

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

RUDAH RUANO CAVALCANTI DUQUE

**TAXONOMIA DE NOVOS ESPÉCIMES DE PTEROSSAUROS
(PTERODACTYLOIDEA) DA FORMAÇÃO ROMUALDO (CRETÁCEO INFERIOR,
BACIA DO ARARIPE, NORDESTE DO BRASIL)**

Recife

2023

RUDAH RUANO CAVALCANTI DUQUE

**TAXONOMIA DE NOVOS ESPÉCIMES DE PTEROSSAUROS
(PTERODACTYLOIDEA) DA FORMAÇÃO ROMUALDO (CRETÁCEO INFERIOR,
BACIA DO ARARIPE, NORDESTE DO BRASIL)**

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Geociências da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor em Geociências.

Área de Concentração: Geologia Sedimentar e Ambiental.

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Alcina Magnólia da Silva Franca.

Coorientador: Prof. Dr. Felipe Lima Pinheiro.

Recife

2023

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

D946t

Duque, Rudah Ruano Cavalcanti.

Taxonomia de novos espécimes de pterossauros (Pterodactyloidea) da Formação Romualdo (cretáceo inferior, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil) / Rudah Ruano Cavalcanti Duque. – 2023.

77 f.: il., figs., tabs., abrev. e siglas.

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Alcina Magnólia da Silva Franca.

Coorientador: Prof. Dr. Felipe Lima Pinheiro.

Tese (Doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. CTG. Programa de Pós-Graduação em Geociências, 2023.

Inclui Referências e Apêndice.

Parte do texto em inglês.

1. Geociências. 2. Pterosauria. 3. Ontogenia. 4. Bacia do Araripe. 5. Morfologia. 6. Sistemática. I. Franca, Alcina Magnólia da Silva (Orientadora). II. Pinheiro, Felipe Lima (Coorientador). III. Título.

UFPE

551 CDD (22. ed.)

BCTG/2023-171

RUDAH RUANO CAVALCANTI DUQUE

**TAXONOMIA DE NOVOS ESPÉCIMES DE PTEROSSAUROS
(PTERODACTYLOIDEA) DA FORMAÇÃO ROMUALDO (CRETÁCIO INFERIOR,
BACIA DO ARARIPE, NORDESTE DO BRASIL)**

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Geociências da Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Tecnologia e Geociências, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor em Geociências. Área de Concentração: Geologia Sedimentar e Ambiental.

Aprovada em: 13/03/2023.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Borja Holgado Palacios (Examinador externo)
Universidade Regional do Cariri

Prof. Dr. Edison Vicente de Oliveira (Examinador interno)
Universidade Federal de Pernambuco

Prof. Dr. Gustavo Ribeiro Oliveira (Examinador externo)
Universidade Federal Rural de Pernambuco

Prof. Dr. Renan Alfredo Machado Bantim (Examinador externo)
Universidade Regional do Cariri

Prof^a Dr^a. Taissa Rodrigues Marques da Silva (Examinadora Externa)
Universidade Federal do Espírito Santo

Dedico a José Bento de Azevedo Duque.

“Em algum lugar algo incrível está esperando ser descoberto” (BEGLEY, 1977, p. 46).

RESUMO

A Bacia Sedimentar do Araripe abrange uma área entre os estados do Ceará, Piauí e Pernambuco, tendo sua origem relacionada à abertura do Oceano Atlântico Sul. A Formação Romualdo teve sua deposição entre o Neoptiano e o Eoalbiano e é conhecida pela grande quantidade de concreções calcárias, a maioria contendo fósseis de excepcional preservação. Com exceção dos peixes, os pterossauros são os vertebrados mais abundantes da bacia, e seus fósseis estão entre os mais bem preservados do mundo. Esta tese de doutorado tem como objetivo o estudo taxonômico e paleoecológico de fósseis de pterossauros da Formação Romualdo, contribuindo com novos dados sobre aspectos ontogenéticos, associação fossilífera e distribuição geográfica do grupo no Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe. O seu formato é de coletânea de artigos, onde serão apresentados três manuscritos: 1) O primeiro compreende a descrição e identificação de um fragmento anterior de rosto de pterossauro coletado no município de Exu, Pernambuco. A partir de análises cladísticas e de morfometria geométrica, foi visto uma íntima correspondência com o gênero *Anhanguera*, sendo o primeiro relato desse gênero sem crista pré-maxilar, corroborando propostas anteriores de essa ser uma característica fortemente controlada pela ontogenia ou por dimorfismo sexual; 2) o segundo manuscrito consiste na descrição anatômica de três espécimes diferentes de pterossauros, coletados no Sítio Sobradinho, no município de Jardim, Ceará. Os fósseis aqui descritos são relevantes pela boa preservação e pela escassez de registros com procedência geográfica e estratigráfica. Nesse sentido, qualquer nova ocorrência é de interesse e deve ser documentada, sendo esta a primeira descrição formal de pterossauros para essa localidade; 3) o último nódulo descrito, proveniente de Jardim (CE) é composto por dois indivíduos preservados em um nódulo calcário arredondado de aproximadamente 10 cm de diâmetro. Foram observadas características do clado *Anhangueria*, como expansão da região anterior do rosto. Os exemplares são considerados juvenis pelo diminuto tamanho. Caso a atribuição a *Anhangueria* seja confirmada, a possível presença de uma crista pré-maxilar sagital indica que essa característica teria controle não puramente ontogenético, sendo também aventado o dimorfismo sexual.

Palavras-chave: pterosauria; ontogenia; Bacia do Araripe; morfologia; sistemática.

ABSTRACT

The Araripe Sedimentary Basin covers an area within the states of Ceará, Piauí and Pernambuco, with its origin related to the opening of the Southern Atlantic Ocean. The Romualdo Formation was deposited between the Neoaptian and the Eoalbian, and is known for the abundance of calcareous concretions, most of which containing fossils of exceptional preservation. Apart from fishes, pterosaurs are the most abundant fossil vertebrates in the basin, and their fossils are among the best preserved in the world. This doctoral thesis aims at the taxonomic and paleoecological study of pterosaur fossils from the Romualdo Formation, contributing to new data on ontogenetic aspects, fossiliferous associations, and geographic distribution of the group in the Lower Cretaceous of the Araripe Basin. It is organized as a collection of manuscripts, as follows: 1) The first manuscript is focused on the description and identification of a pterosaur rostral fragment collected in the municipality of Exu, Pernambuco. A close correspondence with the genus *Anhanguera* was recovered from cladistic and geometric morphometrics analyses, making this the first report of this genus without a premaxillary crest. This corroborates previous proposals that this character is strongly controlled by ontogeny or sexual dimorphism; 2) The second manuscript consists of the anatomical description of three pterosaur specimens collected from the Sítio Sobradinho, in the municipality of Jardim, Ceará. These fossils are relevant due to their good preservation and the scarcity of records with geographic and stratigraphic origin. In this sense, every new occurrence is of interest and must be documented. This is the first formal description of pterosaurs for this locality; 3) The last material described comes from Jardim (CE) and consists of two individuals preserved in a rounded limestone nodule approximately 10 cm in diameter. Some features of the clade *Anhangueria* were observed, such as the expansion of the anterior region of the rostrum. The specimens are considered juveniles due to their small size. The putative presence of a sagittal premaxillary crest indicates that this morphological characteristic cannot be considered only ontogenetic in nature, and the possibility of sexual dimorphism is considered.

Keywords: pterosauria; ontogeny; Araripe Basin; morphology; systematics.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	10
2	OBJETIVOS	11
2.1	Objetivo Geral	11
2.2	Objetivos específicos	11
3	A ÁREA DE ESTUDO	12
3.1	Bacia Sedimentar do Araripe	13
3.1.1	<i>Geologia e Estratigrafia da Bacia do Araripe</i>	<i>13</i>
3.1.2	<i>Paleontologia da Formação Romualdo.....</i>	<i>16</i>
4	PTEROSSAUROS	18
4.1	Aspectos gerais	18
4.2	Pterossauros da Formação Romualdo.....	19
4.2.1	<i>Relações filogenéticas</i>	<i>20</i>
4.2.2	<i>Anhangueridae.....</i>	<i>23</i>
4.3	Aspectos ontogenéticos e dimorfismo sexual	24
5	MATERIAL	26
5.1	Material de Exu - PE.....	26
5.2	Material de Jardim – CE	26
6	MÉTODOS.....	27
6.1	Coleta e preparação de fósseis	27
6.2	Medição, fotografia e edição de imagens	27
6.3	Morfometria geométrica	27
6.4	Análise filogenética	28
6.5	Microtomografia computadorizada.....	28
6.6	Luz Ultravioleta	28
7	RESULTADOS	29
7.1	Artigo I – The ontogenetic growth of Anhangueridae (Pterosauria, Pterodactyloidea) premaxillary crests as revealed by a crestless <i>Anhanguera</i> specimen.....	29
7.2	Artigo II – New pterosaur specimens with geographic and stratigraphic precedence from the Romualdo Formation (lower Cretaceous, Araripe Basin, Brazil).....	30
7.3	Artigo III – Associação de pterossauros juvenis no Cretáceo do Brasil.....	31
8	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	44

REFERÊNCIAS.....	45
APÊNDICE A – THE ONTOGENETIC GROWTH OF ANHANGUERIDAE (PTEROSAURIA, PTERODACTYLOIDEA) PREMAXILARY CRESTS AS REVELED BY A CRESTLESS ANHANGUERA SPECIMEN	51
APÊNDICE B – NEW PTEROSAUR SPECIMENS WITH GEOGRAPHIC AND STRATIGRAPHIC PROCEDENCE FROM THE ROMUALDO FORMATION (LOWER CRETACEOUS, ARARIPE BASIN, BRAZIL).....	45 66

1 INTRODUÇÃO

A Bacia do Araripe é considerada a maior dentre as bacias interiores do Nordeste do Brasil, sendo também a mais estudada (Assine, 1992). Abrange trechos do sul do estado do Ceará, leste do Piauí e noroeste de Pernambuco, e sua origem e evolução estão intimamente relacionadas à abertura do oceano Atlântico Sul. A megassequência pós-rifte da bacia, que corresponde ao Grupo Santana, é constituída, da base ao topo, pelas formações Barbalha, Crato, Ipubi e Romualdo (Assine et al, 2014).

A Formação Romualdo está depositada sobre a camada de gipsita (Formação Ipubi), e é caracterizada por arenitos calcíferos, argilitos, folhelhos e margas de natureza flúvio-lacustre, estuarina e marinha. É considerada um Lagerstätte, por possuir uma grande quantidade de fósseis de preservação excepcional (Maisey, 1991). Dentre os tetrápodes fósseis da Formação Romualdo, os pterossauros são os mais abundantes e diversos.

Anhangueridae é um grupo de pterossauros pterodactilóides dentados e com margem dorsal do crânio côncava, reconhecidos por terem a ponta anterior dos pré-maxilares expandidos, crista sagital e dentes anteriores mais desenvolvidos (Rodrigues e Kellner, 2013; Holgado et al., 2019). Boa parte dos anhanguerídeos descritos e mais bem preservados vieram da Formação Romualdo, na Bacia do Araripe, com quatro gêneros atualmente válidos (Cearadactylus, Anhanguera, Tropeognathus e Maaradactylus), além de dezenas de espécimes referidos. Porém, vários estudos sugerem que a diversidade de espécies seja superestimada, já que muitos táxons foram diagnosticados com base em diferenças sutis na morfologia da crista pré-maxilar, uma característica comprovadamente variável ontogeneticamente ou sexualmente dimórfica em algumas espécies de pterossauros (e. g. Pinheiro e Rodrigues, 2017).

Aqui são apresentados cinco novos espécimes de pterossauros, sendo um fragmento anterior de um rostró fino e alongado, sem crista sagital, coletado no município de Exu, estado de Pernambuco. Um úmero, fragmento de pelve, escápulas, coracóides, vértebra e costela provenientes do Sítio Sobradinho, município de Jardim, Ceará. Por último, uma concreção contendo dois indivíduos coletada no Sítio Engenho Velho, também em Jardim.

Este trabalho se propõe a descrever o material osteológico e realizar a identificação taxonômica de novos fósseis de Pterosauria da Formação Romualdo, levando em conta a posição geográfica e, quando possível, o contexto estratigráfico do material de estudo, além de levantar inferências a cerca da ontogenia de cada material estudado.

2 OBJETIVOS

2.1 Objetivo Geral

Esse trabalho tem, por objetivo, a identificação taxonômica, levando em consideração a morfologia e paleobiologia (com ênfase em aspectos ontogenéticos) de novos fósseis de pterossauros da Formação Romualdo, contribuindo com dados sobre anatomia, ontogenia e dimorfismo sexual de anhanguerídeos do Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, NE do Brasil.

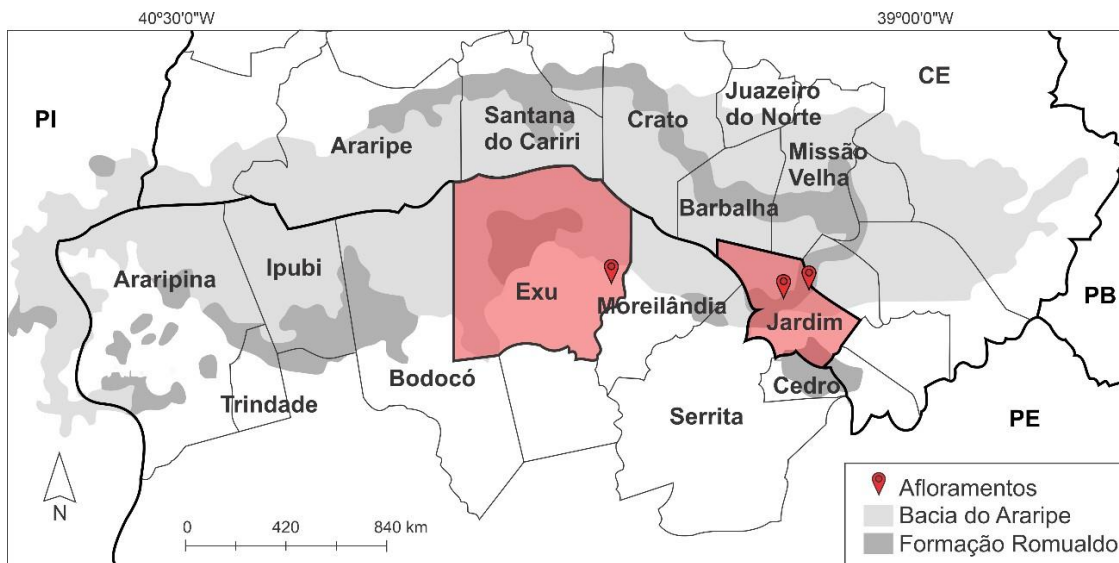
2.2 Objetivos específicos

- a) Identificação taxonômica e descrição morfológica do material de estudo pertencente às coleções do DGEO-CTG-UFPE (Departamento de Geologia, Centro de Tecnologia Geociências da Universidade Federal de Pernambuco) e do MCNHBJ (Museu de Ciências Naturais e de História de Barra do Jardim);
- b) Confecção de perfis estratigráficos integrados à fauna associada, de afloramentos de Pernambuco e Ceará;
- c) Tecer inferências a respeito da ontogenia de cada material, incluindo considerações sobre sua relação com a descrição taxonômica.

3 A ÁREA DE ESTUDO

Os trabalhos de campo, que permitiram a obtenção de dados geológicos, com confecção de seções estratigráficas, prospecção e coleta de fósseis, foram realizados nos municípios de Exu (Pernambuco) e Jardim (Ceará), ambos localizados ao sul da Bacia do Araripe (Figura 1).

Figura 1 - Mapa da Bacia do Araripe e a Formação Romualdo. Com o limite dos municípios, destaque para Exu, Pernambuco e Jardim, Ceará, e indicação do local dos respectivos afloramentos

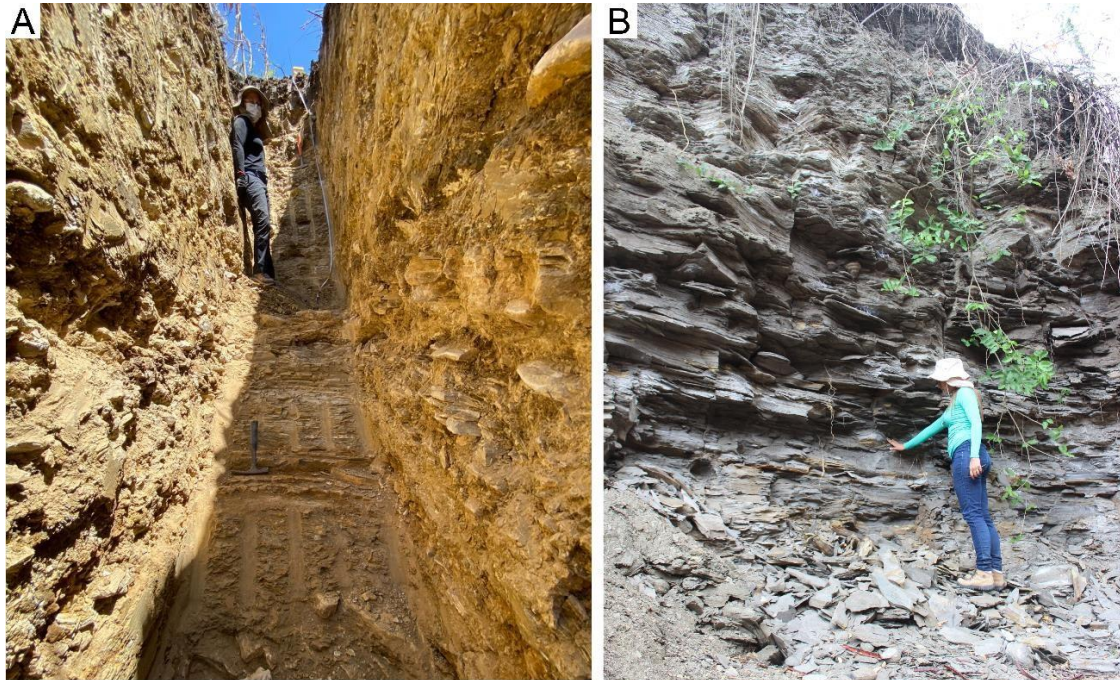


Fonte: O Autor (2022).

O município de Exu localiza-se no noroeste do estado de Pernambuco, na microrregião do Sertão do Araripe. Um dos materiais estudados foi coletado no Sítio Zé Gomes (Figura 2A), ($39^{\circ}34'18''$ O $7^{\circ}31'16''$ S), afloramento já reportado na literatura (Aureliano et al., 2013; Duque e Barreto, 2018).

Os outros materiais são provenientes do município de Jardim, no sul do estado do Ceará, na microrregião do Cariri, das localidades Sítio Engenho Velho e Sítio Sobradinho (24M 0482006 9163052) (Figura 2B).

Figura 2 - Dois dos três afloramentos estudados. A, Sítio Zé Gomes em Exu - PE; B, Sítio Sobradinho em Jardim - CE



Fonte: O Autor (2022).

3.1 Bacia Sedimentar do Araripe

Localizada ao sul do estado do Ceará, leste do Piauí e noroeste de Pernambuco, a Bacia do Araripe é, de todas as bacias interiores do Nordeste, a mais extensa e geologicamente complexa (Assine, 1992).

A Bacia Sedimentar do Araripe se destaca na geomorfologia da região Nordeste do Brasil pela presença da Chapada do Araripe, uma feição morfológica alongada na direção EW e de topo plano, suavemente mergulhante para oeste e limitada por escarpas erosivas e íngremes (Assine, 2007). Seu preenchimento sedimentar não está restrito apenas à chapada, também ocupando a região do Vale do Cariri (Assine, 1992). A bacia tem sua principal área delimitada ao Norte pelo lineamento de Patos e ao Sul pela falha de Farias Brito.

3.1.1 Geologia e Estratigrafia da Bacia do Araripe

A Bacia do Araripe está inserida sobre embasamento pré-cambriano da Zona Transversal da Província Borborema (Ponte e Ponte Filho, 1996). A sua origem e evolução estão relacionadas com a ruptura do Supercontinente Gondwana e a abertura do Oceano Atlântico Sul (Assine, 2007; Kellner, 2002). A evolução tectono-sedimentar da Bacia do Araripe foi resumida por Ponte e Ponte Filho (1996) como três estágios, pré-rifte, sin-rifte e

pós-rifte. Mais recentemente foram reconhecidas cinco sequências, as quais são descritas abaixo.

A deposição da bacia se inicia com uma sequência paleozoica da Formação Cariri, com arenitos médios a muito grossos (Fambrini et al., 2020). Segue a esta uma sequência de início de rifte, composta pela Formação Brejo Santo (predominantemente pelitos) e pelos arenitos da porção inferior da Formação Missão Velha. A sequência clímax de rifte é constituída pelos arenitos grossos da porção superior da Formação Missão Velha e pelos pelitos e arenitos da Formação Abaiara. A megassequência pós-rifte da bacia é dividida em duas (Assine, 2007; Assine et al., 2014), a pós-rifte I, que litoestratigraficamente corresponde ao Grupo Santana, é constituída de rochas siliciclásticas e carbonáticas das Formações Barbalha, Crato, Ipubi e Romualdo. A pós-rifte II é caracterizada pelas formações Araripina e Exu.

A Formação Barbalha apresenta, na porção inferior, canais fluviais que se encerram com a deposição de pelitos lacustres de grande continuidade lateral e, na porção superior, níveis delgados de conglomerado, sobrepostos por arenitos com intercalações de pelitos (Fambrini et al., 2020).

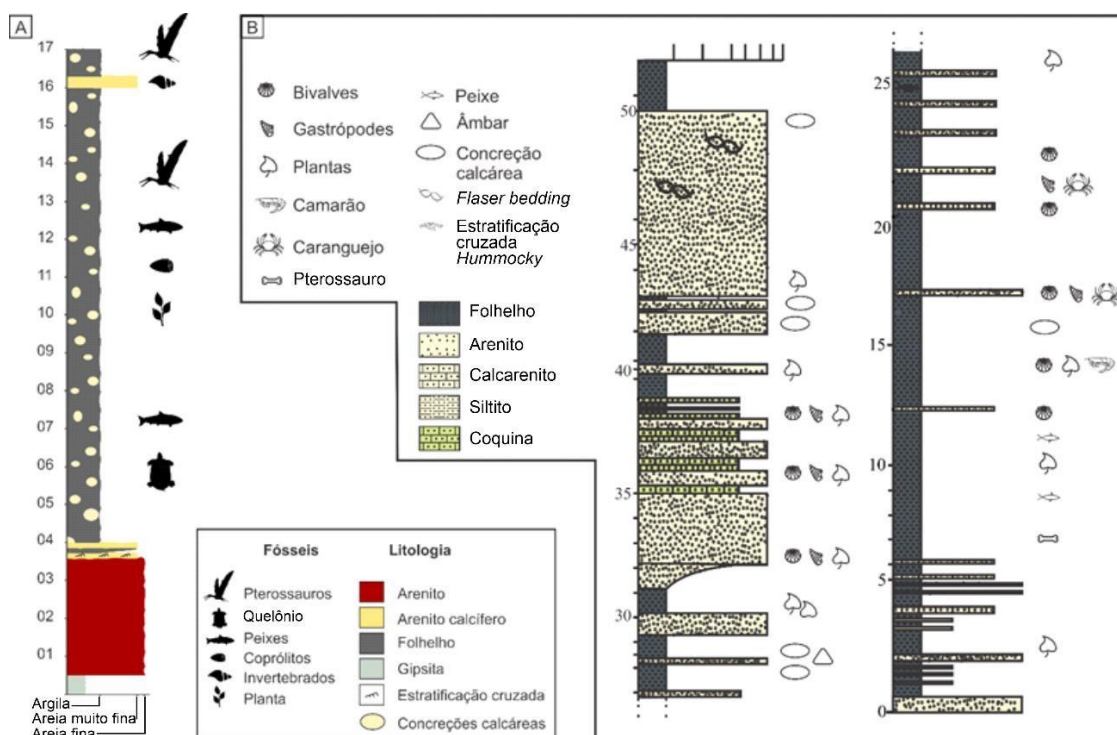
Estas fácies dão lugar a folhelhos cinza escuro/esverdeados e a calcários laminados de origem lacustre da Formação Crato, atribuída a um sistema transgressivo, a sucessão mista desta formação é caracterizada pela alternância de bancos de calcário laminado e de fácies siliciclásticas, correspondente a um sistema de nível alto. Logo após há a deposição dos evaporitos (gipsita/anidrita), correspondentes à Formação Ipubi, marcando condições de elevada aridez (Assine et al, 2014).

A Formação Romualdo está depositada sobre a camada de gipsita. Sua idade normalmente é estabelecida a partir da Palinozona P-270 (Regali et al., 1974) – Aptiano Superior, pela ocorrência de *Sergipea variverrucata*, e pela assembleia de ostracodes, com a biozona *Damonella grandiensis* (Biozona O11) (Weber, 1964 in: Brito et al., 1984), estabelecendo uma idade local do Andar Alagoas, correspondente ao Aptiano/Albiano (Brito et al., 1984). Recentemente, Barreto et al. (2022) estabeleceram uma idade absoluta para a Formação Romualdo de $110 \pm 7,4$ Ma., a partir da geocronologia U-Pb em dentes de *Cladoclyclus gardneri*.

A Formação Romualdo teve sua deposição entre o Neoaptiano e o Eoalbiano. É caracterizada por arenitos costeiros em sua porção inferior. Seu empilhamento é de caráter transgressivo, com *onlap* costeiro de sudeste para noroeste e deposição de fácies marinhas sobre o embasamento a oeste e noroeste (Assine et al, 2014). Os argilitos costeiros dão lugar a uma seção de argilito e folhelhos marinhos cinza escuros/pretos, onde se encontram níveis com

nódulos calcários, na sua maioria, fossilíferos. Esses fósseis deram à formação o título de *Lagerstätte*, por possuir uma grande diversidade e quantidade de fósseis com preservação excepcional (Maisey, 1991). Acima desta seção há camadas delgadas de coquina e calcário coquinóide (Figura 3).

Figura 3 - Perfil estratigráfico. A, localidade Zé Gomes, no município de Exu (Pernambuco); B, localidade Sobradinho, município de Jardim (Ceará), ilustrando a sucessão litológica característica da Formação Romualdo



Fonte: O Autor (2022).

3.1.2 Paleontologia da Formação Romualdo

Os folhelhos escuros da Formação Romualdo constituem o nível estratigráfico mais fossilífero da Bacia do Araripe, o que se deve às concreções carbonáticas ali abundantes, originadas, possivelmente, em eventos de mortandade em massa. Tal mortandade poderia estar associada a uma variação brusca na salinidade, temperatura ou oxigenação do ambiente (Assine, 1992; Martill, 1988; Fara et al., 2005).

Os fósseis preservados no interior das concreções geralmente não estão compactados, apresentando, comumente, preservação excepcional. Muitas vezes estão associados a tecidos moles (Kellner, 1996). O alto grau de preservação indica um ambiente de águas calmas, com pouco oxigênio no fundo (Brito, 1975; Martill, 1988).

Há registros de uma grande diversidade de organismos fósseis, incluindo invertebrados como moluscos, equinoides, crustáceos e insetos. Dentre os microfósseis há ostracodes, foraminíferos, palinórmorfos e nanofósseis calcários (Branner, 1915; Bruno e Hessel, 2006; Arai et al., 2000; Pinheiro et al., 2014; Freitas et al., 2016; Araripe et al., 2017; Pereira et al., 2017; Do Prado et al., 2019; Tomé et al., 2023; Gomes et al., 2023). As plantas na Formação Romualdo são representadas por troncos, folhas, sementes e frutificações (Lima, 2013; Sucerquia et al., 2015). Os icnofósseis são representados, em quase sua totalidade por coprólitos, principalmente de peixes (Souto, 2002), mas também há ocorrência de um ovo amniótico (Abreu et al., 2020).

Dentre os vertebrados, os peixes são abundantes e diversos, incluindo Chondrichthyes, representados pelo tubarão *Tribodus limae* e as raías *Iansan beurleni* e *Stahlrāja sertanensis*; e os Osteichthyes, na maioria Actinopterygii, incluindo os raros e basais *Obaichthys decoratus* e *Dentilepisosteus laevis*, os Pycnodontiformes *Neoproscinetes penalvai* e *Iemanjá palma*, até os mais representativos *Vinctifer comptoni*, *Rhacolepis buccalis*, *Tharrhias araripis* e *Brannerion latum* (Polck et al., 2015). Os maiores espécimes são os predadores *Calamopleurus cylindricus* e *Cladocyclus gardneri*. Para a Formação Romualdo foram descritas três espécies de sarcopterígeos celacantídeos, *Axelrodichthys araripensis*, *Mawsonia gigas* e *Mawsonia brasiliensis* (ver Polck et al., 2015, para uma revisão).

No que diz respeito aos tetrápodes, é reportada a ocorrência dos Crocodiliformes *Araripesuchus gomesii* e *Caririsuchus camposi*. Quanto aos quelônios, Carvalho et al. (2019) consideram atualmente cinco espécies válidas: *Araripemys barretoi*, *Santanachelys gaffneyi*, *Brasilemys josai*, *Cearachelys placidoi* e *Euraxemys essweini*. Segundo Carvalho e Barreto (2015), foram reportados na literatura a presença de pelo menos quarenta exemplares

de fósseis de quelônios da Formação Romualdo. No entanto, raramente se conhece a procedência geográfica destes.

Vários fósseis de Dinosauria já foram documentados para Formação Romualdo, dentre eles, materiais fragmentados e/ou isolados (Leonardi e Borgomanero, 1981; Campos, 1985; Frey & Martill, 1995; Bittencourt e Kellner, 2004). Cinco espécies foram descritas, incluindo dois espinossaurídeos, *Angaturama limai* e *Irritator challengeri* e três celurossaurídeos, *Santanaraptor placidus*, *Mirischia asymmetrica* e *Aratasaurus museunacionali*, sendo o último coletado no folhelho, na base da formação, e não nas concreções carbonáticas.

Os pterossauros estão entre os grupos de arcossauros fósseis mais bem representados no Brasil, com registro em pelo menos cinco estados (Ceará, Piauí, Pernambuco, Paraíba e Paraná). Se destacam, entretanto, os espécimes coletados em depósitos do Grupo Santana, com uma enorme diversidade e relativa abundância nas formações Crato e Romualdo.

4 PTEROSSAUROS

4.1 Aspectos gerais

Os pterossauros foram o primeiro grupo de diapsídeos a desenvolver adaptações para o voo. Tiveram sua primeira irradiação no final do Período Triássico, com primeiro registro datado do Carniano-Noriano (Ezcurra et al., 2020), e diversificaram-se, até sua extinção no fim da Era Mesozoica (Wellhofer, 1991, Unwin, 2005). A hipótese filogenética mais recente acerca da origem do grupo é a partir dos lagerpetídeos, um grupo enigmático de avemetatarsais cursoriais, que viveram há cerca de 237 milhões de anos. Estudos recentes, como os de Ezcurra et al. (2020) e Müller (2022), a partir de dados filogenéticos e características morfológicas, sugerem que os pterossauros evoluíram a partir de ancestrais terrestres quadrúpedes semelhantes aos lagerpetídeos, que gradualmente adquiriam adaptações para o voo.

A típica morfologia dos pterossauros está intimamente relacionada à adaptação para o ambiente aéreo, que inclui ossos pneumatizados, com córtex extremamente delgados; esterno largo com quilha ventral na extremidade anterior e junção coraco-esternal; membro anterior alongado com metacarpais alongados e aumento excepcional do quarto dígito, além do osso pteróide e da membrana alar (Cuvier, 1801; Wellnhofer, 1991; Romer, 1956). As alterações cranianas estão relacionadas a seu tamanho proporcionalmente grande, onde o rosto é a maior parte, as narinas externas são dispostas posteriormente à fileira de dentes pré-maxilares, um longo processo póstero-dorsal da pré-maxila e fossa glenoide disposta lateralmente (Romer, 1956; Sereno, 1991).

Além da morfologia, as adaptações em Pterosauria também se deram tanto no plano fisiológico quanto ecológico. Uma prova do sucesso do grupo é a grande diversidade encontrada no registro fóssil, compreendendo organismos dos mais diversos tamanhos, ocupando diversos nichos e estratégias ecológicas.

O estudo de aspectos paleobiológicos e paleoecológicos de pterossauros se torna uma tarefa laboriosa, já que o grupo é consideravelmente distinto de qualquer representante arcossauro vivente. Algumas aves modernas podem ser utilizadas como análogos atuais, em termos de adaptações para o voo, comportamento alimentar e desenvolvimento ontogenético. Uso de novas técnicas também ajudam a obter novas compreensões.

4.2 Pterossauros da Formação Romualdo

Em Kellner e Tomida (2000), Rodrigues e Kellner (2013) e Pinheiro (2014) é possível encontrar uma revisão detalhada da taxonomia de pterossauros do Grupo Santana, sintetizada aqui. Desde a primeira descrição, vários táxons foram acrescentados e invalidados (por sinonímia ou *nomina dubia*) da lista de espécies válidas para a Bacia do Araripe. A Formação Romualdo conta com cerca de 20 espécies consideradas válidas no momento, distribuídas principalmente nos táxons Tapejaridae (sem dentes) e Anhangueridae (com dentes).

O primeiro pterossauro descrito para a Formação Romualdo foi o *Araripesaurus castilhoi*, descrito por Llewellyn Price em 1971, cujo holótipo contém rádio, ulna, complexo carpal, metacarpos, falanges e pteróide (Price, 1971). A segunda espécie para a formação foi o *Araripedactylus dehmi*, baseado apenas na primeira falange do dedo da asa direita (Wellnhofer, 1977). O terceiro gênero descrito, *Santanadactylus*, está representado pelas espécies *S. araripensis*, *S. brasiliensis*, *S. pricei* e *S. spixi* (Maisey, 1991). Porém, é sugerido por Kellner (1990) que *Santanadactylus pricei* e *Araripesaurus castilhoi* sejam sinônimos, devido a similaridades anatômicas. O mesmo autor considerou

S. araripensis como *Anhanguera araripensis*, baseado na margem dorsal da crista pré-maxilar. Por fim, segundo Kellner e Tomida (2000), as espécies *Araripesaurus castilhoi*, *Araripedactylus dehmi* e *Santanadactylus pricei* não possuem características diagnósticas suficientes para distingui-las dos demais táxons.

Há uma concordância de que o crânio de um pterossauro é a parte mais importante para fins taxonômicos, pois nele está a maioria dos caracteres diagnósticos, então dificilmente novos táxons serão propostos apenas com materiais pós cranianos como foi no princípio das descobertas (Wellnhofer, 1991; Kellner, 2006).

O primeiro registro de pterossauro sem dentes encontrado em uma concreção calcária da Formação Romualdo é representado por um crânio incompleto e alguns fragmentos de membros anteriores, e foi batizado por Kellner e Campos (1988) como *Tupuxuara longicristatus*, até então sem atribuição taxonômica em nível supra-genérico. No ano seguinte, com a descrição do pequeno pterossauro, também sem dentes, *Tapejara wellnhoferi*, foi proposto um novo clado dentro de Pterodactyloidea: Tapejaridae (Kellner, 1989).

Os tapejarídeos são animais desdentados, com grande crista sagital na parte anterior do crânio, estendendo-se posteriormente e uma grande fenestra nasoanterior orbital (Kellner, 1989). O grupo foi dividido em Thalassodrominae, representado pelas espécies *Tupuxuara leonardi*, *T. longicristatus*, *Thalassodromeus sethi* e, mais recentemente por *Kariridraco diana*; e

Tapejarinae, que inclui *Caupedactylus ybaka*, *Tapejara wellnhoferi*, *Tupandactylus imperator* e *Tupandactylus navigans*, para a Formação Romualdo.

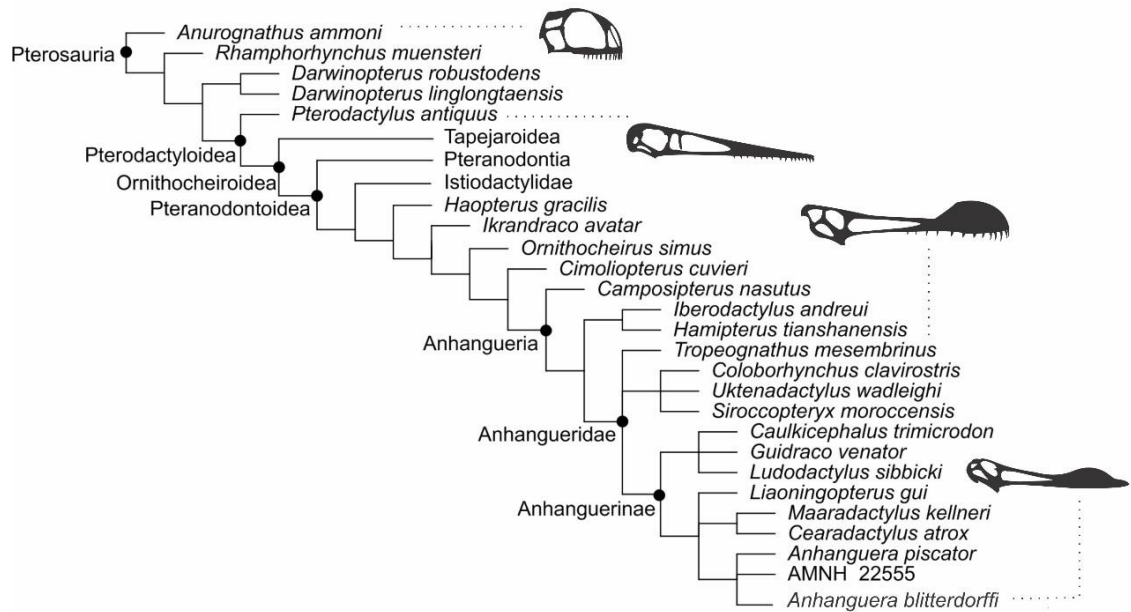
Anhangueridae está incluso em Anhangueria, um táxon criado por Rodrigues e Kellner (2013), que inclui *Camposipterus* (Inglaterra), *Iberodactylus* (Espanha) e *Hamipterus* (China). Por possuir duas sinapormofias compartilhadas com Anhangueria, Pinheiro (2014) também incluiu *Brasileodactylus araripensis*, que é primeira espécie descrita para o Grupo Santana por material craniano e não contém crista sagital. Outra espécie sem crista é *Barbosania gracilirostris*, que também é incluída em Anhangueria por Pinheiro (2014), pois apresenta expansão rostral e possui dentes anteriores maiores que os demais.

Os anhanguerídeos são os mais representativos para a Formação Romualdo: *Tropeognathus mesembrinus*, *Maaradactylus kellneri*, *Cearadactylus atrox* e as espécies de *Anhanguera*, que, após a revisão de Pinheiro e Rodrigues (2017), são válidos *A. blittersdorffi*; *A. piscator* e *A. spielbergi*.

4.2.1 Relações filogenéticas

Os debates acerca dos estudos das relações de parentesco entre táxons dentro Pterosauria são acalorados e ainda não é possível se chegar a um consenso. Desde o primeiro estudo cladístico de Howse (1968), já houve dezenas de propostas (ex. Bennett, 1989, 1994; Kellner, 2003, 2004; Unwin, 2003; Wang et al., 2005; Andres et al., 2010; Andres et al., 2014), que diferem desde a nomenclatura empregada como na topologia das árvores. Aqui, usaremos a recente matriz de dados de Holgado et al. (2019) (Figura 4).

Figura 4 - Árvore filogenética simplificada de Pterosauria, de acordo com análises mais recentes, com desdobramento de Anhangueria. Silhuetas fora de escala

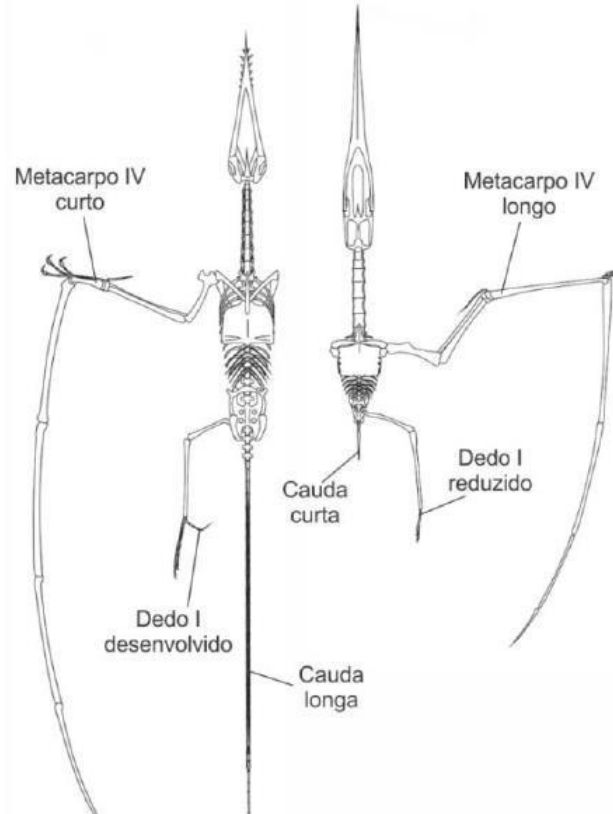


Fonte: Modificado de Holgado et al. (2019)

Ainda antes de esses estudos serem testados através da metodologia cladística, os pterossauros foram classificados em dois grandes grupos, até então facilmente distinguíveis através de características osteológicas (Figura 5): “Rhamphorhynchoidea” (os “ranforrincóides”) e Pterodactyloidea (os pterodactilóides).

Contendo formas basais, que viveram durante o Triássico e Jurássico, os “ranforrincóides” são todos aqueles pterossauros não inclusos dentro do clado Pterodactyloidea, formando, portanto, um grupo parafilético (Kellner, 2003). Por sua vez, os pterodactilóides surgiram durante o Jurássico e se desenvolveram até o final do Cretáceo.

Figura 5 - Principais diferenças entre esqueletos de um pterossauro não pterodactilóide, à esquerda (*Rhamphorhynchus muensteri*) e um pterossauro pterodactilóide, à direita (*Pteranodon longiceps*), em vista ventral e fora de escala



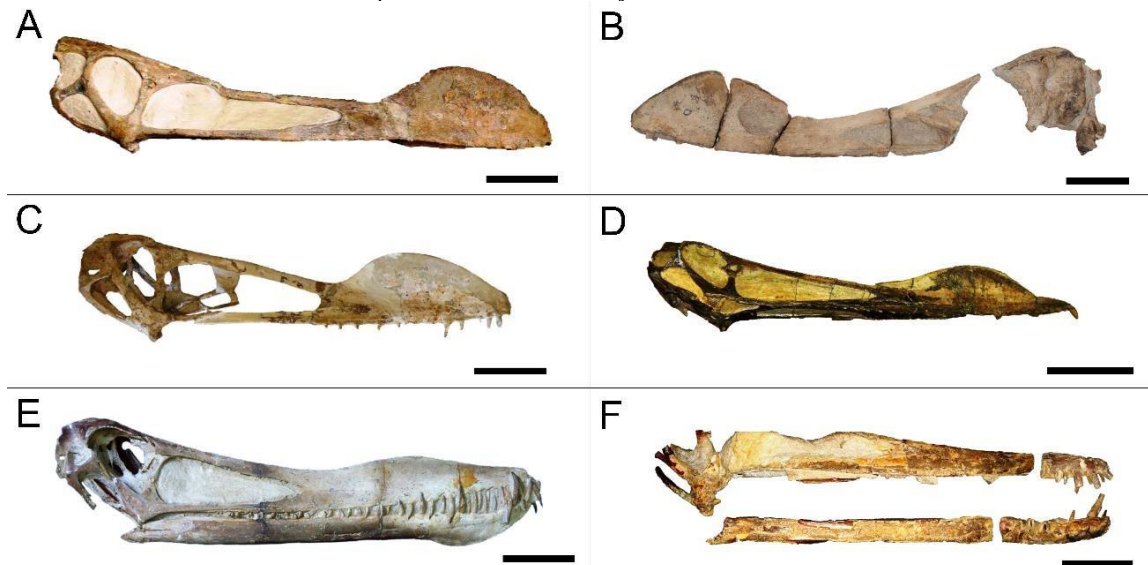
Fonte: Modificado de Witton (2013).

Pterodactyloidea se diferencia dos não pterodactilóides em diversas características morfológicas (Wellnhofer, 1991; Kellner, 2003; Unwin, 2003), dentre as mais importantes, podem ser citadas: 1) fenestras nasais e anterorbitais confluentes em pterodactilóides e separadas em ranforrincóides; 2) a presença de dentes em toda extensão das maxilas em não pterodactilóides, nos pterodactilóides os dentes estão concentrados em regiões específicas ou são ausentes; 3) côndilo occipital posicionado ventrocaudalmente em Pterodactyloidea e caudalmente em não pterodactilóides; 4) ausência de costelas nas vértebras cervicais médias em pterodactilóides; 5) cauda reduzida em Pterodactyloidea; 6) quinto dígito do membro posterior reduzido em Pterodactyloidea e 7) alongamento dos metacarpais em Pterodactyloidea.

Em 2009, houve a nomeação do clado Wukongopteridae, caracterizados por uma combinação única de pterossauros basais e avançados (Wang et al., 2009). Enquanto os wukongopterídeos possuem as caudas longas dos não pterodactilóides, apresentam vértebras alongadas no pescoço e uma única fenestra nasoantorbital, características dos pterodactilóides, sendo então classificados como Pterodactyloidea basal, contribuindo para uma melhor compreensão das relações evolutivas em pterossauros.

De acordo com Holgado et al. (2019), Anhanguerinae é o táxon Anhangueridae com mais representantes brasileiros, todos provenientes da Bacia do Araripe (Figura 6): *Ludodactylus*, *Cearadactylus*, *Maaradactylus* e *Anhanguera*. Sendo o primeiro da Formação Crato e os três seguintes da Formação Romualdo. O único gênero de Anhangueridae, que não está incluso em Anhanguerinae, na Formação Romualdo, é *Tropeognathus*.

Figura 6 - Anhanguerídeos da Formação Romualdo. A, *Tropeognathus mesembrinus*; B *Maaradactylus kellneri*; C, *Anhanguera spielbergi*; D, *Anhanguera blittersdorffi*; E, *Anhanguera piscator*; F, *Cearadactylus atrox*



Fonte: Modificados de Holgado e Pêgas (2020); Bantim et al. (2014); Pinheiro et al. (2017); Veldmeijer (2006) e Vila Nova et al. (2014).

Nota: Escala: 10 cm.

4.2.2 Anhangueridae

O clado Anhangueridae foi proposto por Campos e Kellner em 1985. Desde então, sua taxonomia e a de táxons intimamente relacionados se mostrou controversa e vem sendo contestada por vários autores, havendo interpretações de sinônimas, nomina dubiae introdução de novos gêneros (Kellner, 1990; Kellner e Tomida, 2000; Fastnacht, 2001; Unwin, 2001; Rodrigues e Kellner, 2013; Andres et al., 2014; Pinheiro e Rodrigues, 2017; Longrich et al., 2018; Pêgas et al., 2019; Holgado e Pêgas, 2020).

As análises publicadas podem não entrar em acordo, mas todas mostram que o grupo alcançou uma grande diversidade morfológica e distribuição geográfica durante o Cretáceo. Conforme os últimos estudos, Anhangueridae conta com 18 espécies, divididas entre os táxons Tropeognathinae, Coloborhynchinae e Anhanguerinae, com representantes encontrados nos Estados Unidos, Brasil, Marrocos, Inglaterra, China e Austrália (Holgado et al., 2019;

Holgado e Pêgas, 2020).

Tradicionalmente, os anhanguerídeos são reconhecidos por serem pterossauros com dentes, e por terem a ponta anterior do pré-maxilar expandida e com crista sagital no dorso, sendo essa uma sinapomorfia do gênero *Anhanguera*. Após a descrição da primeira espécie de *Anhanguera*, em 1985, dezenas de crânios, depositados em várias coleções nomundo, já foram atribuídas ao gênero, incluindo espécies descritas a partir de diferenças sutis na morfologia e posição da crista pré-maxilar.

Ainda não é um consenso, mas já foi sugerida por vários autores (Bennet, 1992, 1994; Carpenter et al., 2003; Frey et al., 2003; Unwin, 2005; Lu et al., 2011; Wang et al., 2014; Pinheiro e Rodrigues, 2017) a possibilidade das cristas pré-maxilares em pterossauros serem características sexualmente dimórficas e/ou sujeitas a alteração ontogenética. Nesse caso, não devendo ser usado como caractere diagnóstico.

Em uma revisão do gênero *Anhanguera*, Pinheiro e Rodrigues (2017) reanalisaram características supostamente diagnósticas de *A. blittersdorffi*, “*A. araripensis*”, “*A. santanae*”, “*A. robustus*”, *A. piscator* e *A. spielbergi*, o que revelou que a maioria dos caracteres usados para definir as espécies eram problemáticos, pois se referiam à morfologia da crista, estando dentro da faixa de variação intraespecífica. O único caráter inequívoco que permaneceu para *Anhanguera* foi o quinto e sexto pares de dentes superiores serem menores do que o quarto e o sétimo, sendo retidas apenas três espécies potencialmente válidas: *A. blittersdorffi*, *A. piscator* e *A. spielbergi*.

4.3 Aspectos ontogenéticos e dimorfismo sexual

Várias espécies de pterossauros, de grupos taxonômicos diferentes, ostentam algum tipo de crista sagital. Apesar de ser uma característica com ampla importância em análises filogenéticas, sua função exata ainda não é um consenso, já foram sugeridos o auxílio aerodinâmico durante o voo, a troca de temperatura corporal, ou o uso em comportamentos sociais como exibição de ameaça ou para atrair possíveis parceiros (Bennett, 1992; Kellner e Campos, 2002; Hone et al., 2012).

A partir do registro de embriões, imaturos, juvenis e sub-adultos, foi constatado que a crista sagital é variável durante o estágio de desenvolvimento de algumas espécies (Bennett et al., 1995; Wang et al., 2017). Em 2014 dois estudos com séries ontogenéticas inquestionáveis acrescentaram novos dados a essa discussão. Uma associação de pelo menos 47 indivíduos de diferentes estágios de crescimento mostrou variação ontogenética em *Caiuajara dobruskii*, refletida principalmente pelo tamanho e inclinação da crista pré-maxilar, em um crescimento alométrico positivo (Manzig et al., 2014).

O segundo estudo relata a descoberta de uma *bonebed* com 40 indivíduos contendo machos e fêmeas de *Hamipterus tinshanensis*, bem como vários ovos (Wang et al., 2014). Foi demonstrado que o tamanho e a forma da crista pré-maxilar são sexualmente variáveis dentro dessa espécie. O dimorfismo sexual em pterossauros chineses havia sido relatado quando um espécime de *Kunpengopterus* foi encontrado associado a dois ovos (Lü et al., 2011; Wang et al., 2015). A partir da avaliação de outros espécimes, foi demonstrado que os machos tinham cristas relativamente grandes, enquanto as fêmeas não possuíam cristas cranianas desenvolvidas. Variações da forma da crista sagital também foram relatadas em *Pteranodon*, onde supostos machos e fêmeas apresentam crista, mas, nos machos, elas são maiores que as das supostas fêmeas (Bennet, 1992; 1994).

É um razoável consenso que cristas pré-maxilares em pterossauros são potencialmente dimórficas sexualmente e/ou sujeitas à variação ontogenética, sendo seu uso limitado como características diagnósticas, pelo menos em indivíduos que aparentemente estão em estágios diferentes do desenvolvimento.

Apesar dessas evidências, é necessário que toda essa questão seja abordada com cautela, já que os pterossauros não deixaram descendentes. Comparando com espécies viventes de outros táxons (Canejo et al., 2022), entretanto, constatam-se casos em que indivíduos machos jovens se assemelham com adultos do sexo oposto, como ocorre em *Gavialis gangeticus*. A seleção sexual mútua, onde tanto machos como fêmeas são ornamentados, também é uma realidade em arcossauros viventes, portanto não pode ser ignorada como uma possibilidade para pterossauros (Hone et al., 2012).

5 MATERIAL

Foram analisados cinco espécimes (Figura 7), preservados em concreções calcárias típicas da Formação Romualdo, Bacia do Araripe. Um deles foi coletado no Sítio Zé Gomes, município de Exu, Pernambuco e está tombado na Coleção Científica do DGEO-CTG-UFPE (Departamento de Geologia, Centro de Tecnologia e Geociências da Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE, Brasil). Os demais exemplares são provenientes do município de Jardim, Ceará, cedidos para estudo pelo MCNHBj (Museu de Ciências Naturais e de História Barra do Jardim, Jardim, CE, Brasil).

5.1 Material de Exu - PE

O exemplar DGEO-CTG-UFPE 8283 é uma porção anterior de um rostro fino e alongado de pterossauro, com aproximadamente 150 mm de comprimento, que estava envolto quase totalmente por uma matriz calcária avermelhada, com uma das laterais erodidas e um pequeno dente quebrado à mostra.

5.2 Material de Jardim – CE

Os espécimes, que foram coletados no Sítio Sobradinho, em Jardim (CE), consistem em um úmero isolado (MCNHBj 363), escápulas e coracóides, uma vértebra e uma costela (MCNHBj 340) e uma cintura pélvica (MCNHBj 341). MCNHBj 380 foi coletado no Sítio Engenho Velho, no mesmo município. Trata-se de um nódulo arredondado contendo elementos ósseos de dois indivíduos pequenos.

Figura 7 - Material de estudo. A, DGEO-CTG-UFPE 8283; B, MCNHBj 341; C, MCNHBj 340; D, MCNHBj 363; E, MCNHBj 380. Fora de escala



Fonte: O Autor (2022).

6 MÉTODOS

6.1 Coleta e preparação de fósseis

Nos trabalhos de campo, realizados nos municípios de Exu (PE) e Jardim (CE), foram realizados levantamento de seções estratigráficas para a descrição da litologia, estruturas sedimentares, coleta de fósseis e de fauna associada.

As técnicas de preparação dos fósseis contidos em concreções seguiram as recomendações de Santos (1985); May et al. (1994); Kellner (1995); Silva e Kellner (2006), sendo possível a visualização das feições morfológicas e anatômicas do organismo. Foram utilizados equipamentos como martelos, talhadeiras, agulhas, disco diamantado acoplado à microretífica, *Paraloid* (copolímero de etilmetacrilato e metacrilato, diluída em acetona) e cola à base de cianocrilato, além de equipamentos de proteção individual. Devido ao tamanho, MCNHBJ 380 foi preparado sob um estereomicroscópio, com uma agulha muito fina presa em suporte.

6.2 Medição, fotografia e edição de imagens

Com os elementos ósseos isolados da matriz, foram realizadas as medições, utilizado-se um paquímetro digital universal de aço inoxidável 150 mm/6". As fotos foram feitas em vários ângulos com câmera Canon EOS Rebel e editadas posteriormente com os softwares Adobe Photoshop® CC e CorelDRAW® 2019. Para o espécime MCNHBJ 380, as fotos também foram realizadas com uma câmera AxioCam, acoplada ao estereomicroscópio Discovery V12 da Zeiss, utilizando-se o programa Zen Blue.

6.3 Morfometria geométrica

A morfometria geométrica bidimensional foi aplicada com o objetivo de estabelecer relações de tamanho e posição dos alvéolos dentários rostrais entre os pterossauros anhanguerídeos e táxons relacionados, para avaliar a qual espécime ou agrupamento DGEO-CTG-UFPE 8283 teria mais similaridade morfológica.

Um total de 21 crânios (e fragmentos de crânios) foram analisados, a partir de fotografias em vista ventral e 14 marcos anatômicos foram digitalizados no software TPSDig e depois identificados no TPSRelw (Rohlf, 2010), enquanto todas as análises foram realizadas

com o pacote de software MorphoJ versão 1.06a (Klingenberg, 2011).

Após a sobreposição de Procrustes, uma Análise de Componentes Principais (PCA) foi utilizada para investigar a variação morfológica dentro da amostra escolhida.

6.4 Análise filogenética

Para acessar as relações de DGEO-CTG-UFPE 8283 dentro da estrutura filogenética de Holgado et al. (2019), conforme atualização de Cerqueira et al. (2021), a análise foi realizada utilizando os algoritmos TBR e SPR do software TNT 1.5 (Goloboff and Catalano, 2016), com *Random seed* e 100 repetições. Posteriormente, os valores de suporte de Bremer também foram calculados.

6.5 Microtomografia computadorizada

Um dos fósseis estudados, MCNHBJ 380, foi submetido a vários testes em microtomografia computadorizada (μ CT) para definição de potência e tensão de corrente necessárias para um melhor resultado. As análises experimentais foram realizadas no microtomógrafo de raios-x Nikon Metrology XTH 225 ST, localizado no Laboratório de Tomografia Computadorizada de Raios-X (LTC-RX) do Departamento de Energia Nuclear da UFPE, e no Microtomógrafo MicroCT Skyscan Bruker, no Instituto de Petróleo e dos Recursos Naturais (IPR), localizado na PUCRS.

O objetivo de usar a técnica de μ CT é analisar os elementos ósseos que estão no interior da concreção calcária, sem a necessidade de prepará-la, pois o espécime é bastante delicado e o acesso a esses ossos possibilitaria uma melhor descrição e identificação. Não foi obtido nenhum resultado satisfatório nas análises realizadas.

6.6 Luz Ultravioleta

O espécime MCNHBJ 380 foi observado sob duas lâmpadas de luz ultravioleta de 3600 Å e comprimento de onda de 365 nm, com o objetivo de aumentar o contraste entre a rocha e o fóssil, auxiliando na preparação e observação de possível tecido mole preservado.

7 RESULTADOS

A presente tese de Doutorado tem como formato de resultado uma coletânea de artigos científicos, na qual o primeiro (Figura 8) e o segundo artigo (Figura 9) estão publicado eo terceiro está em vias de elaboração.

7.1 Artigo I – The ontogenetic growth of Anhangueridae (Pterosauria, Pterodactyloidea) premaxillary crests as revealed by a crestless *Anhanguera* specimen

Publicado na revista Journal of Vertebrate Paleontology, no dia 11 de Outubro de 2022. O artigo I encontra-se completo anexado no Apêndice A desta tese.

Figura 8 - Captura da página do artigo I. Acessado em 14 de Fevereiro de 2023
<https://doi.org/10.1080/02724634.2022.2116984>

The screenshot shows the article page on the Journal of Vertebrate Paleontology website. The article title is "The ontogenetic growth of Anhangueridae (Pterosauria, Pterodactyloidea) premaxillary crests as revealed by a crestless *Anhanguera* specimen" by Rudah Ruano C. Duque, Felipe L. Pinheiro, and Alcina Magnólia Franca Barreto. The article was published online on 11 Oct 2022. The page includes a sidebar with statistics (278 Views, 0 CrossRef citations, 33 Altmetric), a list of links (Full Article, Figures & data, References, Supplemental, Citations, Metrics, Reprints & Permissions, Get access), and an abstract. The abstract describes the Anhangueridae as a clade of toothed pterodactyloid pterosaurs, known from their characteristic anteriorly expanded premaxillae and conspicuous rostral sagittal premaxillary and dentary crests. It mentions that most known anhanguerids come from the Lower Cretaceous Romualdo Formation within the Araripe Basin of northeast Brazil. The abstract also notes that anhanguerids are the most abundant and diverse tetrapod group in the Romualdo Formation. However, some studies suggest this diversity may be overestimated, as many taxa have been diagnosed based on subtle differences in their premaxillary crests, a structure argued to be either ontogenetically variable or sexually dimorphic. Here, the authors describe an anterior fragment of a gracile pterosaur rostrum that possesses the single diagnostic feature of *Anhanguera* (fifth and sixth pairs of dental alveoli smaller than the fourth and seventh), but lacks a sagittal crest. The affinities of the new fossil among other toothed pterosaurs were tested through both cladistic and geometric morphometric approaches, which allow referral of the new specimen to *Anhanguera*. The absence of a crest in the new specimen of *Anhanguera* suggests that this structure varies in terms of ontogeny and/or sex, and that perhaps it was influenced by sexual selection.

ABSTRACT

The Anhangueridae are a clade of toothed pterodactyloid pterosaurs, known from their characteristic anteriorly expanded premaxillae and conspicuous rostral sagittal premaxillary and dentary crests. Most known anhanguerids come from the Lower Cretaceous Romualdo Formation within the Araripe Basin of northeast Brazil. With four currently valid genera and several specimens referred to the clade, anhanguerids are the most abundant and diverse tetrapod group in the Romualdo Formation. However, some studies suggest this diversity may be overestimated, as many taxa have been diagnosed based on subtle differences in their premaxillary crests, a structure argued to be either ontogenetically variable or sexually dimorphic. Here we describe an anterior fragment of a gracile pterosaur rostrum that possesses the single diagnostic feature of *Anhanguera* (fifth and sixth pairs of dental alveoli smaller than the fourth and seventh), but lacks a sagittal crest. The affinities of the new fossil among other toothed pterosaurs were tested through both cladistic and geometric morphometric approaches, which allow referral of the new specimen to *Anhanguera*. The absence of a crest in the new specimen of *Anhanguera* suggests that this structure varies in terms of ontogeny and/or sex, and that perhaps it was influenced by sexual selection.

Related Research

- People also read**: New giant theropod material from the Compound Assemblage (Morocco) on the diversity of the mid-Cretaceous carcharodontosaurids from N...
- Recommended articles**: Alessandro Paterna et al. Historical Biology. Published online: 11 Oct 2022.
- A sauropod from the Lower Jurassic Formation (Dept. Cesar, Colombia) and diversification of eusauropods at low...
- Aldo F. Rincón et al. Journal of Vertebrate Paleontology. Published online: 10 Aug 2022.

Fonte: O Autor (2023).

7.2 Artigo II – New pterosaur specimens with geographic and stratigraphic procedence from the Romualdo Formation (lower Cretaceous, Araripe Basin, Brazil)

Publicado em 10 de Maio de 2023 na revista Journal of South American Earth Sciences. O artigo II encontra-se completo anexado no Apêndice B desta tese.

Figura 9 - Captura da página do artigo II. Acessado em 12 de Maio de 2023

<https://doi.org/10.1016/j.jsames.2023.104408>



Journal of South American Earth Sciences

Volume 127, July 2023, 104408



New pterosaur specimens with geographic and stratigraphic procedence from the romualdo formation (lower cretaceous, araripe basin, Brazil)

Rudah R.C. Duque^a  , Felipe L. Pinheiro^b , Donatila Luiza Carvalho Coutinho^c ,
Alcina Magnólia Franca Barreto^a 

Show more 

 Add to Mendeley
 Share
 Cite

<https://doi.org/10.1016/j.jsames.2023.104408> 

[Get rights and content](#) 

Fonte: O Autor (2023).

7.3 Artigo III – Associação de pterossauros juvenis no Cretáceo do Brasil

A ser submetido à revista Scientific Reports (após tradução para o Inglês).

Associação de pterossauros juvenis no Cretáceo do Brasil

RESUMO

Os pterossauros foram os primeiros vertebrados adaptados ao voo. A fragilidade de seus esqueletos pneumáticos pode ter influenciado em sua fossilização, tornando mais comum encontrá-los em depósitos de preservação excepcional. A Bacia do Araripe, no nordeste do Brasil, é um desses destaques no registro de pterossauros, com uma grande diversidade de fósseis bem preservados, há anos contribuindo para o entendimento da paleobiologia do grupo. Nas últimas décadas, muito se descobriu sobre a evolução e ontogenia dos pterossauros, mas ainda há lacunas a serem preenchidas. Aqui relatamos dois novos pterossauros provenientes da Formação Romualdo. Ambos são considerados juvenis pelo diminuto tamanho e por terem ossos do crânio articulados, mas com sutura visível entre os pré-maxilares e maxilares. A aparente presença de uma crista pré-maxilar incipiente indica que essa não é uma característica exclusiva de pterossauros dentados maduros, contrariando concepções anteriores e favorecendo a hipótese de dimorfismo sexual aliada à presença destas estruturas cranianas.

Introdução

A anatomia única dos pterossauros está intimamente relacionada à adaptação para o ambiente aéreo, que inclui ossos pneumatizados e com córtex extremamente delgados; membro anterior extenso com metacarpais alongados e aumento excepcional do quarto dígito, além do osso pteróide e da membrana alar^[1-3]. As alterações cranianas estão relacionadas ao tamanho proporcionalmente grande, onde o rosto é a maior parte (na maioria dos pterossauros), as narinas externas são dispostas posteriormente à fileira de dentes pré-maxilares, além da presença de um longo processo póstero-dorsal do pré-maxilar^[3].

Fósseis de pterossauros são reconhecidamente raros, devido a fragilidade de seus esqueletos pneumáticos que, na maior parte das vezes, condiciona sua preservação a espécimes comprimidos ou fragmentados. Tão raros quanto os esqueletos de indivíduos maduros, são evidências fósseis do desenvolvimento pré-natal desses répteis voadores. O primeiro pterossauro foi descrito em 1784^[2], mas ovos e embriões só foram relatados a partir de 2004^[4-8], desde então foram apresentadas novas evidências sobre a biologia reprodutiva, estudo do crescimento ontogenético e dimorfismo sexual nesse grupo.

Os primeiros estágios da história de vida dos pterossauros ainda não são claramente compreendidos, devido à raridade de ovos, embriões e séries ontogenéticas para a maioria dos táxons. Também é notável a dificuldade de distinguir filhotes de pequenos adultos^[9]. Em um levantamento, utilizando métodos quantitativos, Unwin e Deeming^[10] identificaram estágios de desenvolvimento nos pterossauros, indicando os registros

dentro de pré-natal (estágios intermediários, médio e tardio) e pós-natal (recém-nascido, imaturo e maturo). Na Bacia do Araripe, já consagrada por apresentar espécimes de pterossauros excepcionalmente bem preservados, apesar de ter registros de juvenis e sub-adultos, identificados por paleohistologia e desarticulação ou baixo grau de fusionamento dos ossos^[11,12], até o momento não há nenhuma ocorrência de ovos, espécimes imaturos ou recém-nascidos.

Apresentamos aqui dois pequenos pterossauros pterodactilóides preservados em uma única concreção calcárea típica da Formação Romualdo, com provável preservação de tecido mole.

Resultados

Contexto geológico.

O material de estudo foi coletado por José Carvalho Coutinho Júnior, na superfície do terreno, no Sítio Engenho Velho, localizado no município de Jardim, sul do estado do Ceará, Nordeste do Brasil (Figura 1). Outros fósseis coletados na mesma localidade são os peixes *Tharrhias*, *Vinctifer*, *Rhacolepis* e *Cladocyclus*, além de coprólitos e moluscos.

A Bacia sedimentar do Araripe está localizada no Nordeste brasileiro, abrangendo três estados: Ceará, Piauí e Pernambuco. Sua origem e evolução está intimamente ligada à abertura do oceano Atlântico sul^[13]. A megasequência pós-rifte corresponde ao Grupo Santana, que conta, dentre suas unidades, a Formação Romualdo, considerada um *Fossilagerstätte* por sua abundância de fósseis e comum preservação de tecido não ossificado^[14]. A idade da Formação Romualdo é estimada por dados bioestratigráficos^[15], entre o Aptiano e o Albiano. Corroborada por datação absoluta em $110 \pm 7,4$ Ma (Aptiano/Albiano), a partir de geocronologia U-Pb em dentes do peixe *Cladocyclus gardneri* (Barreto et al., 2022).

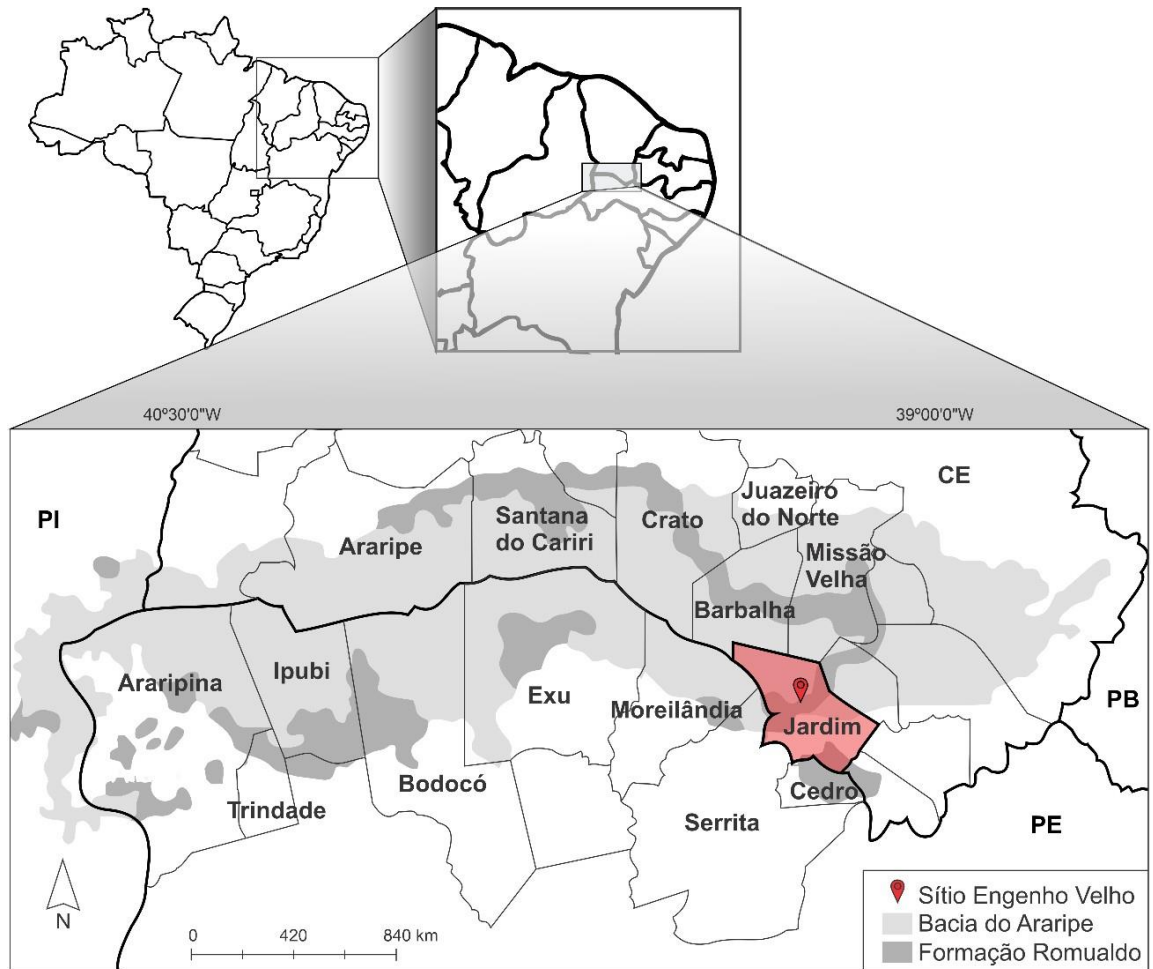


Figura 1. Mapa da Bacia do Araripe no Nordeste do Brasil, com destaque para o município de Jardim e localização do Sítio Engenho Velho.

Sistemática paleontológica.

Pterosauria Kaup, 1834

Pterodactyloidea Plieniger, 1901

Pterodontoidea Marsh, 1876 *sensu* Kellner,

2003 Anhangueria Rodrigues e Kellner^[16]

Anhangueria sp.

Material. Concreção carbonática (Figura 2) contendo um indivíduo com crânio, mandíbula, ossos longos e elementos não identificados (MCNHBJ 380A) e um segundo crânio isolado e fragmentado (MCNHBJ 380B). Depositado no Museu de Ciências Naturais e de História Barra do Jardim (MCNHBJ), Jardim – CE.

Localidade e horizonte. Material preservado em um nódulo calcário típico da Formação Romualdo (Aptiano/Albiano), Grupo Santana da Bacia do Araripe. Coletado no Sítio Engenho Velho, no município de Jardim – Ceará, Nordeste do Brasil.



Figura 2. MCNHBJ 380 antes da preparação. Escala: 50 mm.

Descrição e comparação.

MCNHBJ 380 consiste em uma única concreção arredondada de aproximadamente 95 mm de diâmetro por 40 mm de espessura, encontrada na superfície do terreno. O espécime MCNHBJ 380A estava preservado próximo à superfície da concreção, com grande parte da lateral esquerda do crânio exposta, com exceção da região mais proximal do rostró e a crista pré-maxilar, que foi exposta por preparação mecânica, assim como outros ossos e o segundo crânio (MCNHBJ 380B). MCNHBJ 380A é um esqueleto parcial de pterossauro de tamanho diminuto. Seu crânio é alongado, com 53 mm de comprimento e margem dorsal reta. Apresenta o que aparenta ser uma crista sagital pré-maxilar baixa, de 3 mm na maior altura, se iniciando na região mais anterior do rostró. MCNHBJ 380B é um crânio sem a sua região distal preservada, sendo um pouco menor que MCNHBJ 380A, porém apresentando grande semelhança ao primeiro. Nesse espécime, a margem da fenestra nasoanterior orbital está bem delimitada, mas a preservação dos dentes se encontra comprometida. Abaixo de cada crânio há um osso longo não identificado.

Pré-maxilar. Apresenta um formato triangular em ambos os espécimes. No primeiro crânio (MCNHBJ 380A) não é possível ver uma sutura entre a pré-maxila e as maxilas bem delimitada, pois essa região que margeia a fenestra nasoanterior orbital (naof) está quebrada. Contudo, em MCNHBJ 380B, essa sutura é bem visível, principalmente com

o uso de luz ultravioleta, seguindo em linha reta até a margem da fenestra. Em ambos os espécimes a crista sagital pré-maxilar (pmcr) é bem delimitada. A superfície anterior do rostro é arredondada e logo se torna plana na margem da crista pré-maxilar sagital, que é semelhante a uma lâmina, lisa, extremamente fina e com margem dorsal levemente arredondada (Figuras 3; 4a). A crista pré-maxilar está visivelmente separada da pré-maxila, o que não configura como desarticulação da pré-maxila, já que sutura entre este osso e a maxila se localiza logo abaixo. A natureza dessa separação não foi identificada.



Figura 3. Primeiro crânio (MCNHBJ 380A).

O clado Anhangueria contém espécies sem nenhuma crista anterior na pré-maxila (*Camposipterus nasutus*; *Guidraco venator*; *Ludodactylus sibbicki*), outras com cristas (*Iberodactylus andreui*; *Hamipterus tianshanensis*; *Tropeognathus mesembrinus*; *Coloborhynchus clavirostris*; *Uktenadactylus wadleighi*; *Siroccopteryx moroccensis*; *Caulkicephalus trimicrodon*; *Liaoningopterus gui*; *Maaradactylus kellneri*; *Anhanguera piscator*; *A. spielbergi*; *A. blittersdorffi*), e materiais onde não é possível verificar (*Cearadactylus atrox*). Além disso, em um único gênero é possível ter indivíduos com uma grande variedade de formatos e tamanhos, com a presença de indivíduos sem crista, como é o caso de *Anhanguera*^[17]. Em comparações com Anhangueria, poucos espécimes apresentam condição semelhante a MCNHBJ 380, onde a crista pré-maxilar se inicia na extremidade rostral. Este é o caso de *Tropeognathus mesembrinus*, embora, neste último é evidente o ângulo reto na margem anterior da crista, arredondado em MCNHBJ 380.

Maxilar. É alongada, compondo quase dois terços do tamanho do crânio, com 37 mm de comprimento. Sua margem ventral está totalmente preservada, mas nem todos os alvéolos dentários são visíveis. Sua margem ventral possui leve curvatura em direção anterior. Em MCNHBJ 380B é observada uma possível quilha palatal, não sendo possível precisar sua morfologia devido à preservação. A possível quilha, entretanto, não se estende à extremidade anterior do rostro.

Fenestra nasoanterorbital. Em MCNHBJ 380A, os limites da fenestra nasoanterorbital são pouco claros, sendo visível por uma impressão no sedimento. Em MCNHBJ 380B, entretanto, suas marges são bem claras. Em ambos, ela ocupa parte considerável do comprimento do crânio, como na maioria dos Pterodactyloidea. Em nenhum dos Anhangueria em que se conhece a posição da crista sagital pré-maxilar, a estrutura

ultrapassa a margem anterior da fenestra nasoanterior, como nos espécimes aqui apresentados (Figura 4a).

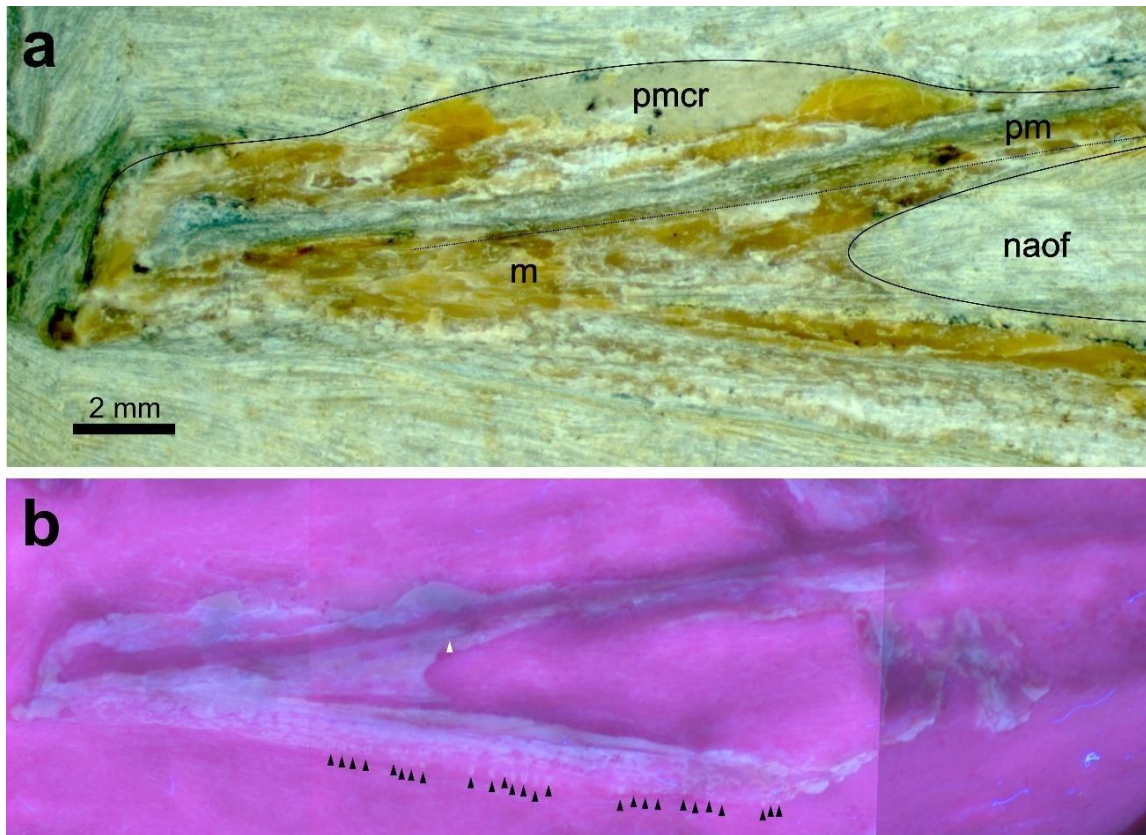


Figura 4. Segundo crânio - MCNHBJ 380B. **a**, Detalhe do crânio em luz branca, evidenciando as margens da pmcr e da naof; **b**, Crânio sob luz ultravioleta. Abreviações: m, maxila; naof, fenestra nasoanterior; pmcr, crista pré-maxilar. Seta branca, sutura entre pré-maxila e maxila; setas pretas, dentes.

Mandíbula. Apenas MCNHBJ 380A apresenta mandíbula preservada, levemente deslocada em direção posterior. A lateral esquerda do ramo esquerdo e o supra-angular estão expostos. A margem anterior é levemente arredondada. A margem ventral não apresenta crista dentária evidente.

Dentição. Há muitos dentes e alvéolos vazios em MCNHBJ 380A. A presença de alvéolos vazios indica uma implantação dentária tecodonte. O tamanho de cada dente dificultou a preparação e visualização, impedindo uma estimativa precisa de sua quantidade. Foram observados aproximadamente 16 dentes e 09 alvéolos na maxila. Os dentes da mandíbula estão em melhores condições, tendo aproximadamente 28 dentes e 08 alvéolos vazios. Os dentes são lisos, pontiagudos e levemente curvados, típico de anhanguerídeos. Foi possível expor os primeiros oito dentes rostrais esquerdos. Aparentemente os dentes maiores estão na ponta do rostro, condição sinapomórfica para Anhangueria, assim como a expansão anterior. O dente 1 superior é voltado para baixo, o dente 2 é reduzido e está um pouco mais acima, o 3 e 4 são maiores e dispostos muito juntos um do outro. Os dentes seguintes mantêm o mesmo tamanho com espaçamento entre eles variando. Os

dentes não são lateralizados, apenas o dente 7 aparenta estar deslocado (Figura 5). MCNHBJ 380B não possui mandíbula, e os dentes da sua maxila não estão em boas condições. É possível visualizar com auxílio de luz ultravioleta (UV) pelo menos 26 dentes e vários alvéolos vazios.

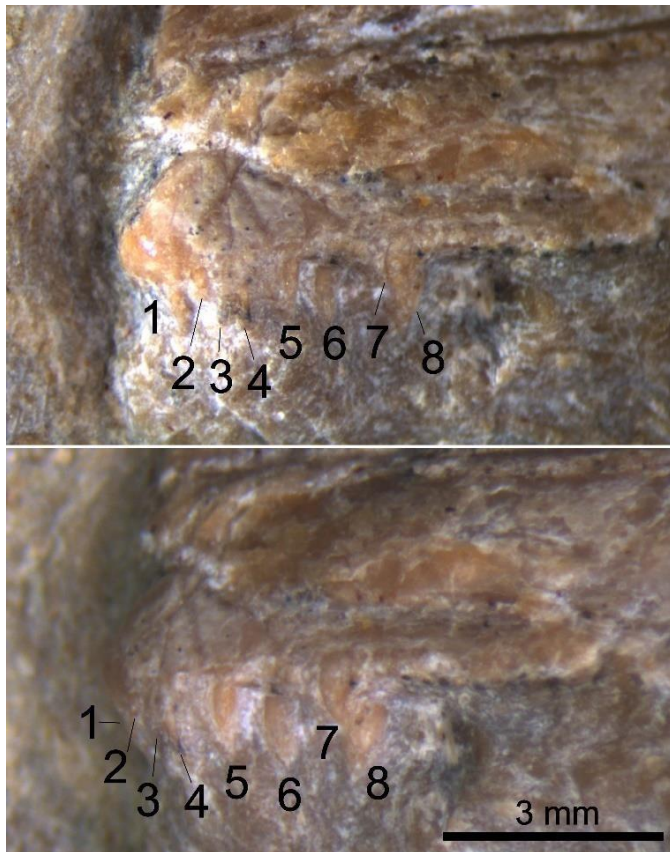


Figura 5. Dentição anterior de MCNHBJ 380A. Fotos em ângulos diferentes evidenciando o 1º ao 8º dente da maxila esquerda.

Outros elementos esqueléticos. Acima do primeiro crânio há um osso longo, parcialmente sobreposto pelo crânio. Sua parte exposta mede 34 mm comprimento. A largura da extremidade mais larga mede 4 mm, sendo que a extremidade mais delgada possui 2 mm de largura. Este elemento apresenta sinais de achatamento e fraturas. Abaixo do segundo crânio (MCNHBJ 380B) também há um osso longo, com 33 mm x 5 mm. Ao redor da concreção é possível ver o corte transversal de vários ossos longos diminutos, que estão no interior da matriz. Na superfície, há alguns ossos achatados, muito finos, que não foram identificados.

Casca de ovo?

MCNHBJ 380 não apresenta nenhum contorno que possa representar um ovo fechado, como já previamente reportado na literatura^[4-6]. Na região posteroventral ao primeiro crânio, há a presença de uma estrutura com ornamentações arredondadas, que reage à luz ultravioleta (UV), com alguns fragmentos ósseos achatados não identificados (Figura

6b;d). Essa região tem contorno arredondado, se expandindo até uma região próxima à mandíbula, com textura diferente e um contorno semelhante a uma bolsa gular (Figura 6c).

Em 2004, Wang e Zhou^[4] descreveram um ovo contendo embrião de Ornithocheiridae (IVPP V13758), da Formação Yixian. Os autores relataram manchas de casca de ovo que exibiam ornamentações “*papilla-like*”, muito semelhantes às ornamentações observadas nessa estrutura de MCNHB 380. Um segundo ovo, JZM-03-03-2, da mesma idade do anterior, também foi descrito para a China no mesmo ano^[7]. Nesse caso, a casca do ovo é bem delimitada e, segundo os autores, macia e coriácea, não apresentando as ornamentações previamente relatadas. Nenhuma ornamentação semelhante também foi relatada para ovos de *Pterodaustro*^[6] e *Hamipterus*^[8], onde a superfície é lisa. Levando isso em consideração, é possível que as estruturas relatadas no primeiro ovo de pterossauro descrito^[4] não sejam necessariamente partes de casca de ovo.

Os espécimes aqui descritos não aparentam apresentar características de embriões, mas há peculiaridades que podem representar características ontogenéticas, se comparados com outros crânios conhecidos. As articulações visíveis, como a sutura entre pré-maxilas e maxilas são comparáveis a sub-adultos^[17], assim como as proporções gerais do crânio.

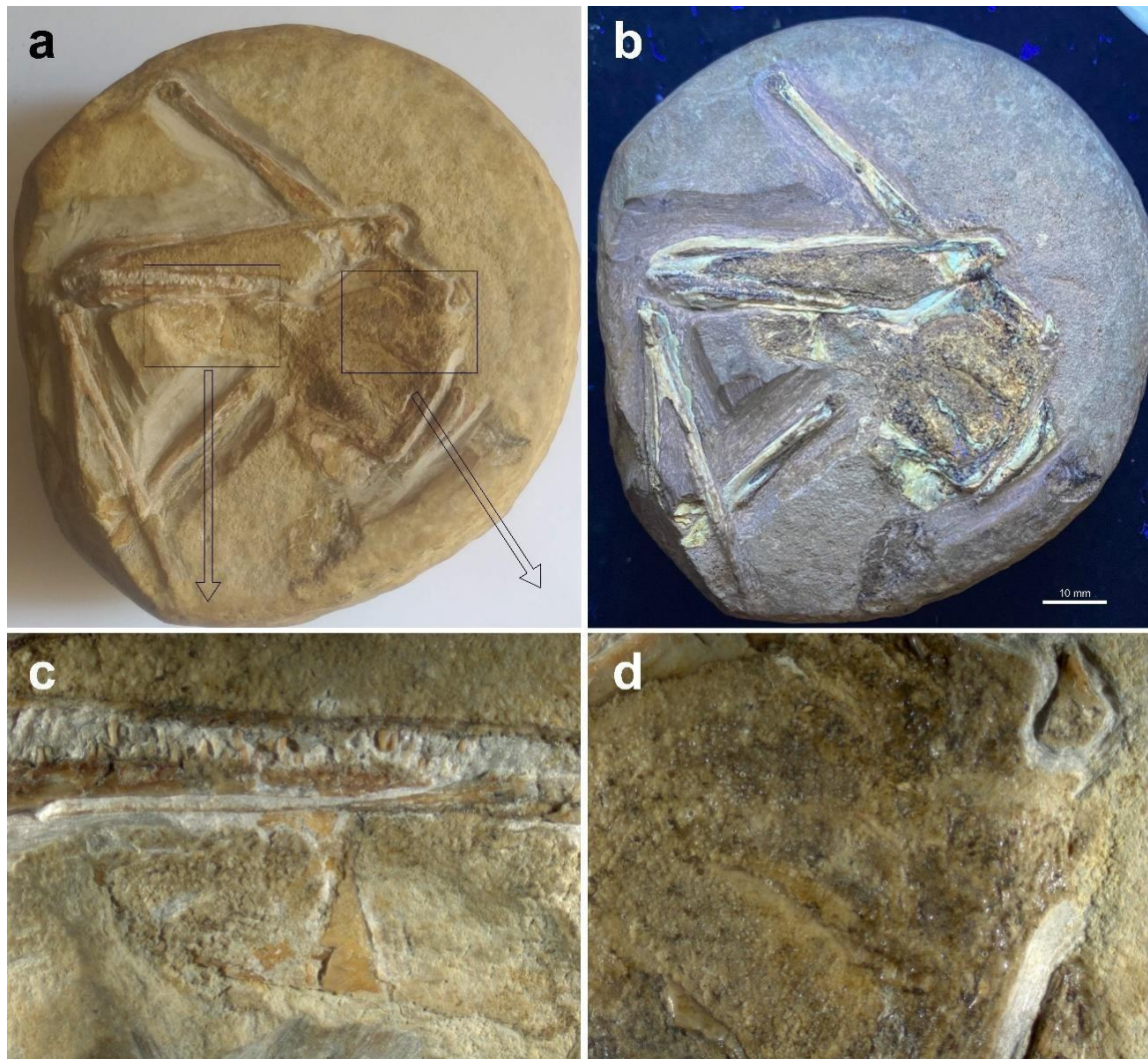


Figura 6. MCNHB 380. **a**, fotografia em luz branca; **b**, fotografia em luz ultravioleta; **c** e **d**, detalhes das estruturas com ornamentações “papilla-like”.

Discussão

O espécime MCNHB 380 apresenta características condizentes com o clado Pterosauria^[1-3], tais como ossos do membro anterior alongados com com parede óssea extremamente fina (considerando os ossos longos preservados); rostró proporcionalmente grande, alongado e com um longo processo póstero-dorsal da pré-maxila. Possui sinapomorfias de Pterodactyloidea^[2], como fenestras nasais e anterorbitais confluentes, em uma única abertura; possivelmente o côndilo occipital posicionado ventrocaudalmente, de acordo com o formato do crânio e presença de uma crista parietal. As sinapomorfias de Pteranodontoidea não podem ser testadas aqui, pois são principalmente pós craniais, mas MCNHB 380 é semelhante a muitos pteranodontídeos e pode ser identificado como *Anhangueria*^[16] devido à expansão anterior na ponta dos pré-maxilares e a extremidade da mandíbula alta. *Anhangueria* inclui os clados Hamipteridae e Anhangueridae. Hamipteridae apresenta estrias e sulcos curvos na região

anterior da crista pré-maxilar. O diagnóstico de Anhangueridae revisado^[19] inclui dentes anteriores marcadamente aumentados e margem dorsal do crânio côncava, ausentes em MCNHBJ 380.

A posição da crista pré-maxilar em relação à margem anterior da fenestra nasoanterorbital varia consideravelmente entre os pterossauros anhanguerídeos^[18] e mesmo no clado Anhangueria. Ainda assim, uma expansão posterior que ultrapassa a margem anterior desta abertura parece uma condição única nos espécimes aqui descritos. Em alguns táxons como *Anhanguera blittersdorffi* e *A. piscator*, as cristas expandem-se até uma região próxima aos limites rostrais desta abertura. Em *Maaradactylus*, *Tropeognathus*, *A. spielbergi* e *Hamipterus* é observada uma condição intermediária, com a crista se iniciando a uma curta distância anterior à fenestra. Em alguns casos, essa distância chega a ultrapassar o tamanho da própria abertura nasoanterorbital, como em *Liaoningopterus* e *Caulkicephalus*. Em MCNHBJ 380 elas se sobrepõem, o que pode representar um caractere ontogeneticamente variável.

A presença da crista sagital pré-maxilar tem sido apontada como fortemente controlada pela ontogenia, mas que também é potencialmente sexualmente dimórfica^[20- 23,8,25,17]. A presença de crista em MCNHBJ 380, indivíduos juvenis, indica que essa não pode ser uma característica exclusiva de pterossauros maduros, pelo menos nesse táxon. Não há dúvidas de que a ontogenia atua na forma, tamanho e posição das cristas sagitais, mas a variação sexual é tão forte quanto isso, e não podemos ignorar a possibilidade de seleção sexual mútua^[26]. MCNHBJ 380 nos lembra que entender o desenvolvimento de organismos extintos não é tarefa fácil e toda premissa deve ser tratada com cautela. Ainda assim, a presença de cristas pré-maxilares em indivíduos em estágios ontogenéticos imaturos parece indicar o caráter dimórfico da estrutura.

O desenvolvimento precoce em pterossauros é tema de recente debate, tendo sido sugerido que embriões e filhotes de pterossauros mostram um nível surpreendente de desenvolvimento esquelético, com esqueletos bem ossificados e grandes asas, sendo mecanicamente adaptados para o voo ativo desde cedo^[4,9]. Uma das espécies de pterossauro com desenvolvimento ontogenético mais bem conhecido é o ctenochasmatídeo *Pterodaustro guinazui*^[29,6,30,32], no qual indivíduos muito jovens já apresentam dentes adaptados à filtração, como nos adultos, e crescimento relativamente rápido nos primeiros dois anos, atingindo cerca da metade do tamanho adulto. O crescimento rápido também foi observado em *Rhamphorhynchus*^[31]. O espécime MCNHBJ 380 já apresenta proporções do crânio e dentes comparáveis a indivíduos maduros de Anhangueria, favorecendo a hipótese de desenvolvimento precoce no clado.

Métodos

O espécime MCNHBJ 380 precisou ser preparado para expor ossos da extremidade anterior do crânio e de outras regiões. Primeiramente foi utilizado um disco diamantado pequeno, acoplado em microretífica para retirar a maior parte do sedimento, para o

restante da preparação, mais minuciosa foi utilizada uma agulha bem fina, presa em um suporte. Devido ao tamanho e delicadeza do espécime, a preparação foi feita sob um estereomicroscópio Zeiss Discovery V12, e as fotografias tomadas com uma câmera AxioCam e aplicativo Zen. A luz ultravioleta é um método bastante utilizado, para fins diferentes^[32-34]. Aqui, o material foi observado sob duas lâmpadas de luz ultravioleta (UV) de 3600 Å, com o objetivo de aumentar o contraste entre a rocha e o fóssil, auxiliando na preparação e observação de possível tecido mole preservado. Já havia resina Paraloid em várias partes do fóssil, o que dificultou um pouco a reação com a luz UV, mas foi decidido por bem não retirar a resina para evitar fragmentação do espécime.

Referências

1. Cuvier, G. Extrait d'un ouvrage sur les espèces de quadrupeds don't on a trouvé les ossements dans l'intérieur de la terre. *Journal de Physique, de Chimie et d'Histoire Naturelle*, 53, 253-267. (1801).
2. Wellnhofer, P. The illustred encyclopedia of pterosaurs. (Salamander Books Ltd, 1991).
3. Romer, A. S. The Osteology of the Reptiles. (Malabar: Krieger Pub Co., 1956).
4. Wang, X. L. & Zhou, Z. H. Palaeontology: pterosaur embryo from the Early Cretaceous. *Nature*, 429, 621 (2004).
5. Ji, Q., Ji, S. A., Cheng, Y. N., You, H. L., Lü, L. C., Liu, Y. Q., Yuan, C. X. 2004. Pterosaur egg with a leathery shell. *Nature* 432, 571-572.
6. Chiappe, L. M., Codorniú, L., Grellet-Tinner, G., and Rivaola, D. 2004. Argentinian unhatched pterosaur fossil. *Nature*, 432(7017), 571-572
7. Lü, J. C., Unwin, D. M., Deeming, D. C., Jin, X. S., Liu, Y. Q., Ji, Q. 2011. Na egg-adult association, gender, and reproduction in pterosaurs. *Science* 331, 321-324.
8. Wang, X. et al. Sexually dimorphic tridimensionally preserved pterosaurs and their eggs from China. *Current Biology* 24(12), 133–1330 (2014).
9. Naish, D., Witton, M. P., Martin-Silverstone, E. 2021. Powered flight in hatchling pterosaurs: evidence from wing form and bone strength. *Scientific Reports*, 11(1), 1-15.
10. Unwin, D. M., Deeming, D. C. 2019. Prenatal development in pterosaurs and its implications for their postnatal locomotor ability. *Proceedings of the Royal Society B*, 286(2019), 20190409.
11. Aureliano, T.; Ghilardi, A.M.; Duque, R.R.C. and Barreto, A.M.F. 2014. On the occurrence of Pterosauria in Exu, Pernambuco (Lower Cretaceous Romualdo Formation, Araripe Basin), Northeastern Brazil. *Estudos Geológicos*, v. 24(2), p. 15-27.
12. Duque, R. R. C. and Barreto, A. M. F. (2018). New exceptionally well-preserved Pterosauria from the Lower Cretaceous Araripe Basin, Northeast Brazil. *Cretaceous Research*, 91, 299-311.
13. Ponte, F.C. e Ponte Filho. 1996. Evolução tectônica e classificação da Bacia do Araripe. 4. Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil, p. 123-133.
14. Maissey, J.G. (Ed.). 1991. Santana Fossils: An Illustrated Atlas. Tropical Fish Hobbyist Publications, New Jersey, USA, p.459.
15. Barreto, A.M.F., Bertotti, A.L., Sylvester, P.J., Prado, L.A.C., Araripe, R.C., Oliveira, D.H., Tomé, M.E.T.R., Iemos, F.A.P., Nascimento, L.R.L., Pereira, P.A.,

- Albayrarak, A.I., 2022. U/Pb geochronology of fossil fish dentine from Romualdo Formation, Araripe Basin, northeast of Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* 116, 103774. 10.1016/j.sames.2022.103774
16. Rodrigues, T. & Kellner, A.W.A. Taxonomic review of the *Ornithocheirus* complex (Pterosauria) from the Cretaceous of England. *Zookeys* 308: 1–112 (2013).
 17. Duque, R.R.C., Pinheiro, F.L., Barreto, A.M.F. 2022. The ontogenetic growth of Anhangueridae (Pterosauria, Pterodactyloidea) premaxillary crests as revealed by a crestless *Anhanguera* specimen. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 42(1), e2116984
 18. Pinheiro, F.L., Schultz, C.L., R.G., Andrade, J.A.F.G. (2012). What is “*Pricesaurus megalodon*”? Reassessment of an enigmatic pterosaur. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 15, 264-272.
 19. Holgado, B., Pêgas, R.V., Canudo, J.I., Fortuny, J., Rodrigues, T., Company, J., Kellner, A.W. (2019). On a new crested pterodactyloid from the Early Cretaceous of the Iberian Peninsula and the radiation of the clade Anhangueria. *Scientific Reports*, 9(1), 4940.
 20. Bennett, S.C. 1992. Sexual dimorphism of *Pteranodon* and other pterosaurs, with comments on cranial crests. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 12:422-434.
 21. Bennett, S.C. 1994. Taxonomy and systematics of the Late Cretaceous pterosaur *Pteranodon* (Pterosauria, Pterodactyloidea). *Natural History Museum, University of Kansas Occasional Papers* 169:1-70.
 22. Frey, E., D.M. Martill, and M. C. Buchy. 2003. A new crested ornithocheirid from the Lower Cretaceous of northeastern Brazil and the unusual death of an unusual pterosaur; pp. 217:55-63 in E. Buffetaut and J. M. (eds.) *Evolution and paleobiology of Pterosaurs*, Geological Society Special Publications.
 23. Unwin, D. M. 2005. *The Pterosaurs: from deep time*. New York, Pi Press, 246 pp.
 24. Pinheiro, F. L. and T. Rodrigues. 2017. *Anhanguera* taxonomy revisited: is our understanding of Santana Group pterosaur diversity biased by poor biological and stratigraphic control? *PeerJ* 5, e3285.
 25. Canejo, L., Holgado, B., Weinschütz, L. C., Ricetti, J. H., Wilner, E., Kellner, A. W. 2022. Novel information on the cranial anatomy of the tapejarine pterosaur *Caiuajara dobruskii*. *Plos one*, 17(12), e0277780.
 26. Hone, D. W., Naish, D. & Cuthill, I. C. 2012. Does mutual sexual selection explain the evolution of head crests in pterosaurs and dinosaurs? *Lethaia* 45.2, 139-156.
 27. Manzig, P. C., Kellner, A. W. A., Weinschütz, L. C., Fragoso, C. E., Vega, C. S., Guimarães, G. B., Godoy, L. C., Liccardo, A., Ricetti, J. H. C. and Moura, C. C. 2014. Discovery of a rare pterosaur bone bed in a Cretaceous Desert with insights on ontogeny and behavior of flying reptiles. *Plos One* 9(8): e1000005.
 28. Bonaparte, J.F. 1970. *Pterodaustro guinazui* gen. Et. Sp. nov. Pterosaurio de la Formacion Lagarcito, Provincia de San Luis, Argentina y su significado en la geología regional (Pterodactylidae). *Acta Geologica Lilloana*. 10: 209-225.
 29. Chinsamy, A., Codorníu, L. and Chiappe, L. M. 2008. Developmental growth patterns of the filter-feeder pterosaur, *Pterodaustro guinazui*. *Biology Letters*. 4 (3):182-285.
 30. Codorníu, L., Chiappe, L., Rivaola, D. Neonate morphology and development in pterosaurs: evidence from a Ctenochasmatid embryo from the Early Cretaceous of Argentina. *Geological Society, London, Special Publications*, v. 455, n.1, p. 83-94, 2018.

31. Prondvai, E., Stein, K., Ösi, A., and Sander, M. P. 2012. Life history of *Rhamphorhynchus* inferred from bone histology and the diversity of pterosaurian growth strategies. *PloS One*, 7(2), e31392
32. Elgin, R. A., Hone, D. W. and Frey, E. 2011. The extent of the pterosaur flight membrane. *Acta Palaeontologica Polonica*, 56(1), 99-11.
33. Schwarz, D., Kunderát, M., Tischlinger, H., Dyke, G., and Carney, R. M. 2019. Ultraviolet light illuminates the avian nature of the Berlin *Archaeopteryx* skeleton. *Scientific reports*, 9(1), 6518.
34. Bell, P. R. and Hendrickx, C., 2021. Epidermal complexity in the theropod dinosaur *Juravenator* from the Upper Jurassic of Germany. *Palaeontology*, 64(2), 203-223

8 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Mesmo com tantos fósseis de pterossauros relatados para a Formação Romualdo (ficando atrás apenas dos peixes, entre os vertebrados), em sua grande maioria depositados em coleções estrangeiras, todo novo achado é de grande importância. Podendo trazer novas visões sobre temas já consolidados para o grupo, principalmente se for conhecida a localização exata de coleta (geográfica e estratigráfica) e se utilizado técnicas variadas (ex. morfometria geométrica, luz ultravioleta, microtomografia, paleohistologia). A morfometria aplicada aos alvéolos dentários provou ser uma ferramenta útil na investigação das relações entre táxons de pterossauros dentados, inclusive com a utilização de espécimes fragmentários.

Nas últimas décadas, muito se aprendeu sobre a biologia evolutiva e estudo do crescimento dos pterossauros, mas a impressão é que ainda há muitas lacunas do conhecimento a serem preenchidas. O estudo de ontogenia deve ser cada vez mais levado em consideração nas análises taxonômicas. Muitas características tidas como sinapomórficas podem se tratar de aspectos fortemente controlados pela ontogenia e/ou dimorfismo sexual, ou ser decorrente da mistura temporal.

Quanto mais tivermos registros com informações geográficas, estratigráficas e de associação fossilífera, agregando mais ao contexto, mesmo se tratando de elementos ósseos já conhecidos na literatura específica, poderemos, aos poucos, ir desvendando sutilezas da biologia e ecologia desses seres alados e entender essa majestosa diversidade de pterossauros que vôo nos céus do que hoje é o Nordeste brasileiro há mais de 100 milhões anos.

REFERÊNCIAS

- ABREU, D.; VIANA, M. S. S.; DE OLIVEIRA, P. V.; VIANA, G. F.; BORGES-NOJOSA, D. M. First record of an amniotic egg from the Romualdo Formation (Lower Cretaceous, Araripe Basin, Brazil). **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 23, n. 3, p.185-193. 2020.
- ANDRES, B.; CLARK, J.; XING, X. 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. 2010.
- ANDRES, B.; CLARK, J.; XING, X. The earliest pterodactyloids and the origin of the group. **Current Biology**, v. 24(9), p. 1011–1016.
- ARARIPE, R. V. C. D. **Taxonomia e paleoecologia de foraminíferos e ostracodes da Formação Romualdo, Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe–PE, Nordeste do Brasil**. 2017. Dissertação de mestrado - Universidade Federal de Pernambuco, Recife. 2017.
- ARAI, M.; NETO, J. B.; LANA, C. C.; PEDRÃO, E. Cretaceous dinoflagellate provincialism in Brazilian marginal basins. **Cretaceous Research**, v. 21, n. 2-3, p. 351-366, 2020
- ASSINE, M.L. Análise Estratigráfica da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Geociências**, v.22, n.3, p.289-300. 1992.
- ASSINE, M. L. Bacia do Araripe. **Boletim de Geociências da Petrobrás**, Rio de Janeiro, v. 15, n. 2, p. 371-389. 2007.
- ASSINE, M.L.; PERINOTTO, J.A.; CUSTÓDIO, M.A.; NEUMANN, V.H.; VAREJÃO, F.G.; MESCOLOTTI, P.C. Sequências deposicionais do Andar Alagoas da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Boletim de Geociências da Petrobrás**, Rio de Janeiro, v. 22, n.1, p. 3-28. 2014.
- AURELIANO, T.; GHILARDI, A.M.; DUQUE, R.R.C.; BARRETO, A.M.F. On the occurrence of Pterosauria in Exu, Pernambuco (Lower Cretaceous Romualdo Formation, Araripe Basin), Northeastern Brazil. **Estudos Geológicos**, v. 24, n. 2, p.15-27. 2014.
- BEGLEY, Sharon. **Seeking Other Worlds**. In: Newsweek, New York. 1977.
- BENNETT, S. C. 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, 1989.
- BENNETT, S. C. Sexual dimorphism in *Pteranodon* and other pterosaurs, with comments on cranial crests. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 12, p. 422-434.1992.
- BITTENCOURT J. DE S.; KELLNER, A. W. A. On a sequence of sacrocaudal theropod dinosaur vertebrae from the Lower Cretaceous Santana Formation, northeastern Brazil. **Arquivos do Museu Nacional**. Rio de Janeiro, v. 62, n. 3, p. 309-320. 2004.
- BRANNER, J. C. **Geologia Elementar**, Rio de Janeiro, Francisco Alvez e Cia, 396 p.1915.
- BRITO, I. M. **Chapada do Araripe**. In: BRITO, I. M. As Bacias Sedimentares do Nordeste do Brasil, p. 53-57. 1917.

BRITO, H. S.; VIANA, C. F.; PRAÇA, U. Atlas dos ostracodes não marinhos do Brasil (Neojurássico-Eocretáceo). In: **Petrobrás Internal Report** 1984. P214.

BRUNO, A. P.; HESSEL, M. P. Registros paleontológicos do cretáceo marinho na Bacia do Araripe. **Estudos Geológicos**, v. 16, n. 1, p. 30-49. 2006.

CAMPOS, D. A. Ocorência de um novo arcossauro na Chapada do Araripe, **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 57, n. 1, p. 140-141. 1985.

CAMPOS, D. A.; E KELLNER, A. W. A. Panorama of the flying reptiles study in Brazil and South America (Pterosauria/ Pterodactyloidea/ Anhangueridae), **Anais da Academia Brasileira de Ciências**. v. 57, p. 141-142 e p. 453-466. 1985.

CANEJO, L.; HOLGADO, B.; WEINSCHÜTZ, L. C.; RICETTI, J. H; KELLNER, A. W. Novel information on cranial anatomy of the tapejarine pterosaur *Caiuajaradobruskii*. **PloS one**, v. 17, n. 12, p. e0277780. 2022.

CARPENTER, K.; D. M. UNWIN; K. CLOWARD; C. MILES; C. MILES. A new scaphognathine pterosaur from the Upper Jurassic Morrison Formation of Wyoming, USA; v. 217, p. 45–54 in BUFFETAUT, E.; MAZUR, J.M. (eds) **Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs**. Wyoming. Geological Society of London, Special Publications. 2003.

CARVALHO, A. R. DE A; BARRETO, A. M. B. Novos materiais de *Araripemysbarretoi* da Formação Romualdo (Albiano-Bacia do Araripe), Pernambuco, Brasil. **Estudos Geológicos**, v. 25, n.1, p. 3-14. 2015.

CARVALHO, A. R.; OLIVEIRA, G. R.; BARRETO, A. M. F. New occurrences of fossil Testudines of the Romualdo Formation, Aptian-Albian of the Araripe Basin, Pernambuco, Northeast Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 94, p.102-211. 2019.

CERQUEIRA, G. M.; M. A. SANTOS; M. F. MARKS; J. M. SAYÃO; F. L. PINHEIRO. A new azhdarchoid pterosaur from the Lower Cretaceous of Brazil and the paleobiogeography of the Tapejaridae. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 66, p. 555– 570. 2021.

CUVIER, G. Extrait d'un ouvrage sur les espèces de quadrupèdes dont on a trouvé les ossements dans l'intérieur de la terre. **Journal de Physique, de Chimie et d'Histoire Naturelle**, vol. 52, 253-267. 1801.

DUQUE, R.C.; BARRETO, A.M.F. New exceptionally well-preserved Pterosauria from the Lower Cretaceous Araripe Basin, Northeast Brazil. **Cretaceous Research**, vol. 91, p. 299-311. 2018.

ELGIN, R.A.; FREY, E. 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. 2011.

EZCURRA, M. D.; NESBITT, S. J.; BRONZATI, M.; DALLA VECCHIA, F. M.; AGNOLIN, F. L.; BENSON, R. B.; ... ; LANGER, M. C. Enigmatic dinosaur precursors bridge the gap to the origin of Pterosauria. **Nature**, v.588, n. 7838, p. 445-449. 2020.

FAMBRINI, G. L.; SILVESTRE, D. D. C.; BARRETO JUNIOR, A. M.; SILVA-FILHO, W. F. D. Estratigrafia da Bacia do Araripe: estado da arte, revisão crítica e resultados novos. **Geologia USP, Série Científica**, v. 20, n. 4, p. 16-212; 2020.

- FARA, E.; SARAIVA, A. A. F.; CAMPOS, D. A.; MOREIRA, J. K. R.; SIEBRA, D. C.; KELLNER, A. W. A. Controlled excavations in Romualdo Member of the Santana Formation (Early Cretaceous, Araripe Basin, northeastern Brazil): stratigraphic, paleoenvironmental and palaeoecological implications. **Palaeogeography, Paleoclimatology, Palaeoecology**, v. 218, p. 145-161. 2005.
- 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. 23-26.
- FREITAS, L. C.; MOURA, G. J.; SARAIVA, A. A. First occurrence and Paleo- Ecological implications of Insects (Orthoptera: Ensifera Gryllidae) in the Romualdo Member of the Santana Formation, Eo-Cretaceous of the Araripe Basin, **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 88, p. 2113-2120. 2016.
- FREY, E.; MARTILL, D. M. A possible oviraptorosaurid theropod from the Santana Formation (Lower Cretaceous, ?Albian) of Brazil. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte**, Stuttgart, v. 7, p. 397-412. 1995.
- FREY, E.; MARTILL, D. M.; BUCHY, M. C. A new crested ornithomimid from the Lower Cretaceous of northeastern Brazil and the unusual death of an unusual pterosaur. Geological Society, London, **Special Publications**, v. 217, n. 1, p. 55-63. 2003.
- GOLOBOFF, P. A.; CATALANO, A. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics* v. 32, p. 221–238. 2016.
- GOMES, B. A.; PRADO, L. A. C.; BARRETO, A. M. F. New invertebrate sites and marine incursions in the Romualdo Formation, Aptian-Albian, Araripe sedimentary basin, NE Brazil, **Journal of South American Earth Sciences**, v. 104249. 2023.
- HOLGADO, B.; PÊGAS, R. V. A taxonomic and phylogenetic review of the anhanguerid pterosaur group Coloborhynchinae and the new clade Tropeognathinae. **Acta Palaeontologica Polonica**, 65:743–761. 2020.
- HOLGADO, B.; PÊGAS, R. V.; CANUDO, J. I.; FORTUNY, J.; RODRIGUES, T.; COMPANY, J.; KELLNER, A. W. A.. On a new crested pterodactyloid from the Early Cretaceous of the Iberian Peninsula and the radiation of the clade Anhangueria. **Scientific reports**, v.9, p. 1–10. 2019.
- HONE, D. W.; NAISH, D.; CUTHILL, I. C. Does mutual sexual selection explain the evolution of head crests in pterosaurs and dinosaurs? **Lethaia**, v. 45, n. 2, p. 139-156, 2012.
- HOWSE, S. C. B. On the cervical vertebrae of the Pterodactyloidea (Reptilia: Archosauria). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 88, p. 307-328. 1968.
- KELLNER, A. W. A. 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. 1989.
- KELLNER, A. W. A. **O mundo deu muitas voltas**. IBM do Brasil, p. 35-52. 1990.
- KELLNER, A.W.A. Técnicas de preparação para tetrápodes fósseis preservados em rochas calcárias. **A Terra em Revista**, v. 1, p. 24-31. 1995.

- KELLNER, A. W. A. Fossilized theropod soft tissue. **Nature**, v. 379, n. 6560, p. 32-32.1996.
- KELLNER, A. W. A. Membro Romualdo da Formação Santana, Chapada do Araripe, CE – Um dos mais importantes sepósitos fossilíferos do Cretáceo brasileiro. SIGEP 6 In: SCHOBENHAUS, C.; CAMPOS, D. A.; QUEIROZ, E. T.; WINGE, M.; BERBETBORN, M. L. C. (Edits.) **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**. 1.Ed. Brasília: DNPM/CPRM – Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e Paleontológicos (SIGEP), v. 01, p. 121-130. 2002.
- KELLNER, A. W. A. Pterosaur phylogeny and comments o the evolutionary history of the group. In: BUFFETAUT, E.; MAZIN, J. M. (Edits.). **Evolution and Paleobiology of Pterosaurs**. Geological Society, Special Publication, v. 217, p. 105-137. 2003.
- KELLNER, A. W. A. New information on the Tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea) and discussion of the relationships of this clade. **Ameghiniana**, v. 41, n. 4, p. 531-534. 2004.
- KELLNER, A. W. A.; CAMPOS, D. A. Sobre um novo Pterossauro com crista sagitalda Bacia do Araripe, Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 60, p. 459-469. 1988.
- KELLNER, A. W. A.; CAMPOS, D. A. The function of the cranial crest and jaw of a unique pterosaur from the early Cretaceous of Brazil., **Science**. v. 297, p. 389-392. 2002.
- KELLNER, A.W.A.; TOMIDA, Y. Description of a new species of Anhangueridae (Pterodactyloidea) with comments on the Pterosaur Fauna from the Santana Formation (Aptian-Albian), Northeastern Brazil. **National Science Museum**, Tokyo, Monographs 17, 1-135. 2000.
- KLINGENBERG, C. P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. **Molecular Ecology Resources**, v. 11, p. 353-357.
- LEONARDI, G.; BORGOMANERO, G. *Cearadactylus atrox* nov. gen., nov. Sp.: novo Pterosauria (Pterodactyloidea) da Chapada do Araripe, Ceará, Brasil. **Coletânea de Trabalhos Paleontológicos, Série Geologia**, 75-80. 1981.
- LIMA, F. J. D. **Taxonomia e posicionamento estratigráfico de vegetais fósseis da Formação Romualdo, cretáceo inferior da Bacia do Araripe**. 2013. Dissertação de mestrado - Universidade Federal de Pernambuco, Recife. 2013.
- LONGRICH, N. R.; MARTIL, D. M.; ANDRES, B. Late Maastrichtian pterosaurs from North Africa and mass extinction of Pterosauria at the Cretaceous-Paleogene boundary. **Plos Biology**, v. 16 n. e2001663. 2018.
- LÜ, J.; UNWIN, D. M.; DEEMING, D. C.; JIN, X.; LIU, Y.; JI, Q. An egg-adult association, gender, and reproduction in pterosaurs. **Science**, v. 331, p. 3211–324. 2011.
- MAISEY, J.G. (Ed). **Santana Fossils: An Illustrated Atlas**. Tropical Fish Hobbyist Publications, New Jersey, USA, p. 459. 1991.
- MARSH, O.C. The wings of pterodactylus. **American Journal of Science**, v. 23, p.251-256. 1882.
- MARTILL, D. M. Preservation of fish in the Cretaceous Santana Formation of Brazil.

Palaeontology. London, v.31, n. 1, p. 1-18. 1988.

MAY, P., RESER, P.; LEIGGI, P. Macrovertebrates preparation. In: **Vertebrates paleontological techniques**, volume I. Editores Leiggi, P e May, P. Cambridge University Press. p.113-128. 1994.

MÜLLER, R.T. 2022. The closest evolutionary relatives of pterosaurs: what the morphospace occupation of different skeletal regions tell us about lagerpetids. **TheAnatomical Record**. 2022. doi: 10.1002/ar.24904.

PÊGAS, R. V.; HOLGADO, B.; Leal, M. E. C. On *Targaryendraco wiedenrothi* gen. nov. (Pterodactyloidea, Pteranodontoidea, Lanceodontia) and recognition of a new cosmopolitan lineage of Cretaceous toothed pterodactyloids. **Historical Biology**, v. 33,p. 1266–1280. 2019.

PEREIRA, P. A.; CASSAB, R. D. C. T.; BARRETO, A. M. F. Paleoecologia e paleogeografia dos moluscos e equinoides da Formação Romualdo, Aptiano–Albiano da Bacia do Araripe, Brasil. **Anuário do Instituto de Geociências**, v. 40, n. 2, p. 180-198. 2017.

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

PINHEIRO, F.L.; RODRIGUES. *Anhanguera* taxonomy revisited: is our understanding of Santana Group pterosaur diversity biased by poor biological and stratigraphic control?, **PeerJ**, v. 5, p. E3285. 2017.

PINHEIRO, A. P.; SARAIVA, A.; SANTANA, W. Shrimps from the Santana Group (Cretaceous: Albian): new species (Crustacea: Decapoda: Dendrobranchiata) and new record (Crustacea: Decapoda: Caridea). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v.86, n. 2, p. 663-670. 2014.

POLCK, M. A. R.; CARVALHO, M. S. S.; MIGUEL, R.; GALLO, V. **Guia de identificação de peixes fósseis das formações Crato e Santana da Bacia do Araripe**. Rio de Janeiro, CPRM, 72p. 2015.

PONTE, F. C.; PONTE FILHO, F. C. **Evolução tectônica e classificação da Bacia do Araripe**. 4. Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil, p. 123-133. 1996.

PRADO, L. A. C.; DOS SANTOS CALADO, T. C.; BARRETO, A. M. F. New records of shrimps from the Lower Cretaceous Romualdo Formation, Araripe Basin, northeastern Brazil, with new taxa of Penaeoidea (Crustacea: Decapoda: Dendrobranchiata). **Cretaceous Research**, v. 99, p. 96-103. 2019.

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

ROHLF, F. J. TpsDig, version 216. Departamento of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook. 2010. Disponível em <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>.

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

SANTOS, O.S. **Técnicas de Preparação de Fósseis**. In: CAMPOS, D.A. e ARMESTRO, R.C.G. (eds), Série Geológica, Seção Paleontologia e estratigrafia, v. 26,n. 1, p. 101-127.

1985.

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

SILVA, H.P.; KELLNER, A.W.A. **A combinação de técnicas na preparação de vertebrados fósseis: O exemplo de *Thalassodromeus sethi* (Pterosauris, Tapejaridae)**. In: Gallo, V.; Brito, P.M.; Silva, H.M.A. Figueiredo, F.J. (Eds). *Paleontologia de vertebrados, grandes temas e contribuições científicas*. Rio de Janeiro, editora Interciência, 2006. 330p.

SOUTO, P.R.F. **Traces of food web in Lower Cretaceous of Araripe Basin –inferences based on fish coprolites analyses** In: Congresso Latinoamericano de Paleontologia, 5, 2002. Resúmenes, Santa Cruz de la Sierra, p. 20-21. 2002.

SUCERQUIA, P. A.; BARRETO, A. M.; FRESIA, R. B.; GHILARDI, A. **Vegetais fósseis do Araripe pernambucano: taxonomia, morfologia e fitogeografia**. In: XXIV CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 2015, Crato, CE. Boletim de Resumos. Crato, CE: URCA -SBP, 2015. v. 1. p. 58-59.

TOMÉ, M. E.; ARARIPE, R.; OLIVEIRA, D.; BARRETO, A.; PRADO, L.; PEDROSA, F.; NG, C. Araripe sedimentary basin, NE Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 104249 2023

UNWIN, D. M. An overview of the pterosaur assemblage from the Cambridge Greensand (Cretaceous) of Eastern England. **Mitteilungen Museum für Naturkunde Berlin Geowissenschaftliche. Reihe**, v. 4 , p. 189-221. 2001.

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

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

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

VIANA, M.S.S.; NEUMANN, V.H.L. **Membro Crato da Formação Santana, Chapada do Araripe, CE: Riquíssimo registro de fauna e flora do Cretáceo**. In: SCHOBENHAUS, C.; CAMPOS, D.A.; QUEIROZ, E.T.; WINGE, M; BERBERT-BORN, M. (orgs.). *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil*, Brasília, DNPM/CPRM/SIGEP, p.113-120. 2002.

WELLNHOFER, P. Neue Pterosaurier aus der Santana Formation (Apt.) der Chapada Araripe, Brasilien. **Palaeontographica A**, n. 187, p. 105-182. 1985.

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

WITTON, M. P. 2013. **Pterosaurs: natural history, evolution, anatomy**. Princeton University Press, Oxfordshire, 291 p. 2013.

APÊNDICE A – THE ONTOGENETIC GROWTH OF ANHANGUERIDAE (PTEROSAURIA, PTERODACTYLOIDEA) PREMAXILLARY CRESTS AS REVELED BY A CRESTLESS *ANHANGUERA* SPECIMEN



Journal of Vertebrate Paleontology



ISSN: (Print) (Online) Journal homepage: <https://www.tandfonline.com/loi/ujvp20>

The ontogenetic growth of Anhangueridae (Pterosauria, Pterodactyloidea) premaxillary crests as revealed by a crestless *Anhanguera* specimen

Rudah Ruano C. Duque, Felipe L. Pinheiro & Alcina Magnólia Franca Barreto

To cite this article: Rudah Ruano C. Duque, Felipe L. Pinheiro & Alcina Magnólia Franca Barreto (2022) The ontogenetic growth of Anhangueridae (Pterosauria, Pterodactyloidea) premaxillary crests as revealed by a crestless *Anhanguera* specimen, Journal of Vertebrate Paleontology, 42:1, e2116984, DOI: [10.1080/02724634.2022.2116984](https://doi.org/10.1080/02724634.2022.2116984)

To link to this article: <https://doi.org/10.1080/02724634.2022.2116984>



View supplementary material [↗](#)



Published online: 11 Oct 2022.



Submit your article to this journal [↗](#)



Article views: 171



View related articles [↗](#)



View Crossmark data [↗](#)

THE ONTOGENETIC GROWTH OF ANHANGUERIDAE (PTEROSAURIA, PTERODACTYLOIDEA) PREMAXILLARY CRESTS AS REVEALED BY A CRESTLESS *ANHANGUERA* SPECIMEN

RUDAH RUANO C. DUQUE, ^{1*} FELIPE L. PINHEIRO, ² and ALCINA MAGNÓLIA FRANCA BARRETO ¹

¹Laboratório de Paleontologia, Universidade Federal de Pernambuco (UFPE), Centro de Tecnologia e Geociências, Departamento de Geologia, Av. Acadêmico Hélio Ramos s/n, Cidade Universitária, Recife, Pernambuco, 50740-530, Brazil, rudah.ruano@ufpe.br; alcinabarreto@gmail.com;

²Laboratório de Paleobiologia, Universidade Federal do Pampa, Rua Aluísio Barros Macedo, s/n. BR 290 - km 423, São Gabriel, Rio Grande do Sul, 97307-020, Brazil, felipepinheiro@unipampa.edu.br

ABSTRACT—The Anhangueridae are a clade of toothed pterodactyloid pterosaurs, known from their characteristic anteriorly expanded premaxillae and conspicuous rostral sagittal premaxillary and dentary crests. Most known anhanguerids come from the Lower Cretaceous Romualdo Formation within the Araripe Basin of northeast Brazil. With four currently valid genera and several specimens referred to the clade, anhanguerids are the most abundant and diverse tetrapod group in the Romualdo Formation. However, some studies suggest this diversity may be overestimated, as many taxa have been diagnosed based on subtle differences in their premaxillary crests, a structure argued to be either ontogenetically variable or sexually dimorphic. Here we describe an anterior fragment of a gracile pterosaur rostrum that possesses the single diagnostic feature of *Anhanguera* (fifth and sixth pairs of dental alveoli smaller than the fourth and seventh), but lacks a sagittal crest. The affinities of the new fossil among other toothed pterosaurs were tested through both cladistic and geometric morphometric approaches, which allow referral of the new specimen to *Anhanguera*. The absence of a crest in the new specimen of *Anhanguera* suggests that this structure varies in terms of ontogeny and/or sex, and that perhaps it was influenced by sexual selection.

SUPPLEMENTAL DATA—Supplemental materials are available for this article for free at www.tandfonline.com/UJVP.

Citation for this article: Duque, R. R. C., F. L. Pinheiro, and A. M. F. Barreto. 2022. The ontogenetic growth of Anhangueridae (Pterosauria, Pterodactyloidea) premaxillary crests as revealed by a crestless *Anhanguera* specimen. Journal of Vertebrate Paleontology. DOI: [10.1080/02724634.2022.2116984](https://doi.org/10.1080/02724634.2022.2116984)

INTRODUCTION

The clade Anhangueridae was proposed by Campos and Kellner (1985) and, since then, its taxonomy has prompted controversy, with several revaluations and propositions of synonymia, nomina dubia and introduction of new genera (Kellner, 1990; Kellner and Tomida, 2000; Fastnacht, 2001; Unwin, 2001; Rodrigues and Kellner, 2013; Andres et al., 2014; Pinheiro and Rodrigues, 2017; Longrich et al., 2018; Pêgas et al., 2019; Holgado and Pêgas, 2020). Although published taxonomic works may disagree in several aspects of anhanguerid definition and nomenclature, they demonstrate that the group reached a considerable diversity and geographic distribution during the Cretaceous. According to the most recent propositions, the Anhangueridae consist of 18 species, divided into the taxa Tropeognathinae, Coloborhynchinae, and Anhanguerinae, with specimens found in the U.S.A., Brazil, Morocco, England, China, and Australia (Holgado et al., 2019; Holgado and Pêgas, 2020).

The Anhanguerinae is the Anhangueridae subclade in which most of the Brazilian representatives are classified, all of them coming from the Araripe Basin: *Ludodactylus*, *Cearadactylus*, *Maaradactylus*, and *Anhanguera*. Among those, *Ludodactylus* is the only genus thus far described for the Crato Formation,

and all the remaining were recovered from the Romualdo Formation. After the description of *Anhanguera blittersdorffi* (Campos and Kellner, 1985), tens of anhanguerid skulls have been collected and reported, being kept in scientific collections around the world. As a rule, individual anhanguerid species were described mostly based in subtle morphological discrepancies in their premaxillary crests and overall skull proportions (see Pinheiro and Rodrigues, 2017). However, albeit still not being a consensus, it has been suggested by many authors (Bennett, 1992, 1994; Carpenter et al., 2003; Frey et al., 2003; Unwin, 2005; Lu et al., 2011; Wang et al., 2014; Pinheiro and Rodrigues, 2017) that the premaxillary crest in pterosaurs is a sexually selected, dimorphic feature, being subject to ontogenetic variation and not suitable as a diagnostic feature.

In a review of the genus *Anhanguera*, Pinheiro and Rodrigues (2017) reanalyzed supposedly diagnostic features of *A. blittersdorffi*, "*A. araripensis*," "*A. santanae*," "*A. robustus*," *A. piscator*, and *A. spielbergi*, revealing that most features previously used to define these species were problematic, as they mainly referred to crest morphology and position, characters proved to fall within the range of intraspecific variation. According to these authors, after the exclusion of sagittal crest characters from *Anhanguera* definition, the single feature kept for diagnosing the genus was the fifth and sixth pairs of teeth being smaller than the fourth and seventh ones. Pinheiro and Rodrigues' (2017) reappraisal considered only three species as potentially valid: *A. blittersdorffi*, *A. piscator*, and *A. spielbergi*.

* Corresponding author

Color versions of one or more of the figures in the article can be found online at www.tandfonline.com/ujvp.

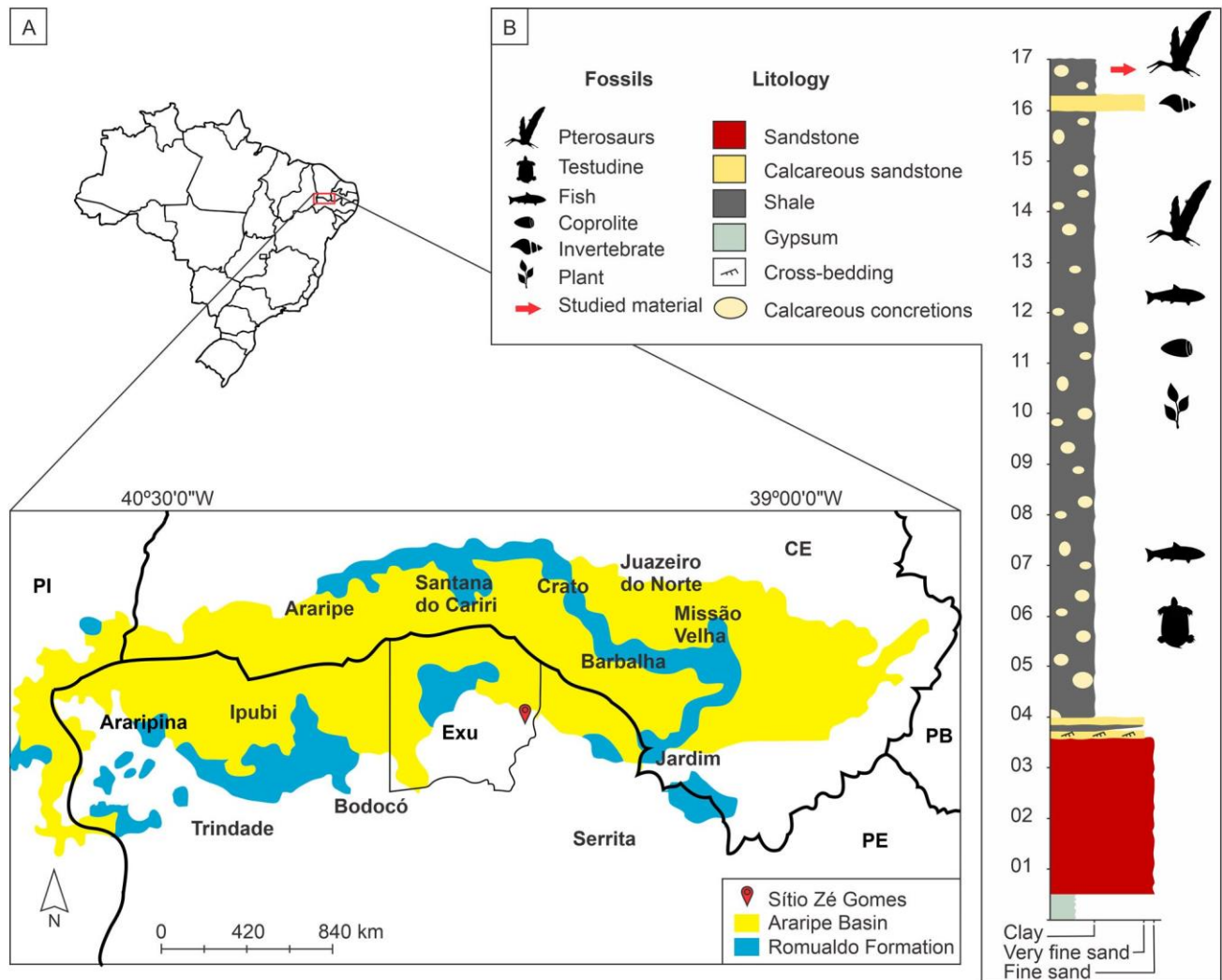


FIGURE 1. A, map of the Araripe Basin, northeastern Brazil, highlighting the Exu County, Pernambuco, and the location of Sítio Zé Gomes (7°31'16" S, 39°34'18" W); B, stratigraphic chart of Sítio Zé Gomes, displaying the level from where DGE0-CTG-UFPE 8283 was collected. Modified from Duque and Barreto (2018: figs. 1–2).

Here we present a new pterosaur specimen from the Romualdo Formation, which comprises the anterior portion of a long rostrum that, albeit lacking a sagittal premaxillary crest, is consistent with its identification as *Anhanguera*. Phylogenetic and geometric morphometric analyses were run in order to recover the affinities of the new material, as well as to test the validity of rostral dental alveoli size and distribution in the taxonomy of anhanguerids and similar taxa.

GEOLOGICAL SETTING

The Araripe Basin is arguably the most complex interior sedimentary basin of northeastern Brazil, having its origins and evolution related to the splitting of the African and South American continents (Assine, 1992). It is limited to the north by the Patos Lineament and to the south by the Farias Brito Fault, being inserted over the Precambrian Borborema Province. Its area covers the southern of Ceará, eastern of Piauí, and western of Pernambuco states (Fig. 1A), with a 38°30'–40°55'W longitude and 7°05'–7°50'S latitude (Viana and Neumann, 2002).

The Santana Group is composed by three sedimentary units, from bottom to top: the Crato, Ipubi, and Romualdo formations

(Assine, 1992; Neumann and Cabrera, 1999). Among those, the Crato and Romualdo Formations are the best known, as much for their faciological complexity, as for their abundant and exceptionally preserved fossils. The Romualdo Formation, which had its deposition between the Neoptian and the Eoalbian, is characterized by a sequence of claystone and dark gray/black marine shales, with presence of several levels where limestone concretions are abundant, most of them preserving fossils within. The Romualdo Formation has produced the largest diversity of pterosaurs of the Santana Group. Above the concretion-bearing levels, the Romualdo Formation displays slim layers of coquinas and cochinoid limestone (Assine et al., 2014).

The studied specimen comes from the southern region of the Araripe Basin, in a locality known as “Sítio Zé Gomes,” located in the homonymous district, Exu County (Fig. 1A), western Pernambuco state. It was exposed on the surface, within a shale layer over the cochinoid limestone beds (Fig. 1B), uppermost portion of the Romualdo Formation. The Sítio Zé Gomes has yielded a great fossil diversity, mainly composed by fishes, identified as *Vinctifer*, *Tharrhias*, *Rhacolepis*, *Neoprosclinetes*, *Notelops*, *Brannerion*, *Cladocyclus*, and *Axelrodichthys*. A specimen of the testudine *Araripemys barreto* was

also recovered, as well as a previously described anhanguerid pterosaur (Duque and Barreto, 2018).

MATERIAL AND METHODS

Institutional Abbreviations—AMNH, American Museum of Natural History, New York, NY, U.S.A.; BSP, Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie, Munich, Germany; CAMSM, Sedgwick Museum, Cambridge University, Cambridge, U.K.; CSRL, Centro Studi e Ricerche Ligabue, Venice, Italy; DGEO-CTG-UFPE, Departamento de Geologia, Centro de Tecnologia and Geociências, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Brazil; IVPP, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing, China; IWCMS, Isle of Wight County Museum Service at Dinosaur Isle, Sandown, Isle of Wight, U.K.; LINHM, Long Island Natural History Museum, New York, NY, U.S.A.; MN, Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brazil; MPSC, Museu de Paleontologia em Santana do Cariri, Santana do Cariri, Brazil; NHM, The Natural History Museum, London, U.K.; NSM, National Museum of Nature and Science, Tokyo, Japan; RGM, Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden, Holland, the Netherlands; SAO, Sammlung Oberli, St. Gallen, Switzerland; SMNK, Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe, Germany; SMU, Southern Methodist University, Dallas, TX, U.S.A.

Materials, Preparation, and Measurements

The specimen DGEO-CTG-UFPE 8283 consists of the anterior portion of a slim and long pterosaur rostrum, deposited in the scientific collection of the Geology Department, Center of Technology and Geosciences of the Federal University of Pernambuco, Recife, Brazil.

The specimen was isolated from a typical Romualdo Formation limestone concretion using standard mechanical preparation protocols (Santos, 1985; May et al., 1994). Measures were taken with a digital universal stainless steel caliper 150 mm/6". Photographs were taken with a Canon EOS Rebel Camera and edited with the software Adobe Photoshop® CC and CorelDRAW® 2019.

Geometric Morphometrics

Two-dimensional geometric morphometrics was applied to test the relevance of size and position of rostral dental alveoli in the characterization and diagnosis of anhanguerids and closely related taxa. In this framework, the analysis was also employed to test morphological congruence between DGEO-CTG-UFPE 8283 and other specimens that compose the morphometric dataset we assembled.

A total of 21 specimens were used in the analysis, these being: the cimoliopterids *Camposipterus nasutus* (CAMSM B 54556), *Cimoliopterus dunni* (SMU 76892), and *Cimoliopterus cuvieri* (MHN 39409); two specimens of the hamipterid *Hamipterus tianshanensis* (IVPP V 18935 1 and MN 7536); the tropeognathines *Siroccoptyx moroccensis* (LINHM 016) and *Tropeognathus mesembrinus* (BSP 1987 I 46); the coloborhynchines *Coloborhynchus clavirostris* (NHM R 1822) and *Uktenadactylus wadleighi* (SMU 73058); and the anhanguerines *Caulkicephalus trimicrodon* (IWCMS 2002.189.1), *Cearadactylus atrox* (MN 7019-V), "*Cearadactylus*" *ligabuei* (CSRL 12692/12713), *Maaradactylus kellneri* (MPSC R 2357), *Anhanguera* sp. (AMNH 22555), *Anhanguera* sp. (SMNK PAL 3895), *Anhanguera* sp. (NHM R 11978), *Anhanguera* sp. (SAO 16494), *Anhanguera* sp. (SMNK PAL 2302), *Anhanguera blittersdorffi* (MN 4805-V), *Anhanguera spielbergi* (RGM 401 880), and DGEO-CTG-UFPE 8283.

We used photographs of specimens in ventral view, based on which 14 landmarks were plotted for each specimen. Landmarks

were taken from the anteriormost and posteriormost limits of each of the seven first tooth alveoli. As such, landmarks reflect the size, position, and orientation of alveoli, as well as their relative distribution throughout the alveolar margin. When alveoli are anteriorly directed and cannot be seen in ventral view, their correspondent landmarks were superimposed. The landmarks were digitalized using the software TPSDig (Rohlf, 2010), while all analyses were carried out using the MorphoJ software package, version 1.06a (Klingenberg, 2011). After the Procrustes superimposition, a Principal Component Analysis (PCA) was used to investigate morphometric variation within the chosen sample. As *Coloborhynchus clavirostris* (NHM R 1822) only preserves its six anteriormost alveoli, missing landmarks were estimated for this specimen by the use of the TPS method (function *estimate.missing*) of the Geomorph package (R environment) (Adams and Otárola-Castillo, 2013).

Phylogenetic Analysis

We assessed the relationships of DGEO-CTG-UFPE 8283 within the phylogenetic framework of Holgado et al. (2019), as modified by Cerqueira et al. (2021). Scoring of DGEO-CTG-UFPE 8283 in Cerqueira et al. (2021) data matrix (see the Supplemental Data) resulted in a dataset composed by 61 operational taxonomic units (OTUs) and 146 characters. All characters are non-additive and have the same weight. The analysis was conducted by a heuristic search, using the tree bisection reconnection algorithm of TNT version 1.5 (Goloboff and Catalano, 2016), with random seed and 100 replications (100 trees held by replicate). Bremer support values were later calculated, also using TNT 1.5.

SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

PTEROSAURIA Kaup, 1834

PTERODACTYLOIDEA Plieninger, 1901

ANHANGUERIA Rodrigues and Kellner, 2013

ANHANGUERIDAE Campos and Kellner, 1985

ANHANGUERINAE Holgado, Pêgas, Canudo, Fortuny, Rodrigues, Company, and Kellner, 2019

ANHANGUERA Campos and Kellner, 1985

ANHANGUERA sp.

(Fig. 2)

Material—Anterior fragment of a pterosaur rostrum, DGEO-CTG-UFPE 8283.

Locality and Horizon—Romualdo Formation, Lower Cretaceous (Aptian/Albian), Santana Group, Araripe Basin, Exu municipality, Zé Gomes district (7°31'16"S, 39°34'18"W), Pernambuco state, Brazil.

Preservation—At the time of the field prospection, DGEO-CTG-UFPE 8283 had its largest portion still covered by limestone matrix, forming a long carbonate concretion. At the exposed portion, a large cavity filled with calcite crystals could be observed, and a fragmented tooth was also evident at the surface. After mechanical preparation, the specimen revealed to be preserved in three dimensions, with no evidence of distortion or flattening. Almost the whole left surface of the rostrum was, however, eroded off prior to collection.

Description—As preserved, the specimen measures 143 mm in its largest (longitudinal) extension, being 28.6 mm deep in its posterior region. The outer bone wall was, as reported, largely eroded off prior to collection, being extremely thin (about 0.3 mm thick) in its preserved portions. The specimen is triangular in transverse section (Fig. 2) and, in lateral view, the rostrum widens posteriorly, while tapering anteriorly. As a premaxillary crest is absent, the tip of the rostrum is dorsoventrally flat, being larger than deep in an anterior view.



FIGURE 2. DGEO-CTG-UFPE 8283 (*Anhanguera* sp.) in A, right lateral view; B, left lateral view; C, palatal view; D, dorsal view; E, posterior view; F, rostral view. Scale bar equals 50 mm.

The dorsal surface of the fused premaxillae is anteriorly round, sharpening posteriorly to form a keel. The suture between the right premaxilla and the maxilla is visible as a faint line close to the posterior limit of the specimen, fading at a region near the seventh tooth position.

As mentioned above, the right side of the specimen is better preserved, and 12 tooth alveoli are clearly visible composing the right alveolar margin. The specimen bears a conspicuous palatal keel, deeper in its posterior end but fading anteriorly, where the palatal surface becomes convex. The first alveolus is anteriorly faced, and the rostrum shows an anterior expansion that extends until the fifth alveolus. Posterior to that, there is a subtly narrower area, where the sixth and seventh alveoli are located. The right side of the specimen is completely eroded, but there remains a fragmented tooth, still articulated to its socket, probably corresponding to the second left element. The erosion made the tooth root visible, its preserved part being straight, 22 mm long

and 5.4 mm wide, with a circular transverse section. Portions of the posterior two teeth are also visible, anteroventrally oriented but broken at their bases.

The fifth, sixth, and seventh alveoli are smaller than the second, third, fourth, and eighth ones. From the first to the eighth, the alveoli are mainly circular, the following four being small and elliptical. The alveoli are increasingly spaced posteriorly (Table 1). The sagittal palatal crest begins right after the seventh alveolus. The crest is well defined posteriorly, rivalling the alveolar margin in deepness. Anteriorly, it fades to form the convex anterior palatal surface.

Comparison—Specimen DGEO-CTG-UFPE 8283 can be readily assigned to the *Anhanguera* (Rodrigues and Kellner, 2013) due to the presence of an anterior expansion of the premaxillae and for having its larger teeth placed in the tip of the rostrum (a feature that can be inferred by measuring alveolar sizes). The *Anhanguera* includes *Hamipterus*, *Iberodactylus* and the clade *Anhangueridae*.

TABLE 1. DGEO-CTG-UFPE 8283 (*Anhanguera* sp.), measures of the dentition in mm.

Alveolus		Diastema	
Quantity	Diameter	Quantity	Diameter
1	5.14	1–2	1.97
2	6.3	2–3	3.38
3	6.37	3–4	3.17
4	6	4–5	3.59
5	5	5–6	5.68
6	4.5	6–7	7
7	5.34	7–8	8.8
8	5.8	8–9	9.4
9	5.85	9–10	12
10	5.3	10–11	12.78
11	5.3	11–12	14.8
12	5.2		

Kellner (1996, 2003) considered as synapomorphies of the Anhangueridae: (1) Premaxillary sagittal crest confined to anterior portion of skull; (2) Tip of premaxilla slightly expanded; (3) Short, blade-like dentary sagittal crest. Specimen DGEO-CTG-UFPE 8283, albeit displaying expanded premaxillae, lacks a premaxillary crest, supposedly characteristic of the Anhangueridae. In spite of that, DGEO-CTG-UFPE 8283 shows some diagnostic features of the Anhanguerinae, such as an enlarged fourth premaxillary tooth, which is larger than the fifth and sixth teeth and as large as (or larger) than the third tooth (Holgado et al., 2019). In addition, the new specimen displays a feature considered to be synapomorphic to the genus *Anhanguera*: the fifth and sixth alveolar pairs are smaller than the fourth and seventh ones (Kellner, 2003; Pinheiro and Rodrigues, 2017). The taxonomic revision of Pinheiro and Rodrigues (2017), also backgrounded by an extensive morphometric analysis, considered only three *Anhanguera* species as valid, those being: *Anhanguera blittersdorffi*, *Anhanguera spielbergi*, and *Anhanguera piscator*.

Anhanguera blittersdorffi Campos and Kellner 1985, the type species of *Anhanguera* genus, has its holotype (MN 4805-V) consisting of an isolated skull (lacking the lower jaw) with a large number of alveoli in the upper jaws (26 pairs) and a well-developed sagittal crest. Based on the fusion degree of cranial bones, this specimen was referred as a mature individual (Kellner and Tomida, 2000). As it seems, MN 4805-V and DGEO-CTG-UFPE 8283 belong in the same genus, as both share the single *Anhanguera* synapomorphy (see above). Actually, the most striking differences between the two specimens are related to the presence of a premaxillary crest in MN 4805-V and the extension of the palatal crest, which extends from the fifth to the ninth alveoli in *A. blittersdorffi*.

A second *Anhanguera* species, *Anhanguera spielbergi*, is only known by its holotype (RGM 401 880), which consists of a large skull displaying an exceptionally deep, blade-like premaxillary crest that begins in the rostral end of the skull and is better developed than the one of *Anhanguera blittersdorffi* holotype (MN 4805-V). The palatal keel of RGM 401 880 is as subtle as the one of DGEO-CTG-UFPE 8283, extending from the fifth to the ninth tooth pairs. Is also noteworthy that the skull of AMNH 22555 (formerly assigned to “*Anhanguera santanae*” by Wellnhofer, 1991) apparently lacks a prominent sagittal crest, even though the dorsal margin of the premaxillae was eroded off in this particular specimen (Pinheiro and Rodrigues, 2017). The nine rostral-most tooth alveoli are preserved in AMNH 22555, their distribution throughout the upper jaws being very similar to what is seen in DGEO-CTG-UFPE 8283. Also, its palatal crest gently rises starting from the fifth pair of

alveoli, in a similar condition to what is displayed by *A. blittersdorffi*.

In the holotype of *Anhanguera piscator* (NSM-PV 19892), the extension of the sutures between the premaxillae and maxillae cannot be discerned, in a similar condition to what is displayed by DGEO-CTG-UFPE 8283. In spite of that, the *A. piscator* holotype was most likely a juvenile at the time of death, as demonstrated by the lack of fusion between several bones considered as ontogenetic proxies. According to Pinheiro and Rodrigues (2017), this would explain the low premaxillary crest in this particular specimen. The fusion between maxillae and premaxillae occurred early in pterosaur ontogeny, thus being a poor choice as a proxy for ontogenetic development. The size of the *A. piscator* premaxillary crest was proposed as diagnostic of this species by Kellner and Tomida (2000), later disregarded by Pinheiro and Rodrigues (2017). The holotype of *A. piscator* still has its lower jaws in occlusion, preventing from viewing its palatal morphology.

The specimen SAO 16494, formerly referred to *Coloborhynchus araripensis* by Veldmeijer et al. (2006) was later assigned to *Anhanguera* sp. (Pinheiro and Rodrigues, 2017), and has a well-developed premaxillary crest. SAO 16494 is similar to DGEO-CTG-UFPE 8283 in having a palatal ridge starting posterior to the seventh tooth pair. This condition differs from several known *Anhanguera* skulls. As an example, specimen NHM R 11978, which also has a well-developed premaxillary crest, has a palatal crest that rises posterior to the eighth tooth pair.

The Anhanguerinae *Cearadactylus atrox* (MN 7019-V) differs from DGEO-CTG-UFPE 8283 for having its four most rostral tooth pairs larger than the following ones. In addition, its palatal ridge rises level with the fifth tooth pair, and the specimen probably had a small sagittal premaxillary crest (Vila Nova et al., 2014). An allegedly second *Cearadactylus* species, “*Cearadactylus*” *ligabuei*, was probably based on a composite, and was invalidated by Vila Nova et al. (2014).

Among the largest anhanguerid skulls known thus far stands the holotype of *Maaradactylus kellneri* (MPSC R 2357). In this species, alveolar pairs fifth, sixth and seventh are smaller than the fourth and eighth, differing, thus, from *Anhanguera*. The palate displays a low longitudinal ridge starting close to the fifth tooth pair, and fading level with the 13th. *Maaradactylus kellneri* bears a long and deep premaxillary crest (Bantim et al., 2014). *Tropeognathus mesembrinus*, also known by large skull material, has an exceptionally large premaxillary crest, which extends until the anteriormost limit of the rostrum (Wellnhofer, 1987). Similar to *A. blittersdorffi*, AMNH 22555, and *Maaradactylus kellneri*, the palatal ridge of *T. mesembrinus* holotype (BSP 1987 I 46) begins level with the fifth tooth pair (Wellnhofer, 1987).

Another specimen worth noting is BSP 1991 I 27, described by Veldmeijer et al. (2009). BSP 1991 I 27 is a fragmentary skull lacking the tip of the rostrum, as well as several postcranial elements. BSP 1991 I 27 also comes from the Romualdo Formation, and is similar to DGEO-CTG-UFPE 8283 in several aspects: both are slim, crestless, with a transversal triangular section and a dorsally expanded and flattened anterior portion. Also, the distance between consecutive alveoli increases in posterior direction (Fig. S2). Differences between both specimens include the fact that (1) BSP 1991 I 27 would have, if complete, an about 22% larger rostrum; (2) its last three alveoli are more rounded than ellipsoid; and (3) the alveoli demonstrate to be overall larger than the condition observed in DGEO-CTG-UFPE 8283. In addition, the palatal crest of BSP 1991 I 27 begins more posteriorly when compared with the specimen we describe.

BSP 1991 I 27 was attributed by Veldmeijer et al. (2009) to *Brasileodactylus* sp., mainly because of the absence of a

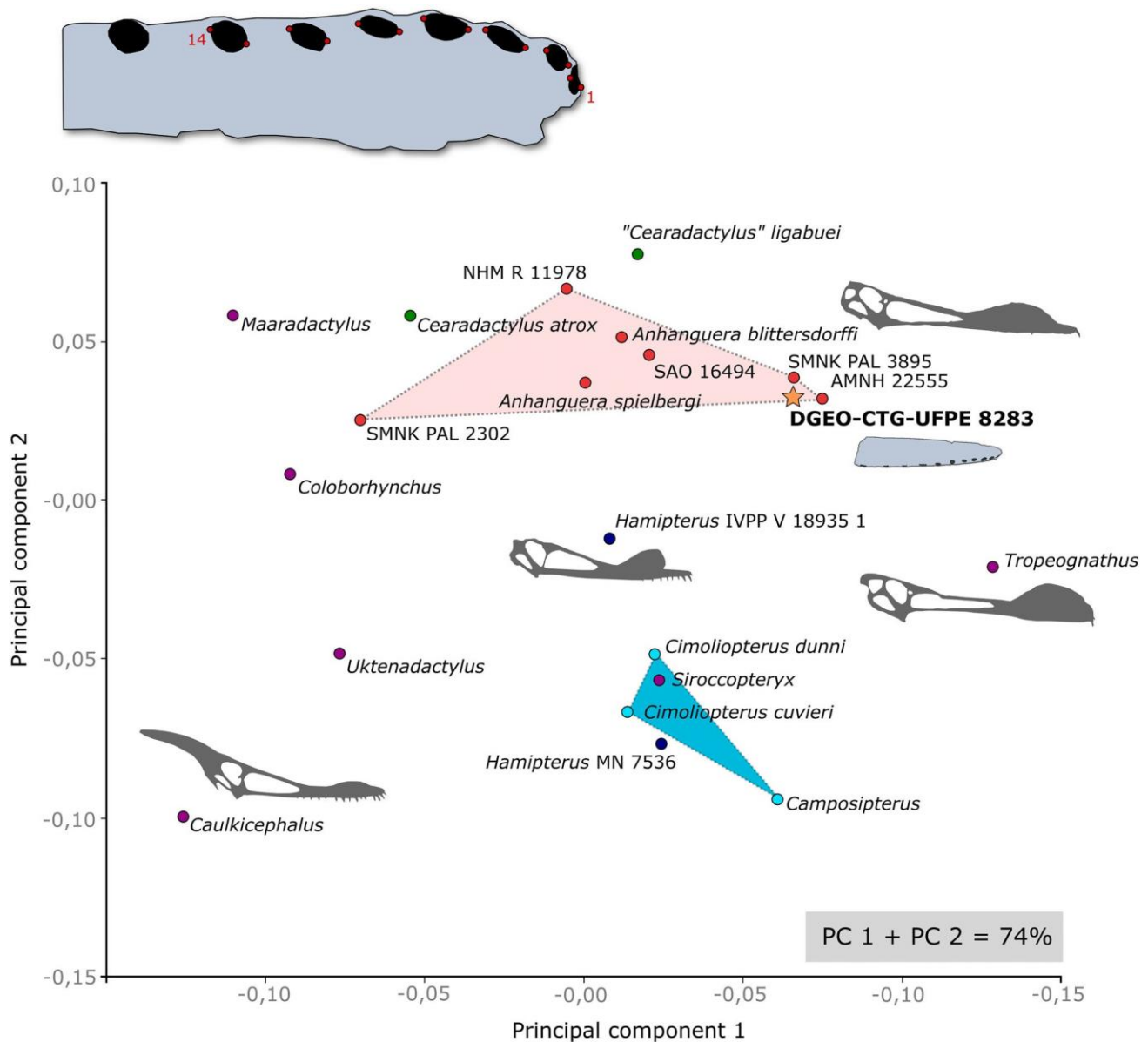


FIGURE 3. Principal Component Analysis of morphometric data collected from 21 analyzed specimens. Landmarks 1 and 14 are depicted in a line drawing of DGE0-CTG-UFPE 8283. Remaining landmarks (not numbered) should be considered sequentially, in an anterior-posterior direction.

premaxillary crest, which we believe to be a weak diagnostic feature. Comparisons between BSP 1991 I 27 and *Brasileodactylus* holotype (MN-4804-V) are limited because the latter only preserves a mandibular symphysis, which is absent in BSP 1991 I 27. However, BSP 1991 I 27 also appears to present the single *Anhanguera* synapomorphy, the fourth and seventh alveoli being larger than the fifth and the sixth ones. As such, BSP 1991 I 27 may also represent a crestless *Anhanguera*. Unfortunately, the fact that this specimen lacks its anterior rostral end prevented its inclusion in our morphometric dataset.

Geometric Morphometrics

The Principal Component Analysis results (Fig. 3) are consistent with current phylogenetic and taxonomic propositions for the relationships of the *Anhangueridae* and closely related taxa (e.g., Holgado and Pêgas, 2020). All the specimens that are

unambiguously assignable to *Anhanguera* (*A. blittersdorffi* (MN 4805-V), *A. spielbergi* (RGM 401 880), *Anhanguera* sp. (AMNH 22555; SMNK PAL 3895; NHM R 11978 and SAO 16494)) are clustered together in the two-dimensional PCA morphospace.

Cimoliopterids (*Cimoliopterus dunni*, *C. cuvieri*, and *Camposipterus*) are also clustered together, but the occupied morphospace that defines the taxon in our analysis also includes *Siroccopteryx*. Interestingly, *Maaradactylus* stands close to *Caulkicephalus* in the horizontal axis (first principal component), while *Tropeognathus* remains alone in the opposite extremity of this same principal component.

Relevant to our study, specimen DGE0-CTG-UFPE 8283 falls inside the morphospace occupied by unambiguous *Anhanguera* specimens. As such, at least concerning the morphology of the alveolar margin, the new specimen is indistinguishable from *Anhanguera*.

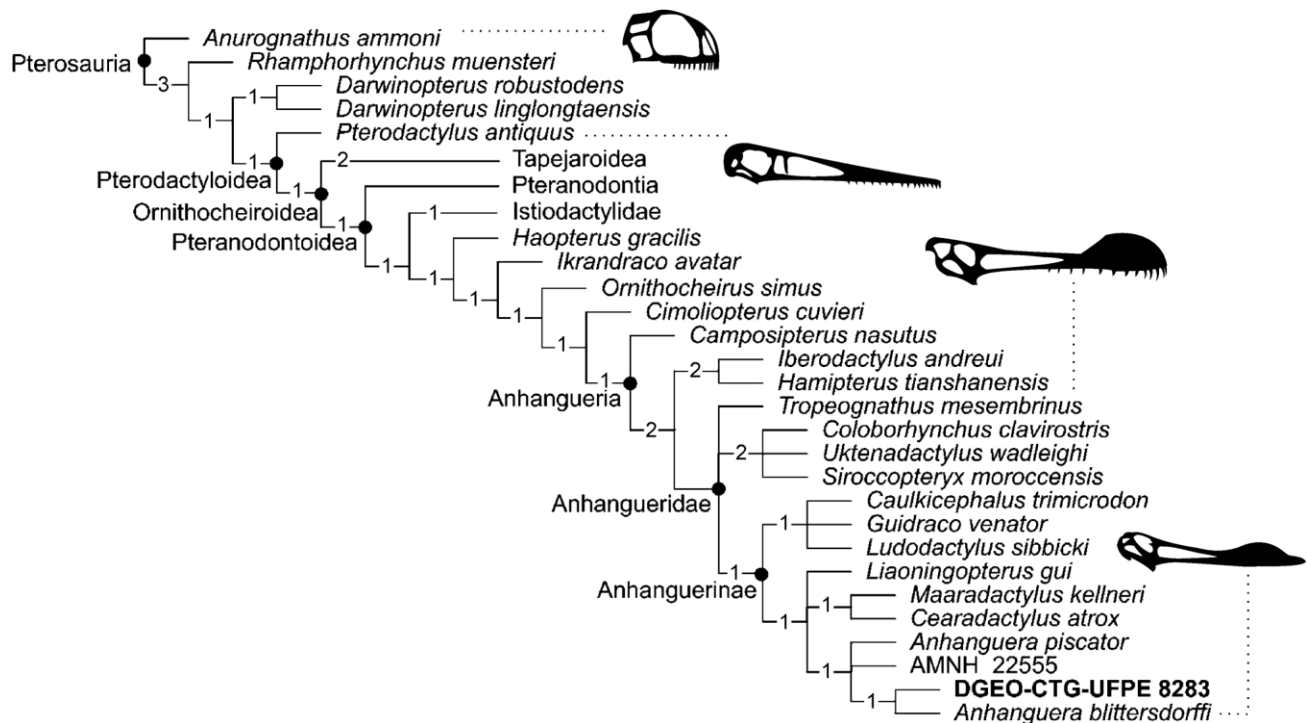


FIGURE 4. Simplified strict consensus of the most parsimonious trees recovered in the preferred cladistic analysis. Values correspond to Bremer support. Silhouettes by the author, not to scale.

Phylogenetic Analysis

Our phylogenetic assessment of DGE0-CTG-UFPE 8283 resulted in 15 equally parsimonious trees of 350 steps each (CI = 0.65, RI = 0.86). The strict (= Nielsen) consensus (Figs. 4, S1) recovers DGE0-CTG-UFPE 8283 within a clade together with *Anhanguera piscator*, AMNH 22555, and *Anhanguera blittersdorffi*. As demonstrated by the consensus topology, all recovered trees depict DGE0-CTG-UFPE 8283 in a sister-OTU relationship with *A. blittersdorffi*, whereas the relationships of the clade composed by these two and the remaining *Anhanguera* remain unresolved. The clade (DGE0-CTG-UFPE 8283 + AMNH 22555 + *A. piscator* + *A. blittersdorffi*) lies in a polytomy together with *Liaoningopterus gui* and (*Maaradactylus kellneri* + *Cearadactylus atrox*). As such, our phylogenetic results are in perfect agreement with the identification of DGE0-CTG-UFPE 8283 as an additional *Anhanguera* specimen. Calculated Bremer support values (Fig. 4) are mainly low, as is usual for pterosaur phylogenetic assessments.

DISCUSSION

As mentioned above, our morphometric analysis of premaxillary and maxillary dental alveoli is consistent with the most recent taxonomic proposals (Holgado et al., 2019), and demonstrated to be a useful tool in identifying fragmentary specimens. Results of our analysis may also shed light on other issues besides the attribution of DGE0-CTG-UFPE 8283, such as the validity of the recently erected taxon Cimoliopteridae (*Camposipterus* and *Cimoliopterus*).

When described, the first Santana Group anhanguerids were diagnosed by characters that, after further discoveries, were demonstrated to be either well distributed within the clade or ontogenetically variable. As such, several *Anhanguera* species were recently invalidated, such as “*A. cuvieri*,”

“*A. fittoni*,” “*A. araripensis*,” “*A. santanae*,” and “*A. robustus*” (Pinheiro and Rodrigues, 2017). The geometric morphometric-based allometric regressions of Pinheiro and Rodrigues (2017) demonstrated a strong positive allometric growth in the sampled anhanguerid skulls, especially with respect to their sagittal crests. It was, then, concluded that crest size and position are strongly ontogenetically controlled in *Anhanguera* (Fig. 5), being poor choices for the diagnosis of nominal taxa. We should note that, in our PCA results, the specimens recovered in the closest position to DGE0-CTG-UFPE 8283 were AMNH 22555 and SMNK PAL 3895. Curiously, both represent the *Anhanguera* specimens with the smallest sagittal crests. The first (AMNH 22555) features a short rostrum and an apparently better-developed crest, while the latter (SMNK PAL 3895) presents a comparatively long rostrum and a very subtle crest.

It has already been discussed (e.g., Bennett, 1992, 1994, 2006; Carpenter et al., 2003; Frey et al., 2003; Unwin, 2005) that pterosaur premaxillary crests are potentially sexually dimorphic and subject to ontogenetic variation, being of limited use as diagnostic features. In 2014, two unexpected discoveries added to this discussion, shedding light over interesting aspects of pterosaur biology. One assemblage with at least 47 individuals of different growth stages showed that the ontogenetic variation in *Caiuajara dobruskii* is reflected mainly by the size and inclination of its premaxillary crest, with this structure becoming bigger and steeper in the course of the development, in a characteristic positive allometric growth (Manzig et al., 2014). The second study reports the discovery of a 40-individual bonebed containing males and females of *Hamipterus tianshanensis*, as well as several eggs. Wang et al. (2014) demonstrated that the rostral anterior expansion is an ontogenetic feature in *Hamipterus* and that the premaxillary crest's size and shape are sexually dimorphic within the species. Three years before, sexual dimorphism in pterosaurs was already reported for Chinese specimens, when Lü et al.



FIGURE 5. Artistic reconstruction based on specimen DGE0-CTG-UFPE 8283. A, skull of a young individual; B, reconstructed skull of an ontogenetically advanced individual. Scale bar equals 100 mm. Digital painting by Matheus Fernandes Gadelha.

(2011) described a *Darwinopterus* specimen associated with two eggs, which was later attributed to *Kunpengopterus* (Wang et al., 2015; Zhou et al., 2021). That finding, together with the assessment of several other similar specimens, showed that the darwinopteran males had relatively small pelvises and large cranial crests, while females had larger pelvises and lacked cranial crests. Variations on pelvis morphology and crest shape were also observed in *Pteranodon*, while, in this genus, both males and females present crests, those of the males being larger than the ones of the assumed females (Bennett, 1992, 1994). This mutual sexual selection (where both males and females are ornamented and both select mates) is also a reality in extant animals, and thus cannot be ignored as a possibility for some pterosaurs (Hone et al., 2012).

The holotype of *Brasileodactylus araripensis* (MN 4804-V) consists of a crestless fragmented mandibular symphysis (Kellner, 1984). While analyzing the ontogeny of the four specimens attributed to *Brasileodactylus* at that time, Bennett (2018) highlighted several similarities between *Brasileodactylus* and *Anhanguera*. Both AMNH 24444 and BSP 1991 I 27 show signs of size-independent skeletal immaturity (Bennett, 2018). When first described by Veldmeijer (2003), AMNH 24444 was still embedded within its original carbonaceous concretion, with the exposed portions of its right premaxilla and dentary considerably

eroded, which prevents the recognition of the diagnostic characters of *Anhanguera* and *Brasileodactylus*. The attribution of AMNH 24444 to *Brasileodactylus* is, thus, debatable and, as far as the *Brasileodactylus* record goes, the relationship between this genus and *Anhanguera* is still elusive, and more complete specimens of the former are needed in order to enlighten this issue.

All the proposed *Anhanguera* species were traditionally diagnosed by the presence of a premaxillary sagittal crest confined to the rostral end of the skull, subtle variations of this structure being the main distinguishing features between nominal taxa (Campos and Kellner, 1985; Kellner and Tomida, 2000). Comprehensive assessments of *Anhanguera* ontogeny (e.g., Pinheiro and Rodrigues, 2017) are recent, and demonstrate that the strong allometric growth of premaxillary crests makes those structures ill-suited for taxonomic purposes (Fig. 5). We presented, here, strong anatomical, morphometric, and phylogenetic support for the attribution of DGE0-CTG-UFPE 8283 to *Anhanguera* sp., this being the first crestless *Anhanguera* individuals is in perfect agreement with the ontogenetic growth of pterosaur headcrests, as well as with the proposed use of the crests as display ornaments. While the ontogenetic growth of *Anhanguera* premaxillary crests was

already well-established, we should also consider the possibility that this structure was sexually dimorphic within the genus, an issue that will probably be solved by future discoveries and comprehensive analyses of recovered samples.

CONCLUSIONS

Geometric morphometrics applied to dental alveoli has proved to be a useful tool in investigating the relationships of toothed pterosaurs taxa, especially with regard to fragmentary specimens. Morphometrics, thus, appears to be a more efficient tool than the use of sagittal crests as diagnostic features, a practice that resulted in an overestimated diversity of Romualdo Formation pterosaurs (Pinheiro and Rodrigues, 2017).

All the methodological approaches we used (anatomy, morphometrics, and phylogenetics) are in agreement with the identification of DGEO-CTG-UFPE 8283 as a further *Anhanguera* specimen. The lack of a premaxillary crest in the new specimen is consistent with intrageneric variation, probably reflecting the fact that *Anhanguera* premaxillary crests were strongly controlled by ontogeny, sexual dimorphism also not being discarded.

ACKNOWLEDGMENTS

RRCD and AMFB: We thank the city hall of Exu and FUNDARPE for supporting this research; G. Cordeiro and C. Marcelino for their valuable field assistance. FLP: M. Norell and C. Mehling (AMNH); R. Bantim (MPSC); O. Rauhut and M. Moser (SNSB-BSPG); A. Kellner and H. Silva (MN); E. Frey (SMNK); R. Schoch (SMNS); S. Chapman and L. Steel (NHMUK); D. Pemberton and M. Riley (CAMS). We thank J. Bubadué (UENF) for insights on the morphometrics methodology. The manuscript was greatly improved by insightful comments from referees C. Bennett and R. Pêgas. This study was financed by grants from the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq 303071/2014-1 to RRCD; CNPq 407969/2016-0; 305758/2017-9 to FLP) and Fundação Independente Project (0756/2014 to RRCD).

ORCID

Rudah Ruano C. Duque  <http://orcid.org/0000-0002-9489-9672>
 Felipe L. Pinheiro  <http://orcid.org/0000-0003-3354-914X>
 Alcina Magnólia Franca Barreto  <http://orcid.org/0000-0003-0864-7995>

LITERATURE CITED

Adams, D. C., and E. Otárola-Castillo. 2013. Geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. *Methods in Ecology and Evolution* 4:393–399.
 Andres, B., J. Clark, and X. Xu. 2014. The earliest pterodactyloid and the origin of the group. *Current Biology* 24:1011–1016.
 Assine, M. L. 1992. Análise Estratigráfica da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Geociências* 22:289–300.
 Assine, M. L., J. A. Periotto, M. A. Custódio, V. H. Neumann, F. G. Varejão, and P. C. Mescolotti. 2014. Sequências deposicionais do Andar Alagoas da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Boletim de Geociências da Petrobrás, Rio de Janeiro* 22:3–28.
 Bantim, R. A. M., A. A. F. Saraiva, J. M. Sayão. 2014. A new toothed pterosaur (Pterodactyloidea: Anhangueridae) from the Early Cretaceous Romualdo Formation, NE Brazil. *Zootaxa* 3869:201–223.
 Bennett, S. C. 1992. Sexual dimorphism of *Pteranodon* and other pterosaurs, with comments on cranial crests. *Journal of Vertebrate Paleontology* 12:422–434.
 Bennett, S. C. 1994. Taxonomy and systematics of the Late Cretaceous pterosaur *Pteranodon* (Pterosauria, Pterodactyloidea). *Natural History Museum, University of Kansas Occasional Papers* 169:1–70.

Bennett, S. C. 2006. Juvenile specimens of the pterosaur *Germanodactylus cristatus*, with a review of the genus. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26: 872–878.
 Bennett, S. C. 2018. New smallest specimen of the pterosaur *Pteranodon* and ontogenetic niches in pterosaurs. *Journal of Paleontology* 92:254–271.
 Campos, D. A., and A. W. A. Kellner. 1985. Panorama of the flying reptiles study in South America. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 57:453–466.
 Carpenter, K., D. M., Unwin, K. Cloward, C. Miles, and C. Miles. 2003. A new scaphognathine pterosaur from the Upper Jurassic Morrison Formation of Wyoming, USA; pp217:45–54 in E. Buffetaut; J. M. Mazin (eds.) *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*. Geological Society of London, Special Publications.
 Cerqueira, G. M., M. A. Santos, M. F. Marks, J. M. Sayão, and F. L. Pinheiro. 2021. A new azhdarchoid pterosaur from the Lower Cretaceous of Brazil and the paleobiogeography of the Tapejaridae. *Acta Palaeontologica Polonica* 66:555–570.
 Duque, R. R. C., and A. M. F. Barreto. 2018. Novos sítios fossilíferos da Formação Romualdo, Cretáceo Inferior, Bacia do Araripe, Exu, Pernambuco, Nordeste do Brasil. *Anuário do Instituto de Geociências* 41:5–14.
 Fastnacht, M. 2001. First record of *Coloborhynchus* (Pterosauria) from the Santana Formation (Lower Cretaceous) of the Chapada do Araripe, Brazil. *Paläontologische Zeitschrift* 75:23.
 Frey, E., D. M. Martill, and M. C. Buchy. 2003. A new rested ornithocheirid from the lower Cretaceous of northeastern Brazil and the unusual death of an unusual pterosaur; pp. 217:55–63 in E. Buffetaut and J. M. Mazin (eds.) *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*, Geological Society Special Publications.
 Goloboff, P. A., and S. A. Catalano. 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics* 32:221–238.
 Holgado, B., and R. V. Pêgas. 2020. A taxonomic and phylogenetic review of the anhanguerid pterosaur group Coloborhynchinae and the new clade Tropeognathinae. *Acta Palaeontologica Polonica* 65:743–761.
 Holgado, B., R. V. Pêgas, J. I. Canudo, J. Fortuny, T. Rodrigues, J. Company, and A. W. A. Kellner. 2019. On a new crested pterodactyloid from the Early Cretaceous of the Iberian Peninsula and the radiation of the clade Anhangueria. *Scientific Reports* 9:1–10.
 Hone, D. W., Naish, D. and Cuthill, I. C. 2012. Does mutual sexual selection explain the evolution of head crests in pterosaurs and dinosaurs? *Lethaia* 45(2):139–156.
 Kaup, J. J. 1834. Versuch einer Eintheilung der Säugethiere in 6 Stämme und der Amphibien in 6 Ordnungen. *Isis* 3:311–315.
 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. *Anais do Congresso Brasileiro de Geologia*, 33:578–590.
 Kellner, A. W. A. 1990. Os répteis voadores do Cretáceo brasileiro. *Anuário do Instituto de Geociências* 12:86–106.
 Kellner, A. W. A. 1996. Description of new material of Tapejaridae and Anhangueridae (Pterosauria, Pterodactyloidea) and discussion of pterosaur phylogeny. Ph.D. dissertation, Columbia University, New York, 347 pp.
 Kellner, A. W. A. 2003. Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group; pp. 217:105–137 in E. Buffetaut; J. M. Mazin (eds.) *Evolution and Paleobiology of Pterosaurs*. Geological Society, London, Special Publications.
 Kellner, A. W. A., and Y. Tomida. 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.
 Klingenberg, C. P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources* 11:353–357.
 Longrich, N. R., D. M. Martill, and B. Andres. 2018. Late Maastrichtian pterosaurs from North Africa and mass extinction of Pterosauria at the Cretaceous-Paleogene boundary. *Plos Biology* 16: e2001663.
 Lü, J.; D. M. Unwin, D. C. Deeming, X. Jin, Y. Liu, and Q. Ji. 2011. An egg-adult association, gender, and reproduction in pterosaurs. *Science* 331:3211–324.
 Manzig, P. C., A. W. A. Kellner, L. C. Weinschütz, C. E. Fragoso, C. S. Vega, G. B. Guimarães, L. C. Godoy, A. Liccardo, J. H. C. Ricetti,

- and C. C. Moura. 2014. Discovery of a rare pterosaur bone bed in a Cretaceous Desert with insights on ontogeny and behavior of flying reptiles. *Plos One* 9(8): e100005.
- May, P., P. Reser, and P. Leiggi. 1994. Macrovertebrates preparation; pp. 113–128 in P. Leiggi; P. May. (eds) *Vertebrates Paleontological Techniques*, volume I. Cambridge University Press.
- Neumann, V. H., and L. Cabrera. 1999. Uma nueva propuesta estratigráfica para la tectonocuencia 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. 279–285.
- Pêgas, R. V., B. Holgado, and M. E. C. Leal. 2019. On *Targaryendraco wie-denrothi* gen. nov. (Pterodactyloidea, Pteranodontoidea, Lanceodontia) and recognition of a new cosmopolitan lineage of Cretaceous toothed pterodactyls. *Historical Biology* 33:1266–1280.
- Pinheiro, F. L., and T. Rodrigues. 2017. *Anhanguera* taxonomy revisited: is our understanding of Santana Group pterosaur diversity biased by poor biological and stratigraphic control? *PeerJ* 5:3285:1–29.
- Plieninger, F. 1901. Beiträge zur Kenntnis der Flugsaurier. *Palaeontographica* 48:65–90.
- Rodrigues, T., and A. W. A. Kellner. 2013. Taxonomic review of the *Ornithocheirus* complex (Pterosauria) from the Cretaceous of England. *ZooKeys* 308:1–112.
- Rohlf, F. J. 2010. TpsDig, version 216. Departamento of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook. Available at <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>.
- Santos, O. S. 1985. Técnicas de Preparação de Fósseis; pp. 26:101–127 in D. A., Campos; R. C. G., Armestro, (eds.), *Série Geológica, Seção Paleontologia e Estratigrafia*.
- 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. 2005. The Pterosaurs: from deep time. New York, Pi Press, 246 pp.
- Veldmeijer, A. J. 2003. Preliminary description of a skull and wing of a Brazilian Cretaceous (Santana Formation; Aptian-Albian) pterosaur (Pterodactyloidea) in the collection of the AMNH. *PalArch's Journal of Vertebrate Palaeontology* 0:1–14.
- Veldmeijer, A. J., H. J. Meijer, and M. Signore. 2006. *Coloborhynchus* from the Lower Cretaceous Santana Formation, Brazil (Pterosauria, Pterodactyloidea, Anhangueridae); an update. *PalArch's Journal of Vertebrate Palaeontology*, 3:15–29.
- Veldmeijer, A. J., H. J. Meijer, and M. Signore. 2009. Description of Pterosaurian (Pterodactyloidea: Anhangueridae, *Brasileodactylus*) remains from the Lower Cretaceous of Brazil. *Deinsea* 13:9–40.
- Viana, M. S. S., and V. H. L. Neumann. 2002. Membro Crato da Formação Santana, Chapada do Araripe, CE: Riquíssimo registro de fauna e flora do Cretáceo; pp. 113–120 in Schobbenhaus, C., Campos, D. A., Queiroz, E. T., Winge, M., and Berbert-Born, M. (orgs.). *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil*, Brasília, DNPM/CPRM/SIGEP.
- Vila Nova, B. C., J. M. Sayão, V. H. M. L. Neumann, and 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* 34:126–134.
- Wang, X., A. W. A. Kellner, S. Juang, Q. Wang, Y. Ma, Y. Paidoula, X. Cheng, T. Rodrigues, X. Meng, J. Zhang, N. Li, and Z. Zhou. 2014. Sexually dimorphic tridimensionally preserves pterosaurs and their eggs from China. *Current Biology* 24:1323–1330.
- Wang, X., A. W. A. Kellner, X. Cheng, S. Jiang, Q. Wang, J. M. Sayão, T. Rodrigues, F. Costa, N. Li, X. Meng and Z. Zhou. 2015. Eggshell and histology provide insight on the life history of a pterosaur with two functional ovaries. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 87: 1599–1609.
- 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 A* 215:43–101.
- Zhou, X., Pêgas, R. V., Ma, W., Han, G., Jin, X., Leal, M. E., Bonde, N., Kobayashi, Y., Lautenschlager, S., Wei, X., Shen, C. and Ji, S. 2021. A new darwinopteran reveals arborealism and an opposed thumb. *Current Biology* 31(11): 2429–2436.

Submitted October 19, 2021; revisions received January 3, 2022; accepted August 18, 2022.

Handling Editor: Elizabeth Martin-Silverstone.

APÊNDICE B – NEW PTEROSAUR SPECIMENS WITH GEOGRAPHIC AND STRATIGRAPHIC PROCEDENCE FROM THE ROMUALDO FORMATION (LOWER CRETACEOUS, ARARIPE BASIN, BRAZIL)

Journal of South American
Earth Sciences 127 (2023)
104408



Contents lists available at ScienceDirect

Journal of South American Earth Sciences

journal homepage: www.elsevier.com/locate/jsames



New pterosaur specimens with geographic and stratigraphic precedence from the Romualdo Formation (Lower Cretaceous, Araripe Basin, Brazil)

Rudah R.C. Duque ^{a,*}, Felipe L. Pinheiro ^b, Donatila Luiza Carvalho Coutinho ^c,
Alcina Magnólia Franca Barreto ^a

^a Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Tecnologia e Geociências, Departamento de Geologia, Recife, Pernambuco, Brazil

^b Laboratório de Paleobiologia, Universidade Federal Do Pampa, São Gabriel, Rio Grande do Sul, Brazil

^c Fundação Francisco de Lima Botelho, Departamento de Ciências Naturais, Paleontologia, Jardim, Ceará, Brazil



ARTICLE INFO

Keywords:

Anhangueridae
Pteranodontoidea
Early cretaceous

ABSTRACT

Pterosaurs are the second most abundant fossil vertebrates in the Araripe Basin, Northeastern Brazil. As a matter of fact, this sedimentary unit has produced some of the best-preserved pterosaur fossils worldwide. In spite of that, most Araripe pterosaur fossils lack collection data, including precise geographic coordinates and fine-scale stratigraphic precedence. Here we describe the first pterosaur fossils from the Sobradinho site (Ceará state, Northeast Brazil). The new specimens have full collection data, being composed by exceptionally-preserved, uncompressed bones. Preserved materials include one humerus, two scapulae, two coracoids, one vertebra, one rib, and a fragment of the pelvic girdle with diagnostic features of the Pteranodontoidea. Aside from the morphological description of the new specimen, we also discuss its ontogeny, associated fauna, and the importance of geographic and stratigraphically controlled pterosaur collections, especially within the context of the Araripe Basin.

1. Introduction

Pterosaurs were the first vertebrates with clear adaptations for powered flight. Among these adaptations, the bone pneumatization makes skeletal remains extremely delicate and unsuceptible to fossilization (Elgin and Hone, 2013). The Araripe Basin (Northeastern Brazil) is one of the most important deposits for the study of pterosaurs, producing fossils with high preservation quality and relative abundance. Within the calcareous concretions from the Romualdo Formation (Early Cretaceous) the preservation is mostly tridimensional (Maisey, 1991), and several fairly complete specimens are known, including skulls and articulated postcranial remains (Price, 1971; Wellnhofer, 1977; Kellner, 1984; Dalla Vecchia and Ligabue, 1993; Veldmeijer, 2003; Elgin and Frey, 2011; Pinheiro et al., 2012; Aureliano et al., 2014; Cerqueira et al., 2021).

Since the early days of paleontological research in the Araripe Basin, most of the published specimens lacked accurate collection data, consequence of a long-lasting history of exploration and appropriation originated from scientific colonialism (Gibney, 2014; Cisneros et al.,

2021). It is, thus, common to find Araripe fossils in museums and private collections across the globe, with no or low data of their provenance.

Over the last decade, the number of publications reporting pterosaur findings from the Araripe Basin with more accurate geographic data (identification of the site or quarry and geographic coordinates) has increased. Currently those records correspond to seven reports: (1) one metacarpal bone and one phalanx from the Romualdo Site, Crato – CE (Vila Nova et al., 2011); (2) humeral fragments, pteroid, metacarpal IV, pre-axial and distal syncarpals and phalanges from the Baixa Grande Site, Araripe – CE (Kellner et al., 2013); (3) one ulna from the Zé Gomes Site, Exu – PE (Aureliano et al., 2014); (4) one skull from the São Gonçalo Site, Santana do Cariri – CE (Bantim et al., 2014); (5) a radius fragment, ulna, metacarpals III and IV, carpal and sesamoids from the Lagoa de Dentro Site, Araripina – PE (Duque and Barreto, 2018); (6) phalanges I-III of the three first manual digits and a fragment of the fourth digit from the Cedro Site, Exu – PE (Duque and Barreto, 2018); (7) one rostral fragment from the Zé Gomes Site, Exu – PE (Duque et al., 2022) and (8) phalanges from the Escorrego Site, Ipupi – PE (Duque and Barreto, 2022).

The municipality of Jardim, in Ceará, is known as having produced the historically first fossil fishes from America (Agassiz, 1841; Jordan, 1919). As for pterosaurs, a single specimen was reported for Jardim, AMNH 22555, described by Wellnhofer (1991) as *Anhanguera santanae* and posteriorly reclassified as *Anhanguera* sp. By Pinheiro and Rodrigues (2017). The precise locality of its collection is, however, unknown. AMNH 22555 is currently stored in the collections of the American Museum of Natural History, New York, US.

Although not presenting new information on morphology or taxonomy, the specimens we describe here are relevant for their good preservation, with no signs of flattening or distortions. More importantly, the new specimens add up to the growing record of pterosaurs with geographic and stratigraphic provenance from the Araripe Basin, in a prospect to properly correlate the Araripe Basin faunal successions.

Institutional abbreviations: AMNH, American Museum of Natural History, New York, United States; BSP, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie, Munich, Germany; MCNHB, Museu de Ciências Naturais e de História Barra do Jardim, Jardim, Brazil; MNHS, Museum of Natural History Sintra, Lisboa, Portugal; MPSC, Museu de Paleontologia “Plácido Cidade Nuvens”, Universidade Regional do Cariri, Santana do Cariri, Brazil; NGMC, National Geological Museum of China, Beijing, China; NSM-PV, National Science Museum, Tokyo, Japan; PALEOLAB, Laboratório de Paleontologia do Departamento de Geologia, Centro de Tecnologia e Geociências da Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Brazil; PIN,

Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia; RGM, Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden, Netherlands; SMNK, Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe, Karlsruhe, Germany; SMNS, Staatliche Museum für Naturkunde Stuttgart, Stuttgart, Germany; UvA M, Geological Institute of the University of Amsterdam, Netherlands; YPM, Peabody Museum of Natural History, New Haven, United States.

2. Geological setting

The Araripe Sedimentary Basin comprehends parts of Ceará, Piauí and Pernambuco states (Northeastern Brazil), within the longitudes 38° 30' to 40° 55' W and latitudes 7° 05' to 7° 50' S (Viana and Neumann, 2002). The basin is limited to the North by the Patos Lineament and, to the South, by the Farias Brito fault (Viana and Neumann, 2002).

The age of the Romualdo Formation corresponds to the palynozone P-270 (Regali et al., 1974) – Late Aptian, with the occurrence of *Sergipea variverrucata*, and the ostracods assemblage from the *Damonella grandis* biozone (Biozone O11) (Weber, 1964 in: Brito et al., 1984). This establishes the Romualdo Fm. age within the Alagoas local stage (Aptian/Albian) (Brito et al., 1984). Recently, Barreto et al. (2022) established an absolute date of 110 ± 7.4 Ma for an outcrop of the Romualdo Formation.

The Sobradinho Site (24 M 0482 006 9163052) is located about 25 km from Jardim (Fig. 1), southernmost Ceará state, Cariri microregion.

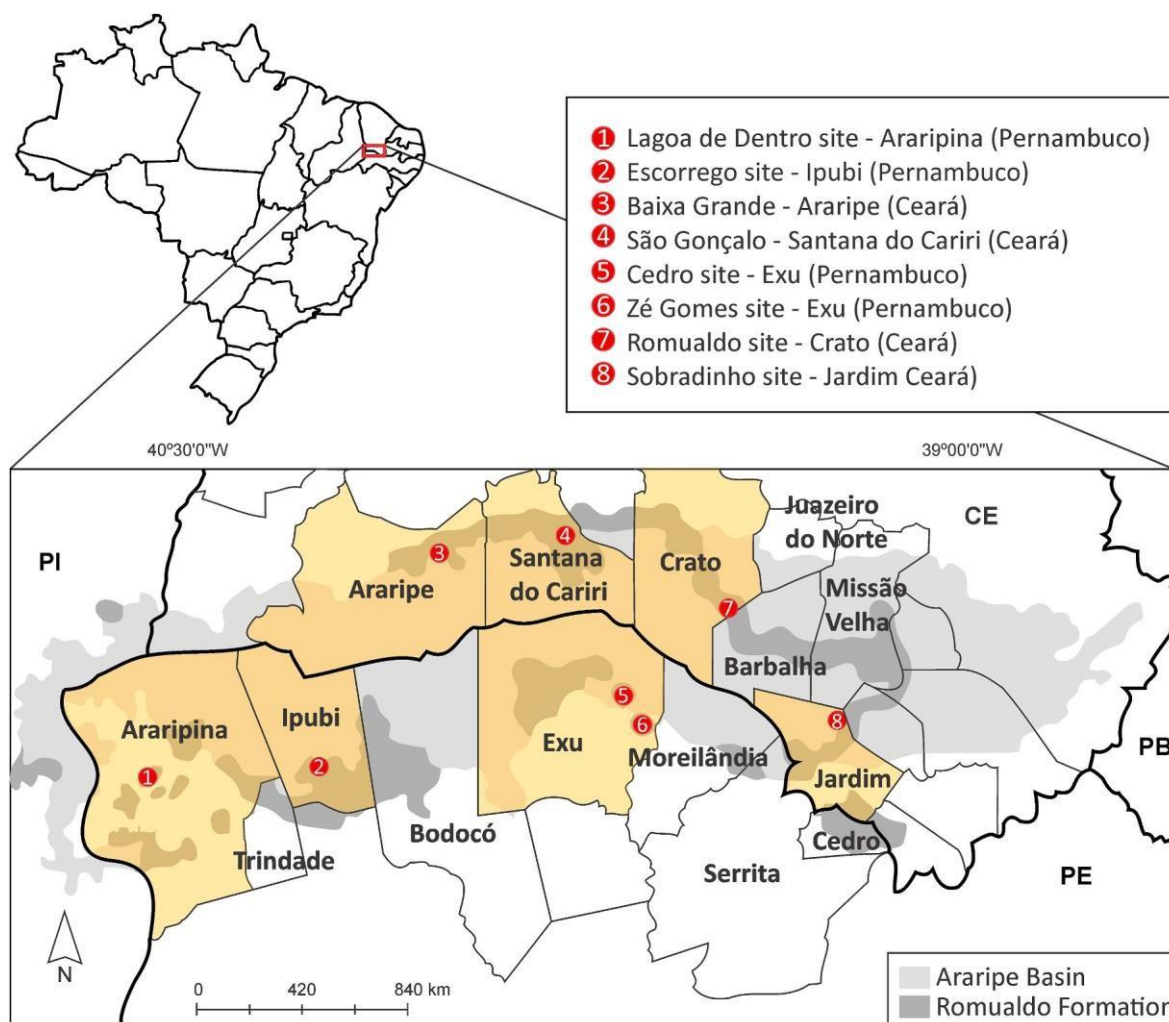


Fig. 1. (A) Location map of the Araripe Basin, Northeastern Brazil, highlighting the municipalities where geographical procedance of pterosaurs is found, indicating the location of each fossiliferous site. Modified from Coutinho et al. (2021).

3. Materials and methods

The studied material, collected in the Sobradinho Site, is now part of the paleontological collection of the Museu de Ciências Naturais e de História Barra do Jardim (MCNHB), in Jardim, Ceará, Brazil. The material consists of three specimens preserved in calcareous concretions from the Romualdo Formation. Field collection of the specimens occurred in distinct moments: firstly, one isolated left humerus (MCNHB 363) was recovered from a limestone concretion, being fol-

lowed by a partial pelvic girdle (MCNHB 341) and a nodule containing two scapulae, two coracoids, one vertebra and one rib (MCNHB 340).

The Sobradinho Site is considered as the type section for the Romualdo Formation (Custódio et al., 2017). All specimens presented here come from the shale layer between 5 and 10 m in the 50-m stratigraphic section.

The specimens went through preliminary preparation at the MCNHB. Their complete isolation from the matrix, however, required mechanical preparation techniques (Santos, 1985; May et al., 1994) in PALEOLAB. Preparation was conducted with the aid of manual tools, such as chisels, and a diamond disc coupled to a rotary tool. Photographs were taken with a Canon EOS Rebel camera, being posteriorly edited with Adobe Photoshop® CC and CorelDRAW® 2019 softwares. For the measurements, we used a universal digital pachymeter. Araripe Basin anhanguerids and related taxa were used for comparison (Table 1).

4. Results

4.1. Systematic paleontology

Pterosauria Kaup, 1834.

Pterodactyloidea Plieninger, 1901.

Ornithocheiroidea Seeley, 1870 sensu Kellner (2003).

Pteranodontoidea Marsh, 1876 sensu Kellner (2003).

Lanceodontia Andres et al., 2014.

Anhangueridae Campos and Kellner, 1985.

Anhangueridae indet.

Material. MCNHB 363, one complete left humerus.

Horizon, Age, and Location. Romualdo Formation, Early Cretaceous, Aptian-Albian of the Araripe Basin. The specimen was collected in the Sobradinho Site, Jardim, Ceará Northeast Brazil.

Comparative Description. Pterosaur humeri are relatively common in the Romualdo Fm. Fossil record, and the overall morphology of specimen MCNHB 363 is in agreement with several previous descriptions (De Buissonje, 1980; Wellnhofer, 1985, 1991; Kellner and Tomida, 2000; Veldmeijer, 2003; Veldmeijer et al., 2005; Bantim et al., 2021). The specimen consists of a left humerus measuring 188 mm in length (Fig. 2). It is stout and distally expanded, with a comparatively narrow diaphyseal portion (less than 20 mm in diameter). The most evident structure of the specimen is its prominent deltopectoral crest. Initially, MCNHB 363 was not completely isolated from the rock

matrix, and the proximal region was prepared for this study. The bone is almost complete, reflecting its original shape, even though some parts of its surface lack the outermost bone layer. The proximal region (in dorsal view) is slightly fragmented, and preparation marks are evident on the processus medialis (pm).

The proximal articulation surface (excluding the deltopectoral crest) has a maximum width of 46 mm, being stomach-shaped (Fig. 2E). Its overall shape is similar to what is displayed by specimens we have compared. In ventral view, the proximal epiphysis bears a depression that extends in the distal direction until about one-third of the bone, being limited by the deltopectoral crest (dpc). The dorsal surface is convex and displays a well-developed pneumatic foramen (pfo).

On the ventral part of the distal epiphysis, there is a depression that extends until one-third of the bone in proximal direction, being limited by a prominent muscular scar (mus), where the bone surface is convex. In its mid-length, the bone has an oval transverse section.

Table 1

Specimens used in the comparison.

Specimen	First description	Current taxonomy	References
AMNH 22552	<i>Santanadactylus pricei</i>	<i>Santanadactylus pricei</i>	Wellnhofer (1991); Kellner and Tomida (2000)
AMNH 22555	<i>Anhanguera santanae</i>	<i>Anhanguera</i> sp.	Wellnhofer (1991); Pinheiro and
AMNH 22569	Pterodactyloidea	Pterodactyloidea	Rodrigues (2017) Bennett (1990)
BSP 1980 I 43	indet. <i>Santanadactylus pricei</i>	indet. <i>Anhanguera</i> sp.	Wellnhofer (1985); Kellner (1990); Pinheiro and Rodrigues (2017) Wellnhofer (1985); Kellner (1990);
BSP 1982 I 89	<i>Santanadactylus araripensis</i>	<i>nomen dubium</i>	Wellnhofer (1985); Kellner (1990); Pinheiro and Rodrigues (2017) Wellnhofer (1985); Kellner (1990);
BSP 1982 I 92	<i>Santanadactylus</i> cf. <i>S. araripensis</i>	Pterodactyloidea	Rodrigues (2017) Wellnhofer (1991); Kellner (1990)
BSP 1991 I 27	<i>Brasileodactylus</i> sp.	Anhanguerinae	Veldmeijer et al. (2009); Buchmann et al. (2021)
MN 6594-V	<i>Tropeognathus</i> cf. <i>T. mesembrinus</i>	<i>Tropeognathus</i> cf. <i>T. mesembrinus</i>	Kellner et al. (2013)
MNHS/00/85	<i>Barbosania gracilirostris</i>	<i>Barbosania gracilirostris</i>	Elgin and Frey (2011)
MCT 1838-R	Anhangueridae	Anhangueridae	Kellner et al. (2013)
MPSC R 1395	indet. Anhangueridae	indet. Anhangueridae	Kellner et al. (2013); Bantim et al. (2021)
NSM-PV 19892	<i>Anhanguera piscator</i>	<i>Anhanguera piscator</i>	Kellner and Tomida (2000)
PIN 5028-3	Ornithocheiroidea	Ornithocheiroidea	Averianov et al. (2007)
RGM 401 880	<i>Coloborhynchus spielbergi</i>	<i>Anhanguera spielbergi</i>	Veldmeijer (2003)
SMNK PAL 1132	<i>Arthurdactylus conandoylei</i>	<i>Arthurdactylus conandoylei</i>	Frey and Martill (1994)
SMNK PAL 1133	<i>Coloborhynchus robustus</i>	<i>nomen dubium</i>	Elgin (2015); Rodrigues and Kellner (2013); Pinheiro and Rodrigues (2017)
SMNS 55409	<i>Coloborhynchus araripensis</i>	<i>nomen dubium</i>	Veldmeijer (2002); Kellner (1990); Pinheiro and Rodrigues (2017)
UVA M 4894	<i>Santanadactylus brasiliensis</i>	Pteranodontidae	De Buissonje (1980); Bennett (1989)
NGMC 99-07-011	<i>Istiodactylus sinensis</i>	<i>Istiodactylus sinensis</i>	Andres and Ji (2006)
IVPP V18932	<i>Hamipterus tianshanensis</i>	<i>Hamipterus tianshanensis</i>	Wang et al. (2014)
SMNK PAL 1137	<i>Tapejara wellnhoferi</i>	<i>Tapejara wellnhoferi</i>	Eck et al. (2011)
YPM 1175	<i>Pteranodon</i>	<i>Pteranodon</i>	Williston (1897); Bennett (1991), 2001
MN 6588-V	Tapejaridae	Tapejaridae	Sayão and Kellner (2006)
LPU 1535	Tapejaridae	Tapejaridae	Cheng et al. (2021)
GP/2 E 9266	<i>Tupandactylus navigans</i>	<i>Tupandactylus navigans</i>	Beccari et al. (2021)

The caput humeri (ch) of MCNHB 363 is smooth and presents a low convexity, like what is displayed by other Anhangueria humeri (NSM-PV, 19892; AMNH 22555; RGM 401 880; MPSC R 1395). This differs from the well-marked crest present in AMNH 22555; Uva M 4894 and BSP 1982 I 89. This distinct crest was considered by Kellner and Tomida (2000) as ontogenetic in nature, with no taxonomic value (*contra* Wellnhofer, 1985). This assumption was, however considered as unlikely by Veldmeijer (2006) when this author described *Anhanguera*

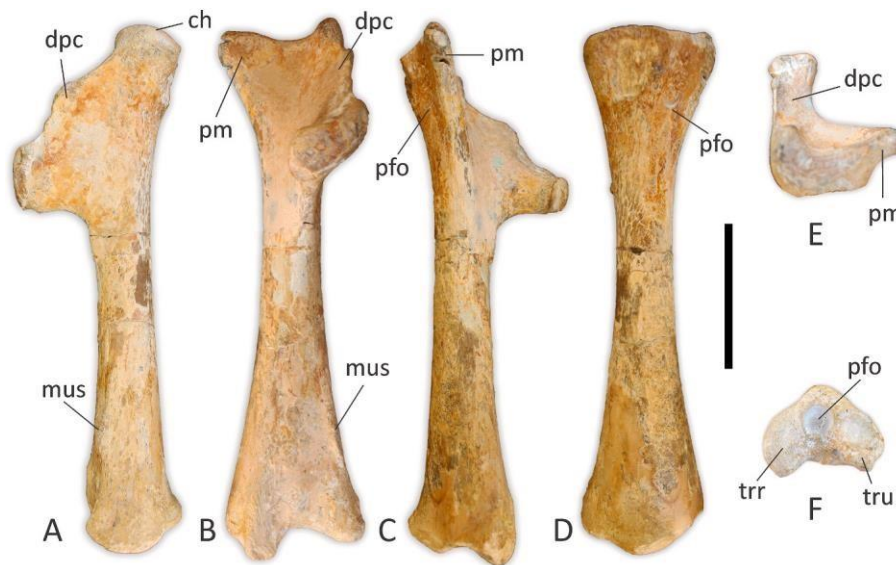


Fig. 2. MCNHBJ 363, left humerus. Photographs in lateral (A), ventral (B), medial (C), dorsal (D), proximal (E), and distal (F) views. Abbreviations: ch, caput humeri; pfo, foramen pneumaticum; mus, muscle scar; pm, processus medialis; trr, trochlea radialis; tru, trochlea ulnaris. Scale bar = 5 cm.

spielbergi.

The processus medialis (pm) is a posteriorly-directed expansion, extending from the proximal epiphysis towards the humeral shaft. In proximal view, this process displays a low angle in the dorsal direction, similar to what is seen in NSM-PV 19892; BSP 1982 I 92; BSP 1982 I 89; SMNS 55409; RGM 401 880 and MPSC R 1395, a feature unnoticeable in BSP 1991 I 27 and AMNH 22552. The pm bears a pneumatic foramen (pf) in its dorsal surface, a typical feature of Lanceodontia, displayed for instance in *Istiodactylus sinensis* (Andres and Ji, 2006), *Brasileodactylus* sp. (BSP 1991 I 27) and anhanguerids. There is no pfo in the anterior ventral surface, a feature is displayed by *Hamipterus tianshanensis* (Wang et al., 2014), *Tapejara wellnhoferi* (Eck et al., 2011), Pteranodontinae and Azhdarchoidea.

The deltopectoral crest (dps) is substantially larger than the processus medialis. It extends in ventral direction, starting as a thin flange that expands medially, ending in a slight medially-directed bend, where the crest thickens. In lateral view, the crest margin is straight, being sloped about 40° from the main axis of the bone. This angle is abrupt when compared to what is displayed by NSM-PV 19892, BSP 1991 I 27 and MPSC R 1395, being similar to AMNH 22552. The specimens BSP 1980 I 43, AMNH 22555, Uva M 4894, and RGM 401 880 have deltopectoral crests with inclined proximal margins, differing from MCNHBJ 363.

The right humerus of specimen BSP 1982 I 89 (the holotype of “*Santanadactylus araripensis*”, later regarded as *Anhanguera* sp. (Pinheiro and Rodrigues, 2017)) is incomplete, lacking the distal part of its deltopectoral crest. However, the remaining of this bone is strikingly similar to MCNHBJ 363, apart from being 52 mm shorter.

Still in lateral view, the extremity of the deltopectoral crest expands beyond the remaining of the crest outline, what differs from other specimens we used for comparison purposes (Table 1). Albeit less developed, specimens like BSP 1991 I 27 (*Brasileodactylus* sp.) and AMNH 22552 (referred to *Santanadactylus pricei*) are the only ones that have a similar crest outline. This character is the main feature (apart from the smaller size) that distinguishes MCNHBJ 363 from *A. piscator*.

The main surface of the deltopectoral crest is concave in ventral view, and displays conspicuous muscle scars, similar to what was described for similar taxa (Wellnhofer, 1985, 1991; Kellner and Tomida, 2000; Veldmeijer, 2006; Elgin and Frey, 2011). An additional muscle scar is noticeable ventrolaterally, close to the distal epiphysis. This condition is also similar those of other anhanguerians we used for

comparison (see Table 1).

The distal articulation surface has a roughly triangular outline (50 mm of maximum width), and this is a common condition among anhanguerians (e.g. Wellnhofer, 1985, 1991; Kellner e Tomida, 2000). Between the trochlea ulnaris (tru) and the trochlea radialis (trr), there is a large circular pneumatic foramen (10 mm in diameter). Albeit smaller, an additional foramen is located close to the trochlea ulnaris, being also visible in the ventral view.

Wellnhofer (1985) identified two small structures as the trochlear epiphyses in distal end of the BSP 1982 I 92 humerus. Kellner and Tomida (2000) reported an unfused epiphysis, placed close to the ventral end of the distal articulation in the NSM-PV 19892 (*Anhanguera piscator*) humerus, distal to the pneumatic foramina. Elgin and Frey (2011) described an isolated bone near the distal margin of *Barbosania gracilirostris* (MNHS/00/85) humerus, similar to what was reported by Bantim et al. (2021) in MPSC R 1395. A similar structure was not found in the specimen we describe, nor in AMNH 22552, BSP 1982 I 89, SMNK PAL 1133, RGM 401 880, PIN 5028-3, and SMNS 55409. Bennett (1993) considered the grade of epiphyseal fusion as a proxy of ontogenetic maturity in *Pteranodon*, in which a secondary nucleus of ossification fuses to the bone in mature individuals. In MCNHBJ 363 this second ossification was, most likely, unfused and lost.

Anhangueridae indet.

Material. MCNHBJ 340 a single limestone concretion preserving two scapulae and coracoids, one vertebra, and one rib.

Horizon, Age, and Location. Romualdo Formation, Early Cretaceous (Aptian-Albain) of the Araripe Basin. Sobradinho Site, Jardim municipality, Ceará, Northeast Brazil.

Comparative Description. MCNHBJ 340 are shoulder girdles associated to a disarticulated vertebra and rib.

The shoulder girdle elements of MCNHBJ 340 are well preserved, being the scapulae and coracoids unfused. The lack of fusion, considered as an ontogenetic feature, is indicative of immature animals (Kellner and Tomida, 2000). The bones present a morphology comparable to those of Pteranodontoidea, being similar to what was previously described for anhanguerids.

All of the bones that compose MCNHBJ 340 come from the same individual, even though there are slight differences between the left and right scapulae. The processus scapularis (prscap) of the right scapula was eroded, damaging all its margin until the glenoid fossa. In the left scapula this margin is concave. Other differences between both bones

are more subtle or related to preservation, such as the shape of the articulation surfaces of the scapula with the vertebra (acv) (Fig. 3).

As occur in AMNH 22555 (*Anhanguera* sp.), and *Anhanguera piscator*, the scapulae present pneumatic foramina closer to their posterior margins, in ventrolateral view. The surface of the suture with the coracoid is slightly eroded in both scapulae, where it is possible to observe the trabeculae. Some degree of erosion is also observable closer to the medial region. The curvature in ventral direction is more expressive than in AMNH 22555, being more similar to *A. piscator*.

A remarkable difference between MCNHBJ 340 and AMNH 22555 (*Anhanguera* sp.) is that the proximal region of the articulation surface with the coracoid (sco) is more developed in the latter, shaping a shallow crest in the anterior view that is not observed in MCNHBJ 340. In comparison with *A. piscator*, the prsca is better developed, and the posterior margin extending to the glenoid fossa displays a deeper concavity.

The *Brasileodactylus* sp. (BSP 1991 I 27) described by Veldmeijer et al. (2009) preserves a pair of scapulae and coracoids with a very similar morphology to the specimens described herein. In spite of that, the scapulae of BSP 1991 I 27 are more ventrally bended, similar to those of *Anhanguera spielbergi* (RGM 401 880).

The right and left coracoids of MCNHBJ 340 do not show any significative difference between each other (Fig. 4). Both coracoids have signs of erosion on the processus coracoidalis (prcor), which is more evident in the right coracoid. The left coracoid also presents erosion in its articulation surface with the scapula. The coracoids are less stout than the scapulae, despite being longer. They present expansions in their proximal ends and a reduced articulation surface with the sternum.

Similar to the scapulae, the overall morphology of the coracoids agrees with AMNH 22555 (*Anhanguera* sp.) and NSM-PV 19892 (*Anhanguera piscator*), with some small differences. The articulation surface (asc) of the right coracoid is smoother than in AMNH 22555, being thus closer to NSM-PV 19892. The processus coracoidalis of AMNH 22555 deviates from the axis of the bone proximally, differing from *A. piscator* and MCNHBJ 340. A similar feature shared between those three specimens is the oval, posteriorly expanded articular surface.

The shoulder girdle of MCNHBJ 340 has an interesting proportion between its two composing bones (Table 2), with a particularly short coracoid in comparison with the scapula (sca/cor = 0,74). Albeit this is the rule for pteranodontoids (Kellner, 1996), anhanguerids present proportionally shorter scapulae than what is observed in the new specimen (Kellner and Tomida, 2000).

Vertebra and rib: Only one vertebra and one rib were preserved in MCNHBJ 340, what makes comparisons limited due to the paucity of data. When compared to previously described Araripe Basin pterosaur vertebrae (e.g. Wellnhofer, 1985, 1991; Kellner and Tomida, 2000; Veldmeijer et al., 2009; Veldmeijer, 2003), the new specimen shows similarities with posterior cervical or anterior dorsal elements.

The vertebra (Fig. 5A–D) is procalic, with a robust and large (albeit broken) neural spine. The right prezygapophysis is broken, but the left one reveals that this structure was considerably expanded anteriorly, with articulation surfaces facing dorsomedially. Two foramina are present below the prezygapophysis articulation facet. The postzygapophyses are small. The right transverse process is slightly smaller than the neural spine, forming an angle of 90° with the latter. The left transverse process was not preserved. The neural canal is triangular, with rounded edges, and the two pneumatic foramina are placed on its sides in posterior view.

The pneumatic foramina are diagnostic of a highly pneumatized vertebra. The ventral portion of the neural arc is smooth, expanding into the prezygapophysis. The cotyle and condyle have an oval, transversely elongate shape, and the condyle presents two small pointed processes in its ventral margin. In ventral view, the centrum has similar length and width, with concave lateral margins pierced by small pneumatic foramina.

MCNHBJ 340 vertebra is comparable with the ninth cervical vertebrae of the specimens BSP 1991 I 27 (*Brasileodactylus* sp.) and AMNH 22555 (*Anhanguera* sp.). The latter present small rectangular processes on the ventral edges of their cotyles, a feature absent in MCNHBJ 340. The main differences between the BSP 1991 I 27 and the new vertebra is that, in the former, the angle of the neural spine and the transverse process is greater than 90°. Also, in anterior view, BSP 1991 I 27 displays crests extending along the neural canal, from the larger foramina towards the neural spine. In addition, the neural canal of BSP 1991 I 27, corresponding to the ninth cervical vertebra, is rounded. AMNH 22555 ninth cervical vertebra has a subtriangular neural canal with rounded edges, but bears more obtuse angles than what is displayed by MCNHBJ 340. Also, the same element of AMNH 22555 has slenderer prezygapophyses and better developed postzygapophyses.

The rib (Fig. 5E–F) is a small structure, distally broken and missing most of its tubercle. The bone between the tuberculum and the capitulum is very thin, so a piece of limestone matrix was kept to protect the rib. A pneumatic foramen is placed between the capitulum and the tuberculum. The rib shaft is arched, with oval transverse section and

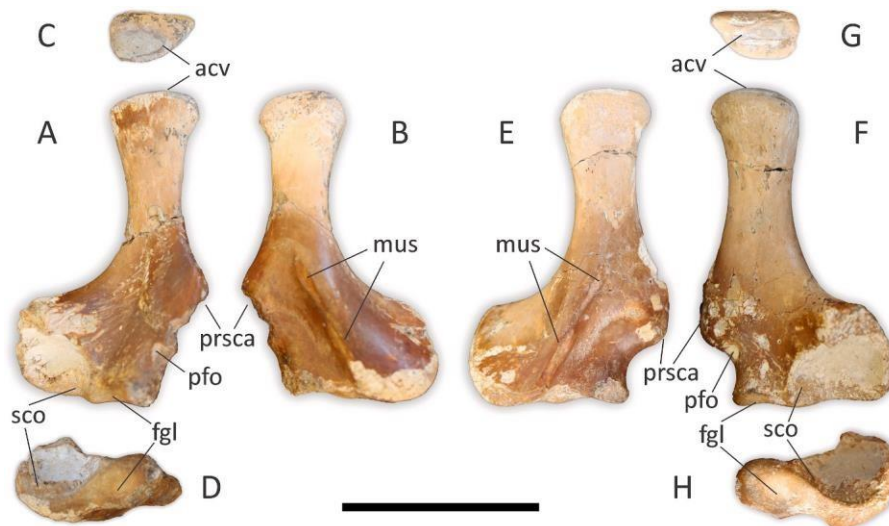


Fig. 3. MCNHBJ 340, right scapula (A, B, C, D) and left scapula (E, F, G, H). Photos in ventral (A, F), dorsal (B, E), medial (C, G), and lateral (D, H) views. Abbreviations: ass, articular surface of the scapula; fgl, fossa glenoidalis; mus, muscle scar; pfo, pneumatic foramen; prsca, processus scapularis; sco, articulation facet to the coracoid. Scale bar = 5 cm.

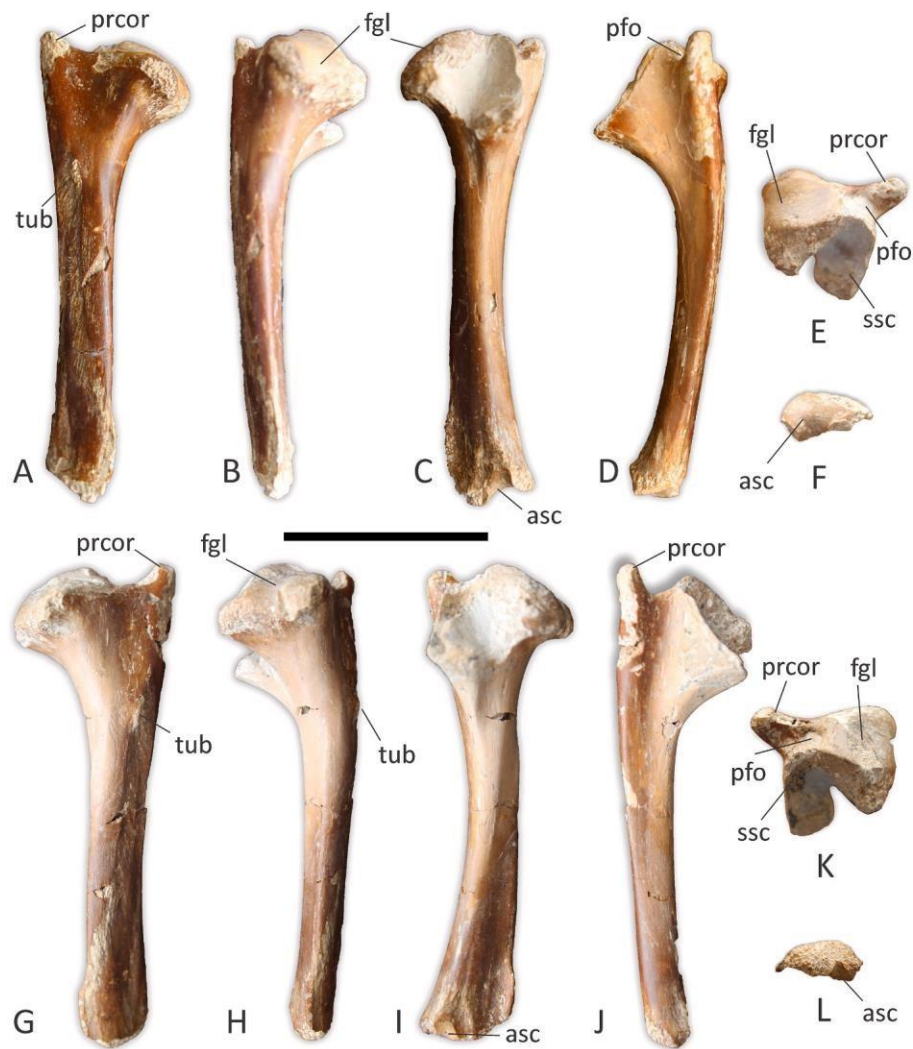


Fig. 4. MCNHBJ 340, left (A, B, C, D, E, F) and right (G, H, I, J, K, L) coracoid. Photographs in lateral (A, G), posterior (B, H), medial (C, I), dorsal (D, J), anterior (E, K) and ventral (F, L) views. Abbreviations: asc, articular surface of the coracoid; fgl, fossa glenoidalis; pfo, pneumatic foramen; prcor, processus coracoidalis; ssc, the surface of the suture against the scapula; tub, tubercle. Scale bar = 5 cm.

Table 2

Measurements of the scapulae and coracoids (in mm).

Left scapula length	82	Right scapula length	82
Maximum width of the left scapula proximal articulation	44	Maximum width of the right scapula proximal articulation	45
Maximum width of the left scapula distal articulation	24	Maximum width of the right scapula distal articulation	24
Left coracoid length	112	Right coracoid length	109
Maximum width of the left coracoid proximal articulation	37	Maximum width of the right coracoid proximal articulation	38
Maximum width of the left coracoid distal articulation	19	Maximum width of the right coracoid distal articulation	20

smooth surface. The rib morphology reveals similarities with the cervical ribs of AMNH 22555, BSP 1991 I 27, and the holotypes of *Anhanguera piscator* and *A. spielbergi*.

Anhangueridae indet.

Material. MCNHBJ 341, a right pelvis partial that includes ischium, pubis, and part of the ilium.

Horizon, Age, and Location. Romualdo Formation, Early Cretaceous (Aptian-Albain) of the Araripe Basin. This specimen was also collected from the Sobradinho Site, Jardim municipality, Ceará, Northeast Brazil.

Comparative Description. Specimen MCNHBJ 341 consists of an isolated right pelvis, preserved in three dimensions and broken in some portions.

The pre-acetabular portion of the ilium is broken in a region close to the articular surface for the first sacral vertebra (asv. 1) (Fig. 6). The outline of the breakage reveals a circular transversal section. The iliac blade is slightly medially bended, forming a wide angle between it and the anterior margin of the pubis. It is not possible to infer the length of the pre-acetabular portion. As an Ornithocheiroidea feature, however, the pre-acetabular region should measure more than half of the ilium length (Hyder et al., 2014). Also, the dorsal inclination angle in this taxon is typically larger than 90° (Wellnhofer, 1985; Hyder et al., 2014).

The post-acetabular process is incomplete. Its preserved part is short and presents a medially-directed curvature. In medial view, the ilium has three elongated concavities, which is similar to other anhanguerid specimens (such as *Anhanguera piscator* holotype). Those concavities are interpreted as articular facets for the sacral vertebrae. The cranial facet is located at the pre-acetabular process, while the second (asv. 2) and the third (asv.3), lie close to the mid-portion of the acetabulum.

The pubis and ischium are laterally flat, blade-shaped bones, with approximately the same size and shape, but bear significative differences. The dorsal portion of both bones is thick, massive, becoming gradually, laterally compressed in ventral direction, also bending

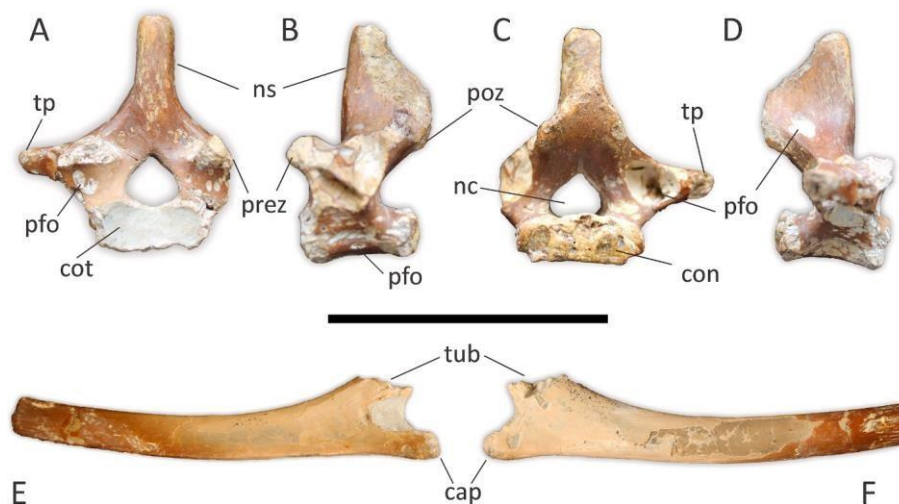


Fig. 5. MCNHBJ 340, posterior cervical vertebra and a left dorsal rib. Photos in anterior (A, E), left lateral (B), posterior (C, F), and right lateral (D) views. Abbreviations: cap, capitulum; con, condyle; cot, cotyle; nc, neural canal; ns, neural spine; pfo, pneumatic foramen; prez, prezygapophysis; poz, postzygapophysis; tp, transverse processes; tub, tubercle. Scale bar = 5 cm.

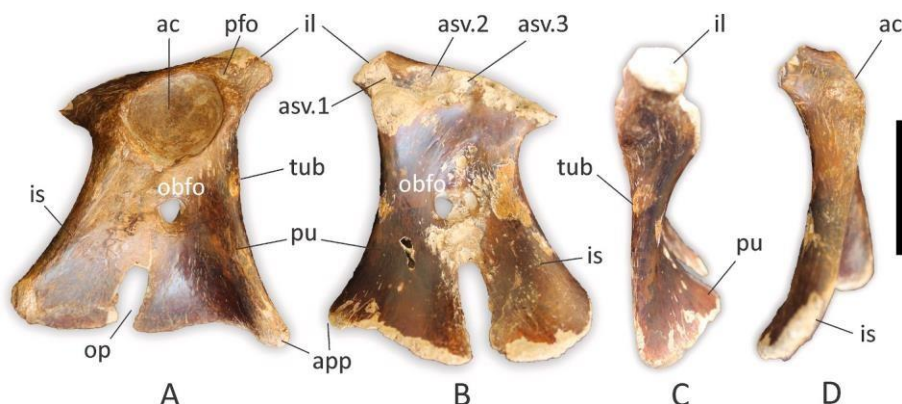


Fig. 6. MCNHBJ 341, right pelvis, photos in lateral (A), medial (B), cranial (C), and caudal (D) views. Abbreviations: ac, acetabulum; asv, articular surface for sacral vertebra; app, articular surface for prepubis; il, ilium; is, ischium; obfo, obturator foramen; ipop, ischiopubic opening; pu, pubis; tub, tubercle. Scale bar = 5 cm.

inwards, resulting in a twisted shape.

The pubis and ischium are fused to the ilium and partially fused to each other. Between those elements, it is visible a subtle suture line that crosses the acetabulum and ends in a large ischiopubic opening, crossing the obturator foramen (obfo). The obfo is a large aperture located in a shallow depression, posteroventrally to the acetabulum and piercing the posterior part of the pubis. Two pneumatic foramina are visible on the interior margin of the obfo.

The anterior margin of the pubis and the posterior part of the ischium are concave, and the posterior portions of the two bones are curved in the medial direction. Their ventral margins are eroded. A small tubercle is present on the anterior margin of the pubis, ventral to the acetabulum. This structure was probably a muscle insertion, similar to what was proposed for *Anhanguera spielbergi* (RGM 401 880).

Between the three pelvic bones, there is a large oval acetabulum with 32 mm in its largest diameter. The acetabulum is fully fused but bears two raised lines on its anterior and caudal borders. This suture indicates that the largest part of the acetabulum is dorsally formed by the ilium, with an antero- and posteroventral contributions, respectively, of the pubis and ischium. A depression placed on the posteroventral margin of the acetabulum corresponds to the ischiopubic suture. A foramen is placed between the base of the pre-acetabular process of the ilium and the acetabulum.

The morphology of the pelvic girdle shows almost no variation

within the Ornithocheiroidea aside clear ontogenetic changes. The latter turn, in are mostly related to proportions and the presence or absence of clear, suture lines (Hyder et al., 2014). At least seven pterosaur pelvic girdles have already been reported for the Araripe Basin, but those are mostly incomplete.

The main difference between MCNHBJ 341 and specimens of *Anhanguera* sp. AMNH 22555 (Wellnhofer, 1991) and *Anhanguera piscator* NSM-PV 19892 (Kellner and Tomida, 2000) relate to the complete fusion of the pelvic bones, absent in these later. AMNH 22555 and NSM-PV 19892 also display unfused cranial bones and disarticulated scapulocoracoids, most likely representing immature individuals. As such, MCNHBJ 341 can be assigned to an older individual, when compared to AMNH 22555 and NSM-PV 19892.

The holotype of *Anhanguera spielbergi* (RGM 401 880) has a robust skull with fused bones, a fully fused pelvis, and scapulocoracoids, without evidence of sutures in pelvis and presenting a pair of ischiopubic openings (Veldmeijer, 2003).

Arthurdactylus conandoylei is a Pterodactyloidea closely related to Anhangueridae, described for the Crato Formation bearing a preserved pelvic girdle (Frey and Martill, 1994). Its holotype (SMNK PAL 1132) differs from AMNH 22555 and NSM-PV 19892 in having a more oval ischiopubic opening, similar to the condition displayed by MCNHBJ 341.

The anhanguerid SMNK PAL 1133 (Elgin, 2015) has a similar

morphology to MCNHBJ 341, but this comparison is hindered by the fact that the ischium is incomplete in the former. It is, thus, not possible to know for sure if there is an opening between the ischium and the pubis or the former has a fused ischiopubic plate. SMNK PAL 1133 also displays correlates of a mature ontogenetic stage, such as fused scapulocoracoids, sacral vertebrae, and pelvic bones. A completely fused ischiopubic plate is regarded as typical of osteologically mature individuals (Bennett, 1990; Hyder et al., 2014).

Pteranodon pelvic girdles have laterally closed ischiopubic plates, but the overall shape of bones differ from Araripe Basin anhanguerids, mainly due to the presence of post-acetabular processes fused to the neural spines of the posterior synsacra in *Pteranodon* (Williston, 1897; Bennett, 1991, 2001).

Kellner et al. (2013) described a *Tropeognathus mesembrinus* (MN 6594-V) specimen with preserved pelvic girdle, but the material is not complete, limiting the comparison. In this case, it is possible to observe that the pre-acetabular process of MN 6594-V ilium is robust, being larger than the acetabulum, while the opposite occurs in the MCNHBJ 341. It is not clear, however, if this character is ontogenetically controlled.

The Crato Formation tapejarids (e.g. Kellner, 1995; Sayão and Kellner, 2006; Cheng et al., 2021 e Beccari et al., 2021) have plate-shaped pubes and ischia. Their morphology, however, differs from anhanguerids, and it was confirmed by Sayão and Kellner (2006) that this condition is of systematic, rather than ontogenetic, value.

4.2. Associated fauna

The exposed section of Sobradinho Site measures about 50 m. Within it, pterosaur fossils were found in a shale layer that ranges from 5 to 15 m. The same layers have already produced plant fragments, coprolites and fish of the genera *Rhacolepis*, *Vinctifer*, and *Cladocyclus*.

Based on information extracted from the MCNHBJ collection database, it was also possible to survey all specimens collected from Sobradinho Site. Most of them, however, lack precise stratigraphic information, so that the survey can only be applied for the outcrop as a whole. There are 117 listed fossils from the locality, 73% consisting of fish, where the most abundant taxa are: *Rhacolepis* (n = 23), *Vinctifer* (n = 22) and *Calamopleurus* (n = 10). Less abundant taxa include *Notelops* (n = 5), *Brannerion* (n = 3), *Araripichthys* (n = 3), *Axelrodichthys* (n = 2) and *Araripelepidotes* (n = 1). The Sobradinho site has also produced crustaceans (including a holotype of *Araripenaeus timidus*, Pinheiro et al., 2014), plants and testudines.

4.3. Stratigraphic correlation among the pterosaur findings in the Romualdo formation

The Sobradinho site presents a stratigraphic column of approximately 100 m thick, the most complete of the Romualdo Formation (Custódio et al., 2017). In the present study, the upper 50 m of this exposure were analyzed, where the pterosaur fossils were found along the first 5 and 10 m (Fig. 7).

Few studies on pterosaurs from the Santana Group report a precise stratigraphic position of the specimens (Vila Nova et al., 2011; Aureliano et al., 2014; Duque and Barreto, 2018; Duque et al., 2022; b). Vila Nova et al. (2011) used Fara et al. (2005) for the nomenclature of sedimentary layers (names based on informal nomenclature). Here, an attempt was made to correlate the findings of the Sobradinho site with other published data, including a comparison with the results of Fara et al. (2005).

The specimen described by Vila Nova et al. (2011) includes the left wing metacarpal and the first wing phalanx, collected in a 2.48-m-thick stratigraphic section at the Romualdo site, located between the municipalities of Crato and Barbalha (state of Ceará), in the northern region of the Araripe Basin. According to the authors, the fossil was collected in the shale layer called Pós-Lageta, above a level of 8 cm of limestone without invertebrates (Lageta), which should correspond to a basal

portion of the Romualdo Formation.

In the municipality of Exu, in Pernambuco, there are three reports of pterosaurs (Aureliano et al., 2014; Duque and Barreto, 2018; Duque et al., 2022). At the Cedro site, a carbonate concretion containing phalanges was found near the surface of the terrain, at the top of a 2-m shale layer located between two coquinoid limestone layers. At this level, there is a large amount of concretions with coprolites associated with the skulls of the fish *Calamopleurus cylindricus*, as well as *Rhacolepis buccalis*. Septarian concretions are also observed there. With the exception of the occurrence of fish, this level in the Cedro site resembles the “Ovos de Peixe” layer of the Fara et al. (2005) stratigraphy. In the latter, however, the fish *Vinctifer comptoni* is the most abundant. This section corresponds to a portion near the top of the Romualdo Formation.

In Sítio Zé Gomes, also in Exu, there are two pterosaur occurrences, an *Anhanguera* sp. rostrum (Duque et al., 2022) collected on the surface of the terrain, just above a layer of coquina with mollusks and crustaceans, and an ulna obtained below the coquina level (Aureliano et al., 2014). In this outcrop, the vertebrate species that stands out in quantity is *Vinctifer comptoni*, followed by *Tharrhias araripis*, which are also common species in the locality of Parque dos Pterossauros from the study by Fara et al. (2005). However, in this locality, the first species is abundant at the top of the section (layer “Ovo de Peixe”), and the second occurs more in the “Base”, “Lageiro de Peixe” and “Pré-Lageta”. The levels where the pterosaurs from Sítio Zé Gomes were found could be comparable to the “Ovos de Peixe” layer, but septarian nodules were not found in this site. Coquinas are also absent in Parque dos Pterossauros, but pterosaur finds are mainly located in the uppermost portion of the Romualdo Formation.

In Lagoa de Dentro, located in the municipality of Araripina (Pernambuco), also in the southern region of the basin, there also a pterosaur occurrence (Duque and Barreto, 2018). It consists of carpals and fragments of the left wing's radius, ulna, and metacarpals from an indeterminate Anhangueridae. The stratigraphic profile is 5 m thick, starting from the Ipubi Formation. At its top, there are intercalations between shales containing fish-bearing carbonate concretions. The pterosaur specimen was collected from the uppermost shale layer. The most common species from this layer *Vinctifer comptoni* and *Calamopleurus cylindricus*, as well as *Rhacolepis buccalis*, *Axelrodichthys araripensis*, and *Tharrhias araripis*. According to Fara et al. (2005), an intercalation between shales and limestone levels occurs near the base, where lie the levels “Lageiro do Peixe”, “Pré-Lageta” and “Lageta”. There, the most common taxon is *Tharrhias araripis*.

In the municipality of Ipubi (PE), pterosaur bones (possibly phalanges of the wing finger) were also collected (Duque and Barreto, 2022). These specimens were found on the surface, from which a 2-m-deep profile was excavated, revealing eight layers of calcareous sandstone intercalated with shale. Fossil fishes associated with the pterosaur include *Vinctifer comptoni* (N = 12), *Rhacolepis buccalis* (N = 5), *Notelops brama* (N = 5), and *Cladocyclus gardneri* (N = 4). Similar to Lagoa de Dentro, this outcrop resembles the “Lageiro do Peixe”, “Pré-Lageta”, and “Lageta” intercalation (Fara et al., 2005), where the pterosaur could associated to the “Post-Lageta” layer. However, the thickness and quantity of layers differ between the two studies.

5. Discussion

5.1. Ontogeny

It was possible to identify ontogenetic proxies in all the specimens described here. As discussed, the humerus MCNHBJ 363 can be referred to an immature individual because it lacks distal ossification centers. In turn, MCNHBJ 340 was also reminiscent of an immature individual, as the shoulder girdle elements were found unfused and disarticulated, being also smaller when compared to other disarticulated specimens, such as BSP 1991 I 27 (*Brasiliodactylus* sp); NSM-PV 19892 (*Anhanguera piscator*); RGM 401 880 (*Anhanguera spielbergi*) and AMNH 22555

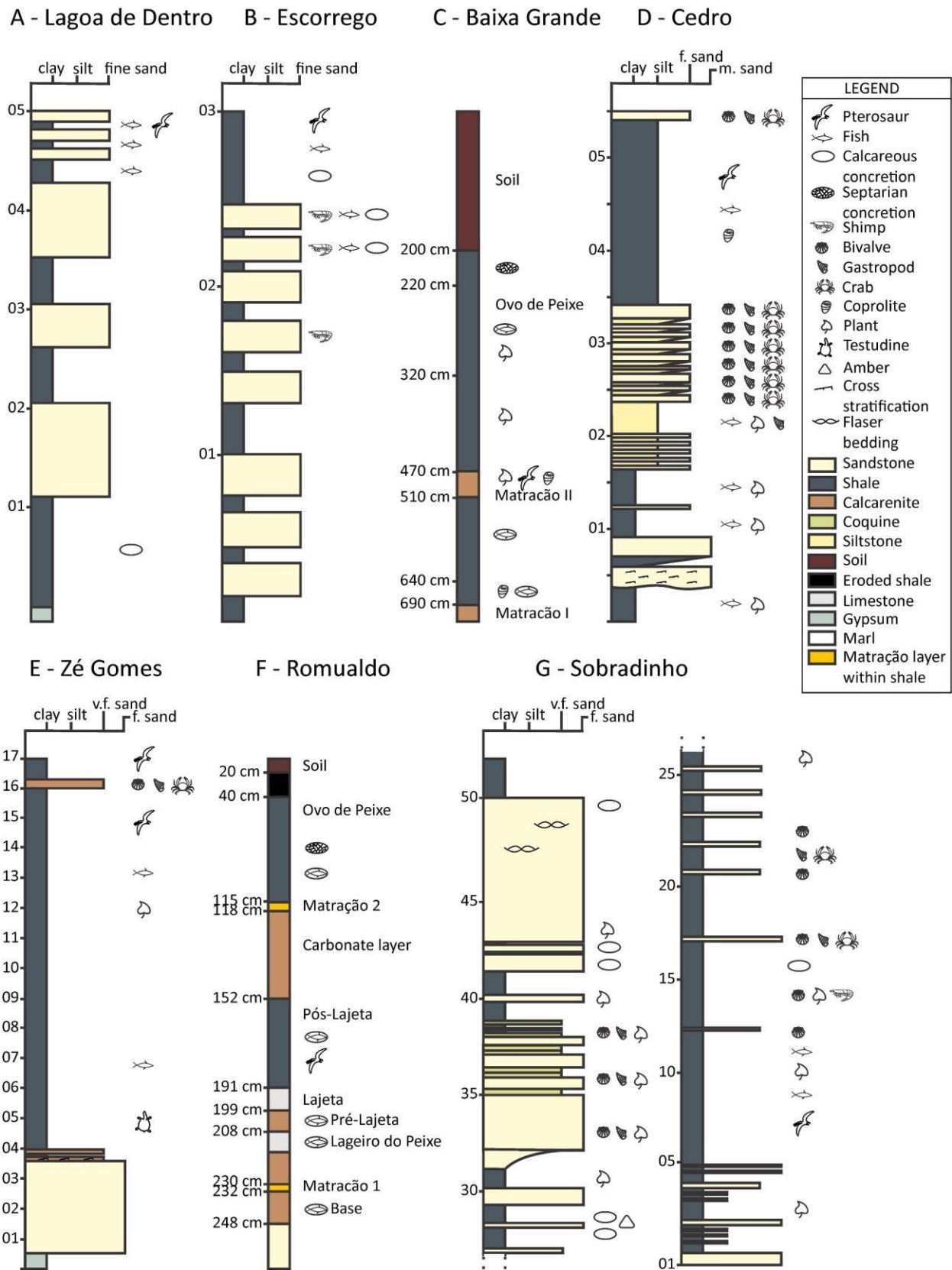


Fig. 7. Stratigraphic section of the localities where pterosaurs with stratigraphic providence are recorded. A, Lagoa de Dentro site, Exu - PE (Duque and Barreto, 2018); B, Escorrego site, Ipubi - PE; C, Baixa Grande site, Araripe - CE (Kellner et al., 2013); D, Cedro site, Exu - PE (Duque and Barreto, 2018); Zé Gomes site, Exu - PE (Duque et al., 2022); Romualdo site, Crato - CE (Vila Nova et al., 2011); Sobradinho site, Jardim - CE. A, C, D, E and F redrawn from the literature.

(*Anhanguera* sp.).

There is no evidence for noticeable development in the vertebra associated to MCNHBJ 340, which is also an indicative of an early ontogenetic stage. However, the specimen is incomplete, so that its position as the ninth cervical element should be regarded with caution. If this particular element had a more anterior position, the absence of a notarium is only expected.

The pelvis of MCNHBJ 340 is fully isolated, being disarticulated from the sacrum. An ischiopubic suture is present between the obturator foramen and the ventral aperture, indicating a not fully developed individual. This is further evidence that pelvic bones in ornithocheirid pterosaurs ossify before a posterior fusion to the sacral vertebrae, following a complete fusion with the ischiopubic plate, which is the last stage of fusion in the pelvic girdle development. Even so, it is possible that at least some of these characters could be influenced by sexual dimorphism, with mobile pelvis in females, making it easier to lay eggs (Bennett, 1994; Lü et al., 2010; Geist et al., 2014).

5.2. Pterosaurs and stratigraphic control

It is consensual that the Santana Group species richness is overestimated, as most of the subtle morphological differences that historically were used as diagnostic for lower-rank clades could be better explained as individual, sexual or ontogenetic variations (Duque et al., 2022).

In addition, according to Pinheiro and Rodrigues (2017), some vertical (temporal) variation in morphology is expected, which would be an alternative interpretation for the Santana Group pterosaur diversity. Since stratigraphically-controlled excavations in the Romualdo Formation evidence faunal turnovers in fish communities (Fara et al., 2005), it is possible that the same occurs for pterosaurs. However, the lack of stratigraphic control for most pterosaur collections makes the recognition of pterosaur successions impossible at this point.

The methodology of Fara et al. (2005) defines layers based on the number and shape of concretions and the diversity of fish species. However, these parameters seem to be very variable along a sedimentary basin with over 12,000 km² of extension (Arai et al., 2004). According to the authors, the section carried out at the Parque dos Pterossauros site (Santana do Cariri - CE) has a thickness of about 2.5 m and is representative of the Romualdo Formation, as all informally recognized levels along the basin are present at the site (Fara et al., 2005). However, it is known that the Romualdo Formation at the Sobradinho site has a section with about 100 m in thickness.

Our interpretations suggest that the section proposed by Fara et al. (2005) does not represent the whole Romualdo Formation, as the thickness, concentration, and size of the carbonate concretions vary along the extent of this unit. There is a variation in the fish community structure, but it is not explained what could drive these changes and why they would be generalized rather than localized. This variation may not correlate with other sites, as the diversity of species may vary depending on the environment in which they lived, not being the same in different geographical positions and ages within the limits of the Araripe Basin.

The use of informal and local nomenclature to name sedimentary layers based on the shape of concretions and diversity of species is valid but can be more useful when associated with a study that identifies formal lithologies and stratigraphic markers in the basin, such as the occurrence of coquinas near the top of the Romualdo Formation, as well as a better identification of the associated fauna.

6. Conclusion

Geographic and stratigraphic control of pterosaur collections and efficient curation of fossils make it possible to carry out integrative studies, which will probably culminate on a better understanding of the Araripe Basin faunal successions, as well as in more productive future field prospections. Here we have described and provided taxonomic

statements for three completely new Romualdo Formation pterosaur specimens, all of them with precise geographic and stratigraphic referencing. In this respect, our work is a new step towards a better understanding of Araripe Basin pterosaur diversity and faunal successions.

CRediT authorship contribution statement

Rudah R.C. Duque: Writing – original draft, Methodology, Investigation, Conceptualization. **Felipe L. Pinheiro:** Writing – review & editing, Supervision, Investigation. **Donatila Luiza Carvalho Coutinho:** Writing – review & editing, Supervision, Data curation. **Alcina Magnólia Franca Barreto:** Writing – review & editing, Supervision, Conceptualization.

Declaration of competing interest

The authors declare the following financial interests/personal relationships which may be considered as potential competing interests: Felipe L. Pinheiro reports financial support was provided by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico.

Data availability

No data was used for the research described in the article.

Acknowledgments

The research group thanks José Álvares Coutinho Júnior and Cláudia Carvalho Coutinho, from the Museu de História Natural de Barra do Jardim for providing the studied materials. The manuscript has been greatly improved by insightful comments by Taissa Rodrigues, Gustavo Oliveira, Borja Holgado, Renan Bantim and an anonymous reviewer. This study was partially financed by a grant from the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq 316811/2021-1 to FLP).

References

- Agassiz, L., 1841. On the fossil fishes found by Mr. Gardner in the province of Ceará, in the north of Brazil. *The Edinburgh New Philosophical Journal* 30, 82–84.
- Andres, B., Ji, Q., 2006. A new species of *Istiodactylus* (Pterosauria, Pterodactyloidea) from the lower cretaceous of Liaoning, China. *J. Vertebr. Paleontol.* 26 (1), 70–78.
- Andres, B., Clark, J., Xu, X., 2014. The earliest pterodactyloid and the origin of the group. *Curr. Biol.* 24 (9), 1011–1016.
- Arai, M., Carvalho, I.S., Cassab, R.C.T., 2004. Bacias sedimentares brasileiras: bacia do Araripe. *Informativo da Fundação Paleontológica Phoenix Journal* 30, 82–84.
- Aureliano, T., Ghilardi, A.M., Duque, R.R.C., Barreto, A.M.F., 2014. On the occurrence of pterosauria in Exu, Pernambuco (lower cretaceous Romualdo Formation, Araripe Basin), northeastern Brazil. *Estudos Geológicos* 24 (2), 15–27.
- Averianov, A.O., Kurochkin, E.N., Pervushov, E.M., Ivanov, A.V., 2007. Two bone fragments of ornithocheirid pterosaurs from the cenomanian of volvograd region, southern Russia. *Acta Palaeontol. Pol.* 50 (2), 289–294.
- Bantim, R.A., Saraiva, A.A., Oliveira, G.R., Sayão, J.M., 2014. A new toothed pterosaur (Pterodactyloidea: Anhangueridae) from the early cretaceous Romualdo Formation, NE Brazil. *Zootaxa* 3869 (3), 201–223.
- Bantim, R.A.M., de Andrade, R.C.L.P., Ferreira, J.S., Saraiva, A.A.F., Kellner, A.W.A., Sayão, J.M., 2021. Osteohistology and growth pattern of a large pterosaur from the lower cretaceous Romualdo Formation of the Araripe Basin, northeastern Brazil. *Cretac. Res.* 118, 104667.
- Barreto, A.M.F., Bertotti, A.L., Sylvester, P.J., Prado, L.A.C., Araripe, R.C., Oliveira, D.H., Tome, M.E.T.R., Lemos, F.A.P., Nascimento, L.R.L., Pereira, P.A., Albayrak, A.I., 2022. U/Pb geochronology of fossil fish dentine from Romualdo Formation, Araripe Basin, northeast of Brazil. *J. S. Am. Earth Sci.* 116, 103774 <https://doi.org/10.1016/j.sames.2022.103774>.
- Beccari, V., Pinheiro, F.L., Nunes, I., Anelli, L.E., Mateus, O., Costa, F.R., 2021. Osteology of an exceptionally well-preserved tapejarid skeleton from Brazil: revealing the anatomy of a curious pterodactyloid clade. *PLoS One* 16 (8), e0254789.
- Bennett, S.C., 1989. A pteranodontid pterosaur from the Early Cretaceous of Peru, with comments on the relationships of Cretaceous pterosaurs. *J. Paleontol.* 63, 669–677.
- Bennett, S.C., 1990. A pterodactyloid pterosaur pelvis from the Santana Formation of Brazil: implications for terrestrial locomotion. *J. Vertebr. Paleontol.* 10, 80–85.
- Bennett, S.C., 1991. Morphology of the Late Cretaceous Pterosaur *Pteranodon* and the Systematics of the Pterodactyloidea. Unpublished Ph.D. dissertation, University of Kansas, Lawrence, p. 680.

- Bennett, S.C., 1993. The ontogeny of *Pteranodon* and other pterosaurs. *Paleobiology* 19 (1), 92–106.
- Bennett, S.C., 1994. Taxonomy and systematics of the late cretaceous pterosaur *Pteranodon* (Pterosauria, Pterodactyloidea). *Occasional Papers of the Natural History Museum* 169, 1–70. University of Kansas.
- Bennett, S.C., 2001. The osteology and functional morphology of the Late Cretaceous pterosaur *Pteranodon*. *Palaeontogr. Am.* 260, 1–112.
- Brito, H.S., Viana, C.F., Praça, U., 1984. Atlas dos ostracodes não marinhos do Brasil (Neojurássico-Eocretáceo). In: Petrobrás Internal Report, p. 214.
- Buchmann, R., Holgado, B., Sobral, G., dos Santos Avilla, L., Rodrigues, T., 2021. Quantitative assessment of the vertebral pneumaticity in an anhanguerid pterosaur using micro-CTscanning. *Sci. Rep.* 11 (1), 18718.
- Campos, D.A., Kellner, A.W.A., 1985. Panorama of the flying reptiles study in Brazil and South America (Pterosauria/Pterodactyloidea/Anhangueridae). *An Acad. Bras. Ciências* 57, 453–466.
- Cerqueira, G., Santos, M., Marks, M., Sayão, J., Pinheiro, F., 2021. A new pterosaur species from the Lower Cretaceous of Brazil and the paleobiogeography of the Tapejaridae (Azhdarchoidea). *Acta Palaeontol. Pol.* 66, 555–570.
- Cheng, X., Bantim, R.A., Sayão, J.M., Zhang, X., Jiang, S., Kellner, A.W., Wang, X., Saraiva, A.A., 2021. Short note on the vertebral column of the tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea) based on a new specimen from the Crato Formation (late aptian, early cretaceous), Northeast Brazil. *J. S. Am. Earth Sci.* 105, 102921.
- Cisneros, J.C., Raja, N.B., Ghilardi, A.M., Dunne, E.M., Pinheiro, F.L., Regalado, F., Omar, R., Sales, M.A., Rodríguez-De La Rosa, R.A., Miranda-Martínez, A.Y., González-Mora, S., Bantim, R.A.M., De Lima, F.J., Pardo, J.D., 2021. Digging deeper into colonial palaeontological practices in modern day México and Brazil. *R. Soc. Open Sci.* 9 (3), 210898.
- Coutinho, D.L.C., Júnior, J.A.C., Coutinho, C.C., Duque, R., Asakura, Y., Brandão, A.M., Barbosa, C.G., Araripe, R.V.C., Junior, B.F.A., Santo, R.B.E., Prado, L.A.C., Barreto, A.M.F., 2021. A coleção paleontológica do Museu de Ciências Naturais e de História Barra do Jardim da Fundação Francisco de Lima Botelho, Jardim, Ceará, Brasil. *Anuário de Geociências* 44, 35670, 1982-3908.2021.44.35670.
- Custódio, M.A., Quaglio, F., Warren, L.V., Simões, M.G., Fürsich, F.T., Perinotto, J.A.J., Assine, M.L., 2017. The transgressive-regressive cycle of the Romualdo Formation (Araripe Basin): sedimentary archive of the early Cretaceous marine incursion in the interior of Northeast Brazil. *Sediment. Geol.* 359, 1–15.
- Dalla Vecchia, F.M., Ligabue, G., 1993. On the presence of a giant pterosaur in the Lower Cretaceous (Aptian) of Chapada do Araripe (northeastern Brazil). *Boll. Soc. Paleontol. Ital.* 32, 131–136.
- De Buisson, P.H., 1980. *Santanadactylus brasiliensis* nov. gen. sp. A longnecked, large pterosaur from the Aptian of Brazil. *Proc. Koninklijke Nederl. Akademie Wetenschappen B* 83 (2), 145–172.
- Duque, R.R.C., Barreto, A.M.F., 2018. New exceptionally well-preserved pterosauria from the lower cretaceous Araripe Basin, Northeast Brazil. *Cretac. Res.* 91, 299–311. https://doi.org/10.11137/2018.1_05.14.
- Duque, R.R.C., Pinheiro, F.L., Barreto, A.M.F., 2022. The ontogenetic growth of Anhangueridae (Pterosauria, Pterodactyloidea) premaxillary crests as revealed by a crestless specimen. *J. Vertebr. Paleontol.* 42 (2), e2116984.
- Duque, R.R.C., Barreto, A.F., 2022. De onde vem os pterossauros da Bacia do Araripe? Incluindo a primeira ocorrência para o município de Ipubi, Pernambuco. In: Reunião Anual Regional da Sociedade Brasileira de Paleontologia – PALEO NE 19ª (Crato, Ceará).
- Elgin, R.A., 2015. *Palaeobiology, Morphology, and Flight Characteristics Of Pterodactyloid Pterosaurs* (Doctoral Dissertation). Ruprecht-Karls-Universität Heidelberg, Heidelberg.
- 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 Paleontology* 130 (2), 259–275.
- Elgin, R.A., Hone, D.W., 2013. Pneumatization of an immature azhdarchoid pterosaur. *Cretac. Res.* 45, 16–24.
- 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 Paleontology* 130 (2), 277–296.
- Fara, E., Saravira, A.Á., de Almeida Campos, D., Moreiram, J.K., de Carvalho Siebra, D., Kellner, A.W., 2005. Controlled excavations in the Romualdo Member of the Santana Formation (Early Cretaceous, Araripe Basin, northeastern Brazil): stratigraphic, palaeoecological implications. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 218 (1–2), 145–160.
- Frey, E., Martill, D.M., 1994. A new pterosaur from the Crato Formation (lower cretaceous, aptian) of Brazil. *Neues Jahrbuch Geol. Paläontol. Abhand.* 194, 379–412.
- Geist, N.R., Hillenius, W.J., Frey, E., Jones, T.D., Elgin, R.A., 2014. Breathing in a box: constraints on lung ventilation in giant pterosaurs. *Anat. Rec.* 297 (12), 2233–2253.
- Gibney, E., 2014. Brazil clamps down on illegal fossil trade. *Nature* 507, 20. <https://doi.org/10.1038/507020a>.
- Hyder, E.S., Witton, M.P., Martill, D.M., 2014. Evolution of the pterosaur pelvis. *Acta Palaeontol. Pol.* 59 (1), 109–124.
- Jordan, D.S., 1919. New genera of fossil fishes from Brazil. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.* 71 (3), 208–210.
- Kaup, J.J., 1834. Versuch einer Eintheilung der Saugethiere in 6 Stämme und der Amphibien in 6 Ordnungen. *Isis* 3, 311–315.
- Kellner, A.W.A., 1984, 1984. In: Cretáceo da chapada do Araripe, Ceará-Brasil-XXXIII Anais Congresso Brasileiro de Geologia. Ocorrência de uma mandíbula de Pterosauria (*Brasilodactylus araripeensis* nov. gen., nov. sp.) na formação Santana, Rio de Janeiro, pp. 578–590.
- Kellner, A.W.A., 1990. Os Répteis Voadores Do Cretáceo Brasileiro, vol. 12. Anuário do Instituto de Geociências, pp. 82–106.
- Kellner, A.W.A., 1995. Description of a juvenile specimen of Tapejara (Pterodactyloidea, tapejaridae) from Brazil. *J. Vertebr. Paleontol.* 15 (Suppl. 3), 38A–39A.
- Kellner, A.W.A., 1996. Description of New Material of Tapejaridae and Anhangueridae (Pterosauria, Pterodactyloidea) and Discussion of Pterosaur Phylogeny. Ph.D. dissertation, Columbia University, New York, p. 347.
- Kellner, A.W.A., 2003. Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group. In: Buffetaut, E., e Mazin, J.M. (Eds.), *Evolution and Paleobiology of Pterosaurs*, vol. 217. Geological Society, Special Publication, pp. 105–137.
- 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, vol. 17. National Science Museum, Tokyo, Monographs, pp. 1–135.
- Kellner, A.W., Campos, D.A., Sayão, J.M., Saraiva, A.A., Rodrigues, T., Oliveira, G., Cruz, L.A., Costa, F.C., 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. *An Acad. Bras. Ciências* 85, 113–135.
- Lü, J.C., Unwin, D.M., 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* 277, 383–389.
- Maisey, J.G. (Ed.), 1991. *Santana Fossils: an Illustrated Atlas*, vol. 242. TFH Publications Incorporated.
- Marsh, O.C., 1876. Notice of a new sub-order of Pterosauria. *Am. J. Sci.* 3 (66), 507–509.
- May, P., Reser, P., Leiggi, P., 1994. Macrovertebrates preparation. In: Leiggi, P., May, P. (Eds.), *Vertebrates Paleontological Techniques*, ume I. Cambridge University Press, pp. 113–128.
- Pinheiro, A.P., Saraiva, A.A., Santana, W., 2014. Shrimps from the Santana group (cretaceous: albian): new species (Crustacea: Decapoda: dendrobranchiata) and new record (Crustacea: Decapoda: caridea). *An Acad. Bras. Ciências* 86 (2), 663–670.
- Pinheiro, F.L., Rodrigues, T., 2017. *Anhanguera* taxonomy revisited: is our understanding of Santana Group pterosaur diversity biased by poor biological and stratigraphic control? *PeerJ* 5, e3285. <https://doi.org/10.7717/peerj.3285>.
- Pinheiro, F.L., Schultz, L., Gomes, A., 2012. What is “*Pricesaurus megalodon*”? Reassessment of an enigmatic pterosaur. *Rev. Bras. Palaontol.* 15, 264–272.
- Plieninger, F., 1901. Beiträge zur Kenntnis der Flugsaurier. *Paläontogr.* 48, 65–90. Price, L.I., 1971. A presença de Pterosauria no Cretáceo Inferior da Chapada do Araripe, Brasil. *An Acad. Bras. Ciências* 434, 451–461.
- Regali, M.S.P., Uesugui, A.S., Santos, A.S., 1974. Palinologia dos sedimentos meso-cenozóicos do Brasil. *Bol. Tec. Petrobras* 17 (3), 177–191.
- Rodrigues, T., Kellner, A.W.A., 2013. Taxonomic review of the Ornithocheirus complex (Pterosauria) from the Cretaceous of England. *ZooKeys* 308, 1.
- Santos, O.S., 1985. Técnicas de Preparação de Fósseis, 26. In: Campos, D.A., Armestro, R. G.G. (Eds.), *Catálogo de fósseis-tipo e figurados das coleções paleontológicas do DNPM I – invertebrados e Técnicas de Preparação de fósseis. Série Geológica, Seção Paleontologia e Estratigrafia. Brasília: DNPM*, pp. 101–127.
- Sayão, J., Kellner, A.W., 2006. Novo esqueleto parcial de pterossauro (Pterodactyloidea, tapejaridae) do membro Crato (aptiano), formação. *Estudos Geológicos* 16 (2), 16–40.
- Seeley, H.G., 1870. The Ornithosauria: an Elemental Study Fm the Bones of Pterodactyls, Made from Fossil Remains Found in the Cambridge Upper Greensand, and Arranged in the Woodwardian Museum of the University of Cambridge, XXIII 443. Deighton, Bell and Co., Cambridge.
- Veldmeijer, A.J., 2002. Pterosaurs from the lower cretaceous of Brazil in the Stuttgart collection. *Stuttgarter Beitrage zur Naturkunde B* 327, 1–27.
- Veldmeijer, A.J., 2003. Description of *Coloborhynchus pindbergi* sp. nov. (Pterodactyloidea) from the albian (lower cretaceous) of Brazil. *Scripta Geol.* 125, 35–139.
- Veldmeijer, A.J., 2006. Toothed pterosaurs from the Santana formation (cretaceous; aptian-albian) of northeastern Brazil. In: *A Reappraisal on the Basis of Newly Described Material*. Doctoral Dissertation. Utrecht University.
- Veldmeijer, A.J., Meijer, H.J.M., Signore, M., 2009. Description of pterosaurian (Pterodactyloidea: Anhangueridae, *Brasilodactylus*) remains from the lower cretaceous of Brazil. *Deinsea* 13, 9–40.
- Veldmeijer, A.J., Signore, M., Jm Meijer, H., 2005. Description of two pterosaur Pterodactyloidea mandibles from the lower cretaceous Santana formation, Brazil. *Deinsea* 11 (1), 67–86.
- Viana, M.S.S., Neumann, V.H.L., 2002. Membro Crato da Formação Santana, Chapada do Araripe, CE: riquíssimo registro de fauna e flora do Cretáceo. In: Schobbenhaus, C., Campos, D.A., Queiroz, E.T., Winge, M., Berbert-Born, M. (Eds.), *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil, Brasília, DNPM/CPRM/SIGEP*, pp. 113–120 orgs.
- 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. *Palaiois* 26 (3), 173–179. <https://doi.org/10.2110/palo.2010.p10-072r>.
- Wang, X., Kellner, A.W., Jiang, S., Wang, Q., Ma, Y., Paidoula, Y., Cheng, X., Rodrigues, T., Meng, X., Zhang, J., Li, N., Zhou, Z., 2014. Sexually dimorphic tridimensionally preserved pterosaurs and their eggs from China. *Curr. Biol.* 24 (12), 1323–1330.
- Weber, R., 1964. Relatório preliminar sobre os ostracodes não-marinhos na Formação Muribeca do Grupo Sergipe, vol. 8p. Relatório Interno da Petrobrás.
- Wellnhofer, P., 1977. *Araripodactylus dehmi* nov. gen., nov. sp. Ein neuer Flugsaurier aus Unterkreide von Brasilien. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Hist. Geologie* 17, 157–167.

- Wellnhofer, P., 1985. Neue Pterosaurier aus der Santana Formation (Apt.) der Chapada do Araripe, Brasilien. *Palaeontograph. Abteilung* 187, 105–182.
- Wellnhofer, P., 1991. Weitere Pterosaurierfunde aus der Santana-Formation (Apt) der Chapada do Araripe, Brasilien. *Palaeontograph. Abteilung* 215 (1–3), 43–101.

- Williston, S.W., 1897. Restoration of *Ornithostoma* (*Pteranodon*), vol. 6. *Kansas University Quarterly*, pp. 35–51.