



TRABALHO DE CONCLUSÃO DE CURSO

DESCRIÇÃO DE UM ESPÉCIME DE *BRASILEODACTYLUS* (PTEROSAURIA), PARA A FORMAÇÃO ROMUALDO CRETÁCEO INFERIOR DA BACIA DO ARARIPE.

Acadêmica

Gabriela Menezes Cerqueira

**CURSO DE
CIÊNCIAS BIOLÓGICAS BACHARELADO**

GABRIELA MENEZES CERQUEIRA

**DESCRIÇÃO DE UM ESPÉCIME DE
BRASILEODACTYLUS (PTEROSAURIA), PARA A
FORMAÇÃO ROMUALDO CRETÁCEO INFERIOR
DA BACIA DO ARARIPE.**

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

Orientadora: Prof. Dr. Felipe Lima Pinheiro

São Gabriel

2017

GABRIELA MENEZES CERQUEIRA

**DESCRIÇÃO DE UM ESPÉCIME DE
BRASILEODACTYLUS (PTEROSAURIA), PARA A
FORMAÇÃO ROMUALDO CRETÁCEO INFERIOR
DA BACIA DO ARARIPE.**

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

Banca examinadora:

Prof. Dr. Felipe Lima Pinheiro (Orientador)

(UNIPAMPA)

M. Cristian Pereira Pacheco (membro da banca)

(UFSM)

M. Voltaire Dutra Paes Neto (membro da banca)

(UFRGS)

“Todos os homens sonham, mas não da mesma forma, os que sonham a noite nos recessos poeirentos de suas mentes acordam de manhã para ver que tudo afinal não passava de uma vaidade. Mas os que sonham acordados são homens perigosos, pois realizam seus sonhos de olhos abertos tornando-os possíveis. Isso eu fiz.”

T. E Lawrence

AGRADECIMENTOS

Primeiramente agradeço aos meus pais, Raquel e Francisco, que sempre me proporcionaram tudo de mais necessário em minha jornada, por estarem comigo durante as dificuldades que passei ao decorrer do curso. Aos meus avós pelo apoio e incentivo de sempre persistir quando mais me faltava força. A minha irmã Natalia por me fazer companhia sempre que necessário, com muitas maratonas de Senhor dos Anéis, e por me inspirar a cursar Biologia. Nicole que sempre disse pra eu não desistir. A Tainara a minha amada prima que me apoia sempre, Jéssica e a Dudinha, amo vocês.

Agradeço a meu Amado Mestre Felipe Pinheiro por me aguentar por longos quatro anos, e que com certeza (sem dúvida nenhuma) irá me aguentará por muito mais. Que por mais que tenha quebrado meu primeiro TCC, ou como a Cris disse “*O CCC da Gabi*”, me “jogado na parede”, para “me proteger das vespas” foi quem me mostrou o caminho para chegar até aqui, e me ensinou tudo o que eu sei sobre Pterossauros. Com certeza quero me aprofundar mais na área.

As minhas vidas Jéssica Vitória Scarlatt Napp (Catt), Daniel, Pedro, Maikon, Didigo e Cris, por longas noites de “Trabalho” junto ao vídeo game, jantãs, brincadeiras e muitas risadas. Que com certeza irei levar para a minha vida toda. Amizade essa que quero ter sempre. Aos meus colegas de laboratório que estiveram sempre juntos.

Agradeço a todos de coração por me incentivar e apoiar por esses longos anos.

Obrigado!

RESUMO

A associação de pterossauros do Grupo Santana (Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil) é notória por usualmente excelente estado de preservação tridimensional, muitas vezes conservando tecidos moles. Em adição a isso, nesta unidade sedimentar, o grupo apresenta grande diversidade taxonômica, e com diversas espécies descritas compreendendo quatro clados: Anhangueria, Tapejaridae, Chaoyangopteridae e possivelmente Ctenochasmatidae. Este trabalho tem por objetivo descrever um novo espécime aqui atribuído ao gênero *Brasileodactylus*, de procedência desconhecida, porem apresentando a típica preservação da Formação Romualdo (Aptiano/Albiano). Ele consiste em uma mandíbula parcialmente preservada, faltando à porção mais rostral da sínfise e a porção entre a convergência mandibular e a porção média da sínfise. A preparação química realizada no espécime, anteriormente ao presente estudo, comprometeu substancialmente a integridade do material, que apresenta danos expressivos à cobertura superficial óssea impedindo a observação de características-chave. Ainda assim com base em sua morfologia, secção transversal losangular, sulco medial dorsal e expansão rostral da sínfise não ramificada, foi possível uma identificação como pertencente ao gênero *Brasileodactylus*. Através de comparações com outros táxons como *Cearadactylus*, *Anhanguera*, *Tropeognathus*, *Barbosania* e *Unwindia*. Esta nova ocorrência atesta *Brasileodactylus araripensis* como táxon mais abundante do Grupo Santana.

Palavras-chave: Formação Romualdo; Anhangueria; Mandíbula; Expansão rostral da sínfise; *Brasileodactylus*;

ABSTRACT

The association of pterosaurs of the Santana Group (Araripe Basin, Northeast Brazil) is notorious for usually excellent state of three-dimensional preservation, often conserving soft tissues. In addition to this, in this sedimentary unit, the group presents great taxonomic diversity, and with several described species comprising four clades: Anhangueria, Tapejaridae, Chaoyangopteridae and possibly Ctenochasmatidae. This work aims to describe a new specimen here attributed to the genus *Brasileodactylus*, of unknown origin, but presenting the typical preservation of the Romualdo Formation (Aptian / Albian). It consists of a partially preserved mandible, missing the most rostral portion of the symphysis and the portion between the mandibular convergence and the middle portion of the symphysis. The chemical preparation performed on the specimen, prior to the present study, substantially compromised the integrity of the material, which presents significant damage to the bone surface covering, preventing the observation of key characteristics. However, based on its morphology, cross-section, medial dorsal groove and rostral expansion of the non-branched symphysis, it was possible to identify it as belonging to the genus *Brasileodactylus*. Through comparisons with other taxa such as *Cearadactylus*, *Anhanguera*, *Tropeognathus*, *Barbosania* and *Unwindia*. This new occurrence attests to *Brasileodactylus araripensis* as the most abundant taxon of the Santana.

Group.key words: Romualdo Formation; Anhangueria; Jaw; Rostral expansion of the symphysis; *Brasileodactylus*;

LISTA DE FIGURAS

- Figura 01: Mapa com localização da Bacia do Araripe e coluna estratigráfica do Grupo Santana. (Retirado de Pinheiro, 2014).....13
- Figura 02: Imagem em vista dorsal da mandíbula. Escala de 50 mm.....14
- Figura 03: Imagem da sínfise mandibular em (A) vista dorsal, mostrando o sulco medial dorsal, (B) vista lateral e (C) corte transversal losangular.....15
- Figura 04: Holótipo do crânio de *Anhanguera blittersdorffi* (MN 4805 – V). Escala de 100 mm (Retirado de Pinheiro, 2014).....17
- Figura 05: Crânio do holótipo de *Tropeognathus mesembrinus*, (BSP 1987 I 46) (A) em vista lateral e (B) em vista palatal. Escala de 50 mm. (Retirado de Pinheiro, 2014).....17
- Figura 06: Crânio do holótipo de *Cearadactylus atrox* (MN 7019 – V), em vista lateral (Vila Nova et al., 2014).....18
- Figura 07: Réplica da maxila em associação com mandíbula de *Barbosania grasilirostris*. Escala de 50 mm (Retirado de Pinheiro, 2014).....19
- Figura 08: Hoótipo de *Unwindia trigonus* em vista lateral direita (foto gentilmente cedida por Mark Witton).....19
- Figura 09: Holótipo de *Brasileodactylus araripensis* em (A) vista dorsal e (B) vista lateral esquerda. Escala de 50 mm (Retirada de Pinheiro, 2014).....20

Sumário

1 INTRODUÇÃO	10
3 MATERIAS E MÉTODOS	13
4 DISCUSSÃO	17
4 CONCLUSÃO	21
5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	22

Introdução:

A associação de pterossauros do Grupo Santana (Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil) é notória por seu usualmente excelente estado de preservação tridimensional, muitas vezes conservando tecidos moles (e.g. Martill 1988, 1989, Kellner, 2002; Pinheiro *et al.* 2011, 2012; Vila Nova *et al.* 2011). Em adição a isso, nesta unidade sedimentar, o grupo apresenta grande diversidade taxonômica, compreendendo quatro principais clados: Anhangueria (que inclui a Anhangueridae e táxons proximamente relacionados), Tapejaridae, Chaoyangopteridae e, possivelmente, Ctenochasmatidae (e.g. Martill, 2007; Kellner & Tomida, 2010; Rodrigues e Kellner, 2013, Kellner and Campos, 2007, Pinheiro & Rodrigues, 2017).

O clado Ctenochasmatidae seria representada por apenas uma espécie descrita para o Grupo Santana, o enigmático *Unwindia trigonus* (Martill, 2011), que ainda necessita estudos mais detalhados que testem sua atribuição ao clado Tapejaridae está representado pelos Tapejarinae *Tupandactylus imperator* (Campos & Kellner, 1997), *Tupandactylus navigans* (Frey *et al.* 2003), *Caupedactylus ybaka* (Kellner, 2013), *Tapejara wellnhoferi* (Kellner, 1989) e *Aymberedactylus cearensis* (Pêgas *et al.* 2016), além dos Thalassodrominae *Tupuxuara longicristatus* (Kellner & Campos, 1988), *Tupuxuara leonardii* (Kellner & Campos, 1994), *Tupuxuara deliradamus* (Witton, 2009) e *Thalassodromeus sethi* (Kellner & Campos, 2002). Chaoyangopteridae está representado por uma única espécie descrita para o Grupo Santana, *Lacusovagus magnificens* (Witton, 2008), embora materiais pós-cranianos tenham sido recentemente atribuídos ao clado (Pêgas & Kellner, 2017).

O clado Anhangueria foi recentemente definido por Rodrigues & Kellner (2013) para alocar os táxons *Anhanguera*, *Caulkicephalus*, *Coloborhyncus*, *Liainingopterus*,

Siroccopteryx, *Tropeognathus* e *Uktenadactylus*. Anhangueria destaca-se por possuir a maior diversidade de espécies descritas para o Grupo Santana, sendo diagnosticado por duas sinapomorfias: I) presença de uma expansão anterior nas pré-maxilas e dentários e II) dentes maiores localizados na extremidade anterior do rostro. O gênero *Brasileodactylus* apesar de apresentar as sinapomorfias de Anhangueria é dado por Rodrigues & Kellner (2013) por posição incerta.

Brasileodactylus araripensis (Kellner, 1984), foi o primeiro táxon do Grupo Santana a ser descrito baseado em materiais sincranianos, demonstrando ser uma das mais abundantes espécies nominais do Grupo Santana. *Brasileodactylus* se diferencia dos demais Anhangueria pela seguinte combinação de caracteres, segundo Kellner (1984): I) seção transversal triangular na mandíbula; II) expansão rostral formando uma superfície plana; III) sulco medial começando na extremidade anterior da mandíbula e alargando posteriormente; IV) alvéolos grandes, elípticos e distancia inter-alveolar crescendo posteriormente; V) dentes inclinados anteriormente e VI) dentes presentes até a porção rostral da mandíbula.

Algumas destes caracteres são encontradas também em outros táxons presentes no Grupo Santana. Kellner & Tomida (2000) apontam características presentes em *Ornithocheirus* e Anhangueridae, sendo elas o caractere (I) compartilhado com algumas espécies do gênero *Ornithocheirus* e o caractere (II) presente em Anhangueridae. Vila Nova et al. (2014) apontam também o compartilhamento do caractere (III) com *Cearadactylus atrox*, onde o sulco medial alcança a porção mais rostral em ambos táxons, apesar de em *Brasileodactylus* terminar em de forma simples e *C. atrox* em um sulco bifurcado. Além disso, ambos *Brasileodactylus* e *Cearadactylus* apresentarem a ausência de uma crista sagital na mandíbula, muito embora, em *Cearadactylus*, esta esteja presente nos pré-maxilares (Vila Nova et al. 2014). *Barbosania gracilirostris* apresenta uma crescente distancia inter-alveolar posteriormente, condizente com o caractere (IV) (Elgin & Frey, 2011). Animais representativos do gênero *Anhanguera*, tais como *Anhanguera piscator*, descrito por Kellner & Tomida (2000), os dentes apresentam uma curvatura em direção caudal, tal como vista em *Brasileodactylus*.

O gênero *Brasileodactylus* é, atualmente, representado por cinco espécimes, sendo o holótipo da espécie *B. araripensis*, MN 4804-V, é representado por uma longa sínfise mandibular (Kellner, 1984). Posteriormente, vários outros exemplares foram

atribuídos a espécie. Sayão & Kellner (2000) identificaram como *Brasileodactylus* uma porção rostral de crânio (MN 4797-V) coletada na Formação Crato; o espécime AMNH 24444, composto por um crânio, mandíbula e elementos alares foi atribuído ao gênero por Veldmeijer (2003); o espécime SMNS 55414 consiste de uma mandíbula incompleta com fortes semelhanças com o holótipo (Veldmeijer, 2003); por último, o espécime BSP 1991 I 27 preserva parte dos pré-maxilares e maxilares, vértebras cervicais e dorsais, costelas e elementos alares, sendo descrito por Veldmeijer et al. (2009).

Este trabalho tem por objetivo descrever um novo espécime, de procedência desconhecida, porem apresentando a típica preservação da Formação Romualdo. Embora em precário estado de preservação, o novo exemplar atesta a representatividade do gênero no Grupo Santana.

Contexto Geológico:

Os espécimes atribuídos a *Brasileodactylus araripensis* são todos provenientes das Formações Romualdo e Crato do Grupo Santana, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil (Fig. 1). O Grupo Santana (Albiano/Aptiano) é a mais complexa unidade litoestratigráfica da Bacia do Araripe, tanto por sua diversidade faciológica quanto pela abundância de seu registro fossilífero, famoso em todo o planeta. Este grupo é dividido em três formações Crato, Ibupi e Romualdo (Assine, 1992; Vila Nova et al. 2011; Fara et al. 2005).

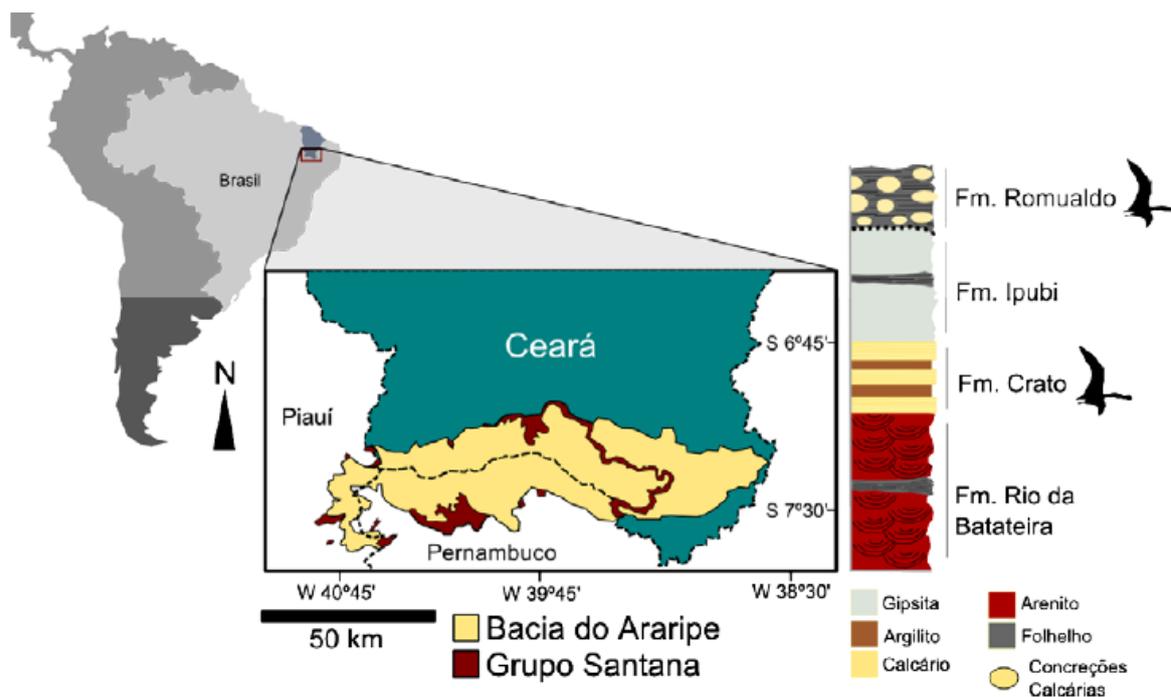


Figura 1: Mapa com localização da Bacia do Araripe e coluna estratigráfica do Grupo Santana. Retirado de (Pinheiro, 2014).

Na Formação Crato (Aptiano), a mais inferior formação do Grupo Santana, predominam os calcários laminados com abundantes fósseis, como plantas, insetos, crustáceos, aracnídeos, quelônios, lagartos, anuros, crocodilianos, pterossauros e penas (Maisey, 1991; Leal; Brito, 2006; Naish, 2007; Evans; Yabumoto, 1998; Kellner; Maisey; Campos, 1994; Naish; Martill; Merrick, 2007). Além dos calcários, estão presentes camadas evaporíticas lenticulares, as quais estão comumente associadas a folhelhos verdes e pretos (Kellner, 2002; Assine, 2007). A formação Ibupi, depositada sobre a Formação Crato, é composta por depósitos de gipsita e anidrita de grande importância econômica. A Formação Romualdo é composta por folhelhos negros com

camadas intermitentes ricas em concreções carbonáticas altamente fossilíferas, onde se encontra a maior diversidade de pterossauros do Grupo Santana (Martill et al., 2012; Assine, 2007). Embora o material aqui reportado tenha procedência desconhecida, sua preservação tridimensional é apenas compatível, no contexto do pacote sedimentar do Grupo Santana, com a Formação Romualdo.

Sistemática Paleontológica:

Pterosauria Kaup, 1834

Pterodactyloidea Plininger, 1901

Anhangueria Rodrigues & Kellner, 2013

Brasileodactylus Kellner, 1984

Descrição:



Figura 2: Imagem em vista dorsal da mandíbula. Escala de 50 mm.

O material consiste de uma mandíbula quase completa, preservada tridimensionalmente, faltando à porção mais rostral da sínfise e uma porção considerável entre a convergência dos ramos mandibulares e a porção média da sínfise (Fig. 2). Todos os dentes estão ausentes, com a exceção de um pequeno fragmento ainda inserido em alvéolo, próximo ao início da sínfise. Cada um dos ramos mandibulares do material mede cerca de 210 mm (medida obtida entre a extremidade posterior dos articulares e o início da sínfise). A região articular do ramo mandibular direito encontra-

se particularmente bem preservada, já no ramo esquerdo o articular está disforme, com um maior dano da preparação química, exibindo sulcos de dano em sua superfície côncava. Como já mencionado anteriormente, a preparação química malsucedida corroeu a maior parte do osso compacto superficial do material, revelando um molde interno preenchido por calcita.

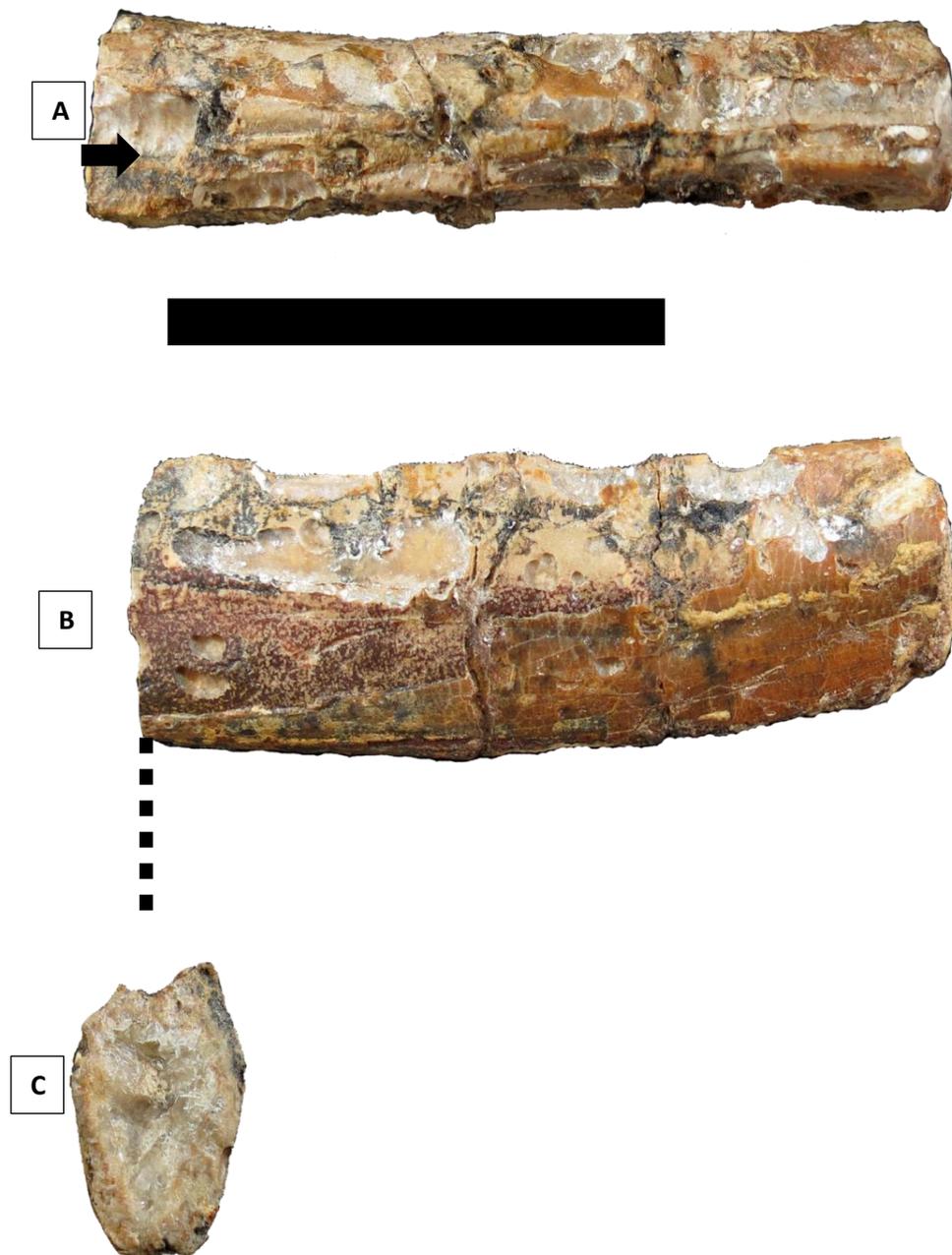


Figura 3: Imagem da sínfise mandibular em (A) vista dorsal, mostrando o sulco medial dorsal, (B) vista lateral e (C) corte transversal losangular. Escala de 50 mm.

A porção presente da sínfise possui 69 mm de comprimento, 11 mm de espessura e 20 mm de altura em sua porção mais alta (Fig. 3), possuindo um formato fusiforme em sua porção posterior e afinando-se à medida em direção rostral, formando

uma seção transversal losangular (embora parte desta morfologia possa ser resultado de deformação). A margem ventral da sínfise é levemente arqueada dorsalmente, enquanto a margem dorsal permanece majoritariamente plana. Embora, rostralmente, a sínfise pareça estar preservada até a um ponto próximo de sua extremidade real, não se observa uma expansão lateral expressiva. Entretanto, a forma com que as margens laterais dos dentários divergem sugerem a presença de tal expansão no material completo. A superfície ventral da sínfise, arredondada posteriormente em vista lateral, afila-se formando uma espécie de quilha, mas não se configurando como uma crista dentária. O material também exibe um sulco medial dorsal presente em toda a extensão da sínfise, presumivelmente no contato entre os dois dentários. A sínfise não preservou dentes e seus alvéolos dentários encontram-se de difícil discernimento devido ao dano da preparação.

Embora os ramos mandibulares estejam completos, a perda do osso compacto externo impede o discernimento de suturas entre seus diferentes elementos. Da mesma forma que o descrito para a sínfise, o reconhecimento de alvéolos dentários é extremamente difícil. Entretanto, foi possível determinar, tentativamente, a presença de dez alvéolos nos ramos e na sínfise.

Discussão

Pela presença de alvéolos dentários, além de um fragmento de dente inserido ao alvéolo e uma expansão rostral anterior dos dentários, o material encontra-se relacionado ao clado Anhangueria. Este clado é diagnosticado, segundo Rodrigues & Kellner (2013), pela presença de: I) expansão anterior das pré-maxilas e dentários; II) dentes maiores localizados na extremidade anterior do rostro. O clado mais representativo dentro de Anhangueria é Anhangueridae, descrito a partir de *Anhanguera blittersdorffi* (Campos & Kellner, 1985) e, posteriormente, com a adição de uma série de táxons provenientes da Formação Romualdo e outros depósitos ao redor do mundo. O material aqui descrito difere do gênero *Anhanguera* por apresentar a presença de um sulco medial dorsal e ausência de uma crista dentaria bem desenvolvida (Fig. 4).



Figura 4: Holótipo do crânio de *Anhanguera blittersdorffi* (MN 4805 – V), em conjunto com o Holótipo de *Anhanguera robustus* (BSP 1987 I 47) (A) vista dorsal e (B) vista lateral. Escala de 10 cm (Pinheiro, 2014).

O material não apresenta muitas semelhanças ao gênero *Tropeognathus* sendo a maior diferença a ausência de uma crista dentaria, principal característica presente em Anhangueridae e bem desenvolvida em *Tropeognathus*. Porém, *T. mesembrinus* apresenta um sulco medial dorsal na sínfise mandibular correspondente a uma quilha bem desenvolvida no palato. Embora o material não tenha um palato para uma

comparação, não se pode descartar a presença de um sulco medial em *T. mesembrinus* (Fig. 5). Sendo assim, pela presença de dentição e expansão rostral do dentário é possível confidentemente atribuir o material ao clado Anhangueria. Porém, este não pode ser considerado pertencente a Anhangueridae pela falta de uma crista dentaria.



Figura 5: Crânio do holótipo de *Tropeognathus mesembrinus*, (BSP 1987 I 46) (A) em vista lateral, (B) em vista palatal, (C) mandíbula em vista palatal e (D) vista lateral. Escala de 50 mm. (Retirada de Pinheiro, 2014).

Três táxons de Anhangueria do Grupo Santana não possuem crista sagital no dentário: *Cearadactylus*, *Barbosania* e *Brasileodactylus*. De forma semelhante ao material aqui descrito, *Cearadactylus* apresenta um sulco medial dorsal na sínfise, assim como uma expansão rostral da mandíbula (Vila Nova et al. 2014), mais proeminente neste táxon do que no material aqui descrito (Fig. 6). Ambos diferem pelo

material apresentar uma secção transversal losangular da mandíbula, e por sua extremidade rostral não apresentar indicio de bifurcação, como exibido por *Cearadactylus* (Vila Nova et al., 2014), evidenciando uma morfologia linear.



Figura 6: Crânio holótipo de *Cearadactylus atrox* (MN 7019 – V), em vista lateral (Retirada de Vila Nova et al., 2014)

Há duas condições vistas em *Barbosania* que condizem com o observado no material, uma leve expansão rostral da mandíbula (Pinheiro, 2014) e alvéolos dentários mais rostrais maiores (Elgin & Frey, 2011) (Fig. 7). No entanto um sulco medial dorsal na sínfise não observado em *Barbosania*.



Figura 8: Hoótipo de *Unwindia trigonus* em vista lateral direita. Escala de 50 mm (foto gentilmente cedida por Mark Witton).

Uma comparação com *Unwindia* (Martill, 2011) (Fig. 8) é impossível pelo fato de que o holótipo deste táxon não apresentar mandíbula conhecida. Entretanto, a

quantidade de dentes presentes em *Unwindia* é incompatível com o observado na mandíbula apresentada aqui.

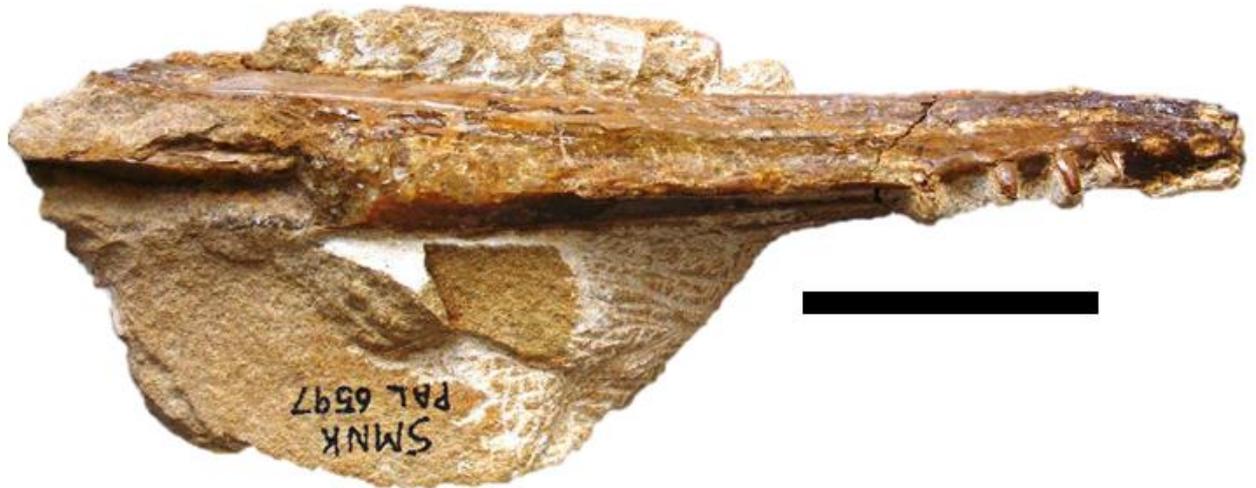


Figura 7: Réplica da maxila em associação com mandíbula de *Barbosania brasilirostris*. Escala de 50 mm (Retirada de Pinheiro, 2014).

O material exibe características semelhantes às encontradas em *Brasileodactylus araripensis* (Fig. 9), como uma secção transversal losangular (podendo esta, ser resultado de deformação), uma expansão rostral formando uma superfície plana e sulco medial dorsal não ramificado na sínfise. Embora o estado preservacional do espécime dificulte a comparação, consideramos frente à diversidade de pterossauros do Grupo Santana, a atribuição a *Brasileodactylus araripensis* como mais parcimoniosa.

As diferenças apresentadas pelo material o põem dentro do clado Anhangueria por apresentar suas características diagnósticas, porém o deixa de fora de Anhangueridae. Por apresentar três características condizentes com *Brasileodactylus araripensis* ele pode ser inferido como sendo um membro desta espécie, já que nenhum outro grupo da Formação Romualdo apresenta a mesma combinação de caracteres.



Figura 9: Holótipo de *Brasileodactylus araripensis* em (A) vista dorsal e (B) vista lateral esquerda. Escala de 50 mm (Pinheiro, 2014).

Conclusão

As características anatômicas do espécime indicam sua atribuição a Anhangueria. A comparação do espécime com outros pterossauros da Formação Romualdo atesta que, embora o espécime não pertença a Anhangueridae, pode estar proximamente relacionado a este grupo. Diferenças com Anhangueridae incluem diferenças na extremidade da sínfise e em sua secção transversal losangular. O material é aqui referido a *Brasileodactylus araripensis* por apresentar uma expansão rostral da sínfise não ramificada, secção transversal losangular e um sulco medial dorsal, combinação de características estas não observadas em *Barbosania*, *Cearadactylus* e *Unwindia* este material corrobora a visão de que *Brasileodactylus araripensis* seja um dos mais abundantes pterossauros do Grupo Santana.

Referências bibliográficas:

- Assine, M. L. (1992). **Análise estratigráfica da bacia do Araripe, Nordeste do Brasil.** *Brazilian Journal of Geology*, 22(3), 289-300.
- Assine, M. L. (2007). **Bacia do Araripe.** *Boletim de Geociências da PETROBRAS*, 15(2), 371-389.
- Campos, D. A., & Kellner, A. W. A. (1985). **Panorama of the flying reptiles study in Brazil and South America.** *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 57(4), 453-466.
- Campos, D. A.; Kellner, A. W. A. (1997). **Short note on the first occurrence of Tapejaridae in the Crato Member (Aptian), Santana Formation, Araripe Basin, Northeast Brazil.** *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 69, n. 1. 83-87.
- Dalla Vecchia, F. M. (1993). ***Cearadactylus? ligabuei* nov. sp., a new early Cretaceous (Aptian) pterosaur from Chapada do Araripe (Northeastern Brazil).** *Bollettino della Società paleontologica italiana*, 32(3), 401-409.
- Elgin, R. A., & Frey, E. (2011). **A new ornithocheirid, *Barbosania gracilirostris* gen. et sp. nov. (Pterosauria, Pterodactyloidea) from the Santana Formation (Cretaceous) of NE Brazil.** *swiss Journal of Palaeontology*, 130(2), 259.
- Evans, S. E., & Yabumoto, Y. (1998). **A lizard from the Early Cretaceous Crato Formation, Araripe Basin, Brazil.** *Neus Jahrbuch fur Geologie und Palaontologie Monatologie*, 349-364.
- Fara, E., Saraiva, A. Á., de Almeida Campos, D., Moreira, 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, palaeoenvironmental and palaeoecological implications.** *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 218(1), 145-160.
- Frey *et al* BUCHY, M-C. (2003). **A new species of tapejarid pterosaur with softtissue head crest.** *Geological Society, London, Special Publications*, v. 217. 6572.
- Kellner, A. W. A. (1984). **Ocorrência de uma mandíbula de Pterosauria (*Brasileodactylus araripensis* nov. gen.; nov. sp.) na formação Santana. In: *Cretáceo***

da chapada do Araripe, Ceará-Brasil-XXXIII Anais Congresso Brasileiro de Geologia, Rio de Janeiro (Vol. 1984, pp. 578-590).

Kellner, A. W. A. (1989). **A new edentate pterosaur of the Lower Cretaceous from the Araripe Basin, Northeast Brazil.** *Anais da Academia brasileira de Ciências*, 61(4), 439-446.

Kellner, A. W. A. (2002). **Membro Romualdo da Formação Santana, Chapada do Araripe, CE. Um dos mais importantes depósitos fossilíferos do Cretáceo brasileiro.** *Sítios geológicos e paleontológicos do Brasil*, 1, 121-130.

Kellner, A. W. (2003). **Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group.** *Geological Society, London, Special Publications*, 217(1), 105-137.

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

Kellner, A. W. A. & Campos, D. A. (1988). **Sobre um novo pterossauro com crista sagital da Bacia do Araripe, Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil.** *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 60, n. 4. 459-469.

Kellner, A. W. A., & Campos, D. A. (2002). **The function of the cranial crest and jaws of a unique pterosaur from the Early Cretaceous of Brazil.** *Science*, 297(5580), 389-392.

Kellner, A. W. A. & Campos, D. A. (1994). **A new species of *Tupuxuara* (Pterosauria, Tapejaridae) from the Early Cretaceous of Brazil.** *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 66(4), 467-474.

Kellner, A. W. A., Maisey, J., & Campos, D. A. (1994). **Fossil down feather from the Lower Cretaceous of Brazil.** *Palaeontology*, 37(3), 489-492.

Kellner, A. W. A., & Campos, D. D. A. (2007). **Short note on the ingroup relationships of the Tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea).** *Boletim do Museu Nacional*, 75, 1-14.

Kellner, A. W. A., & Tomida, Y. (2010). **Description of a new species of Anhangueridae (pterodactyloidea) with comments on the pterosaur fauna from Santana Formation (Aptian/Albian), northeastern Brazil.** *National Science Museum Monographs*, n. 17. 1-135.

Leal, M. E. C., & Brito, P. M. (2006). **Anura do Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil.** *Paleontologia de Vertebrados—grandes temas e contribuições científicas. Rio de Janeiro: Interciência*, 145-152.

Leal, M. E., Pêgas, R. V., Bonde, N., & Kellner, A. W. (2017). **Cervical vertebrae of an enigmatic pterosaur from the Crato Formation (Lower Cretaceous, Araripe Basin, NE Brazil).** *Geological Society, London, Special Publications*, 455, SP455-15.

Leonardi, G., & Borgomanero, G. (1985). **Cearadactylus atrox nov. gen., nov. sp.: novo Pterosauria (Pterodactyloidea) da Chapada do Araripe, Ceara, Brasil.** *Coletanea de Trabalhos Paleontológicos, Série Geologia, Brasília*, 27.

Maisey, J. G. (Ed.). (1991). *Santana fossils: an illustrated atlas* (Vol. 242). Tfh Publications Incorporated.

Martill, D. M. (1988). **Preservation of fish in the Cretaceous Santana Formation of Brazil.** *Palaeontology*, 31(1), 1-18.

Martill, D. M. (1989). **The Medusa effect: instantaneous fossilization.** *Geology Today*, 5(6), 201-205.

Martill, D. M. (2007). **The age of the Cretaceous Santana Formation fossil Konservat Lagerstätte of north-east Brazil: a historical review and an appraisal of the biochronostratigraphic utility of its palaeobiota.** *Cretaceous Research*, 28(6), 895-920.

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

Martill, D. M., Loveridge, R. F., Mohr, B. A., & Simmonds, E. (2012). **A wildfire origin for terrestrial organic debris in the Cretaceous Santana Formation Fossil Lagerstätte (Araripe Basin) of north-east Brazil.** *Cretaceous Research*, 34, 135-141.

Manzig, P. C., Kellner, A. W., Weinschütz, L. C., Fragoso, C. E., Vega, C. S., Guimarães, G. B., ... & de 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), e100005.

Naish, D. (2007). **Turtles of the Crato Formation.** In 2007. *The Crato Fossil Beds of Brazil: Window into an Ancient World* (pp. 452-457). Cambridge University Press London.

Naish, D., Martill, D., & Merrick, I. (2007). **Birds of the Crato Formation.** In *The Crato fossil beds of Brazil: window into an ancient world*. Cambridge University Press.

Vila Nova, B. C. V., Saraiva, A. A., Moreira, J. K., & Sayão, J. M. (2011). **Controlled excavations in the Romualdo Formation Lagerstätte (Araripe Basin, Brazil) and pterosaur diversity: remarks based on new findings.** *Palaios*, 26(3), 173-179.

Vila Nova, B. C. V., Sayão, J. M., Neumann, V. H., & Kellner, A. W. (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(1), 126-134.

Pêgas, R. V., de Castro Leal, M. E., & Kellner, A. W. A. (2016). **A Basal Tapejarine (Pterosauria; Pterodactyloidea; Tapejaridae) from the Crato Formation, Early Cretaceous of Brazil.** *PloS one*, 11(9), e0162692.

Pinheiro, F. L., (2014). Contribuição ao conhecimento dos Pterossauros do Grupo Santana (Cretáceo Inferior) da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. Tese (Tese em Geociências) – UFRS. Porto Alegre, p. 77, 78.

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.

Pinheiro, F. L., Fortier, D. C., Schultz, C. L., De Andrade, J. A. F., & Bantim, R. A. (2011). **New information on the pterosaur *Tupandactylus imperator*, with comments on the relationships of Tapejaridae.** *Acta Palaeontologica Polonica*, 56(3), 567-580.

Pinheiro, F. L., & Schultz, C. L. (2012). **An unusual pterosaur specimen (Pterodactyloidea,? Azhdarchoidea) from the Early Cretaceous Romualdo Formation of Brazil, and the evolution of the pterodactyloid palate.** *PloS one*, 7(11), e50088.

Rodrigues, T., & Kellner, A. W. A. (2013). **Taxonomic review of the Ornithocheirus complex (Pterosauria) from the Cretaceous of England.** *ZooKeys*, (308), 1.

Sayão, J. M., & Kellner, A. W. A. (2000). **Description of a Pterosaur Rostrum from the Crato Member, Santana Formation (Aptian-Albian), Northeastern, Brazil.**

Unwin, D. M. (2003). **On the phylogeny and evolutionary history of pterosaurs.** *Geological Society, London, Special Publications*, 217(1), 139-190.

Veldmeijer, A. J. (2003). **Description of Coloborhynchus spielbergi sp. nov.(Pterodactyloidea) from the Albian (Lower Cretaceous) of Brazil.** *Scripta Geologica*, 125(35), e139.

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., Meijer, H. J., & Signore, M. (2009). **Description of Pterosaurian (Pterodactyloidea: Anhangueridae, Brasileodactylus) remains from the Lower Cretaceous of Brazil.** *Deinsea*, 13(1), 9-40.

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

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

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

Witton, M. P. (2009). **A new species of Tupuxuara (Thalassodromidae, Azhdarchoidea) from the Lower Cretaceous Santana Formation of Brazil, with a**

note on the nomenclature of Thalassodromidae. *Cretaceous Research*, 30(5), 1293-1300.