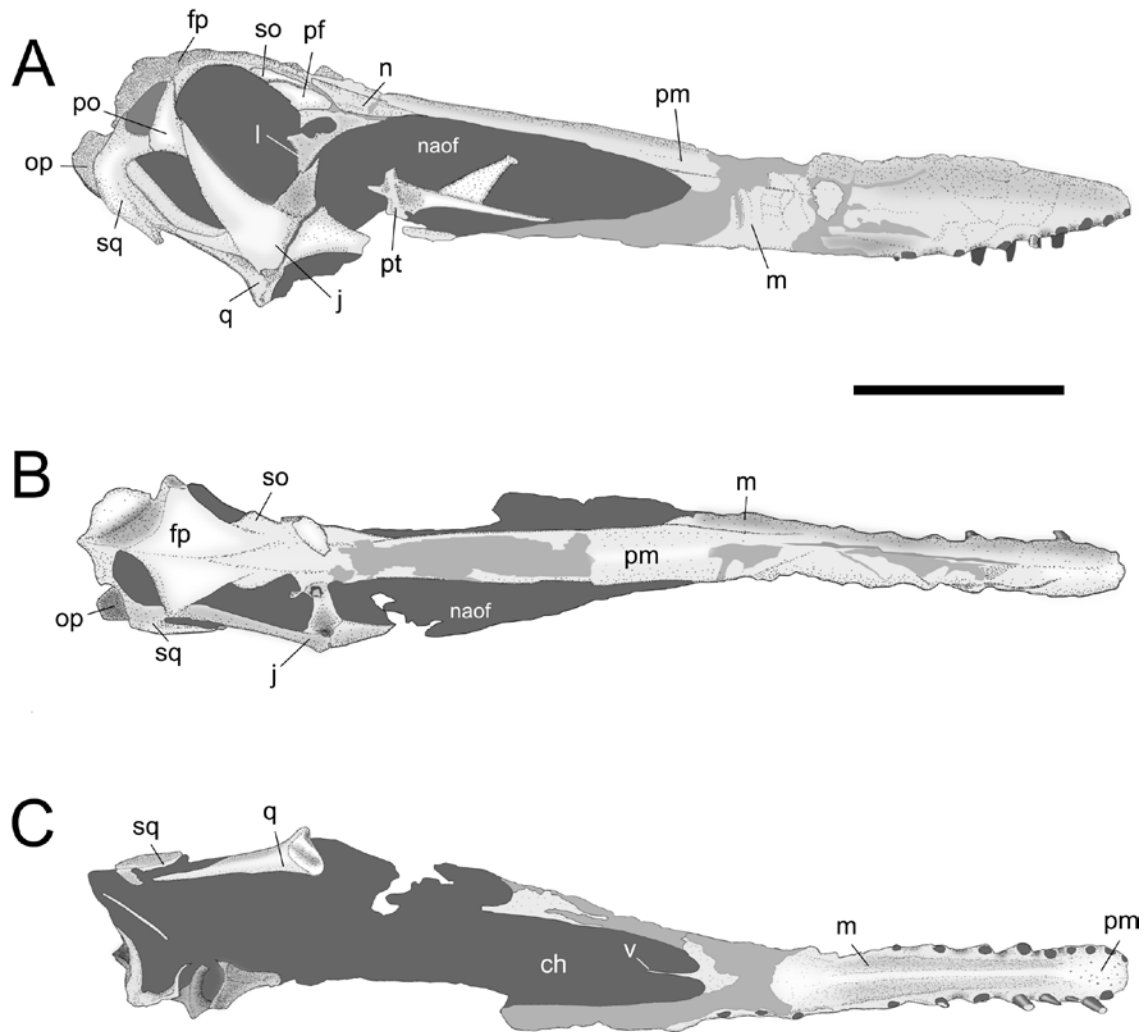


Figure 4. Interpretative drawings of AMNH 22555 skull in A, right lateral, B, dorsal and C, palatal views. Abbreviations: ch, choanae; fp, frontoparietal; j, jugal; l, lacrimal; m, maxilla; n, nasal; naof, nasoantorbital fenestra; op, opisthotic; pf, prefrontal; po, postorbital; pm, premaxilla; pt, pterygoid; q, quadrate; so, supraorbital; sq, squamosal; v, vomers. Scale bar equal to 100 mm.

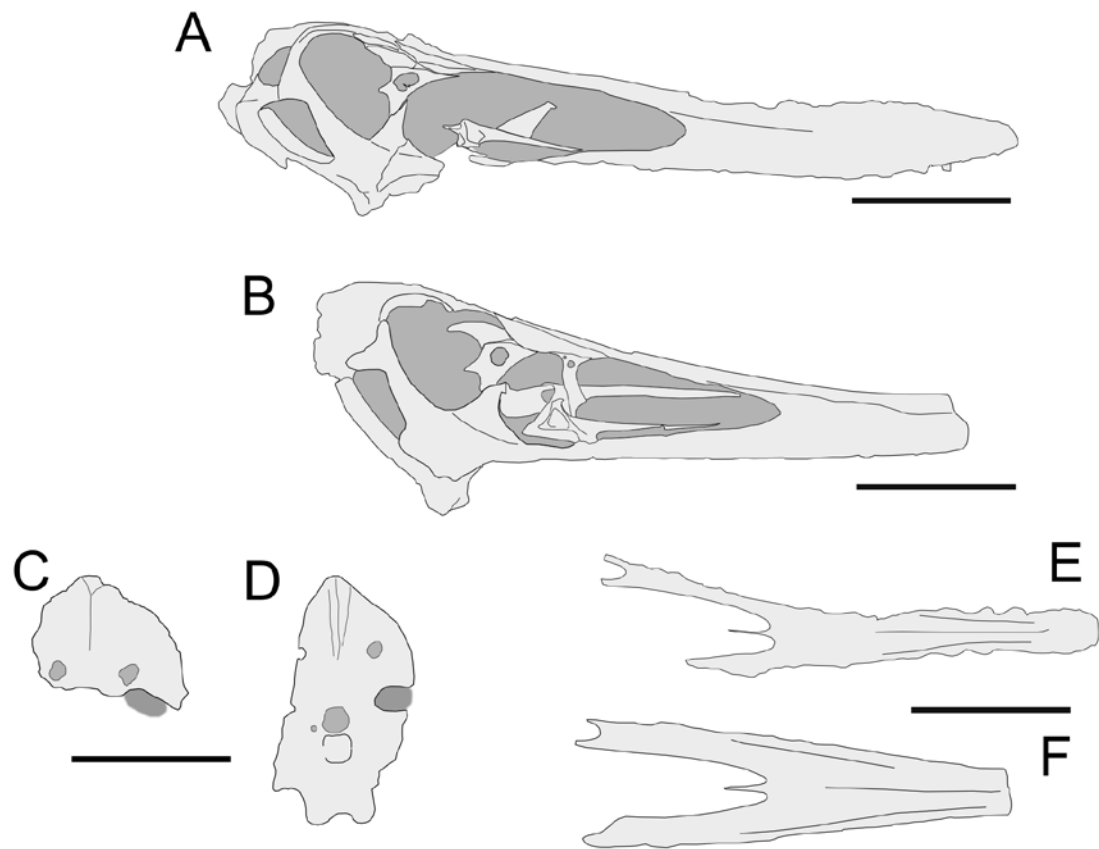


Figure 5. Comparative line drawings. A, AMNH 22555 skull in lateral view; B, *Anhanguera santanae* (SNSB-BSPG 1982 I 90) skull in lateral view (mirrored); C, D, occipital views of, respectively, AMNH 22555 and *A. santanae* (SNSB-BSPG 1982 I 90) skulls; E, F, palatal views of, respectively, AMNH 22555 and *A. santanae* (SNSB-BSPG 1982 I 90) skulls. Scale bar equal to 100 mm in A, B, E, F, and 50 mm in C, D.

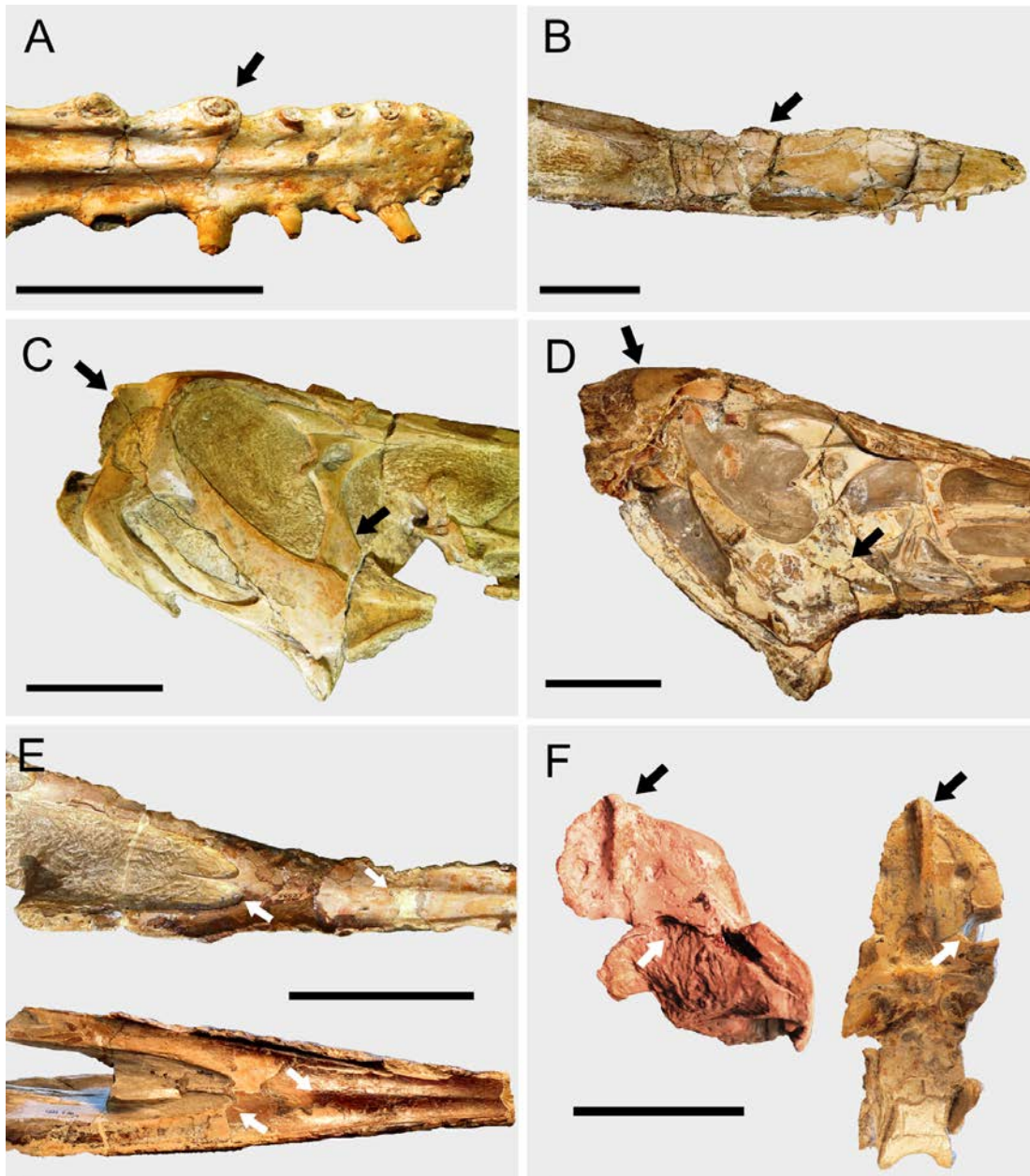


Figure 6. Photographs of selected features of AMNH 22555 and *Anhanguera santanae* (SNSB-BSPG 1982 I 90) skulls. A, strong bony collars surrounding some anterior teeth of AMNH 22555; B, AMNH 22555 rostrum, the dark arrow indicates the spot where the premaxillary crest probably began; C, posterior portion of AMNH 22555 skull, indicating the weak frontoparietal crest and slender lacrimal process of the jugal; D, SNSB-BSPG 1982 I 90, posterior part of the skull, indicating the strong frontoparietal crest and thick lacrimal process of the jugal; E, comparative photographs between the palates AMNH 22555 (above) and SNSB-BSPG 1982 I 90 (below), indicating the choanae and palatal ridges; F, occiput of AMNH 22555 (left) and SNSB-BSPG 1982 I 90 (right), indicating the occipital crest and the posttemporal fenestra. Scale bars equals to 50 mm.

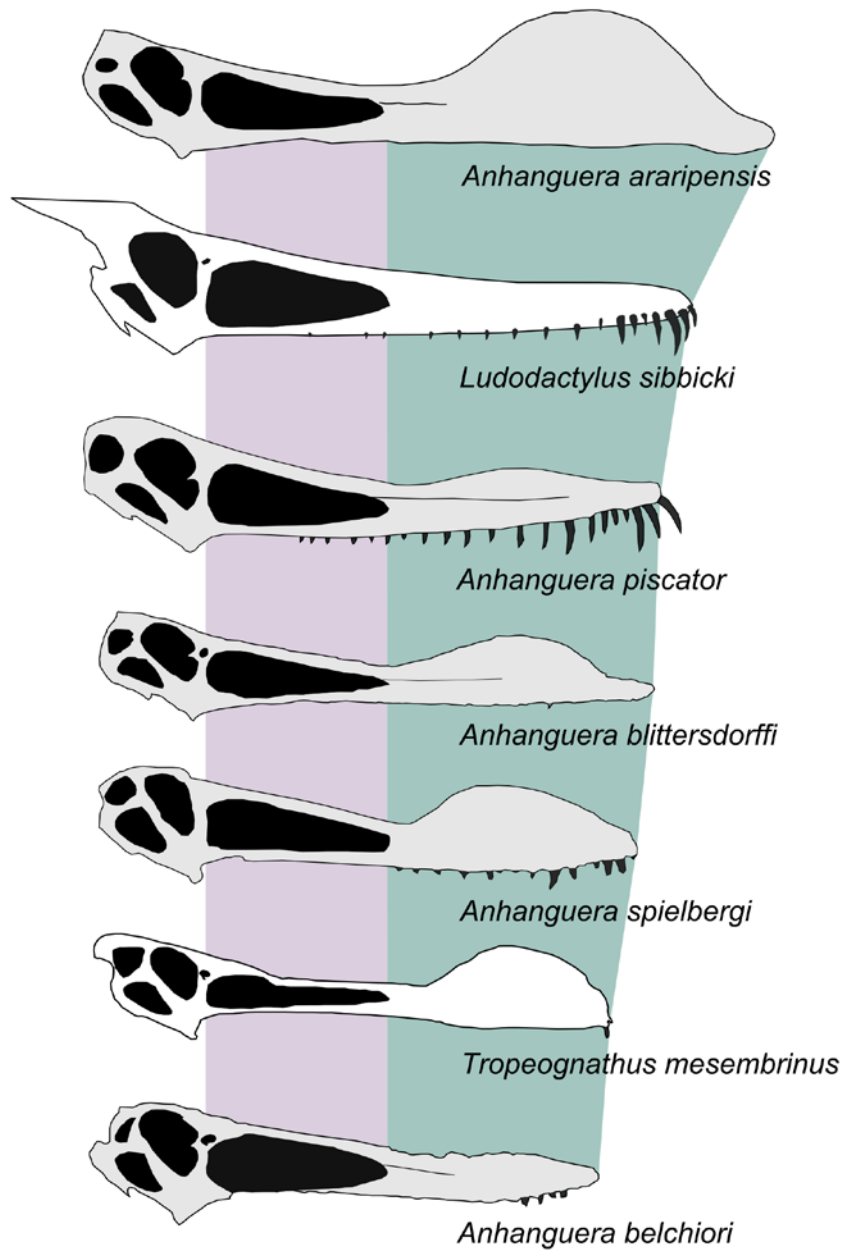


Figure 7. Proportion of the rostrum with respect to the nasoantorbital fenestrae in a number of *Anhanguera* species. Not to scale.



Parte III

ANEXOS

Produção bibliográfica indiretamente relacionada ao tema central da tese:

Artigos:

Pinheiro, F. L.; Figueiredo, A. E. Q.; Dentzien-Dias, P. C.; Fortier, D. C.; Schultz, C. L.; Viana, M. S. S. 2013. *Planohybodus marki* sp. nov., a new fresh-water hybodontid shark from the Early Cretaceous of northeastern Brazil. **Cretaceous Research** 41: 210-216.

Pinheiro, F. L.; Horn, B. L. D.; Schultz C. L.; Andrade, J. A. F. G.; Sucerquia, P. A. 2012. Fossilized bacteria in a Cretaceous pterosaur headcrest. **Lethaia** 40: 495-499.

Capítulos de livros:

Moreira, J. K. R.; Monteiro, F. A. C.; Pinheiro, F. L.; Soares, M. O.; Nogueira Neto, J. A.; Ximenes, C. L. 2012. A coleção de paleontologia do Museu do Ceará. *In*: Cristina Rodrigues Holanda; Roberto Sabino da Silva (Org.). Museu do Ceará. 1ª Ed. São Paulo: Banco Safra, p. 284-300.

Ximenes, C. L.; Monteiro, F. A. C.; Pinheiro, F. L.; Moreira, J. K. R. 2012. Coleção Dias da Rocha – Paleontologia. *In*: Cristina Rodrigues Holanda; Roberto Sabino da Silva (Org.). Museu do Ceará. 1ª Ed. São Paulo: Banco Safra, p. 350-356.

Resumos expandidos publicados em anais de congressos:

Pinheiro, F. L.; Campos, A. L.; Schultz, C. L. 2013. On the peculiar skull of tapejarinid pterosaurs: possibility of intracranial movements? *In*: Rio Ptero – International Symposium on pterosaurs, 2013, Rio de Janeiro. Short Communications, p. 89-92.

Pinheiro, F. L. 2013. Seria o termo “exaptação” realmente útil? *In*: Encontro de História e Filosofia da Biologia, 2013, Florianópolis. Caderno de Resumos, p. 87-89.

Resumos publicados em anais de congressos:

Pinheiro, F. L.; Liparini, A.; Schultz, C. L. 2013. Possibilidade de cinetismo craniano em pterossauros tapejarídeos. *In*: Congresso Brasileiro de Paleontologia, 2013, Gramado, RS. Boletim de Resumos, p. 264.

Pinheiro, F. L.; Marques, V. X. 2013. O conceito “exaptação” contribui na compreensão dos processos evolutivos? *In*: Paleo Nordeste 2013, Fortaleza, CE. Resumos, p. 30.

Hasse, G.; Figueiredo, A. E. Q.; Pinheiro, F. L.; Schultz, C. L. 2013. Novos materiais atribuídos a Mawsoniidae, Cretáceo Inferior, Bacia de Lima Campos, estado do Ceará.



In: Congresso Brasileiro de Paleontologia, 2013, Gramado, RS. Boletim de Resumos, p. 235.

Pinheiro, F. L.; Schultz, C. L. 2012. Morphological disparity on the palates of Pterodactyloidea (Pterosauria) and its implications for the ecology of the clade. *In: Centenary Meeting of the Paläontologische Gesellschaft, 2012, Berlim. Terra Nostra. Berlim: GeoUnion, v. 2012/1, p. 133-134.*

Figueiredo, A. E. Q.; Pinheiro, F. L.; Dias, P. C. D.; Fortier, D. C.; Schultz, C. L. 2012. A new fresh-water hybodontid shark from Lima Campos Basin (Early Cretaceous), Brazil, and its paleogeographic context. *In: 72nd Annual Meeting – Society of Vertebrate Paleontology, 2012, Raleigh. Program and Abstracts, p. 85.*

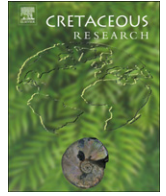
Pinheiro, F. L.; Schultz, C. L. 2012. A disparidade morfológica palatal de pterossauros pterodactilóides pode nos dar indícios sobre a ecologia do grupo? *In: Paleo RS, 2012, São João do Polêsine. Livro de Resumos, p. 41.*

Hasse, G.; Figueiredo, A. E. Q.; Pinheiro, F. L.; Schultz, C. L. 2012 Novos materiais de vertebrados fósseis da Bacia de Lima Campos, Eocretáceo do Ceará. *In: Paleo RS, 2012, São João do Polêsine. Livro de Resumos, p. 18.*

Monteiro, F. A. C.; Pinheiro, F. L.; Sousa, J. P.; Freire Júnior, J. G.; Silva Filho, W. F. 2011. First occurrence of vertebrate remains in gypsum deposits of the Ipubi Member, Lower Cretaceous, Santana Formation, Araripe Sedimentary Basin, Northeastern Brazil. *In: IV Congresso Latinoamericano de Paleontologia de Vertebrados, San Juan. Anais, p. 346.*

Pinheiro, F. L.; Fortier, D. C.; Schultz, C. L. 2011. A new hypothesis for the Tapejaridae phylogeny. *In: IV Congresso Latinoamericano de Paleontologia de Vertebrados, San Juan. Anais, p. 179.*

Pinheiro, F. L.; Schultz, D. C.; Monteiro, F. A. C. 2011. On a new pterosaur sternum from Romualdo Formation (Lower Cretaceous, Araripe Basin, Northeastern Brazil). *In: IV Congresso Latinoamericano de Paleontologia de Vertebrados, San Juan. Anais, p. 180.*



Planohybodus marki sp. nov., a new fresh-water hybodontid shark from the Early Cretaceous of northeastern Brazil

Felipe L. Pinheiro^{a,*}, Ana Emilia Q. de Figueiredo^a, Paula C. Dentzien-Dias^b, Daniel C. Fortier^a, Cesar L. Schultz^a, Maria Somália S. Viana^c

^aDepartamento de Paleontologia e Estratigrafia, IGeo, UFRGS, Cx.P. 15001, 91501-970 Porto Alegre, RS, Brazil

^bUniversidade Federal do Rio Grande – FURG, Instituto de Oceanografia – IO, Laboratório Oceanografia Geológica – LOG, Av. Itália Km 8, Rio Grande, CEP: 96201-900, RS, Brazil

^cCurso de Biologia, Universidade Estadual Vale do Acaraú, Sobral, CE, Brazil

ARTICLE INFO

Article history:

Received 18 June 2012

Accepted in revised form 17 December 2012

Available online 23 January 2013

Keywords:

Planohybodus

Hybodontidae

Malhada Vermelha Formation

Lima Campos Basin

Early Cretaceous

Missão Velha Formation

ABSTRACT

A new species of hybodontid shark is described for the Lower Cretaceous of Brazil. The type specimen is derived from pre-Aptian strata of Malhada Vermelha Formation, Lima Campos Basin (Ceará State, northeastern Brazil), with referred material from the Missão Velha Formation of Araripe Basin, northeastern Brazil. The new taxon differs from other *Planohybodus* species by the presence of a stronger tooth ornamentation characterized by simple, usually non-branching cristae that nearly reach the apex of the main cusp as well as distinctly divergent lateral cusplets. In addition, certain North-American specimens formerly attributed to *Hybodus* are identified as *Planohybodus*. The new species presented herein, in addition to the North-American remains, represents an important contribution to the knowledge of the distribution of *Planohybodus*, expanding the geographic range of the genus to South and North America in the Late Jurassic and Early Cretaceous.

© 2012 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

A number of small intracratonic basins and sedimentary units of northeastern Brazil have recently drawn attention due to their important record of Late Jurassic/Early Cretaceous fauna and flora (Fortier and Schultz, 2009; Cupello et al., 2011; Silva et al., 2011; Pinheiro et al., 2011). The relevance of these occurrences is attributed to the possibility of a better understanding of the context related to the breakup of Gondwana and the influence of this important event on the terrestrial and freshwater continental biota.

The poorly known fossil fauna in these sedimentary units demonstrate a certain level of taxonomic similarity, which may indicate a temporal correlation and geographical connection among the units. Nevertheless, some authors have identified the Aliança Formation of Jatobá Basin and Missão Velha Formation of the Araripe Basin as being of Late Jurassic (e.g., Silva et al., 2011; Pinto and Sanguinetti, 1958; Ponte and Appi, 1990). Vertebrate taxa have been identified by the remains of mawsoniid fishes, semi-otid scales (associated to *Lepidotes*) and crocodylomorph

fragments (Maisey, 2000; Silva et al., 2011; Pinheiro et al., 2011). More recently, rare occurrences of hybodontid sharks were reported in the Lima Campos Basin (Pinheiro et al., 2011), the Missão Velha Formation of Araripe Basin (Cupello et al., 2011) and the Aliança Formation of Jatobá Basin (Silva et al., 2011). Despite the attribution of some of these new specimens to the genus *Planohybodus* Rees and Underwood (2008) by Pinheiro et al. (2011) and Cupello et al. (2011), specific identifications were not provided.

Further studies on the specimens that were briefly mentioned in Pinheiro et al. (2011) for Lima Campos Basin – in addition to new material, both from the Lima Campos Basin and the Missão Velha Formation of Araripe Basin – led to the conclusion that they represent a new species of hybodontid shark, which is described in the present work.

Institutional abbreviations – AMNH, American Museum of Natural History (New York, USA); UECE, Universidade Estadual do Ceará (Fortaleza, Brazil); UFRGS, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (Porto Alegre, Brazil).

2. Geological setting

The specimens studied here were located in fine-grained sandstone of Malhada Vermelha Formation of Lima Campos Basin. Additional material was obtained from an unknown locality of the Missão Velha Formation of Araripe Basin.

* Corresponding author. Tel.: +55 85 82008667.

E-mail addresses: fl_pinheiro@yahoo.com.br (F.L. Pinheiro), aquezad@yahoo.com.br (A.E.Q. de Figueiredo), pauladentzien@gmail.com (P.C. Dentzien-Dias), fortier@crocodylia.net (D.C. Fortier), cesar.schultz@ufrgs.br (C.L. Schultz), somalia_viana@hotmail.com (M.S.S. Viana).

The Malhada Vermelha Formation is characterized by a cyclic sequence of siltstones that are intercalated with fine to medium sandstones with the presence of festoon cross-stratification and climbing ripples. This sedimentary unit typically outcrops in road sections, as in the case of “Cascudo” outcrop (Fig. 1), the type locality of the material described herein. The Malhada Vermelha Formation was deposited under high energy fluvial regimes with the intercalation of flood plain deposits (Arima, 2007). Fossils are abundant but invariably disarticulated and transported. To date, the presence of mawsoniid fishes, *Lepidotes*-like scales, crocodylomorphs, hybodontids and yet unidentified tetrapod bones has been reported (see Pinheiro et al., 2011). Usually, these fossils are associated with fine and medium sandstones. Invertebrate ichnofossils are also common. The Malhada Vermelha Formation is usually interpreted as Lower Cretaceous, pre-Aptian, in age (Ponte, 1992; Mabessone et al., 1999; Carvalho, 2000; Arai, 2006).

The Missão Velha Formation of Araripe Basin outcrops approximately 100 km south of the locality of the new species (“Cascudo” outcrop of the Malhada Vermelha Formation). This sedimentary unit is composed mainly of sandstones and, locally, by conglomerate sandstones with the presence of silicified woods. The sandstones present planar and festoon cross-stratifications and are often separated by decimetric siltstone beds, as the environment is classified as a braided alluvial plain intercalated with meandering river systems (Assine, 2007; Fambrini et al., 2011). There is an ongoing debate concerning the age of the Missão Velha Formation; some authors (e.g., Pinto and Sanguinetti, 1958; Ponte and Appi, 1990) have interpreting this formation as belonging to the Late Jurassic, whereas an Early Cretaceous age has been suggested by others (e.g., Beurlen, 1962, 1963; Berthou, 1990; Cavalcanti and

Viana, 1991). The age of the Missão Velha Formation is difficult to establish mainly due to the lack of biostratigraphic indicators and strata suitable for radiometric dating (Cupello et al., 2011).

3. Systematic paleontology

Class: Chondrichthyes Huxley, 1880

Subclass: Elasmobranchii Bonaparte, 1838

Cohort: Euselachii Hay, 1902

Order: Hybodontiformes Maisey, 1975

Superfamily: Hybodontioidea Owen, 1846 *sensu* Zangerl, 1981

Family: Hybodontidae Owen, 1846

Subfamily: Hybodontinae Owen, 1846

Genus *Planohybodus* Rees and Underwood, 2008

Type species. *Planohybodus peterboroughensis* Rees and Underwood, 2008

Planohybodus marki sp. nov.

Derivation of the name. After Mark Aponte Phillippe Van Tomme (1982–2012), a Brazilian–Belgian paleontologist who helped us in the early stages of this work (Pinheiro et al., 2007).

Type material. Holotype UFRGS-PV-0021-K, a nearly complete isolated tooth (Fig. 2).

Type locality. The holotype was collected from fine sandstones levels of the “Cascudo” outcrop – UTM 24M-492215E/9291072N (Fig. 1).

Stratigraphic horizon. Malhada Vermelha Formation (Early Cretaceous) of Lima Campos Basin (Fig. 1).

Referred material. Two incomplete isolated teeth from the Malhada Vermelha Formation of Lima Campos Basin (UFRGS-PV-0022-K,

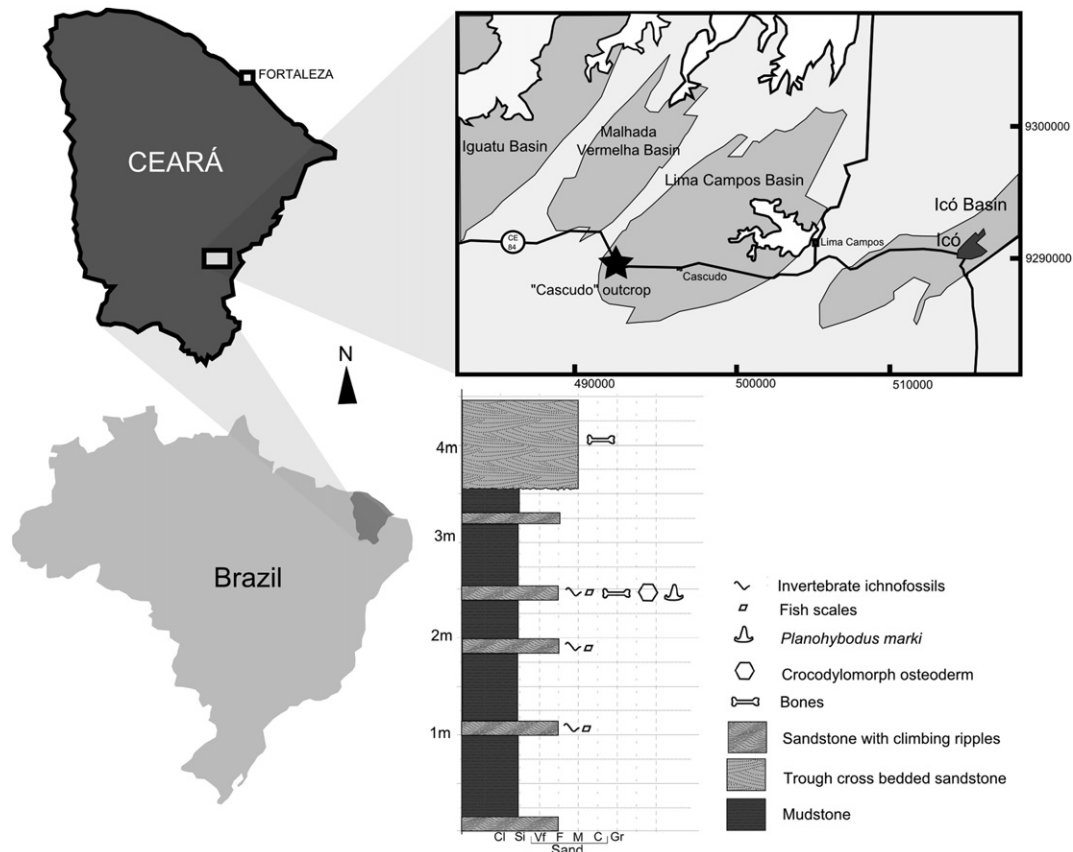


Fig. 1. Location map and stratigraphic section of the “Cascudo” outcrop (Malhada Vermelha Formation, Lima Campos Basin), which is the type locality of the hybodontid shark *Planohybodus marki* sp. nov.

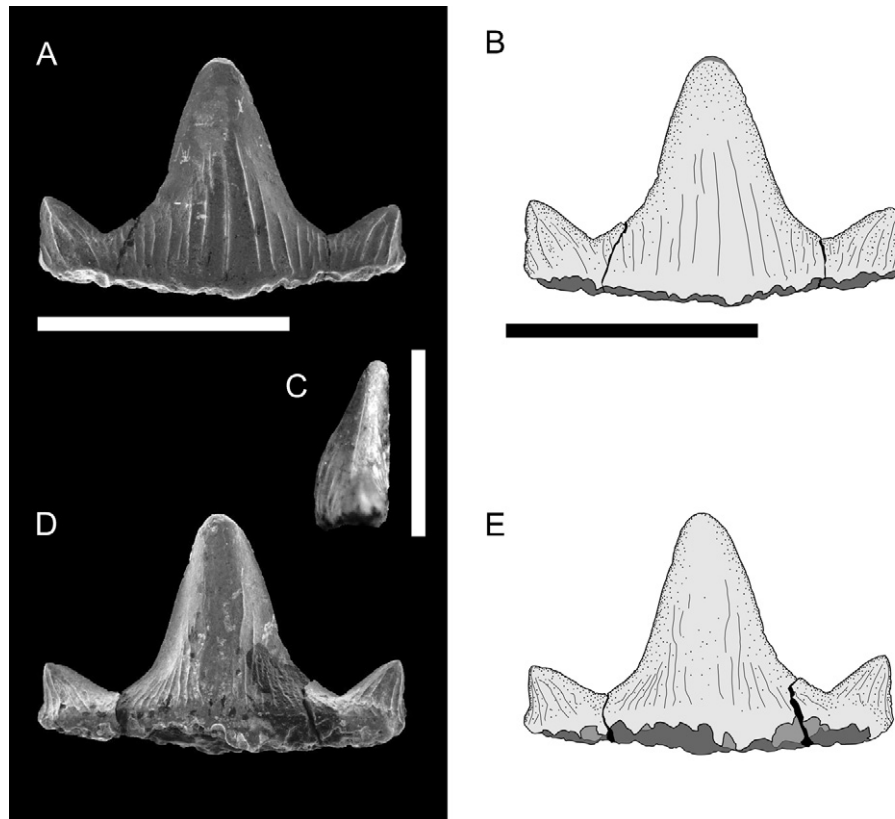


Fig. 2. *Planohybodus marki* sp. nov. Holotype (UFRGS-PV-0021-K). A, B: labial views; C: lateral view; and D, E: lingual views. Scale bars: 5 mm.

UFRGS-PV-0056-K) (Fig. 3). A probable third specimen from the same outcrop where the two aforementioned specimens were found (UECE-LP0002LC), as well as six incomplete teeth from the Missão Velha Formation of Araripe Basin (AMNH 19017), are also referable to the species (Fig. 4).

Diagnosis. Hybodont shark differing from other *Planohybodus* species by the presence of (1) stronger ornamentation composed of simple, generally non-branching, cristae that nearly reach the apex of the main cusp and (2) distinctly divergent marginal cusplets.

3.1. Description. The holotype (Fig. 2) is a small isolated tooth that is 4 mm in height. The triangular main cusp is broad, labio-lingually flattened and slightly inclined towards the lingual face. The tooth is markedly ornamented with simple but strong non-branching cristae. In labial view, the cristae extend up to two thirds of the central cusp, whereas in lingual view, the ornamentation reaches almost the apex of the cusp. In lingual view, the ornamentation pattern is reduced, although the extension is larger. The main cusp bears well-developed cutting edges with no sign of serrations. Two well-developed, distinctly divergent, lateral cusplets flank the central cusp. The cusplets also bear strong cristae throughout their extension. Although the tooth is broken at its base, semicircular cavities at the broken margin suggest the presence of foramina.

The refereed material (UFRGS-PV-0022-K) (Fig. 3A–C) is an isolated tooth that is slightly larger than the holotype. The central cusp is broken near its apex, and the tooth lacks one of the marginal cusplets. In contrast to the holotype, the specimen shows strong ornamentation on the lingual side of the main cusp where the cristae show restricted ramifications. In specimen UFRGS-PV-0022-K, the central cusp shows a slight posterior incline, and a sigmoidal curvature is discernible in lateral view.

Specimen UFRGS-PV-0056-K (Fig. 3D and E) is a weathered isolated tooth measuring 7.5 mm and lacking lateral cusplets. The

material is abraded in labial view and there is only sparse evidence of ornamentation. On the lingual face, the ornamentation is similar to those observed on other specimens.

Six teeth housed at the collection of the American Museum of Natural History (AMNH 19017) (Fig. 4) share strong similarities with the specimens described above. Albeit incomplete and poorly preserved, all of the AMNH specimens have strong ornamentation composed of non-branching cristae that nearly reach the apexes of the teeth (when the enameloid layer is intact). The most complete specimen preserves one lateral cusplet that is somewhat less divergent than that observed in the holotype (UFRGS-PV-0021-K). The AMNH specimens originated from an unknown locality of the Missão Velha Formation (Araripe Basin).

4. Discussion and comparisons

The material presented herein is attributable to the genus *Planohybodus* due to the presence of a high and wide labio-lingually flattened cusp, strongly developed cutting edges and an ornamentation pattern consisting of simple, mainly non-branching cristae (Rees and Underwood, 2008).

Labio-lingually flattened main cusps are not restricted to the genus *Planohybodus* and are observable in both *Secarodus* Rees and Underwood (2008) and *Priohybodus* D'Erasmus (1960). Nevertheless, *Planohybodus marki* sp. nov. lacks the serrations that are typical of these genera. Furthermore, the ornamentation of *P. marki* sp. nov. clearly differs from the weak cristae observed in *Secarodus*. *Priohybodus* lacks ornamentation and has exceptionally divergent lateral cusplets.

The genus *Planohybodus* was developed by Rees and Underwood (2008) to include the type species *Planohybodus peterboroughensis*. In addition, the species *Planohybodus grossiconus* (Agassiz, 1843)

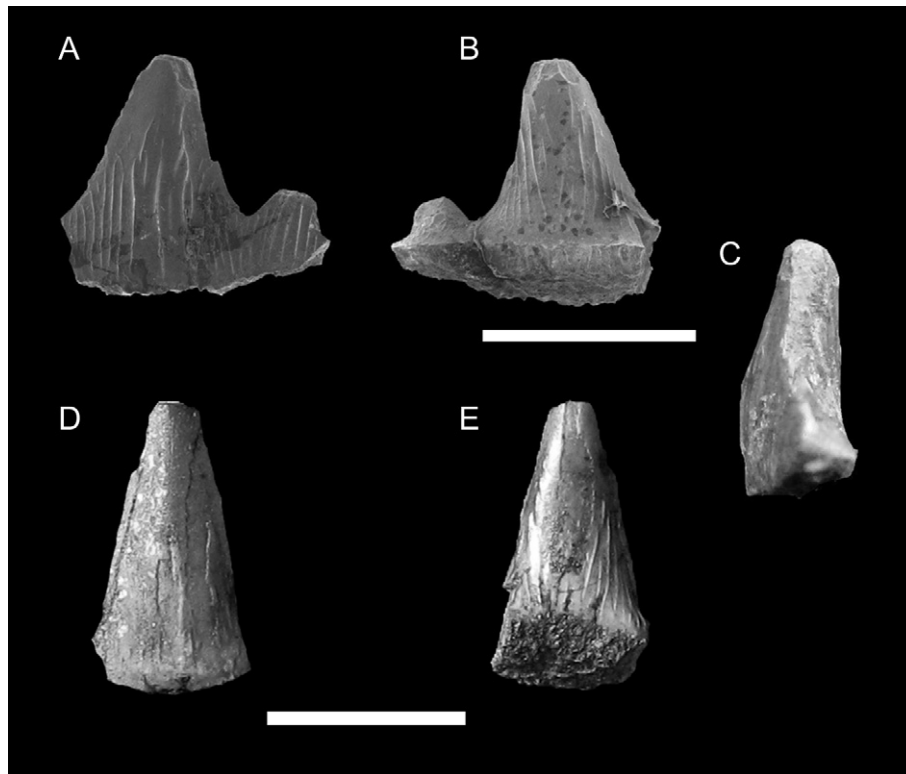


Fig. 3. *Planohybodus marki* sp. nov. Referred material. A, B and C: UFRGS-PV-0022-K in labial, lingual and lateral view, respectively. D, E: UFRGS-PV-0056-K in labial and lingual view, respectively. Scale bars: 5 mm.

and *Planohybodus ensis* (Woodward, 1916), formerly attributed to the genus *Hybodus*, were transferred to the new taxon. These species originated from the Bathonian (*P. grossiconus*), Callovian (*P. peterboroughensis*) and Barriasian-Barremian (*P. ensis*) units of England (Rees and Underwood, 2008).

Planohybodus marki sp. nov. clearly differs from *P. peterboroughensis* based on the presence of substantially divergent lateral cusplets; this difference is also valid when we compare the new species with the other two nominal species of the genus *Planohybodus* (*P. ensis* and *P. grossiconus*). The simple-folded ornamentation of *P. marki* sp. nov. is highly diagnostic with respect to both the extension (reaching close to the top of the central cusp in most of the specimens) and distinctness. In other *Planohybodus* species, the ornamentation is restricted to the lower part of the crown extending, at most, to half the height of the central cusp in *P. peterboroughensis* (Rees and Underwood, 2008). None of the specimens attributed to *P. marki* sp. nov. show serrations, a condition similar to that observed in *P. peterboroughensis* and *P. grossiconus*. Nevertheless, this condition can be biased by teeth size: as noted by Rees and Underwood (2008), large teeth of *P. ensis* occasionally develop serrations. All of the specimens studied herein have, at most, one pair of lateral cusplets. The upper jaw teeth of *P. peterboroughensis* have three pairs of well-developed cusplets, whereas *P. grossiconus* shows one or two pairs (Rees and Underwood, 2008). To date, *P. ensis*, similar to *P. marki* sp. nov., has presented one single pair of accessory cusplets.

The specimens attributed to *Planohybodus marki* sp. nov. also differ from those presented by Cupello et al. (2011) for the Early Cretaceous Missão Velha Formation. The specimens presented by those authors have higher, broader main cusps and slim, non-divergent lateral cusplets that are highly dissimilar from the triangular strongly divergent lateral cusplets of the new species.

Similarities regarding the ornamentation pattern cannot be stated because the material illustrated by Cupello et al. (2011) is strongly abraded, thus obliterating the enameloid surface. This record suggest that at least one additional hybodontid shark species (with the exception of *P. marki* sp. nov.) occurs in the Missão Velha Formation.

An issue arises concerning the ontogenetic stage of the materials herein attributed to *Planohybodus marki* sp. nov.: because the teeth we describe are small relative to the majority of *Planohybodus* specimens known thus far, the possibility that the diagnostic features we propose are biased by ontogenetic factors still remains. Regardless, the fact that only small teeth were found both in the type locality and the Missão Velha Formation outcrops suggests that these assemblages contained only small individuals and that teeth reduced in size are most likely the natural condition rather than an ontogenetic bias. The “Casudo” outcrop assemblage is composed of fossils of a considerable range of size classes, and thus, it is unlikely that the dimensions of the specimens described herein are conditioned by differential hydraulic selection. It is also possible that the concentration of small individuals in restricted fluvial environments is an ecological phenomenon. Nevertheless, this hypothesis cannot be tested in light of the present data.

As noted by Cupello et al. (2011), the hybodont South-American fauna appear to be underestimated primarily due to a lack of collection and documentation. Despite the fact that the group was remarkably diversified during the Mesozoic, to date, three nominal species have been described in Brazil: “*Acrodus*” *nitidus* Woodward (1888) from the Barremian/Aptian of Recôncavo Basin, *Tribodus limae Brito and Ferreira* (1989) from the Albian from Romualdo Formation of Araripe Basin and *Planohybodus marki* sp. nov. for the pre-Aptian strata of the Malhada Vermelha Formation of Lima Campos Basin and Missão Velha Formation of Araripe Basin.

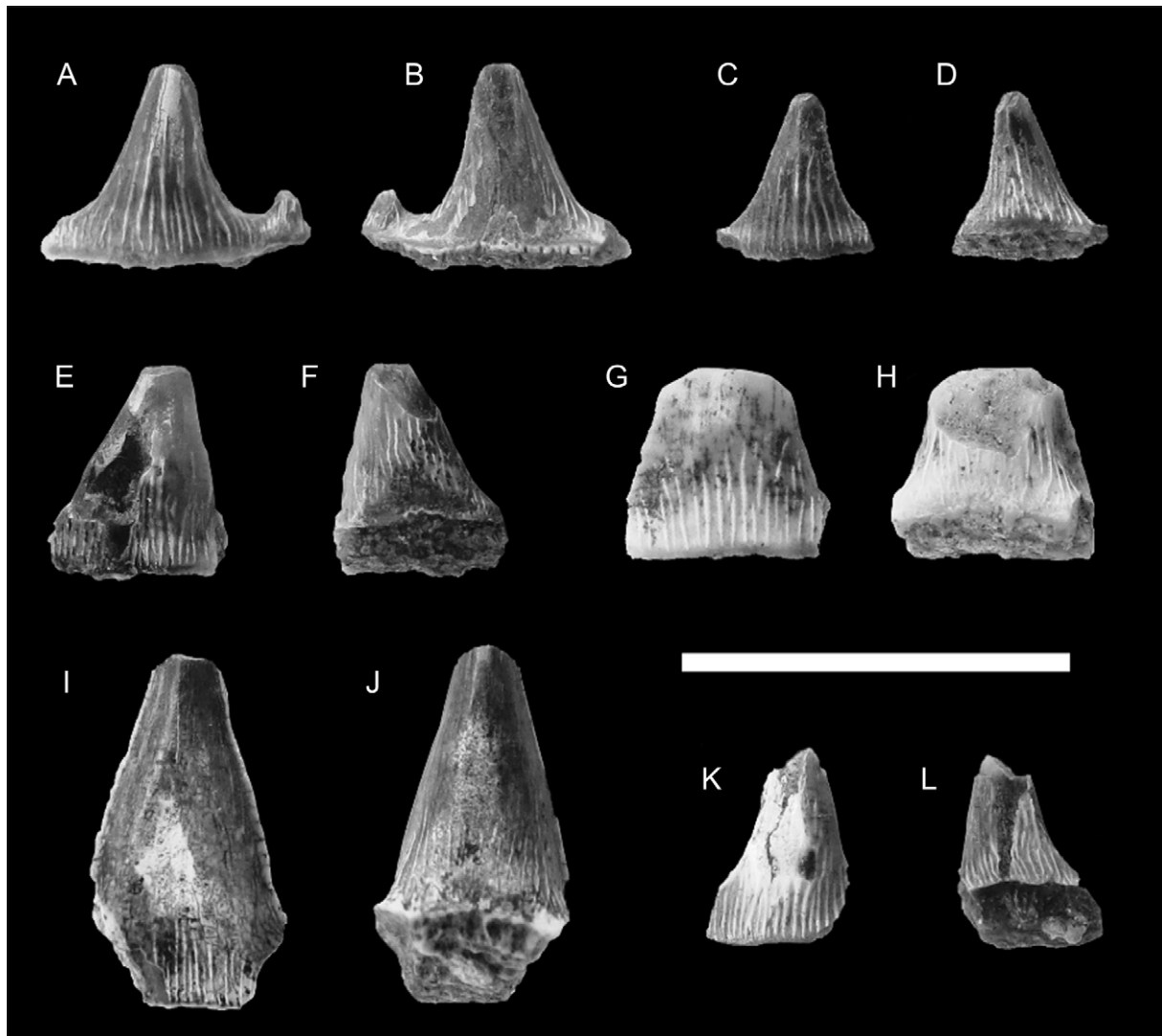


Fig. 4. Missão Velha Formation specimens of *Planohybodus marki* sp. nov. (AMNH 19017). Labial views of the teeth are shown in A, C, E, G, I and K, whereas B, D, F, H, J and L show lingual views. Scale bar: 10 mm.

The genus *Planohybodus* was recorded in Early Jurassic sediments of Luxembourg (Delsate, 1995; Rees and Underwood, 2008) and the Middle Jurassic (Bathonian) of France, Scotland and England (Rees and Underwood, 2008). Late Jurassic remains occur in northeastern Spain, France and England (Bermúdez-Rochas et al., 2010; Underwood, 2002; Vullo, 2011). The fossil record, therefore, suggests an endemic distribution of this shark genus in marine paleoenvironments of Europe during the Jurassic period. Nevertheless, taking into account the poor record of Jurassic selachians in other regions of the world, this supposed endemism is likely biased.

The recorded geographic range of the genus increases during the Late Jurassic/Early Cretaceous when *Planohybodus* continues to be present in the Barriasian/Hauterivian of Spain (Bermúdez-Rochas, 2009a) and Barremian of Denmark (Rees and Underwood, 2008). However, an apparent dispersion event has been identified based on the South American records of the Malhada Vermelha Formation of the Lima Campos Basin (described herein, but also see Pinheiro et al., 2011) and the Missão Velha Formation of the Araripe Basin (this paper, Cupello et al., 2011). The age of the Missão Velha Formation, as described above, continues to be disputed, and a Late Jurassic dating is supported by certain authors (Pinto and Sanguinetti, 1958; Ponte

and Appi, 1990). In addition, *Planohybodus* has been reported in the Aptian of Spain (Bermúdez-Rochas, 2009b) and the Upper Cretaceous (Santonian) of New Mexico (Bourdon et al., 2011). Nevertheless, this supposed dispersion event is most likely biased by the scarcity of studies in South-American Jurassic deposits.

In addition to the materials described herein and the *Planohybodus* remains published to date, a number of previously undescribed materials, presently housed at the American Museum of Natural History (AMNH, New York, USA), show affinities with *Planohybodus*. All of these specimens have the labio-lingually flattened cusps that are typical of the genus and add new information on the geographical distribution of this hybodontid shark. Among these specimens, eight teeth that share the collection number AMNH FF 6844 were identified as *Hybodus* sp. and come from the Albian of Bighorn county, Wyoming (USA). An isolated tooth (AMNH FF 9687) was identified as *Hybodus montanensis* and originates from Late Campanian strata of Washakie county, Wyoming. In addition, a single tooth (AMNH FF 5431) from the Belly River Formation (Campanian) of Alberta (Canada) is attributable to the genus *Planohybodus*.

During the Triassic and Early Jurassic, hybodontids comprised the dominant selachians both in marine and continental



Fig. 5. Artistic reconstruction of the “Casculo” outcrop vertebrate fauna showing *Planohybodus marki* sp. nov., *Lepidotes*-like fishes, *Mawsonia* and an indeterminate crocodylomorph. Author: Voltaire P. Neto.

environments (Cappetta et al., 1993). Nevertheless, most likely as a consequence of the diversification of the neoselachians, hybodontid sharks were reduced to minor components of marine ecosystems, remaining diversified only as restricted continental fauna. *P. marki* specimens were directly associated with semionotid scales, mawsoniid bones and crocodylomorph osteoderms in a typical Late Cretaceous fresh-water assemblage (Fig. 5) (see Pinheiro et al., 2011 for further information). The recently reported hybodontid occurrences in South America indicate that those animals were also well-represented in the continent during the Late Jurassic/Early Cretaceous. This fact was previously obscured due to the small number of studies in the region.

Acknowledgements

We thank Dr. John Maisey for granting access to the AMNH Fossil Fish Collection, Victor E. Pauliv Cardenes for a helpful critical reading of an early version of the manuscript, Gaia Hasse and Luis Felipe Dorneles for the careful preparation of specimens, Bruno Horn for helping with images and Valberto Porto for assistance in the field. Also, we would like to thank Voltaire P. Neto for the artistic reconstitution presented herein and two anonymous reviewers for the helpful suggestions, which improved this paper to a great extent. This work was funded by the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico through research project number 78537/2008-5 and through scholarships granted to FLP, AEQF and CLS. We also thank the Instituto de Geociências of the Universidade Federal do Rio Grande do Sul for their financial support.

References

Agassiz, L., 1833–1843. Recherches sur les poissons fossiles, Neuchâtel et Soleure (Petitpierre) 5, 1–1420.

Arai, M., 2006. Revisão estratigráfica do Cretáceo Inferior das bacias interiores do Nordeste do Brasil. *Geociências* 25, 7–15.

Arima, N., 2007. Análise estratigráfica da Bacia do Iguatu. Unpublished master's thesis – Instituto de Geociências, Curso de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 149 p.

Assine, M.L., 2007. Bacia do Araripe. *Boletim de Geociências da Petrobrás* 15, 371–389.

Beurlen, K., 1962. A Geologia da Chapada do Araripe. Rio de Janeiro. In: *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 34, 365–370.

Beurlen, K., 1963. Geologia e Estratigrafia da Chapada do Araripe. In: *Congresso Brasileiro de Geologia* 17. Sudene, Recife, pp. 1–47.

Bermúdez-Rochas, D., 2009a. New Hybodont shark assemblage from the Early Cretaceous of the Basque-Cantabrian Basin. *Geobios* 42, 675–686.

Bermúdez-Rochas, D., 2009b. Early Cretaceous sharks from the Cameros Basin (North of Spain). In: Hart, M. (Ed.), *International Symposium on the Cretaceous System*, 8. Plymouth University, Abstract Volume. pp. 161–162.

Bermúdez-Rochas, D., Piñuela, L., García-Ramos, J.C., Ruiz-Omeñaca, J.L., 2010. Condrictios del Jurásico Superior de Asturias (España). In: Ruiz-Omeñaca, J.L., Piñuela, L., García-Ramos, J.C. (Eds.), *Congreso del Jurásico de España*, V. Museo del Jurásico de Asturias (MUJA), Comunicaciones. pp. 43–45.

Berthou, P.Y., 1990. Le bassin d'Araripe et les petits bassins intracontinentaux voisins (N.E. du Brésil; formation et evolution dans le cadre de l'ouverture de l'Atlantique Equatorial. Comparaison avec les bassin ouest-africains situés dans le même context. In: *Simpósio sobre a Bacia do Araripe e Bacias Interiores do Nordeste*, 1. Crato, pp. 113–134.

Bonaparte, C.L.L., 1838. Synopsis vertebratorum systematis. *Nuovi annali delle scienze naturali*, Bologna 2, 105–133.

Bourdon, J., Wright, K., Lucas, S.G., Spielmann, J.A., Pence, R., 2011. Selachians from the Upper Cretaceous (Santonian) Hosta Tongue of the Point Look out Sandstone, central New Mexico. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 52, 1–54.

Brito, P.M., Ferreira, P.L.N., 1989. First Hibodont from Chapada do Araripe. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 61, 53–57.

Cappetta, H., Duffin, C., Zidek, J., 1993. Chondrichthyes. In: Benton, J.M. (Ed.), *The Fossil Record 2*. Chapman & Hall, pp. 593–609.

Carvalho, I.S., 2000. Geological environments of dinosaur footprints in the intra-continental basins of northeast Brazil during the Early Cretaceous opening of the South Atlantic. *Cretaceous Research* 21, 255–267.

Cavalcanti, V.M.M., Viana, M.S.S., 1991. Considerações sobre o Cretáceo da Bacia de Iguatu, nordeste do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 64, 63–70.

Cupello, C.D., Bermúdez – Rochas, D.D., Martill, D.M., Brito, P.M., 2011. The Hybodontiformes (Chondrichthyes: Elasmobranchii) from the Missão Velha Formation (?Lower Cretaceous) of the Araripe Basin, North-East Brazil. *Comptes Rendus Palevol* 11, 41–47.

Delsate, D., 1995. Chondrichthyes mésozoïques du Grand Duché de Luxembourg. *Belgian Geological Survey, Professional Paper* 278, 11–21.

D'Erasmo, G., 1960. Nuovi avanzi ittiolitici della “serie di Lugh” in Somalia conservati nel Museo Geologico di Fi-renze. *Palaeontographia Italica* 55, 1–23.

Fambrini, G.L., Lemos, D.R., Tesser, S., Araújo, J.T., Silva-Filho, W.F., Souza, B.Y.C., Neumann, V.H.M.L., 2011. Estratigrafia, Arquitetura Depositional e Faciologia da Formação Missão Velha (Neojurássico-Eocretáceo) na Área-Tipo, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil: Exemplo de Sedimentação de Estágio de Início de Rifting a Clímax de Rifting. *Revista do Instituto de Geociências, USP, Série Científica* 11, 55–87.

Fortier, D.C., Schultz, C.L., 2009. A new neosuchian crocodylomorph (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Early Cretaceous of North-East Brazil. *Palaeontology* 52, 991–1007.

Hay, O.P., 1902. Bibliography and Catalogue of the Fossil Vertebrata of North America. *Bulletin of the United States Geological Survey* 179, 1–868.

Huxley, T.H., 1880. On the application of the laws of evolution to the arrangement of the Vertebrata and more particularly of the Mammalia. *Proceedings of the Zoological Society of London* 43, 649–662.

Mabessone, J.M., Viana, M.S.S., Lima Filho, M., 1999. História das bacias sedimentares na província Borborema (Nordeste do Brasil) durante o Neomesozoico antes da separação final da América do Sul da África. 3: Paleogeografia. In: *Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil*, 5. Serra Negra, pp. 621–626.

Maisey, J.G., 1975. The interrelationships of phalacanthous selachians. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 9, 553–567.

Maisey, J.G., 2000. Continental break up and the distribution of fishes of Western Gondwana during the Early Cretaceous. *Cretaceous Research* 21, 281–314.

Owen, R., 1846. Lectures on the comparative anatomy and physiology of the vertebrate animals, delivered at the Royal College of Surgeons of England in 1844 and 1846. Part 1. Fishes. Longman, London.

Pinheiro, F.L., Figueiredo, A.E.Q., Fortier, D.C., Viana, M.S.S., Schultz, C.L., 2011. Fauna de Vertebrados Eocretácicos de um afloramento da Bacia de Lima Campos, Ceará, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 14, 189–198.

Pinheiro, F.L., Tomme, M.P.A.V., Figueiredo, A.E.Q., Fortier, D.C., Porto, V.B., 2007. A possible new hybodont shark from the Iguatu Group, Ceará, Northeast Brazil. In: *Congresso Brasileiro de Paleontologia*, XX. Interciência, Búzios, Rio de Janeiro, p. 22.

Pinto, I.D., Sanguinetti, Y.Y., 1958. *Bisulcocypris*, a new Mesozoic genus and preliminary note about its relation with *Metacypris* and allied forms. *Boletim da Sociedade Brasileira de Geologia* 7, 75–90.

Ponte, F.C., 1992. Origem e evolução das pequenas bacias cretácicas do interior do Nordeste do Brasil. In: *Simpósio sobre as bacias cretácicas Brasileiras*, 2. Resumos Expandidos, Rio Claro, pp. 55–58.

Ponte, F.C., Appi, C.J., 1990. Proposta de revisão da coluna litoestratigráfica da Bacia do Araripe. In: *Congresso Brasileiro de Geologia*, 36. Natal. *Anais*, v. I, pp. 211–226.

Rees, J., Underwood, C.J., 2008. Hybodont sharks from the English Bathonian and Callovian (Middle Jurassic). *Palaeontology* 51, 117–147.

Silva, M.C., Carvalho, M.S.S., Barreto, A.M.F., Carvalho, I.S., 2011. Paleioictiofauna da Formação Aliança (Jurássico Superior), Bacia de Jatobá, Nordeste do Brasil. In: Carvalho, I.S. (Ed.), *Paleontologia: Cenários de Vida*. Editora Interciência, Rio de Janeiro, pp. 593–606.

Underwood, C.J., 2002. Sharks, Rays and a Chimaeroid from the Kimmeridgian (Late Jurassic) of Ringstead, Southern England. *Palaeontology* 45, 297–325.

Vullo, R., 2011. Direct evidence of hybodont shark predation on Late Jurassic ammonites. *Naturwissenschaften* 98, 545–549.

Woodward, A.S., 1888. Notes on some vertebrate fossils from the Province of Bahia, Brazil, collected by Joseph Mawson. *Annals and Magazine of Natural History* 2, 132–136.

Woodward, A.S., 1916. The Fossil Fishes of the English Wealden and Purbeck Formations. *Palaeontographical Society Monographs Part I*, 1–48.

Zangerl, R., 1981. Chondrichthyes 1: Paleozoic Elasmobranchii. In: Schultze, H.-P., Kuhn, O. (Eds.), *Handbook of Paleichthyology*, vol. 3B. GV Verlag, pp. 1–114.



Fossilized bacteria in a Cretaceous pterosaur headcrest

FELIPE L. PINHEIRO, BRUNO L. D. HORN, CESAR L. SCHULTZ, JOSÉ A. F. G. DE ANDRADE AND PAULA A. SUCERQUIA

LETHAIA



Pinheiro F.L., Horn B.L.D., Schultz C.L., de Andrade J.A.F.G. and Sucerquia P.A., 2012: Fossilized bacteria in a Cretaceous pterosaur headcrest. *Lethaia*, Vol. 45, pp. 495–499.

We report herein the first evidence of bacterial autolithification in the Crato Formation of Araripe Basin, Brazil. The fossilized bacteria are associated with a tapejarid pterosaur skull, replacing the soft-tissue extension of the headcrest. EDS analyses indicate that the bacteria were replaced by phosphate minerals, probably apatite. The bacterial biofilm was likely part of the prokaryotic mat that decomposed the pterosaur carcass at the bottom of the Araripe lagoon. This work suggests that bacterial autolithification could have played a key-role on soft-tissue preservation of Crato Formation *Lagerstätte*. □ *Bacterial autolithification, Crato Formation, phosphatization, pterosaur, soft-tissue preservation.*

Felipe L. Pinheiro [fl_pinheiro@yahoo.com.br], Bruno L. D. Horn [bruno.horn@ufrgs.br] and Cesar L. Schultz [cesar.schultz@ufrgs.br], Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Setor de Paleovertebrados, Av. Bento Gonçalves, 9500 – Bloco J, Prédio 43127, Campos do Vale, Agronomia – Porto Alegre, Rio Grande do Sul, CEP: 91509-900, Brasil; José A. F. G. de Andrade [jartur@yahoo.com.br], Centro de Pesquisas Paleontológicas da Chapada do Araripe, Departamento Nacional de Produção Mineral, Praça da Sé, 105 – Crato, Ceará, CEP: 633100-440, Brasil; Paula A. Sucerquia [psucerquia@gmail.com], Universidade de São Paulo, Pós-Graduação em Geoquímica e Geotectônica, Rua do Lago 562, São Paulo, São Paulo, CEP: 05508-080, Brasil; manuscript received on 22/06/2011; manuscript accepted on 9/01/2012.

Few fossil-bearing deposits worldwide can be compared with the Romualdo and Crato Formation (Aptian/Albian) of the Araripe Basin, northeastern Brazil, in soft-tissue preservation. The typical calcareous concretions of the Romualdo Formation, as well as the laminated limestone of the Crato Formation have yielded a great number of fossil specimens with exquisite preservation of soft parts, including sub-cellular structures (Martill 1988, 1989; Martill & Unwin 1989; Kellner 1996a,b; Frey *et al.* 2003a,b). The best examples of this extraordinary phenomenon are the preservation of cellular nuclei reported by Martill (1988) in phosphatized striated muscular fibres of a fish, muscular fibres and blood vessels in a theropod dinosaur (Kellner 1996a) – both from the Romualdo Formation – and the melanosomes in a feather from Crato Formation (Martill & Frey 1995; Vinther *et al.* 2008).

In the Romualdo Formation, phosphatization of soft-tissues apparently occurred shortly after death, as suggested by the integrity of tissues that under natural conditions quickly decay (Martill 1988, 1989). Phosphatization is generally regarded as a bacterial-induced phenomenon, being the geochemical gradients created by microbial decay of crucial importance for phosphate minerals (generally apatite) deposition (Briggs *et al.* 1993; Sagemann *et al.* 1999; Briggs 2003).

Soft-tissue preservation induced by microbial action can be divided in two distinct categories:

authigenic mineral deposition and autolithification of bacteria. In the first kind, the tissue is replicated by minerals under influence of chemical gradients generated by bacterial-induced decay. In the second case, bacteria decomposing the tissue become fossilized, reproducing crudely the shape of the tissue that they were feeding on (Briggs 2003; Raff *et al.* 2008). Authigenic deposition of phosphate is well known for the Romualdo Formation (Martill 1988, 1989; Martill & Unwin 1989; Kellner 1996a,b), whereas bacterial autolithification is uncommon: it was reported for fossils from concretion-bearing strata of Romualdo Formation (Martill & Wilby 1994) but was, until now, unknown for the Crato Formation. Martill & Frey (1995) reported bacterial autolithification on an isolated feather from this sedimentary package. However, additional studies led to the conclusion that the bacteria are, in fact, fossilized melanosomes (lysosome-like organelles containing melanins) (Vinther *et al.* 2008). The same was proposed for the ‘autolithified bacteria’ reported by Wuttke (1983) for fossil feathers from the Eocene Messel oil-shale; (Vinther *et al.* 2010).

We report herein bacterial autolithification associated with preserved soft-tissue on the cranial crest of a tapejarid pterosaur: the first conclusive evidence of this phenomenon in a fossil from the laminated limestone of the Crato Formation.

Materials and methods

The specimen is a partial tapejarid skull with sufficient diagnostic features to be confidently attributed to *Tupandactylus imperator* Campos & Kellner 1997 (a complete description of the specimen is provided in Pinheiro *et al.* 2011). The skull is preserved in a calcareous slab from the Crato Formation and was collected by quarry men at Mina Triunfo (7°07'19.38" S 39°41'49.39" W, UTM 24M–0423025E/9212692N) near the city of Nova Olinda, CE, northeastern Brazil (Fig. 1). The specimen is housed at the collection of the Centro de Pesquisas Paleontológicas da Chapada do Araripe (Crato, CE, Brazil) under the collection number CPCA 3590.

Samples of the headcrest were removed from CPCA 3590 and covered by Au and C for dispersive X-ray analysis (EDS) and image acquiring. For EDS analysis, we used a JEOL – JSM 5800 at 20 kV. The ultrastructure of the soft-tissue was studied in a JEOL – JSM 6060 at 10 kV.

Results

The soft-tissue cranial crest of CPCA 3590 shows, macroscopically, a pattern of dark subvertical fibres that rises from the dorsal margin of the pre-maxillae and extends across the entire surface of the preserved crest (Fig. 2A, B). The same pattern was previously reported for other tapejarid pterosaur specimens (Frey *et al.* 2003a,b).

Under SEM analysis, the preserved soft-tissue crest showed a great number of sub-spherical to rod-shaped granular bodies, varying in size from about 0.5–1 µm (Fig. 2C, D). These granules are intercalated with rhombic calcite crystals with average length of 10 µm and, although well distributed between all the

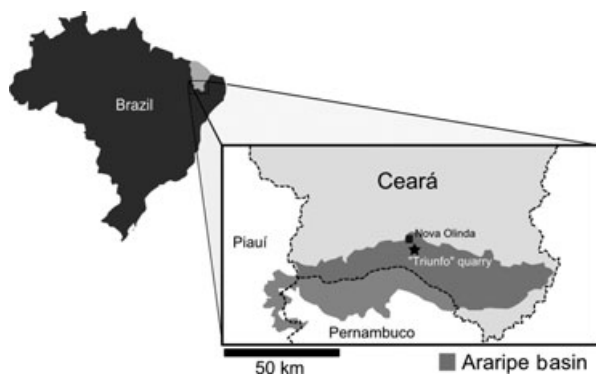


Fig. 1. Location map of the Mina Triunfo quarry, Ceará Province, northeastern Brazil.

preserved soft-tissues, show some random lateral variation, with the predominance of calcite crystals at specific regions of the material.

The EDS analysis showed relevant differences between the granules and the surrounding sediment. The amount of P is very significant at regions dominated by the micro-granules whereas, on calcite crystals, there is practically no sign of this element. Both granules and sediment revealed a great amount of Ca. The peak corresponding to C, as well as the presence of S is also more relevant on the regions covered by the granules (Fig. 3).

The morphology and organization pattern of the granules are consistent with the ones observed in modern and fossilized bacterial biofilms (Stoodley *et al.* 2002; Toporski *et al.* 2002). Some granules are strongly linked together in a way that resembles modern bacteria under cell division processes (Fig. 2E).

Discussion

The granules we describe are interpreted as fossilized bacteria, probably a relict of the heterotrophic prokaryotic mat that was decomposing the pterosaur carcass at the bottom of the Araripe Lake, about 115 Ma.

The sedimentary environment postulated for the laminated limestone from the Crato Formation is a deep lake, probably with anoxic and, at least eventually, hypersaline bottom water. Although most authors considered it a freshwater palaeoenvironment (e.g. Beurlen 1971; Mabesoone & Tinoco 1973), the presence of salt pseudomorphs indicate at least episodic hypersalinity (Martill *et al.* 2007). Anoxia is corroborated by the absence of bioturbation of sediments, indicating that the deeper water was adverse to benthonic organisms (Heimhofer & Martill 2007). Evidence for necrophagy on fossils from Crato Formation is scarce and complete articulated skeletons (especially fishes) are common (Brito 2007). Pterosaurs generally occur as semi-articulated skeletons and isolated skulls (Frey & Martill 1994; Campos & Kellner 1997; Frey *et al.* 2003; Sayão & Kellner 2006). Although only the skull of the specimen studied herein reached a scientific collection, the existence of post-cranial material cannot be discarded, since the specimen was collected and donated by amateur prospectors. Nevertheless, CPCA 3590 does not show any evidence for necrophagy.

Some features of the microscopic bodies described herein are consistent with their interpretation as fossilized bacteria: the range of sizes of the granules (about 0.5–1 µm) is very similar with that observed in modern microorganisms (Schulz & Jørgensen 2001). Furthermore, the coccoid, sub-spherical to rod-shaped morphologies, as well as the organization pattern of

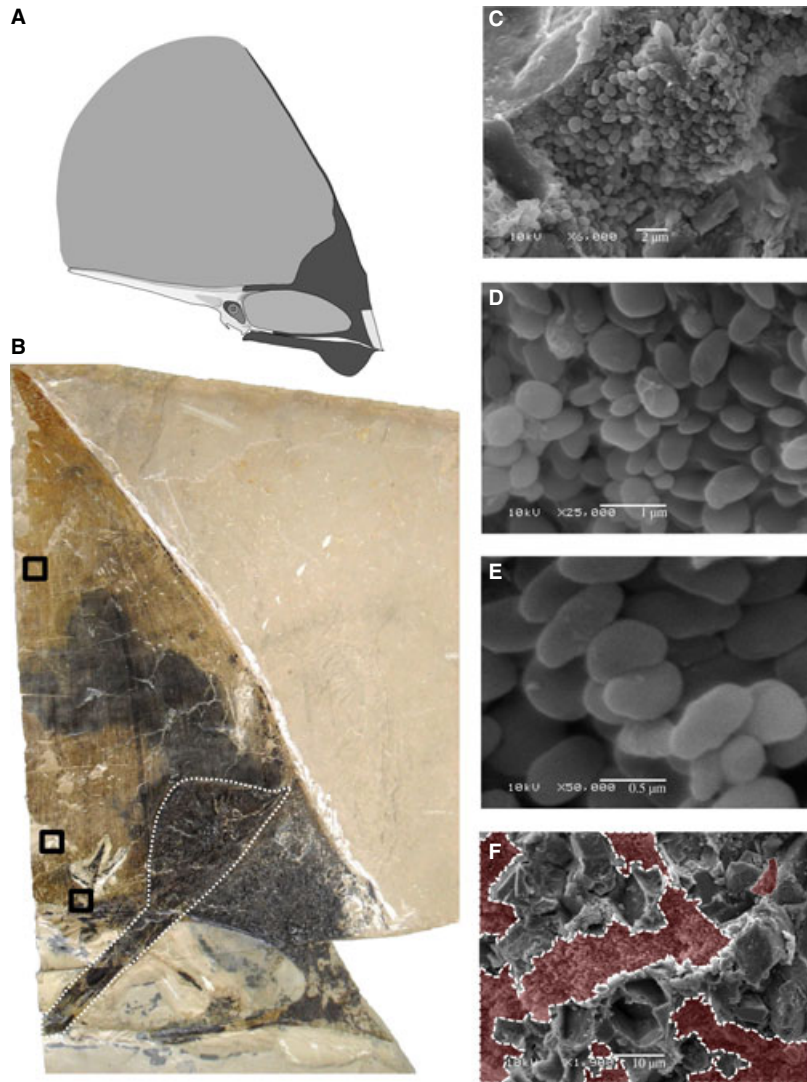


Fig. 2. Bacterial autolithification in a tapejarid pterosaur headcrest. A, skull of *Tupandactylus imperator* Campos & Kellner 1997. The shaded area represents the portion preserved in CPCA 3590. B, specimen CPCA 3590, a tapejarid pterosaur skull referred to *Tupandactylus imperator*. The displaced mandible is indicated with a dashed line. Squares mark the location of samples. C, ultrastructure of the preserved pterosaur headcrest showing the phosphatized bacteria; D, bacteria with putative extracellular polymeric substances (EPS); E, bacteria linked together, possibly indicating that they were fossilized during cellular division and F, organization pattern of the biofilm – the bacteria occur in dense aggregations, indicated with shaded areas enclosed by dashed lines, between calcite crystals.

the bodies studied herein (aggregated in dense associations randomly distributed in the samples) (Fig. 2F), are similar to those observed in recent biofilms (see Stoodley *et al.* 2002). Also, the bacteria are restricted to the soft-tissue, corroborating the argument that they are reminiscent of the prokaryotic mat that was decomposing the carcass. Although the evidence is weak, some of the structures reported herein are disposed in a way analogous with bacteria undergoing cellular division – what could be evidence that the fossilization process was taken rapidly, as proposed by Martill (1988, 1989).

Recently, a number of works documented the surprisingly high decay resistance of melanosomes (see

Liu & Simon 2003; Wilson *et al.* 2007; Zhang *et al.* 2010 – supplementary information) and some of the structures formerly identified as fossilized bacteria were reinterpreted as being remnants of those organelles (Vinther *et al.* 2008, 2010). Phaeomelanosomes have a globular to rod-shaped morphology and comparable in size with the structures we interpret as bacteria. The bodies observed in the headcrest of CPCA 3590, however, lack the highly organized pattern that is diagnostic of melanosomes. In our samples, the bodies are randomly distributed, forming dense aggregations throughout the specimen. Occasionally, the bacteria are associated with an amorphous material, herein interpreted as extracellular polymeric substance

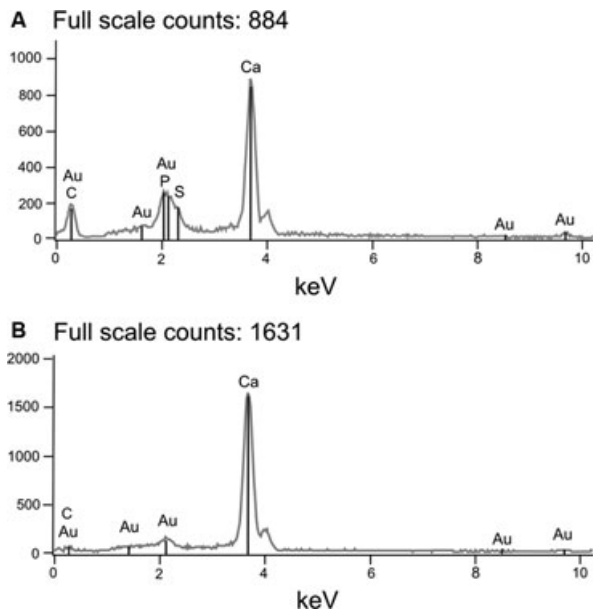


Fig. 3. Comparative EDS analyses between the A, probable biofilm (the specimen) and B, surrounding sediment.

(Fig. 2D). A similar film-like coating was reported in bacterial biofilms from other deposits, such as the Enspel Formation of Germany (Toporski *et al.* 2002).

The size of the bacterial bodies is also compatible with carbonate mud, but micrite generally shows irregular margins, distinct from the regular, rounded shape showed herein (Alonso-Zarza 2003). It also should be homogeneously distributed through the sample, not showing concentration areas within the soft-tissue. Finally, EDS data show that the bacteria fossils are phosphatic (probably apatite) as demonstrated by the P and Ca peaks, not calcite (micrite). The presence of S in regions covered by the biofilm is probably associated with the sulphate reduction by the bacteria during anaerobic respiration in a reducing environment.

The anoxic bottom waters of the Araripe lagoon were not an inhibitor of microbial action since most of this process, even in oxygenated conditions, is conducted by anaerobic microorganisms, which use other elements (aside oxygen) as electron acceptors (Sagemann *et al.* 1999; Briggs 2003). This happens because the oxygen consumption by bacterial decay near the carcasses is faster than its replacement by diffusion (Sagemann *et al.* 1999). As matter of fact, the presence of considerable amount of microbe-induced decay is a decisive factor for soft-tissue preservation: laboratory experiments indicate that the replacement of soft-tissues by minerals was most prevalent where extensive anaerobic decay occurred (Briggs & Kear 1993, Sagemann *et al.* 1999).

The deposition of phosphate minerals is controlled mainly by the availability of this substance in the water

and pH changes (Sagemann *et al.* 1999). High concentrations of phosphate are required for the precipitation of phosphate minerals such as apatite. Such concentrations can be locally acquired by the decomposition of organic matter (Briggs 2003). Nevertheless, it is unlikely that such an extensive phosphatization, as seen on the specimen herein reported, could occur based strictly on the phosphate released by the decay of the pterosaur carcass. In this case, the main sources of PO_4 and Ca could be ion supersaturation due to evaporation process in addition to the decay of organic matter. The process of precipitation of apatite must be metabolic controlled, because it appears only inside the biofilm, and there is no evidence of inorganic apatite precipitation. Phosphate deposition also depends on lower pH levels than the ones that favour the calcite precipitation (Sagemann *et al.* 1999) and these conditions were not common, given the large carbonate precipitation. Decrease in pH could have happened only locally, near the carcass, as a consequence of sulphate reduction by the prokaryotic mat.

There is no sign, under SEM analysis, of authigenic preservation of soft-tissues in the headcrest of CPCA 3590. The preservation of the headcrest was, probably, entirely conditioned by bacterial autolithification. As usual for this kind of preservation, details of the tissue inhabited by the bacteria are not preserved. This contrasts sharply with the detailed soft-tissue moulds preserved by authigenic mineralization (Martill 1989; Martill & Unwin 1989; Kellner 1996; Briggs 2003).

Conclusions

Although soft-tissue preservation promoted by bacterial autolithification is not an exceptionally rare event on the fossil record, this kind of fossilization was not yet confirmed for specimens from the Crato Formation. The material studied herein suggests that bacterial autolithification could have been of crucial importance for fossil preservation on this unique *Lagerstätte* and similar findings should be expected in future.

Acknowledgements. – We thank Álamo Saraiva and Renan Bantim for the valuable support for the research presented herein and Alessandra Boos for text revision. Also, thanks are due to the Centro de Microscopia Eletrônica (CME – UFRGS). This study was funded by the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (proc. 78537/2008-5).

References

- Alonso-Zarza, A.M. 2003: Palaeoenvironmental significance of palustrine carbonates and calcrites in the geological record. *Earth-Science Reviews* 60, 261–298.

- Beurlen, K. 1971: As condições ecológicas e faciológicas da Formação Santana na Chapada do Araripe (Nordeste do Brasil). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 43, 411–415.
- Briggs, D.E.G. 2003: The role of decay and mineralization in the preservation of soft-bodied fossils. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 31, 275–301.
- Briggs, D.E.G. & Kear, A.J. 1993: Fossilization of Soft Tissue in the Laboratory. *Science* 259, 1439–1442.
- Briggs, D.E.G., Kear, A.J., Martill, D.M. & Wilby, P.R. 1993: Phosphatization of soft-tissue in experiments and fossils. *Journal of the Geological Society* 150, 1035–1038.
- Brito, P.M.. 2007: The Crato Formation fish fauna. In Martill D.M. & Loveridge R.F. (eds): *The Crato Fossil Beds of Brazil – Window into an Ancient World*, 429–443. Cambridge University press, Cambridge.
- Campos, D.A. & Kellner, A.W.A. 1997: Short note on the first occurrence of Tapejaridae in the Crato Member (Aptian), Santana Formation, Araripe Basin, Northeast Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 69, 83–87.
- Frey, E. & Martill, D.M. 1994: A new pterosaur from the Crato Formation (Lower Cretaceous, Aptian) of Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 194, 379–412.
- Frey, E., Helmut, T., Buchy, M. & Martill, D.M. 2003a: New specimens of Pterosauria (Reptilia) with soft parts with implication for pterosaurian anatomy and locomotion. In Buffetaut, E. & Mazin, J.-M. (eds): *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*, 233–266. Special Publications of the Geological Society of London, London.
- Frey, E., Martill, D.M. & Buchy, M. 2003b: A new species of tapejarid pterosaur with soft-tissue head crest. In Buffetaut E. & Mazin J.-M.. (eds): *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*, 65–72. Special Publications of the The Geological Society of London, London.
- Heimhofer, U. & Martill, D.M. 2007: The sedimentology and depositional environment of the Crato Formation. In Martill D.M. & Loveridge R.F. (eds): *The Crato Fossil Beds of Brazil – Window into an Ancient World*, 44–62. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kellner, A.W.A. 1996a: Fossilized theropod soft tissue. *Nature* 379, 32.
- Kellner, A.W.A. 1996b: Reinterpretation of a remarkably well preserved pterosaur soft tissue from the Early Cretaceous of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16, 718–722.
- Liu, Y. & Simon, J.D. 2003: Isolation and biophysical studies of natural eumelanins: applications of imaging technologies and ultrafast spectroscopy. *Pigment Cell Research* 16, 606–618.
- Mabesoone, J.M. & Tinoco, I.M. 1973: Palaeoecology of the Aptian Santana Formation (northeastern Brazil). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 14, 97–118.
- Martill, D.M. 1988: Preservation of fish in the Cretaceous Santana Formation of Brazil. *Palaeontology* 31, 423–428.
- Martill, D.M. 1989: The Medusa effect: instantaneous fossilization. *Geology Today* 5, 201–205.
- Martill, D.M. & Frey, E. 1995: Colour patterning preserved in Lower Cretaceous birds and insects: the Crato Formation of N.E. Brazil, *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* 1995, 118–128.
- Martill, D.M. & Unwin, D.M. 1989: Exceptionally well preserved pterosaur wing membrane from the Cretaceous of Brazil. *Nature* 340, 138–140.
- Martill, D.M. & Wilby, P.R. 1994: Lithified prokaryotes associated with fossil soft tissues from the Santana Formation (Cretaceous) of Brazil. *Kaupia-Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte* 4, 71–77.
- Martill, D.M., Loveridge, R. & Heimhofer, U. 2007: Halite pseudomorphs in the Crato Formation (Early Cretaceous, Late Aptian–Early Albian), Araripe Basin, northeast Brazil: further evidence for hypersalinity. *Cretaceous Research* 28, 613–620.
- Pinheiro, F.L., Fortier, D.C., Schultz, C.L., Andrade, J.A.F.G. & Bantim, R.A.M. 2011: New information on the pterosaur *Tupandactylus imperator*, with comments on the relationships of Tapejaridae. *Acta Palaeontologica Polonica* 56, 567–580.
- Raff, E.C., Raff, E.C., Schollaert, K.L., Nelson, D.E., Donoghue, P.C.J., Thomas, C., Turner, F.R., Stein, B.D., Dong, X., Bengtson, S., Huldtgren, T., Stampanoni, M., Chongyu, Y., Raff, R.A. 2008: Embryo fossilization is a biological process mediated by microbial biofilms. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105, 19360–19365.
- Sagemann, J., Bale, S.J., Briggs, D.E.G. & Parkes, R.J. 1999: Controls on the formation of authigenic minerals in association with decaying organic matter: an experimental approach. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 63, 1083–1095.
- Sayão, J.M. & 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* 16, 16–40.
- Schulz, H.N. & Jørgensen, B.B. 2001: Big Bacteria. *Annual Review of Microbiology* 55, 105–37.
- Stoodley, P., Sauer, K., Davies, D.G. & Costerton, J.W. 2002: Biofilms as complex differentiated communities. *Annual Review of Microbiology* 56, 187–209.
- Toporski, J.K.W., Steele, A., Westall, F., Avci, R., Martill, D.M. & McKay, D.S. 2002: Morphologic and spectral investigation of exceptionally well-preserved bacterial biofilms from the Oligocene Enspel formation, Germany. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 66, 1773–1791.
- Vinther, J., Briggs, D.E.G., Prum, R.O. & Saranathan, V. 2008: The color of fossil feathers. *Biology Letters* 4, 522–525.
- Vinther, J., Briggs, D.E.G., Clarke, J., Mayr, G. & Prum, R.O. 2010: Structural coloration in a fossil feather. *Biology Letters* 6, 128–131.
- Wilson, A.S., Dodson, H.I., Janaway, R.C., Pollard, A.M. & Tobin, D.J. 2007: Selective biodegradation in hair shafts derived from archaeological, forensic and experimental contexts. *British Journal of Dermatology* 157, 450–457.
- Wuttke, M. 1983: Weichteilerhaltung durch lithifizierte Mikroorganismen bei mittel-eozänen Vertebraten aus dem ölschiefer der 'Grube Messel' bei Darmstadt. *Senckenbergiana Lethaea* 64, 503–527.
- Zhang, F., Kearns, S.L., Orr, P.J., Benton, M.J., Zhou, Z., Johnson, D., Xu, X. & Wang, X. 2010: Fossilized melanosomes and the colour of Cretaceous dinosaurs and birds. *Nature* 463, 1075–1078.