



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PAMPA

Campus São Gabriel

DESCRIÇÃO DE VÉRTEBRAS CERVICAIS DE
THALASSODROMINAE (PTEROSAURIA,
PTERODACTYLOIDEA)

MAIKON FORTES MARKS

2017

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PAMPA

DESCRIÇÃO DE VÉRTEBRAS CERVICAIS DE
THALASSODROMINAE (PTEROSAURIA,
PTERODACTYLOIDEA)

MAIKON FORTES MARKS

Monografia apresentada à Comissão de Trabalho de Conclusão do Curso de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pampa — UNIPAMPA, *Campus* São Gabriel, como parte dos requisitos necessários à obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: Felipe Lima Pinheiro

Rio Grande do Sul

Novembro de 2017

DESCRIÇÃO DE VÉRTEBRAS CERVICAIS DE THALASSODROMINAE
(PTEROSAURIA, PTERODACTYLOIDEA)

MAIKON FORTES MARKS

ORIENTADOR: FELIPE LIMA PINHEIRO

Monografia submetida à Comissão de Trabalho de Conclusão do Curso de Ciências Biológicas, como parte dos requisitos necessários à obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas.

Aprovada por:

Presidente, Prof.

Prof.

Prof.

São Gabriel, novembro de 2017

FICHA CATALOGRÁFICA

MARKS, Maikon

Descrição de vértebras cervicais de Thalassodrominae / Maikon Fortes Marks. – Rio Grande do Sul: UNIPAMPA, *Campus São Gabriel*, 2017.

viii, xxvi; f.: il.: x ; 30 cm.

Orientador: Felipe Lima Pinheiro

Monografia (Trabalho de Conclusão de Curso) – UNIPAMPA/ *Campus São Gabriel*/ Trabalho de Conclusão de Curso, 2017.

Referências: f. [intervalo de páginas das referências].

1.Introdução. 2. Materiais e métodos. 3. Resultados. 4. Comparação. 5. Discussão. 6. Paleobiologia de Vertebrados – Monografia I. Pinheiro, Felipe. II. Universidade Federal do Pampa, *Campus São Gabriel*, Trabalho de Conclusão de Curso. III. Título.

AGRADECIMENTOS

À minha mãe, Edna Margarete e meu pai, João Carlos, que sempre me suportaram e incentivaram a realização de meus sonhos, mesmo nem sempre concordando com meu tema de estudo. Às minhas irmãs, Juliana e Cristiane, que me aconselharam e ajudaram muito durante minha graduação. Não teria sido possível concluir este projeto sem o suporte de minha família.

Aos meus amigos e colegas de laboratório, passados e presentes. Àqueles que aguentaram dividir moradia comigo. Àqueles que cuidaram de mim quando estava bêbado, àqueles a quem cuidei. Àqueles com quem dividi bons momentos, um copo de cerveja, um show, uma noite, uma história pra outra hora. Àqueles que me viram em meus maus momentos, e me suportaram. Àqueles com quem aprendi muito mais do que vim nesta cidade para aprender.

Aos professores que diligentemente fizeram seus papéis de educadores, com quem aprendi a apreciar a natureza e seus componentes, o estudo e a produção de conhecimento, de maneiras as quais jamais havia considerado.

Ao meu orientador, Felipe Pinheiro, por sua paciência até o último minuto.

RESUMO

DESCRIÇÃO DE VÉRTEBRAS CERVICAIS DE THALASSODROMINAE (PTEROSAURIA, PTERODACTYLOIDEA)

Embora vários caracteres específicos sejam conhecidos e utilizados na identificação de vértebras de pterossauros, a série cervical continua pouco estudada. Para aumentar o conhecimento sobre as vértebras de Tapejaridae, são descritas aqui três vértebras cervicais pertencentes a pterossauro identificado por materiais cranianos como *Tupuxuara* sp., proveniente da Bacia do Araripe e em excelente estado de preservação. O material consta do primeiro complexo atlas-axis descrito para Thalassodrominae, além de duas vértebras subsequentes na série cervical. Apesar de pertencer à subfamília irmã, a vértebra IV apresenta características previamente descritas como diagnósticas de Tapejarinae, como a presença de apenas um forame lateral e superfície ventral côncava. Também são registrados novos caracteres para a família, como ausência de forames laterais na vértebra III.

Palavras-chave: Tapejaridae, Bacia do Araripe, Thalassodrominae, Romualdo, Tupuxuara

ABSTRACT

DESCRIPTION OF THALASSODROMINAE (PTEROSAURIA, PTERODACTYLOIDEA)

CERVICAL VERTEBRAE

Although various specific characters are known and used in pterosaur vertebrae identification, the cervical series is still poorly studied. In order to enhance the knowledge regarding Tapejaridae vertebrae, we describe three cervical vertebrae belonging to a pterosaur identified by cranial elements as *Tupuxuara* sp., from the Araripe Basin and showcasing excellent preservation. The material is comprised of the first atlas-axis described for Thalassodrominae, along with the two subsequent cervical vertebrae. Although they belong to a sister subfamily, vertebrae IV presents characters previously reported as diagnostic for Tapejarinae, such as the presence of a single lateral foramen and concave ventral surface. New characteristics for the family are described as well, such as the lack of pneumatic foramina on vertebrae III.

Key-words: Tapejaridae, Araripe Basin, Thalassodrominae, Romualdo, Tupuxuara

SUMÁRIO

Resumo	v
<i>Abstract</i>	vi
Sumário	vii
1. INTRODUÇÃO	ix
2. MATERIAIS E MÉTODOS	xiii
3. RESULTADOS	xiv
4. COMPARAÇÃO	xviii
5. CONCLUSÃO.....	xx
6. REFERÊNCIAS	xxi

1. INTRODUÇÃO

1.1. Pterosauria

Pterossauros são um grupo exclusivamente fóssil com seus primeiros registros em rochas do Triássico Superior. Foram os primeiros vertebrados a atingirem voo ativo (KELLNER, A. W. A *et al.*, 2006; WELLNHOFER, 1991), tendo passado por diversas adaptações para facilitá-lo. Dentre elas destacam-se o extremo alongamento do quarto dígito manual e a presença de um osso carpal único ao grupo, denominado pteróide, ambos suportando membranas alares (e.g.BENNETT, 2007; WELLNHOFER, 1991), assim como uma pronunciada pneumatização de seu esqueleto axial e apendicular, com as paredes ósseas mais finas de qualquer grupo tetrápode (DE RICQLES, 2000). Há grande variedade dentro do clado, que é comumente dividido entre dois grupos, o parafilético “Ramphorhynchoidea” (também conhecido por não-Pterodactyloidea), formado por várias linhagens não relacionadas de pterossauros considerados basais, e o monofilético Pterodactyloidea (KELLNER, A. W. A., 2003; UNWIN, 2003). Esta diversidade é mais notável em se tratando de envergadura, a qual pode variar desde pouco mais de 0,06 m até cerca de 11 m (BENNETT, 2007b; LAWSON, 1975). São reportadas envergaduras menores pertencentes a possíveis indivíduos juvenis (WANG, X. *et al.*, 2008), e estima-se a possibilidades de maiores, baseadas em comparações sobre proporções previstas em relação à outras partes corporais (e.g. FREY & MARTILL, 1996). Outras características altamente díspares dentro do clado são suas cristas sagitais, podendo ser ou não ser presentes, variando desde membranas em forma de vela suportadas por estrutura óssea (CHATERJEE & TAMPLIN, 2012) até completamente ósseas embora irrigadas por sangue (KELLNER, A.W.A. & CAMPOS, 2002), englobando toda a sorte de formas e tamanhos. Ainda na cabeça, outra grande variação notável se dá em sua dentição ou muitas vezes falta de dentição, evidenciando as diferenças em hábitos alimentares destes animais.

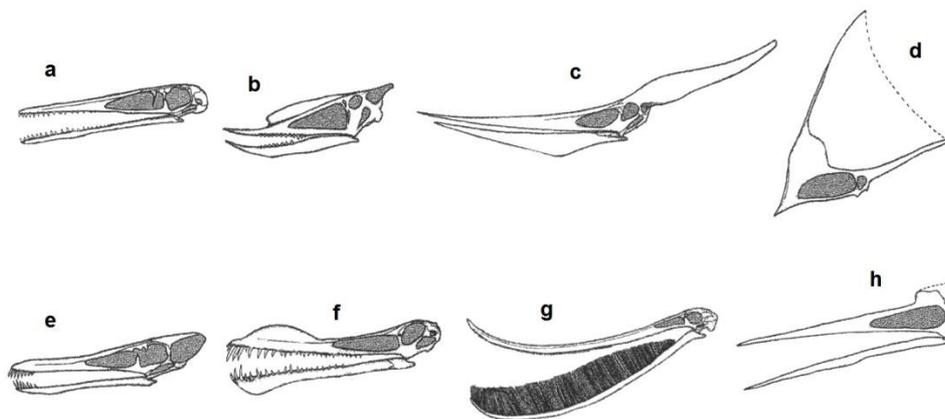


Figura 1. Os diferentes crânios de pterossauros, exibindo sua variedade. (a) *Pterodactylus antiquus* (b) *Dsungaripterus weii* (c) *Pteranodon longiceps* (d) *Tupandactylus imperator* (e) *Cycnorhamphus suevicus* (f) *Anhanguera blittersdorffi* (g) *Pterodaustro guinazui* (h) *Quetzacoatlus* sp. Ilustrações não representativas da escala real. Modificado de Kellner (2003).

Tapejaridae é um clado de pterossauros pterodactiloides encontrados em vários depósitos do período Cretáceo (SAYÃO & KELLNER, A.W.A, 2006; WANG, X. & ZHOU, 2003; VULLO *et al*, 2012). Tratam-se de pterossauros sem dentes, identificados primariamente por caracteres cranianos, especialmente rostrais e mandibulares. Possuem duas linhagens monofiléticas reconhecidas, a dos Tapejarinae, com maior diversidade de táxons e tamanho geral menor, e a dos Thalassodrominae, composta pelos gêneros *Thalassodromeus* e *Tupuxuara*, com tamanho geral um pouco maior. (KELLNER, A.W.A. & CAMPOS, 2007; PINHEIRO *et al*, 2011).

1.2. Contexto Geológico

A Bacia do Araripe é uma das mais importantes unidades sedimentares fossilíferas do Brasil, amostrando enorme diversidade de organismos fósseis, incluindo plantas, moluscos, vários grupos de artrópodes abrangendo insetos, crustáceos e aracnídeos; quanto a vertebrados, há tubarões, raias e grande diversidade de peixes ósseos, assim como anuros e répteis, dos quais estão presentes lagartos, quelônios e mais de 30 espécies diferentes de arcossauros (CAMPOS, 2011; KELLNER, A.W.A., 1990). Está localizada na região Nordeste, entre o sul do estado do Ceará e o oeste de Pernambuco, com uma pequena parte ultrapassando a fronteira do Piauí. O Grupo Santana (Aptiano-Albiano, Cretáceo Inferior) é um dos depósitos fossilíferos mais famosos da Bacia do

Araripe e comumente considerado dentre os mais importantes *Konservat-Lagerstätten* do Cretáceo (MAISEY, 1991), tendo adquirido fama global, atraindo um mercado ilegal de organismos fósseis (KELLNER, A.W.A., 2002). A Formação Romualdo, um de seus sítios mais fossilíferos, localizado no topo da sequência, é composto por folhelhos negros com a presença de nódulos de calcário (SAYÃO & KELLNER, A.W.A., 2006; KELLNER, A.W.A., 1990), de onde provém seus materiais de excelente preservação: ossos são geralmente tridimensionais e sem sinais de compressão, até mesmo aqueles de constituição frágil como é o caso para pterossauros (e.g WELLNHOFER, 1985, 1991; CAMPOS & KELLNER, A.W.A. 1985; KELLNER, A.W.A. & TOMIDA, 2000; KELLNER, 2002), com ainda a presença de tecido mole sendo ocorrência razoavelmente comum dentro dos vários grupos de vertebrados (e.g. KELLNER, A.W.A., 2002; PINHEIRO & SCHULTZ, 2012).



Figura 2. Localização geográfica da Bacia do Araripe, no nordeste brasileiro. Modificado de Vila Nova *et al.*

2015

1.3. A importância de vértebras cervicais para a taxonomia de Pterosauria

A identificação de pterossauros costuma se dar primariamente por elementos cranianos, sendo a utilização de elementos pós-cranianos em análises cladísticas relativamente parca em comparação, embora seu uso juntamente de caracteres cervicais venha se tornando mais comum (ANDRES; QIANG, 2008; DONG; LÜ, 2005; ÓSI; WEISHAMPEL; JIANU, 2005; WANG, X. *et al.*, 2009). Os estudos sobre a filogenia

de pterossauros por Unwin (2003) e Kellner (2003) foram os primeiros a listar caracteres gerais e clado-específicos para as vértebras cervicais de *Pterosauria*. Notavelmente, caracteres da série cervical foram utilizados para descrição da família Azhdarchidae (NESSOV, 1984; PADIAN, 1986) e como parte da revisão taxonômica de *Pteranodon* (BENNETT, 1994). Mais recentemente, foram realizadas comparações entre os elementos do pescoço dos clados Tapejarinae e Thalassodrominae (Tapejaridae) (VILA NOVA *et al.*, 2015). Os caracteres mais comumente utilizados para a série cervical são relacionados ao alongamento das vértebras meso-cervicais, formato e extensão do espinho neural, presença ou não de forames pneumáticos laterais ao canal neural, e presença ou não de exapófises. Entretanto, há a possibilidade de reconhecimento de novas características diagnósticas, e para tal, mais comparações entre as vértebras de diversas famílias são necessárias. Atualmente, para Pterodactyloidea, são conhecidas vértebras cervicais das famílias Pteranodontidae (BENNETT, 2001; HOWSE, 1986), Azhdarchidae (AVERIANOV, 2010; COMPANYY; RUIZ-OMENACA; SUBERBIOLA, 1999; ÓSI; WEISHAMPEL; JIANU, 2005; PEREDA-SUBERBIOLA *et al.*, 2003), Anhengueridae (KELLNER, A.W.A. & TOMIDA, 2000), Tapejaridae (AIRES *et al.*, 2014; ECK; ELGIN; FREY, 2011; LIU *et al.*, 2015; VILA NOVA *et al.*, 2015), Chaoyangopteridae (LEAL *et al.*, 2017; ZHOU, C.-F., 2010) e Ctenochasmatidae (ANDRES; QIANG, 2008). A descrição de elementos até então desconhecidos para certos clados poderá auxiliar nos estudos filogenéticos de *Pterosauria*, elucidando a posição sistemática de certos táxons e enriquecendo o banco de dados disponível para identificações taxonômicas.

1.4. Objetivos

Descrever o material catalogado como MPSC 1056 e comparar suas características a outras cervicais descritas para *Pterosauria*, enriquecendo o conhecimento sobre

caracteres apomórficos pós-cranianos do clado, assim auxiliando a elucidar suas relações filogenéticas.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

O material aqui estudado compreende vértebras cervicais articuladas de pterossauro, pertencentes à coleção do Museu de Paleontologia em Satana do Cariri e depositados sob o número de coleção (MPSC 1056). O espécime foi emprestado ao Laboratório de Paleobiologia da Universidade Federal do Pampa, campus São Gabriel. Consistem em quatro elementos distintos, referidos como as primeiras vértebras da série cervical, incluindo atlas-axis fusionado e vértebras III e IV, devido a sua articulação e posição relativa. O material foi encontrado em associação a um crânio identificado como pertencente a um espécime de pterossauro Thalassodromidae *Tupuxuara sp.*. Os fósseis não possuem compressão visível, e apresentam a excelente preservação tridimensional característica de concreções calcárias da Formação Romualdo, Grupo Santana. Apesar do excelente estado preservacional, a vértebra IV mostre fortes sinais de erosão. A metodologia constitui-se da descrição taxonômica de cada um destes exemplares, e sua subsequente comparação com outras vértebras da série cervical descritas para *Pterosauria*, através de acesso a literatura publicada e fotografias de espécimes depositados em coleções científicas.



Figura 3. MPSC-1056 em estado de preparação. Notar as vértebras em associação, ao lado inferior direito, parcialmente cobertas por sedimento. Escala = 5cm.

3. RESULTADOS

Paleontologia Sistemática

PTEROSAURIA Kaup, 1834

PTERODACTYLOIDEA Plieninger, 1901

AZHDARCHOIDEA Nessov, 1984

TAPEJARIDAE Kellner, 1989

THALASSODROMINAE Kellner & Campos, 2007

TUPUXUARA Kellner & Campos, 1988

Sp. indet.

O material pós-craniano de MPSC-1056 pode ser referido com elevado grau de confiança como pertencente a *Tupuxuara* sp., apresentando diversas características únicas deste táxon (CERQUEIRA & PINHEIRO, in prep.). O tamanho relativo de comprimento e largura, contado a partir da parte mais central do cótilo ao côndilo e de sua parte mais centralmente comprimida, respectivamente, para todas as vértebras é de pouco mais de 1, sendo 1.07 para o atlas-axis, 1.16 para a terceira vértebra, e não mensurável para a quarta devido à erosão. A fórmula de comprimento aparenta ser $I + II < III < IV$, de cótilo a côndilo, ou pelo menos $I + II < III = IV$, visto que a falta de preservação do côndilo ou outros marcos úteis para identificação dificultam estimativas acuradas para a vertebra IV, embora a curva que marca o início das exapófise e pós-zigapófises parece estar localizada no mesmo comprimento da vertebra III.

Tabela 1. Medidas das vértebras cervicais de MPSC-1056 (em cm). Números entre colchetes são dimensões máximas preservadas.

	Altura	Comprimento	Largura PrZ	Largura PoZ
Atlas-axis	3,03	1,96	-	3,33
Cervical III	[2,51]	3,85	4,8	3,5
Cervical IV	-	[3,70]	[4,09]	-

Legenda: Altura = Topo do espinho neural até hipapófise; Comprimento = centrum, de cótilo a côndilo; Largura zigapófises = entre as margens laterais externas de ambos os lados.

Abreviaturas: PrZ = Pré-zigapófises; PoZ = Pós-zigapófises

Atlas-axis

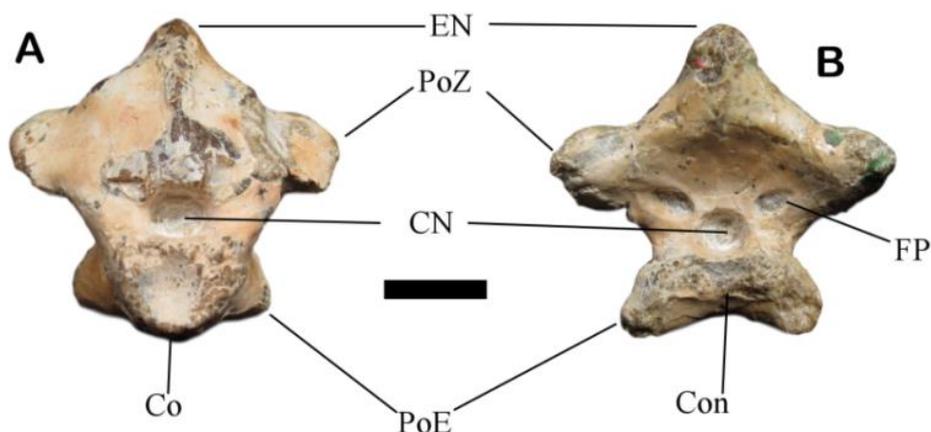


Figura 4. MPSC-1056 Atlas-Axis. (A) Vista Cranial. (B) Vista Caudal. Escala = 1cm.
 Abreviações anatómicas: CN = Canal Neural; Co = Cótulo; Con = Côndilo; EN = Espinho Neural; FP = Forame Pneumático; PoE = Pós-exapófises; PoZ = Pós-zigapófises.

O complexo atlas-axis de MPSC 1056 é o primeiro descrito para Thalassodrominae. Este elemento é composto pelos componentes anelares do atlas completamente fusionados ao axis, indicando se tratar de indivíduo ontogeneticamente adulto (BENNETT, 1993), acima dos quais está localizado o canal neural. Este é flanqueado por dois forames pneumáticos em vista posterior. O canal neural é elíptico, com cerca de 30 mm de altura contra 50 mm de largura. Apresenta também um forame para cada vista lateral em seu centro. Seu espinho neural é bem desenvolvido, inclinando-se posteriormente, primeiro em um ângulo de cerca de 10° e, logo após, em cerca de 40° , em vista lateral, conectando-se às pós-zigapófises acerca de sua metade, formando um ângulo de aproximadamente 135° em vista anterior. Dispõe de pós-exapófises, posteriores aos forames laterais, menos desenvolvidas em comparação às zigapófises, estendendo-se até no máximo 57% da largura destas. Em vista lateral, sua superfície ventral é plana.

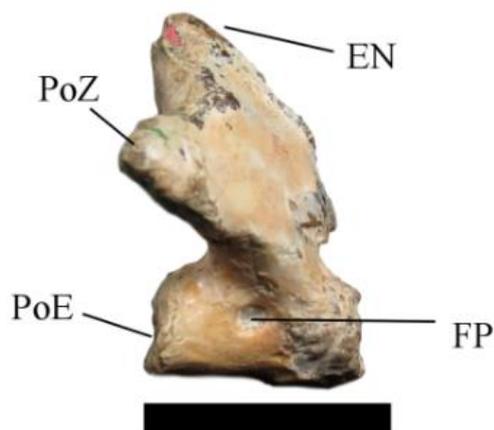


Figura 5. Atlas-axis em vista lateral esquerda. Notar a presença de forame pneumático, também presente na lateral esquerda. Escala = 2cm.

Abreviações anatómicas: EN = Espinho Neural; FP = Forame Pneumático; PoE = Pós-exapófise; PoZ = Pós-zigapófise.

Vértebra III

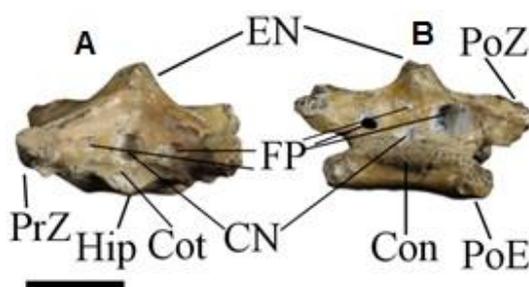


Figura 6. Vértebra III em (A) vista anterior e (B) posterior. Escala = 2cm.

Legendas: CN = Canal Neural; Con = Côndilo; Cot = Cótilo; EN = Espinho Neural; FP = Forame Pneumático; Hip = Hipapófise; PoE = Pós-Exapófise; PoZ = Pós-Zigapófise; PrZ = Pré-Zigapófise.

Apresenta dois forames adjacentes ao canal neural em ambas vistas anterior e posterior, e um acima em vista posterior. Não aparenta possuir forames laterais, embora parte de sua superfície esquerda (em vista anterior) esteja erodida, impedindo verificação. O espinho neural é bem-desenvolvido, baixo e lateralmente achatado, condição típica de *Thalassodrominae* (AIRES *et al.*, 2014), embora não esteja completamente preservado. Suas pós-zigapófises e pós-exapófises são bastante pronunciadas, em contraste à hipapófise reduzida. Averianov (2010) sugere que isto resulta em extensão de movimento reduzida para o pescoço. Sua superfície ventral apresenta leve declive negativo em vista lateral, mantendo-se reta.

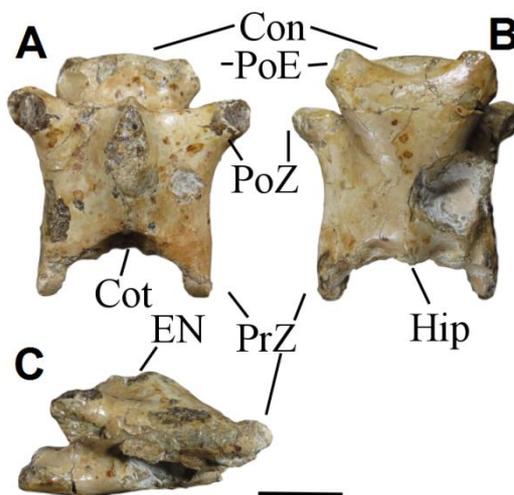


Figura 7. Vértebra III em (A) vista dorsal, (B) ventral e (C) lateral esquerda. Escala = 2cm.
 Legendas: Con = Côndilo; Cot = Cótilo; EN = Espinho Neural; Hip = Hipapófise; PoE = Pós-Exapófise; PoZ = Pós-Zigapófise; PrZ = Pré-Zigapófise.

Vértebra IV

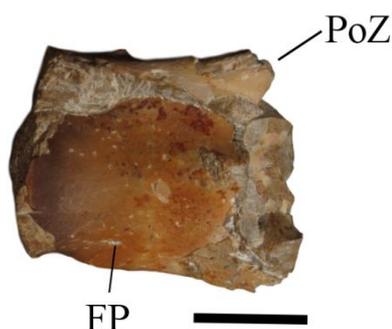


Figura 8. Vértebra IV em vista ventral. Escala = 2cm.
 Legendas: FP = Forame pneumático; PoZ = Pós-Zigapófise.

Muito pouco desta vértebra encontra-se preservado além de seu aspecto geral, tendo sofrido desgaste pesado e possuindo sua superfície dorsal obstruída por sedimento. Não é possível inferir sobre seu canal neural e forames adjacentes, espinho neural, côndilo, hipapófise, ou exapófises. Parte de suas zigapófises é distinguível, que aparentam ser pronunciadas. Sua superfície ventral também está preservada. Talvez a característica mais curiosa seja a presença de um único pequeno forame lateral elíptico, menor que os forames das outras vértebras, localizado no lado esquerdo de sua superfície ventral em vista anterior, perto de onde a pré-zigapófise teria início, se estivesse preservada, sem contraparte no lado direito em mesma vista. Ao contrário das

outras vértebras, sua superfície ventral mostra-se levemente côncava em vista lateral.

Não é claro se isto se dá devido a seu estado de preservação.

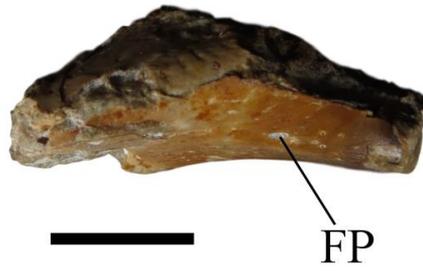


Figura 9. Vértebra IV em vista lateral esquerda. FP = Forame pneumático. Escala = 2cm.

4. COMPARAÇÃO

As cervicais de MPSC-1056 distinguem-se daquelas de Pteranodontidae por possuírem zigapófises, pós-exapófises e côndilos mais pronunciados quando comparados ao material descrito por Bennett (2001), embora ambas possuam alongamento semelhante e espinhos neurais bem desenvolvidos. Com exceção do processo atlas-axis, o número de forames laterais difere para as outras vértebras de mesma posição.

As vértebras possuem alongamento menos acentuado do que o visto em Azhdarchidae (ÖSI; WEISHAMPEL; JIANU, 2005; PEREDA-SUBERBIOLA *et al.*, 2003), Ctenochasmatidae (ANDRES; QIANG, 2008) e Chaoyangopteridae (BONDE *et al.*, 2017; ZHOU, C.-F., 2010), e difere também na morfologia dos espinhos neurais, tipicamente baixos para estas famílias e proeminentes no espécime descrito. Embora cervicais posteriores sejam caracterizadas por não apresentarem forames laterais para estes grupos, tal qual a terceira vértebra do espécime descrito, na falta de descrição de vértebras de posição equivalente para comparação, a presença de forames laterais no atlas-axis e vértebra IV apontam este caractere ser exceção na vértebra III e não a regra para este espécime, não podendo ser tratado como semelhança.

O aspecto geral é semelhante ao descrito por Kellner & Tomida (2000) para Anhangueridae. Entretanto, o complexo atlas-axis difere-se em que as ossificações individuais não são observáveis em MPSC-1056. Os forames laterais são muito maiores em Anhanguera, aparecendo sempre em pares e presentes na terceira vértebra. As pós-zigapófises do axis parecem ser mais pronunciadas no indivíduo do presente estudo, bem como as zigapófises da vértebra III.

Embora encontrado em associação com *Tupuxuara*, um Thalassodrominae, o material apresenta mais semelhanças com o material descrito para Tapejarinae em Vila Nova *et al.* (2015). A superfície ventral da Vertebra IV em AMNH 24445 apresenta a

mesma leve concavidade que o presente espécime, sugerindo que a hipapófise possa ser mais desenvolvida neste espécime. Ademais, a presença de apenas um forame lateral é descrito no mesmo trabalho como apomórfica de Tapejarinae, diferentemente da condição de pares para Thalassodrominae. Entretanto, a vértebra III segue o formato do limite ventral oblíquo típico de Thalassodrominae. Em ambas subfamílias, o forame acima do canal neural parece muito maior do que o presente neste espécime.

5. CONCLUSÃO

A falta de elementos equivalentes às primeiras cervicais descritos para Tapejaridae e o estado de preservação da quarta vértebra dificultam a comparação, todavia é evidente que os caracteres descritos como indício de padrões diferentes entre as subfamílias Tapejarinae e Thalassodrominae não condizem com o observado neste espécime. Propõem-se que a falta de forames para terceira vértebra e presença de único forame lateral em outras cervicais como diagnóstico de Tapejaridae, bem como proporções de comprimento e largura pouco acima de 1, zigapófises e espinho neural bem desenvolvidos e presença de forame pneumático acima do canal neural, com variação de tamanho. Não é possível, porém, utilizar destas características para diferenciar entre as subfamílias, indicando uma proximidade taxonômica mais íntima do que o esperado. A falta de forames pneumáticos na terceira vértebra pode indicar que Thalassodrominae seja mais proximamente relacionada à Azhdarchidae do que outras subfamílias dentro de Tapejaridae, assumindo uma posição mais basal dentro do grupo. É possível que a presença dos caracteres aqui reportados, porém em configurações diferentes, como visto em AMNH 24445, seja diagnóstico de gênero, hipótese esta impossível de averiguar devido à falta de vértebras cervicais com maior grau de especificidade verificável para Tapejaridae. A falta de outros elementos de mesma posição na série cervical desta família dificulta comparações mais aprofundadas, e não é claro com base nos dados disponíveis se reavaliações mais específicas dos padrões previamente reportados podem validá-los.

REFERÊNCIAS

- AIRES, A. S. S.; KELLNER, A.W.A.; MÜLLER, R.T.; PACHECO, C.P.; DIAS DA SILVA, S. New postcranial elements of the Thalassodrominae (Pterodactyloidea, Tapejaridae) from the Romualdo Formation (Aptian-Albian), Santana Group, Araripe Basin, Brazil. **Palaeontology**, 2014. v. 57, n. 2, p. 343–355.
- ANDRES, B.; QIANG, J. A new pterosaur from the Liaoning Province of china, the phylogeny of the Pterodactyloidea, and convergence in their cervical vertebrae. **Palaeontology**, 2008. v. 51, n. 2, p. 453–469.
- AVERIANOV, A. O. The osteology of *Azhdarcho lancicollis*, 1984 (Pterosauria, Azhdarchidae) from the Late Cretaceous of Uzbekistan. **Proceedings of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences**, 2010. v. 314, n. 3, p. 264–317. Disponível em: <papers2://publication/uuid/6319385D-85E3-4409-8CA9-CF48D135E85C>.
- BENNETT, S. C. Taxonomy and Systematics of the Late Cretaceous Pterosaur *Pteranodon* (PTEROSAURIA, Pterodactyloidea). **Occasional Papers of the Natural History Museum, University of Kansas**, 1994b. n. 169, p. 1-70.
- BENNETT, S. C. The Osteology and Functional Morphology of the Late Cretaceous Pterosaur *Pteranodon*. **Palaeontographica Abteilung A**,, 2001a. n. 260, p. 1-112.
- BENNETT, S. C. Articulation and function of the pteroid bone of pterosaurs. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 2007a. v. 27, n. 4, p. 881–891. Disponível em: <<http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1671/0272-4634%282007%2927%5B881%3AAAFOTP%5D2.0.CO%3B2>>.
- BENNER, S.C. A second specimen of the pterosaur *Anurognathus ammoni*. **Palaontologische Zeitschrift**, 2007b. v. 81, n. 4, p. 376–398.
- BENNETT, S.C. The ontogeny of *Pteranodon* and other pterosaurs. **Paleobiology**, 1993. v. 19, n. 1, p. 92-106.

LEAL, M.E.C.; PÊGAS, R.V.; BONDE, N.; KELLNER, A.W.A. Cervical vertebrae of an enigmatic pterosaur from the Crato Formation (Lower Cretaceous , Araripe Basin , NE Brazil). 2017.

CAMPOS. Arcossauros da Baca do Araripe: uma revisão. **Revista Eletrônica do Laboratório de Arqueologia e Paleontologia da UEPB**, 2011. v. 1, n. 2, p. 85-103.

CAMPOS & KELLNER, A. W. A. Panorama of the Flying Reptiles Study in Brazil and South America. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 1985. v. 57, n. 1, p. 453-466.

CHATTERJEE & TAMPLIN. The Flight Dynamics of *Tapejara*, a Pterosaur from Early Cretaceous of Brazil With a Large Cranial Crest. **Acta Geologica Sinica**, 2012. v. 86, n. 6, p. 1377-1388.

COMPANY, J.; RUIZ-OMEÑACA, J. I.; SUBERBIOLA, X. P. A long-necked pterosaur (Pterodactyloidea, Azhdarchidae) from the Upper Cretaceous of Valencia, Spain. **Geologie en Mijnbouw/Netherlands Journal of Geosciences**, 1999. v. 78, n. 3-4, p. 319-333.

DE RICQLES. Palaeohistology of the bones of pterosaurs (Reptilia: Archosauria): anatomy, ontogeny and biomechanical implications. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 2000. v. 129, p. 349-385.

DONG, Z.-M.; LÜ, J. A new ctenochasmatid pterosaur from the Early Cretaceous of Liaoning Province. **Acta Geologica Sinica**, 2005. v. 79, n. 2, p. 164-167. Disponível em: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1755-6724.2005.tb00878.x/abstract%5Cnpapers2://publication/uuid/E27BE634-0DF8-4E49-AF8A-463148756F49>.

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

v. 130, n. 2, p. 277–296. Disponível em: <<http://link.springer.com/10.1007/s13358-011-0024-5>>.

FREY & MARTILL. A Reappraisal of *Arambourgiana* (Pterosauria, Pterodactyloidea): One of World's Largest Flying Animals. **N. Jb. Geol. Paläont. Abh.**, 1996. v. 199, n. 2, p. 221-247.

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

KELLNER, A. W. A. Membro Romualdo da Formação Santana, Chapada do Araripe, CE Um dos mais importantes depósitos fossilíferos do Cretáceo brasileiro.

SCHOBENHAUS C, CAMPOS DA, QUEIROZ ET, WINGE M AND BERBERT-BORN MLC (Eds), Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil. Brasília, DNPM/CPRM, 2002. p. 121-129.

KELLNER, A. W. A. *et al.* Pterosaur bones from the Portezuelo Formation (Cretaceous), Neuquen Group, Patagonia, Argentina. **Arquivos do Museu Nacional (Rio de Janeiro)**, 2006. v. 64, n. 4, p. 369–375.

KELLNER, A. W. A.; CALVO, J.O.; SAYÃO, J.M.; PORFIRI, J.D. Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group. **Geological Society, London, Special Publications**, 2003. v. 217, n. 1, p. 105–137.

KELLNER, A. W. A. & CAMPOS. The Function of the Cranial Crest and Jaws of a Unique Pterosaur from the Early Cretaceous of Brazil. **Science**, 2002. v. 29, p. 389-392.

KELLNER, A. W. A. Os répteis voadores do Cretáceo brasileiro. **Anuário do Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro**, 1989. p. 86-106.

KELLNER, A. W. A. & TOMIDA. Description of a New Species of Anhangueridae (Pterodactyloidea) With Comments on the Pterosaur Fauna from the Santana Formation (Aptian-Albian) Northeastern Brazil. **National Science Museum Monographs, Tokyo**, 2000. n. 17, p. 1-135.

KELLNER, A.W.A. & CAMPOS. Short note on the ingroup relationships of the Tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea). **Boletim do Museu Nacional**, 2007. n. 75, p. 1-14.

LAWSON. Pterosaur from the Latest Cretaceous of West Texas: Discovery of the Largest Flying Creature. **Science**, 1975a. v. 187, p. 947-948.

LIU, D. X.; ZHOU, C. F.; WANG, J. Q.; LI, W. G.; WEI, Q. W. New data on the cervical morphology of the Chinese tapejarine. *Historical Biology*. **Taylor & Francis**, 2014. p. 34-41. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1080/08912963.2014.885962>>.

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

NESSOA, L. A. Upper Cretaceous pterosaurs and birds from Central Asia. **Paleontological Journal**, 1984. v. 1, p. 38-49.

ÓSI, A.; WEISHAMPEL, D. B.; JIANU, C. M. First evidence of azhdarchid pterosaurs from the Late Cretaceous of Hungary. **Acta Palaeontologica Polonica**, 2005. v. 50, n. 4, p. 777–787. Disponível em: <[file:///Users/ikke/Documents/Papers2/Articles/2005/?si?si 2005 First evidence of azhdarchid pterosaurs from the Late Cretaceous of Hungary.pdf%5Cnpapers2://publication/uuid/197D6958-1ACE-45C8-83DE-D89167C481B8](file:///Users/ikke/Documents/Papers2/Articles/2005/?si?si%202005%20First%20evidence%20of%20azhdarchid%20pterosaurs%20from%20the%20Late%20Cretaceous%20of%20Hungary.pdf%5Cnpapers2://publication/uuid/197D6958-1ACE-45C8-83DE-D89167C481B8)>.

PADIAN. A Taxonomic Note on Two Pterodactyloid Families. **Journal of Vertebrate Palaeontology**, 1986. v. 6, n. 3, p. 289.

PEREDA-SUBERBIOLA, X. *et al.* A new azhdarchid pterosaur from the Late Cretaceous phosphates of Morocco. **Geological Society Special Publication**, 2003. v. 217, n. 1, p. 79–90. Disponível em: <<http://sp.lyellcollection.org/content/217/1/79.abstract>>.

PINHEIRO, F. L.; SCHULTZ, C. L. An Unusual Pterosaur Specimen (Pterodactyloidea, ? Azhdarchoidea) from the Early Cretaceous Romualdo Formation of Brazil, and the

Evolution of the Pterodactyloid Palate. 2012. v. 7, n. 11.

PINHEIRO, F.L.; FORTIER, D.C.; SCHULTZ, C.L.; ANDRADE; BANTIM. New information on the pterosaur *Tupandactylus imperator*, with comments on the relationships of Tapejaridae. **Acta Palaeontologica Polonica**, 2011. v. 56, n. 3, p. 567-580.

SAYÃO & KELLNER, A. W. A. Novo Esqueleto Parcial de Pterossauro (Pterodactyloidea, Tapejaridae) do Membro Crato (Aptiano), Formação Santana, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Estudos Geológicos**, 2006. v. 16, n. 2, p. 16-40.

UNWIN, D. M. On the phylogeny and evolutionary history of pterosaurs. **Geological Society, London, Special Publications**, 2003. v. 217, n. May 2007, p. 139–190. Disponível em: <<http://sp.lyellcollection.org/cgi/content/abstract/217/1/139>>.

VILA NOVA, B. C. *et al.* Comments on the cervical vertebrae of the Tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea) with description of new specimens. **Historical Biology**, 2015. v. 27, n. 6, p. 770–780.

WANG, X.; KELLNER, A.W.A.; ZHOU; CAMPOS. Discovery of a rare arboreal forest-dwelling flying reptile (Pterosauria, Pterodactyloidea) from China. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 2008. v. 105, n. 6, p. 1983–1987. Disponível em: <<http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0707728105>>.

WANG, X.; KELLNER, A.W.A.; JIANG, S.; MENG, Xi. An unusual long-tailed pterosaur with elongated neck from western Liaoning of China. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 2009. v. 81, n. 4, p. 793–812.

WANG, X. & ZHOU. A new pterosaur (Pterodactyloidea, Tapejaridae) from the Early Cretaceous Jiufotang Formation of western Liaoning, China and its implications for biostratigraphy. **Chinese Science Bulletin**, 2003. v. 48, n. 1, p. 16-23.

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

WELLNHOFER, P. Weitere Pterosaurierfunde aus der Santana-Formation (APT) der

Chapada do Araripe, Brasilien. **Palaeontographica Abt. A**, 1991. v. 2015, p. 43-101.

ZHOU, C.-F. New material of *Chaoyangopterus* (Pterosauria: Pterodactyloidea) from the Early Cretaceous Jiufotang Formation of western Liaoning, China. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Abhandlungen**, 2010. v. 257, n. 3, p. 341–350.
Disponível em: <<http://openurl.ingenta.com/content/xref?genre=article&issn=0077-7749&volume=257&issue=3&spage=341>>.

“It was over. And I was free to finally lose my
mind.”

- *Worm*, Chapter 30.6