



Universidade Federal do Pampa

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PAMPA

*Campus São Gabriel*

NOVA ANÁLISE FILOGENÉTICA PARA O CLADO TAPEJARIDAE  
(PTEROSAURIA)

BRUNO SILVEIRA

2019

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO PAMPA**

**BRUNO SILVEIRA**

**NOVA ANÁLISE FILOGENÉTICA PARA O CLADO TAPEJARIDAE  
(PTEROSAURIA)**

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.

Orientador: Prof. Dr. Felipe Lima Pinheiro

**São Gabriel  
2019**

Ficha catalográfica elaborada automaticamente com os dados fornecidos  
pelo(a) autor(a) através do Módulo de Biblioteca do  
Sistema GURI (Gestão Unificada de Recursos Institucionais) .

S587n	Silveira, Bruno  Nova análise filogenética para para clado Tapejaridae (Pterosauria) / Bruno Silveira.  40 p.  Trabalho de Conclusão de Curso(Graduação)-- Universidade Federal do Pampa, CIÊNCIAS BIOLÓGICAS, 2019.  "Orientação: Felipe Lima Pinheiro".  1. Paleontologia. 2. Sistemática Filogenética. I. Título.
-------	---

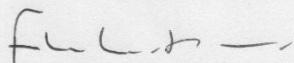
**BRUNO SILVEIRA**

**NOVA ANÁLISE FILOGENÉTICA PARA O CLADO TAPEJARIDAE  
(PTEROSAURIA)**

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.

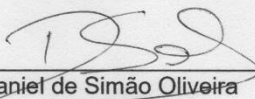
Trabalho de Conclusão de Curso defendido e aprovado em: 04, Dezembro,  
2019

Banca examinadora:



---

Prof. Dr. Felipe Lima Pinheiro  
Orientador  
UNIPAMPA



---

Me. Daniel de Simão Oliveira  
UFSM



---

Prof. Dr. Tomaz Panceri Melo  
UFRGS

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço a minha família por todo apoio incondicional que me deram ao longo de todos estes anos de formação. Meus pais Fabiano Luis Silveira e Lylian Celeste Zimmermann que fizeram tudo o que tiveram ao seu alcance para me ajudar a conquistar o que eu tenho. Saibam que vocês são tudo para mim. Eu amo vocês, de todo o coração!

Ao meu orientador, Dr. Felipe Lima Pinheiro, pela total confiança, auxílio, paciência e disposição ao longo da realização deste trabalho. Também agradeço enormemente pela amizade construída ao longo de anos de convívio dentro e fora da Universidade e saiba que enorme admiração que eu construí por você, pela sua dedicação e carisma. Muito obrigado!

A minha amiga, Gabriela Menezes, que me acompanhou ao longo de toda minha trajetória na paleontologia, me orientou no desenvolvimento dos meus trabalhos e sem a qual eu jamais teria conseguido completar essa tarefa.

Aos professores, Dr. Marcia Spies, Dr. Tiago Gomes e Dr. Angelo Schneider, por tudo que me ensinaram, pela amizade que temos e pela sua imensa dedicação ao seu trabalho e produzir ciência e compartilhar conhecimento, tenho certeza de que a minha formação foi boa e que muito disso se deve aos senhores, muito obrigado!

A todos os meus colegas de laboratório, Karine Pohlmann, Vinicius Pinheiro, Maikon Marks, Mateus Santos, Jaqueline Figueredo, Maria Eduarda Elesbão, Shayane Protti, Thiago Brito, Caroline Burgardt, Daniel Oliveira, Gianfrancis Ugalde, Joseane Salau, Natália Oliveira, Aline Thomazetti e Eduarda Spencer, pela várias risadas que compartilhamos ao longo das muitas e muitas horas de convívio.

Agradeço em especial meus amigos Etiely Karnopp, Felipe Lucas Arida e Guilherme Franco, que estavam comigo durante toda a graduação, nos momentos mais felizes e nos mais tristes, fosse nos campos em dias de chuva ou em noites de festa. Muito obrigado, por tudo!

## RESUMO

A família Tapejaridae é um grupo monofilético composto por pterossauros sem dentes e com cristas exuberantes, fundamentais para o entendimento das relações de parentesco dentro do grupo por serem justamente as estruturas cranianas as mais frequentemente encontradas e melhor preservadas. Esta família forma um clado composto por dois subgrupos, Tapejarinae (pterossauros caracteristicamente de rostro curto) e Thalassodrominae (pterossauros caracteristicamente de rostro alongado, reconhecidos como *Tupuxuara-like*). A relação entre *Tupuxuara-like*, *Tapejara-like* e Azhdarchidae, grupo irmão mais próximo de Tapejaridae, ainda não é bem compreendida. Este trabalho tem como objetivo recuperar a história evolutiva de Tapejaridae por meio da realização de uma análise sobre três matrizes filogenéticas para o grupo. Os caracteres destas matrizes foram compilados, selecionados e corrigidos, formando uma nova matriz filogenética. A filogenia obtida reforçou as hipóteses que retomam o clado Tapejaridae como um grupo monofilético composto por *Tapejara-like* + *Tupuxuara-like* e grupo-irmão de Azhdarchidae.

Palavras-chave: Pterossauros, Filogenia, Análise filogenética, Tapejaridae, Cretáceo.

## ABSTRACT

The Tapejaridae family is a monophyletic group composed of toothless pterosaurs with exuberant crests, fundamental for understanding their relationships as those are the most frequently found and well preserved cranial structures. This family forms a clade composed of two subgroups, Tapejarinae (characteristically short-rostrum pterosaurs) and Thalassodrominae (characteristically elongated rostrum pterosaurs recognized as *Tupuxuara*-like). A relationship between *Tupuxuara*, *Tapejara* and Azhdarchidae, Tapejaridae's closest outgroup, is not yet well understood. This research aims to recover the evolutionary history of Tapejaridae by performing a meta-analysis on three phylogenetic matrices for the group. The characters of these matrices were compiled, selected and corrected, forming a new phylogenetic matrix. The phylogeny obtained is congruent with a hypothesis for the group, where Tapejaridae is a monophyletic group consisting of *Tapejara* + *Tupuxuara*-like and sister group of Azhdarchidae.

Keywords: Pterosaurs, Phylogeny, Phylogenetic analysis, Tapejaridae, Cretaceous.

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 – Crânio de *Tupandactylus imperator* em vista lateral (CPCA 3590). Fenestra naso-anterorbital compreendendo mais do que 45% do crânio destacada. Escala, 100 mm.....11
- Figura 2 – Crânio de *Tupuxuara leonardii* em vista lateral (IMNH 1052). Órbita piriforme destacada. Escala, 100 mm.....11
- Figura 3 – Crânio de *Thalassodromeus sethi* (DGM 1476-R) em vista lateral. “Típico” Thalassodrominae. Escala, 200 mm. (Imagem de Kellner & Campos, 2002).....12
- Figura 4 – Crânio de *Caupedactylus ybaka* (MN 4726-V) em vista lateral. “Típico” Tapejarinae. Escala, 100 mm. (Imagem de Kellner, 2013).....12
- Figura 5 – Análise filogenética. Nós: 1, “Pterosauria”; 2, Azhdarchoidea; 3, Tapejaridae; 4, Dsungaripteridae; 5, Azhdarchidae; 6, Thalassodrominae; 7, Tapejarinae.....19
- Figura 6 – Crânio de *Shenzhoupterus chaoyangensis* em vista lateral. Holótipo HGM (41HIII-305A). Destacado sua órbita piriforme. Escala, 100 mm. (Retirada de Lü et al. 2008)..... 21



## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO</b>	<b>10</b>
<b>1.1</b>	<b>Contexto geológico e paleobiogeográfico</b>	<b>14</b>
<b>2</b>	<b>METODOLOGIA</b>	<b>15</b>
<b>2.1</b>	<b>Correção dos caracteres</b>	<b>16</b>
<b>3</b>	<b>APRESENTAÇÃO DA PESQUISA E ANÁLISE DOS RESULTADOS</b>	<b>19</b>
<b>4</b>	<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS</b>	<b>23</b>
	<b>REFERÊNCIAS</b>	<b>24</b>
	<b>APÊNDICES</b>	<b>29</b>

## 1 INTRODUÇÃO

Tapejaridae é um clado diversificado de pterossauros Tapejaroidea, sendo amplamente distribuído pelo mundo e um dos mais abundantes grupos de pterossauros brasileiros (Kellner, 2004). A proposição formal do clado foi realizada por Kellner (1989).

Sua história evolutiva começa a partir do fim do Jurássico, entretanto, é na passagem entre o Cretáceo inferior para a metade do Cretáceo (Aptiano/Albiano) que sua grande diversificação acontece, desenvolvendo, nesse período, uma grande irradiação de nichos ocupados, hábitos alimentares e morfologias (Wellnhofer, 1991; Unwin, 2005; Witton, 2013). Já ao longo do Cretáceo superior, os Tapejarídeos, assim como os pterossauros em geral, entram em declínio (Manzig et al., 2014), porém seu completo desaparecimento apenas acontece na extinção Cretáceo-Paleógeno (K-Pg) (Witton, 2013).

De acordo com Kellner (2004), Tapejaridae compartilhariam cinco sinapomorfias, sendo estas: (1) a presença de uma fenestra naso-anterorbital comparativamente grande, compreendendo mais do que 45% do crânio, (2) uma crista medial longa, formada em sua maior parte pelo pré-maxilar, erguendo-se a partir do fim do rostro e estendendo-se posteriormente, (3) processo lacrimal do jugal fino e subvertical, (4) órbita piriforme pequena e invertida, (5) tubérculo espesso e bem desenvolvido na margem ventroposterior do coracóide (Kellner, 2004).



**Figura 1:** Crânio de *Tupandactylus imperator* em vista lateral (CPCA 3590). Fenestra naso-antorbital compreendendo mais do que 45% do crânio destacada. Escala, 100mm.



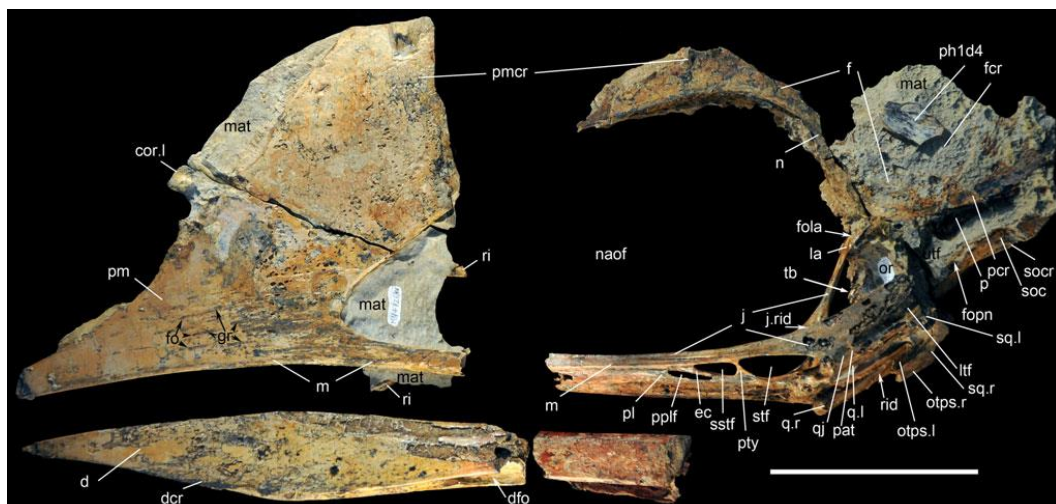
**Figura 2:** Crânio de *Tupuxuara leonardii* em vista lateral (IMNH 1052). Órbita piriforme destacada. Escala, 100mm.

O clado Tapejaridae é composto por dois subgrupos, Tapejarinae (pterossauros caracteristicamente de rostró curto) e Thalassodrominae (pterossauros caracteristicamente de rostró alongado), reconhecidos por Witton (2009) como *Tupuxuara-like*. Recentes pesquisas trouxeram novas hipóteses de relações

filogenéticas para o grupo (Longrich et al., 2018; Wang & Zhou, 2002; Martill & Naish 2006) criando uma dúvida quanto a qual seria a proposta que melhor representa sua história evolutiva.



**Figura 3:** Crânio de *Thalassodromeus sethi* (DGM 1476-R) em vista lateral. “Típico” Thalassodrominae. Escala, 200mm. (Imagem de Kellner & Campos, 2002).



**Figura 4:** Crânio de *Caupedactylus ybaka* (MN 4726-V) em vista lateral. “Típico” Tapejarinae. Escala, 100mm. (Imagem de Kellner, 2013).

Existem atualmente duas hipóteses conflitantes para a filogenia de Tapejaridae (Kellner, 2004; Longrich et al., 2018). Kellner (2004), na hipótese mais clássica, compreende Tapejaridae como um clado formado por Tapejara-like + Tupuxuara-like, sendo este grupo irmão de Azhdarchidae, o que seria sustentado por uma série de

características, como a fenestra naso-antorbital compreendendo uma grande parte do crânio, apesar de esta característica estar presente em alguns azhdarchídeos. Alternativamente, trabalhos como Unwin (2003) e Longrich et al., (2018) tratam o clado dos Tapejara-like (Tapejarinae *sensu* Kellner & Campos, 2007) como grupo irmão de Azhdarchidae + Tupuxuara-like.

Apesar de aparecerem, em sua maioria, representados em *Lagerstätten* (depósitos fossilíferos com preservação excepcional) (Kellner, 1994), uma série de características naturais dificultam o desenvolvimento de uma filogenia sólida, entre eles: a baixa quantidade de exemplares, a grande maioria apresentar apenas material craniano (Kellner, 1994) e a característica de possuírem estrutura muito delgadas, que tem muito mais dificuldade de serem preservadas no registro fóssil (Wellnhofer, 1991).

Outros fatores que complicam o entendimento das relações de parentesco dentro de Tapejaridae são os erros metodológicos das práticas de sistemática filogenética como: a frequente criação de caracteres que configuram estados de caráter a partir da relação entre duas estruturas, caracteres que tratam ausência e presença de uma estrutura como sendo um dos estados de caráter da mesma e estruturas que podem ter interpretações diferentes dependendo da perspectiva do leitor (Sereno, 2007).

Para um melhor entendimento das relações filogenéticas dentro do clado Tapejaridae este trabalho traz como proposta um estudo meta-analítico de correção e fusão de três matrizes filogenéticas (Longrich et al., 2018; Pêgas et al., 2016; Pinheiro et al., 2011).

### **1.1 Contexto geológico e paleobiogeográfico:**

O clado Tapejaridae é amplamente distribuído pelo mundo, principalmente em antigas regiões costeiras (Wang et al., 2005). Frequentemente encontrados em *Lagerstätten*, regiões de ótima preservação que mantêm em seu registro fossilífero não apenas pterossauros mas também toda uma sorte de outros grupos, como peixes,

invertebrados, crustáceos, lagartos, anuros, testudíneos e aves (Chang et al., 2003; Zhou et al., 2003; Maisey, 1991; Leal et al., 2006; Naish, 2007; Kellner; Maisey; Campos, 1994; Naish; Martill; Merrick, 2007). As formações mais características por essa ótima preservação e a presença de pterossauros são: Solnhofen, Yixian, Jiufotang, Romualdo, Crato, Cambridge Greensand, e Niobrara (Longrich et al., 2018).

Destas se destacam pela grande presença de tapejarídeos as Formações Romualdo e Crato, que em conjunto com a Formação Ibupi compõem o Grupo Santana (Aptiano/Albiano), localizado na Bacia do Araripe, no nordeste do Brasil. A Formação Crato, mais antiga, é composta por níveis de calcários finamente laminados, intercalados por folhelhos, gipsita e margas, testemunhando um ambiente lacustre costeiro, com ocasionais ingressões marinhas e fundo anóxico (Assine, 2007). A Formação Romualdo, por sua vez, é caracterizada por pacotes de folhelhos negros com ocasionais níveis ricos em concreções carbonáticas. A maior parte dos fósseis desta unidade está preservada no núcleo de tais concreções, o que facilita sua preservação tridimensional. A Formação Romualdo mostra uma maior influência marinha do que o que é observado na Fm. Crato (Assine, 2007).

## 2 METODOLOGIA

O método escolhido para a resolução do problema em questão foi o processo meta-analítico pela formação de uma nova matriz de dados oriunda da fusão de três outras matrizes, Pêgas et al. (2016) (proveniente de Kellner, 2003), Pinheiro et al. (2011) e Longrich et al. (2018). Os caracteres das filogenias em questão passaram por uma seleção, removendo possíveis caracteres problemáticos (que dão peso diferenciado a determinadas características) (Serenó, 2007) e, por fim, a adição de novos caracteres.

Para a composição da matriz foram escolhidos 19 táxons, sendo eles: *Pteranodon longiceps* (Marsh, 1876), *Rhamphorhynchus phyllurus*, usados como grupo externo e *Caiuajara dobruskii* (Mazing et al., 2014), *Caupedactylus ybaka* (Kellner, 2013), *Sinopterus dongi* (Wang & Zhou, 2002), *Tapejara wellnhoferi* (Kellner, 1987), *Tupandactylus imperator* (Kellner & Campos, 2007), *Tupandactylus navigans* (Frey et al. 2003), *Dsungapterus weii* (Young, 1964), *Noriopterus parvus* (Lü, 2009), *Thalassodromeus sethi* (Kellner & Campos, 2002), *Tupuxuara leonardii* (Kellner & Campos, 1994), *Tupuxuara longicristatus* (Kellner & Campos, 1988), *Azhdarco lancicollis* (Nessov, 1984), *Chaoyangopterus zhangii* (Zhou, 2010), *Jidapterus edentus* (Junchang, 2005), *Quetzalcoatlus* sp. (Lawson, 1975), *Shenzhoupterus chaoyangensis* (Lü, 2008) e *Zhejiangopterus linhaiensis* (Cai & Wei, 1994). Os critérios para sua escolha foram: uma boa diversidade de morfótipos que pudessem representar adequadamente a maior parte de diferenças morfológicas dentro de Tapejaridae e a boa preservação dos indivíduos, para uma clara identificação dos caracteres ao longo da revisão (tabela de tombos).

A matriz final foi formada por 68 caracteres, sendo eles originários de: (58, 61, 65, 74, 75, 77, 79, 84, 90, 95, 96, 97, 98, 100, 106, 118, 119, 132, 138, 139, 140, 144, 145, 147, 150, 154, 155, 156, 162, 163, 194, 195, 202, 213, 218, 223, 227, 248) da matriz de Longrich et al., (2018), (2, 6, 8) da matriz de Pinheiro et al. (2011) e (11, 14, 16, 19, 22, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 42, 55, 57, 66, 83, 97) da matriz de Pêgas et al. (2016). Outros caracteres (9) da matriz de Pinheiro et al. (2011) e (1, 18, 46, 52, 58, 71) da matriz de Pêgas et al. (2016) foram adaptados segundo Sereno (2007). Por fim também houve a adição de um novo caractere.

A matriz gerada foi analisada com parcimônia de pesos iguais usando o programa TNT (Tree analysis using New Technology) versão v. 1.1 (Goloboff et. al, 2008), em uma análise usando a ferramenta Traditional Search padrão, a memória máxima de árvores foi 10.000 onde eram realizados 15 *loops* de até 1000 variáveis, as melhores árvores e um *random seed* 1. Os parâmetros para adição de sequências aleatórias foram de 10 sequências aleatórias, salvando 10 árvores por replicação, trocando árvores por TBR e mantendo apenas as melhores árvores encontradas.

A lista de caracteres, assim como a matriz codificada estarão disponibilizadas no apêndice 1.

## 2.1 Correção dos caracteres:

Foram selecionados das matrizes de Longrich et al. (2018), Pêgas et al. (2016) e Pinheiro et al. (2011) apenas os caracteres neomórficos ativos em Tapejaridae. Caracteres que se sobrepunham nas matrizes foram adaptados segundo Sereno (2007) ou excluídos.

A seleção de caracteres seguiu os critérios descritos por Sereno (2007) sobre como se descrever um caractere sem que ele dê pesos diferenciais a uma estrutura, como acontece em caracteres que relacionam a ausência e presença de uma estrutura associada aos seus possíveis estados de caráter ou caracteres que trabalham com relações entre duas estruturas diferentes.

**Tabela 1:** Quadro com os valores de caracteres duplos e relacionais que envolvem Tapejarídeos nas listas de caracteres de Pêgas et al. (2016), Pinheiro et al. (2011) e Longrich et al. (2018).

<b>Lista de Caracteres</b>	<b>Caracteres Duplos</b>	<b>Caracteres Relacionais</b>
<b>Pêgas (2016)</b>	5 (10%)	8 (16%)
<b>Pinheiro (2011)</b>	1 (4,5%)	5 (22,7%)
<b>Longrich (2018)</b>	0	15 (12%)

**Caracter 9 Pinheiro et al. (2011):** Protuberância retangular na crista sagital do pré-maxilar: (0) ausente, (1) presente. Sofreu um ajuste em sua descrição, sendo agora descrito como “Protuberância na crista sagital do pré-maxilar”.



**Caracter 1 Pêgas et al. (2016):** Margem dorsal do crânio: (0) reta ou curvada para baixo, (1) côncava (2) somente o rostro virado para cima. Teve seu primeiro estado dividido em (0) reta e (1) virada para baixo.

**Caracter 18 Pêgas et al. (2016):** Forma da crista sagital do pré-maxilar: (0) estriada, baixa, com uma margem dorsal quase reta, (1) estriada, alta, em forma de espinho, (2) margem dorsal arredondada em forma de lâmina, (3) lisa, expandindo anteriormente e formando uma extensão baixa em forma de haste posteriormente, (4) lisa, começando baixo anteriormente e muito expandida posteriormente. Foi dividido em dois caracteres: **18a):** Crista sagital do pré-maxilar, textura: (0) estriada, (1) lisa e **18b):** Crista sagital do pré-maxilar, forma: (0) alta com uma margem dorsal quase reta, (1) alta, em forma de espinho, (2) margem dorsal arredondada em forma de lâmina, (3) expandindo anteriormente e formando uma extensão baixa em forma de haste posteriormente, (4) começando baixo anteriormente e muito expandida posteriormente. Tendo sido apenas a metade **18a)** aproveitada para a matriz já que a segunda parte era conflitante com outros caracteres para crista sagital do pré-maxilar e não pode ser corrigido.

**Caracter 46 Pêgas et al. (2016):** Quilha palatal: (0) ausente, (1) discreta, afunilando anteriormente, (2) robusta, afunilando anteriormente, (3) robusta, confinada a porção anterior do palato. Foi dividido em dois caracteres: **46a):** Quilha palatal: (0) ausente, (1) presente e **46b):** Quilha palatal, forma: (0) discreta, afunilando anteriormente, (1) robusta, afunilando anteriormente, (2) robusta, confinada a porção anterior do palato. Tendo sido apenas a metade **46a)** aproveitada para a matriz já que a segunda metade não variou dentro da filogenia.

**Caracter 52 Pêgas et al. (2016):** Sínfise mandibular: (0) ausente ou muito curta, (1) presente, entre 30% e 59% do comprimento total da mandíbula, (2) presente em pelo menos ~60% do comprimento total da mandíbula. Foi dividido em dois caracteres: **52a):** Sínfise mandibular: (0) ausente, (1) presente e **52b):** Sínfise mandibular, comprimento: (0) entre 30% e 59% do comprimento total da mandíbula, (1) presente em pelo menos ~60% do comprimento total da mandíbula. Tendo sido apenas a

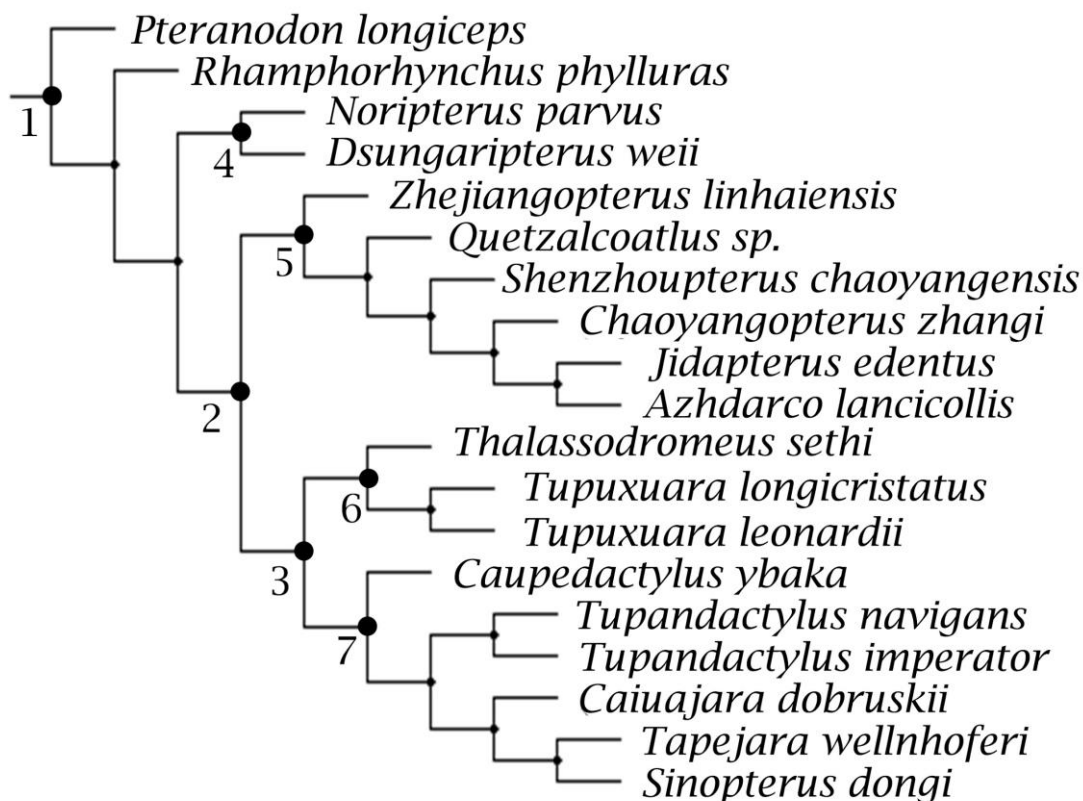
metade **52a)** aproveitada para a matriz já que a segunda metade foi considerada mal informativa.

**Caracter 58 Pêgas et al. (2016):** Posição e presença dos dentes: (0) dentes presentes, igualmente distribuídos ao longo da mandíbula, (1) dentes ausente da porção anterior da mandíbula, (2) dentes confinados a parte anterior da mandíbula, (3) mandíbula sem dentes. Foi dividido em dois caracteres: **58a):** Dentes: (0) presente, (1) ausente e **58b):** Dentes, distribuição ao longo da mandíbula: (0) igualmente distribuídos ao longo da mandíbula, (1) ausente da porção anterior da mandíbula, (2) confinados a parte anterior da mandíbula. Sendo ambos aproveitados para a matriz.

**Caracter 71 Pêgas et al. (2016):** Espinhos neurais das vértebras meso-cervicais, altura: (0) altos, (1) baixos, (2) extremamente reduzidos ou ausente. Foi dividido em dois caracteres: **71a):** Espinhos neurais das vértebras meso-cervicais: (0) presente, (1) ausente e **71b):** Espinhos neurais das vértebras meso-cervicais, altura: (0) altos, (1) baixos, (2) extremamente reduzidos. Sendo apenas a metade **71a)** aproveitada para a matriz.

**Caracter novo:** Processo lacrimal, inclinação: (0) vertical, (1) inclinado posteriormente. O caracter foi desenvolvido por ser bem explicativo de uma região mutável dentro das morfologias de Azhdarchoidea.

### 3 APRESENTAÇÃO DA PESQUISA E ANÁLISE DOS RESULTADOS



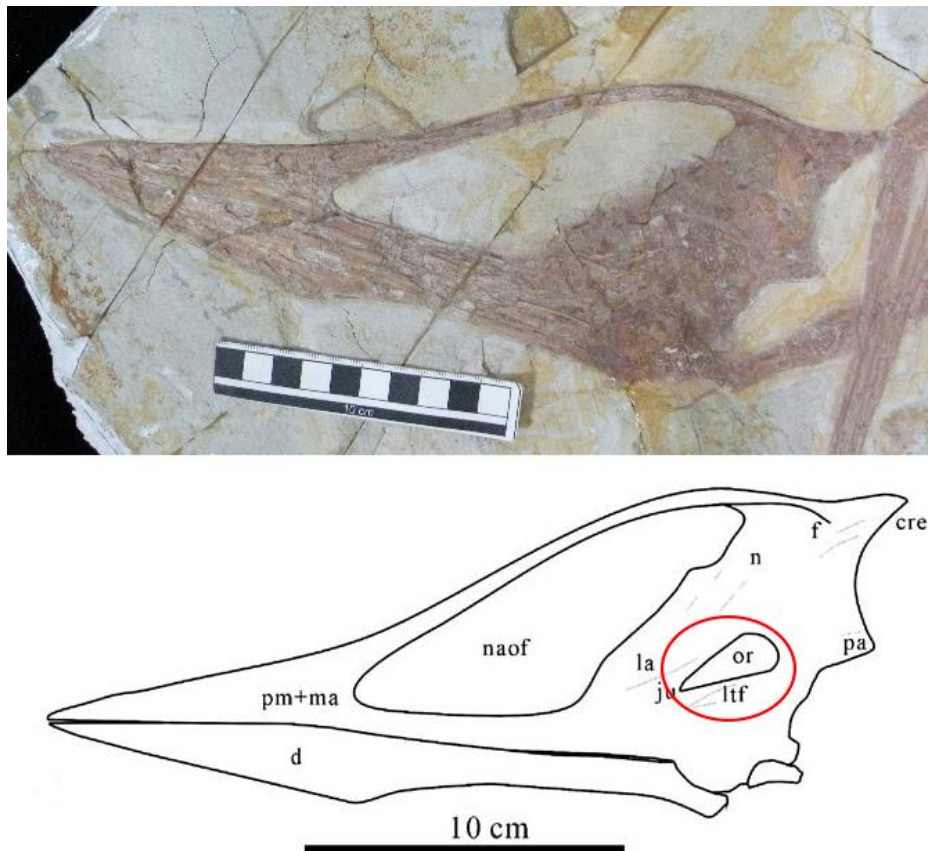
**Figura 5:** Análise filogenética. Nodos: 1, "Pterosauria"; 2, Azhdarchoidea; 3, Tapejaridae; 4, Dsungaripteridae; 5, Azhdarchidae; 6, Thalassodrominae; 7, Tapejarinae.

A análise filogenética recuperou 1 árvore mais parcimoniosa (41.564 rearranjos examinados) (Figura 6). A primeira divisão (Fig. 6, Nodo 1) presente aponta *Pteranodon longiceps* como grupo externo em relação a *Rhamphorhynchus phylluras*, qual aparece como grupo-irmão de Azhdarchoidea. Essa inversão, que contradiz as propostas filogenéticas mais clássicas onde Rhamphorhynchoidea seria o grupo mais basal provavelmente se deve à ausência de caracteres como o comprimento do pescoço e da cauda, que notavelmente separam este grupo dos demais Pterodactyloidea (Plieninger, 1901; Unwin, 2003).

Dsungaripteridae (Lü et al., 2009), que na filogenia (Fig. 6, Nodo 4) está representada por *Dsungaripterus weii* e *Noripterus parvus* fica representado na

filogenia recuperada formando um grupo-irmão com Azhdarchoidea (Nesov, 1984; Unwin, 1991). Os caracteres sinapomórficos para este grupo foram 1, 6, 7, 17 e 38 que tratam da margem dorsal do crânio, presença de fenestra infra-temporal, forma da fenestra infra-temporal, presença de uma expansão mediana no rostro e a presença de sínfise mandibular, todas características historicamente conhecidas para dsungaripterídeos, (Young, 1964).

Azhdarchoidea (Nesov, 1984; Unwin, 1991), aparece representada na filogenia (Fig. 6, Nodo 2), sendo composta por Azhdarchidae como grupo-irmão de Tapejara-like + Tupuxuara-like (Kellner, 2003; Andres & Ji, 2008; Wang et al., 2010). Os caracteres 3 e 5, relativos à posição da órbita e seu formato, respectivamente, foram caracterizados com sinapomorfias para o grupo. Órbitas piriformes são apontadas como sinapomorfias para Tapejaridae (Kellner, 2004) e também aparecem presentes em alguns azhdarchídeos como *Shenzhoupterus chaoyangensis* (Fig. 7).



**Figura 6:** Crânio de *Shenzhoupterus chaoyangensis* em vista lateral. Holótipo HGM (41HIII-305A). Destacado sua órbita piriforme. Escala, 100 mm. (Retirada de Lü et al. 2008).

Azhdarchidae, aqui (Fig. 6, Nodo 5) composta por *Zhejiangopterus linhaiensis*, *Quetzalcoatlus* sp., *Shenzhoupterus chaoyangensis*, *Chaoyangopterus zhangji*,

*Jidapterus edentus* e *Azhdarcho lancicollis* traz como sinapomorfias os caracteres 58 e 60, que tratam da presença de espinhos neurais em suas vértebras meso-cervicais e o formato dos mesmos em vista lateral. Frequentemente caracteres pós-cranianos, especialmente os vertebrais, são dados como diagnósticos deste grupo (Ösi et al. 2011). Estudos recentes apontaram a existência de um segundo grupo dentro de Azhdarchidae (Lu et al., 2008), intitulado Chaoyangopteridae, na maior parte das filogenias este clado é encontrado como grupo irmão de Azhdarchidae. Dos táxons citados neste parágrafo apenas *Azhdarcho lancicollis* e *Quetzalcoatlus* sp. são considerados “típicos” Azhdarchidae.

Tapejaridae (Kellner, 1989) apresenta os caracteres 2, 13, 22, 33, 47 e 62 como sinapomórficos. Os caracteres 2 e 62, fenestra naso-anterorbital comparativamente grande e tubérculo espesso e bem desenvolvido na margem ventro-posterior do coracóide já eram tidos como sinapomorfias tradicionais para Tapejaridae (Kellner, 2004). Por outro lado, os caracteres 13, 22, 33 e 47 que falam a respeito de: protuberância na crista sagital do pré-maxilar, posição do processo nasal livre, orientação do processo lacrimal e cavidade na sínfise mandibular, respectivamente são novos apontamentos de sinapomorfias para o grupo. A configuração desses caracteres como sinapomórficos possivelmente aconteceu graças aos poucos taxa selecionados para a análise, que apresentam estas características apesar de elas não estarem majoritariamente representadas no grupo.

Thalassodrominae, representada na análise (Fig. 6, Nodo 6) por *Thalassodromeus sethi*, *Tupuxuara longicristatus* e *Tupuxuara leonardii* apresentou os caracteres 50 e 51, presença de quilha palatal e uma quilha palatal bem marcada como sinapomorfias.

Tapejarinae (Kellner & Campos, 2007) composta na análise (Fig. 6, Nodo 7) por *Caupedactylus ybaka*, *Tupandactylus navigans*, *Tupandactylus imperator*, *Caiuajara dobruskii*, *Tapejara wellnhoferi* e *Sinopterus dongi* teve os caracteres 14, 29, 35, 39 e 48 recuperados como sinapomórficos, sendo eles o final da mandíbula voltado para baixo, o processo nasal descendente orientado ventralmente, o processo ascendente do jugal vertical, a presença de um forame na linha lateral da mandíbula e a margem ventral da mandíbula em forma de crista.

A filogenia recuperada neste trabalho, quando comparada às usadas para compô-la se assemelha mais à filogenia proposta por Pêgas et al. (2016), a qual é

baseada na filogenia originalmente proposta por Kellner (2004). A diferença entre esta proposta e a de Longrich et al. (2018) é a relação de Tapejarinae e Thalassodrominae, onde segundo Pêgas et al. (2016) e a matriz deste presente trabalho formam um grupo monofilético e irmão de Azhdarchidae, enquanto Longrich et al. (2018) propõe Tapejarinae como grupo externo em relação a Thalassodrominae + Azhdarchidae. Mais distante ainda, temos a proposta de Pinheiro et al. (2011) onde Azhdarchidae seria o grupo mais externo, irmão de Thalassodrominae + Chaoyangopteridae + Tapejarinae.

#### **4 CONSIDERAÇÕES FINAIS**

Graças à correção e análise de caracteres, a filogenia resgatada conseguiu explicar a história evolutiva de Tapejaridae e sua relação com Azhdarchidae. As relações apresentadas correspondem às hipóteses levantadas por Kellner (2004), Andres (2010) e Pêgas et al. (2016). O único caractere desenvolvido para esta análise se mostrou relevante ao aparecer como uma possível sinapomorfia para Tapejaridae. É importante ressaltar que graças a uma série de fatores como a preservação mais frequente de material craniano e formação de caracteres problemáticos ainda existem muitas lacunas no entendimento da filogenia destes grupos, desta maneira trabalhos meta-analíticos e revisionais como este devem ser incentivados.

## REFERÊNCIAS

- Andres, B., Clark, J. M., & Xing, X. (2010). A new rhamphorhynchid pterosaur from the Upper Jurassic of Xinjiang, China, and the phylogenetic relationships of basal pterosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(1), 163-187.
- Assine, M. L. (2007). Bacia do Araripe. *Boletim de Geociências da PETROBRAS*, 15(2), 371-389.
- Butler, R. J., Benson, R. B., & Barrett, P. M. (2013). Pterosaur diversity: untangling the influence of sampling biases, Lagerstätten, and genuine biodiversity signals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 372, 78-87.
- Cai, Z., & Wei, F. (1994). On a new pterosaur (*Zhejiangopterus linhaiensis* gen. et sp. nov.) from Upper Cretaceous in Linhai, Zhejiang, China. *Vertebrata Pal Asiatica*, 32(3), 181-194.
- Chang, M., Chen, P. J., Wang, Y. Q. & Wang, Y. (eds) *The Jehol Biota* (Shanghai Sci. and Technol. Publishers, Shanghai, 2003).
- Frey, E., Martill, D. M., & Buchy, M. C. (2003). A new species of tapejarid pterosaur with soft-tissue head crest. *Geological Society, London, Special Publications*, 217(1), 65-72.
- Goloboff, Pablo A., James S. Farris, and Kevin C. Nixon. "TNT, a free program for phylogenetic analysis." *Cladistics* 24.5 (2008): 774-786.
- Junchang, L., & Chongxi, Y. (2005). New tapejarid pterosaur from western Liaoning, China. *Acta Geologica Sinica-English Edition*, 79(4), 453-458.
- Kellner, A. W. A., & Almeida Campos, D. D. (1988). Sobre um novo pterossauro com crista sagital da Bacia do Araripe, Cretáceo Inferior do nordeste do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 60(4), 459-469.
- 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. (1994). Remarks on pterosaur taphonomy and paleoecology. *Acta Geologica Leopoldensia*, 39(1), 175-189.

- Kellner, A. W. A., & Almeida Campos, D. D. (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., & de Almeida Campos, D. (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. (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., (2004). New information on the Tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea) and discussion of the relationships of this clade. *Ameghiniana* 41, 521–534.
- 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. (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*, 103(3-4), 409-421.
- Lawson, D. A. (1975). Pterosaur from the latest Cretaceous of West Texas: discovery of the largest flying creature. *Science*, 187(4180), 947-948.
- 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.
- Longrich, N. R., Martill, D. M., & Andres, B. Andres, B., & Qiang, J. (2008). A new pterosaur from the Liaoning Province of China, the phylogeny of the Pterodactyloidea, and convergence in their cervical vertebrae. *Palaeontology*, 51(2), 453-469.
- Longrich, N. R., Martill, D. M., & Andres, B. (2018). Late Maastrichtian pterosaurs from North Africa and mass extinction of Pterosauria at the Cretaceous-Paleogene boundary. *PLoS biology*, 16(3), e2001663.



- Lü, J., Unwin, D. M., Xu, L., & Zhang, X. (2008). A new azhdarchoid pterosaur from the Lower Cretaceous of China and its implications for pterosaur phylogeny and evolution. *Naturwissenschaften*, 95(9), 891-897.
- Lu, J., Azuma, Y., Dong, Z., Barsbold, R., Kobayashi, Y., & Lee, Y. N. (2009). New material of dsungaripterid pterosaurs (Pterosauria: Pterodactyloidea) from western Mongolia and its palaeoecological implications. *Geological Magazine*, 146(5), 690-700.
- Martill, D. M., & Naish, D. (2006). Cranial crest development in the azhdarchoid pterosaur *Tupuxuara*, with a review of the genus and tapejarid monophyly. *Palaeontology*, 49(4), 925-941.
- Maisey, J. G. (Ed.). (1991). *Santana fossils: an illustrated atlas* (Vol. 242). Tfh Publications Incorporated.
- 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.
- Marsh, O. C. (1876). Notice of a new suborder of Pterosauria. *American Journal of Science*, (66), 507-509.
- 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.
- 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.
- Nessov, L. A. (1984). Upper Cretaceous pterosaurs and birds from Central Asia. *Paleontological Journal*, 18(1), 38-49.
- Ósi, A., Buffetaut, E., & Prondvai, E. (2011). New pterosaurian remains from the Late Cretaceous (Santonian) of Hungary (Iharkút, Csehbánya Formation). *Cretaceous Research*, 32(4), 456-463.

- 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.
- 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.
- Plieninger, F. (1901). *Beiträge zur kenntniss der flugsaurier...* E. Schweizerbart'sche verlagsbuchhandlung (E. Naegele).
- Sereno, P. C. (2007). Logical basis for morphological characters in phylogenetics. *Cladistics*, 23(6), 565-587.
- Unwin, D. M. (2003). On the phylogeny and evolutionary history of pterosaurs. Geological Society, London, Special Publications, 217(1), 139-190.
- Unwin DM. *The Pterosaurs: From Deep Time*: Pi Press, New York; 2005. 352 p.
- Wang, X., Zhou, Z., Zhang, F., & Xu, X. (2002). A nearly completely articulated rhamphorhynchoid pterosaur with exceptionally well-preserved wing membranes and "hairs" from Inner Mongolia, northeast China. *Chinese Science Bulletin*, 47(3), 226-230.
- Wang, X., Kellner, A. W., Zhou, Z., & de Almeida Campos, D. (2005). Pterosaur diversity and faunal turnover in Cretaceous terrestrial ecosystems in China. *Nature*, 437(7060), 875.
- Wang, X., Kellner, A. W., Jiang, S., Cheng, X., Meng, X., & Rodrigues, T. (2010). New long-tailed pterosaurs (Wukongopteridae) from western Liaoning, China. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 82(4), 1045-1062.
- Wellnhofer P. *The Illustrated Encyclopedia of Pterosaurs*. Hong Kong: Salamander Books; 1991. 192p.
- Witton, M. P., Martill, D. M., & Green, M. (2009). On pterodactyloid diversity in the British Wealden (Lower Cretaceous) and a reappraisal of "*Palaeornis*" *cliftii* Mantell, 1844. *Cretaceous Research*, 30(3), 676-686.
- Witton MP. *Pterosaurs: Natural History, Evolution, Anatomy*: Princeton University Press; 2013. 304 p.

YOUNG, C. C. 1964. On a new pterosaurian from Sinkiang, China. *Vertebrata Palasiatica* 8(3), 221– 55. YOUNG, C.

Zhou, Z. H., Barrett, P. M. & Hilton, J. An exceptionally preserved Lower Cretaceous ecosystem. *Nature* 421, 807--814 (2003).

Zhou, Chang-Fu. "New material of *Chaoyangopterus* (Pterosauria: Pterodactyloidea) from the Early Cretaceous Jiufotang Formation of western Liaoning, China." *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen* 257.3 (2010): 341-350.

# APÊNDICES

## Lista de Caracteres (por região anatômica)

### Caracteres cranianos:

1. Margem dorsal do crânio: (modificado de Pêgas 2016, caracter 1)

- 0 - Reta
- 1 - Curvada para baixo
- 1 - Côncava
- 2 - Somente o rostro curvado para cima

2. Narina e fenestra anterorbital, comprimento: (Pinheiro 2011, caracter 2)

- 0 - Confluentes, mais curtos que 45% do comprimento do crânio
- 1 - Confluentes, mais longos que 45% do comprimento do crânio

3. Órbita, posição dorsal: (Longrich 2018, caracter 74)

- 0 - Posicionada no meio do crânio com a margem ventral da órbita abaixo do meio da fenestra naso-antorbital e a margem dorsal da órbita acima da margem dorsal da fenestra naso-antorbital
- 1 - Alto no crânio com a margem ventral da órbita no mesmo nível ou acima do meio da fenestra naso-antorbital
- 2 - Baixo no crânio com a órbita inteira abaixo da margem dorsal da fenestra naso-antorbital

4. Margem dorsal da abertura orbital delimitada pela barra delgada: (Pinheiro 2011, caracter 8)

- 0 - Ausente
- 1 - Presente

5. Órbita, formato: (Pêgas 2016, caracter 11)

- 0 - Subcircular
- 1 - Circular
- 2 - Circular com uma margem ventral aberta
- 3 - Piriforme

6. Abertura suborbital: (Pêgas 2016, caracter 14)

- 0 - Ausente
- 1 - Presente

7. Fenestra infratemporal, forma: (Longrich 2018, caracter 75)

- 0 - Trapezoidal
- 1 - Triângulo invertido
- 2 - Triângulo voltado para cima
- 3 - Oval
- 4 - Elíptico

8. Fenestra infratemporal, orientação: (Longrich 2018, caracter 77)

- 0 - Subvertical
- 1 - Inclinação

9. Crista sagital da premaxila: (Pêgas 2016, caracter 16)

- 1 – Ausente
- 2 – Presente

10. Crista sagital da premaxila, textura: (Modificado de Pêgas 2016, caracter 18)

- 0 – Estriada
- 1 – Lisa

11. Crista da pré-maxilar, forma: (Longrich 2018, caracter 84)

- 0 - Triângulo alto, diminuindo de altura posteriormente
- 1 - Lâmina baixa
- 2 - Baixa com a margem anterior curvada
- 3 - Em forma de ponte com uma margem dorsal reta
- 4 - Semicircular
- 5 - Triângulo alto aumentando de tamanho posteriormente

6 - Retangular

12. Expansão na parte anterior da crista sagital da premaxila: (Pêgas 2016, caracter 19)

0 - Ausente

1 - Presente

13. Protuberância na crista da premaxila: (Modificado de Pinheiro 2011, caracter 9)

0 - Ausente

1 - Presente

14. Final anterior da mandíbula, orientação: (Longrich 2018, caracter 139)

0 - Voltado para cima

1 - Reto

2 - Voltado para baixo

15. Processo em forma de espinho da premaxila: (Pinheiro 2011, caracter 6)

0 - Ausente

1 - Presente .

16. Maxila, expansão posterior ventral: (Pêgas 2016, caracter 22)

0 - Ausente

1 - Presente

17. Rosto, expansão mediana: (Longrich 2018, caracter 58)

0 - Ausente

1 - Presente

18. Rosto, afunilamento dorsal: (Longrich 2018, caracter 61)

0 - Subparalelo

1 - Atenuado

19. Pré-maxilar, processo maxilar, posição: (Longrich 2018, caracter 79)

0 - Contata o nasal

1 - Alcança a porção posterior da narina externa

2 - Anterior ao meio da narina externa

20. Processo ascendente da maxila, forma: (Longrich 2018, caracter 90)

- 0 - Largo
- 1 - Cônico
- 2 - Delgado

21. Processo nasal livre: (Pêgas 2016, caracter 24)

- 0 - Ausente
- 1 - Presente

22. Processo nasal livre, posição: (Pêgas 2016, caracter 25)

- 0 - Localizado lateralmente
- 1 - Localizado medianamente

23. Processo nasal, comprimento: (Pêgas 2016, caracter 26)

- 0 - Longo, quase alcançando a margem ventral do crânio
- 1 - Curto
- 2 - Forma de botão (extremamente reduzido)

24. Processo nasal livre, orientação: (Pêgas 2016, caracter 27)

- 0 - Direcionado antero-ventralmente
- 1 - Direcionado ventralmente

25. Forame no processo nasal: (Pêgas 2016, caracter 28)

- 0 - Ausente
- 1 - Presente

26. Margens ventral e dorsal da narina externa, orientação: (Longrich 2018, caracter 65)

- 0 - Ângulo agudo
- 1 - Subparalelo

27. Processo nasal descendente, posição: (Longrich 2018, caracter 95)

- 0 - Lateral
- 1 - Medial

28. Processo nasal descendente, comprimento: (Longrich 2018, caracter 96)

- 0 - Curto
- 1 - Alongado

29. Processo nasal descendente, orientação: (Longrich 2018, caracter 97)

- 0 - Inclinado anteriormente
- 1 - Ventral
- 2 - Inclinado posteriormente

30. Processo nasal, forame pneumático lateral: (Longrich 2018, caracter 98)

- 0 - Ausente
- 1 - Presente

31. Lacrimal extremamente fenestrado: (Pêgas 2016, caracter 29)

- 1 - Ausente
- 2 - Presente

32. Processo lacrimal, espessura: (Pêgas 2016, caracter 30)

- 0 - Largo
- 1 - Estreito

33. Processo lacrimal, orientação: (Caraceter novo)

- 0 - Vertical
- 1 - inclinado posteriormente

34. Base do processo ascendente do jugal, largura: (Longrich 2018, caracter 118)

- 0 - Espesso
- 1 - Estreito

35. Processo ascendente do jugal, inclinação: (Longrich 2018, caracter 119)

- 0 - Anterodorsal
- 1 - Vertical
- 2 - Posterodorsal



36. Crista frontal, forma: (Longrich 2018, caracter 100)

- 0 - Baixa e brusca
- 1 - Baixa e alongada
- 2 - Alta e expandida

37. Junção helical mandibular: (Pêgas 2016, caracter 42)

- 0 - Ausente
- 1 - Presente

38. Sínfise mandibular: (Modificado de Pêgas 2016, caracter 52)

- 0 - Ausente
- 1 - Presente

39. Forame posicionado em uma linha ao longo da margem lateral da mandíbula: (Longrich 2018, caracter 138)

- 0 - Ausente
- 1 - Presente

40. Margem anterior da mandíbula, forma: (Longrich 2018, caracter 140)

- 0 - Brusca
- 1 - Pontiaguda
- 2 - Em forma de proa

41. Eminência anterior e distinta da mandíbula, altura: (Longrich 2018, caracter

- 0 - Baixa
- 1 - Alta

42. Sínfise mandibular, fusionalamento: (Longrich 2018, caracter 145)

- 0 - Não fusionada
- 1 - Fusionada

43. Mandíbula, superfícies laterais e anteriores, textura: (Longrich 2018, caracter 147)

- 0 - Plana

- 1 - Alta foraminação
- 2 - Esburacada

44. Mandíbula, margens oclusais posteriores, forma: (Longrich 2018, caracter 150)

- 0 - Arredondadas
- 1 - Afiadas ou sulcadas

45. Fim da superfície anterior da sínfise oclusal mandibular, forma: (Longrich 2018, caracter 154)

- 0 - Plano ou côncavo
- 1 - Fossa
- 2 - Quilha

46. Mandíbula, superfície dorsal, crista parasagital: (Longrich 2018, caracter 155)

- 0 - Ausente
- 1 - Presente

47. Mandíbula, cavidade da sínfise: (Longrich 2018, caracter 156)

- 0 - Ausente
- 1 - Presente

48. Margem ventral da mandíbula, forma: (Longrich 2018, caracter 162)

- 0 - Chato
- 1 - Em forma de quilha
- 2 - Em forma de crista

49. Crista mandibular, forma: (Longrich 2018, caracter 163)

- 0 - Em forma de lâmina e baixo
- 1 - Maciço e profundo

50. Quilha palatal: (Modificado de Pêgas 2016, caracter 46)

- 0 - Ausente
- 1 - Presente

51. Quilha palatal, posição: (Longrich 2018, caracter 132)

- 0 - Tira estreita
- 1 - Quilha bem marcada

52. Osso dentário, crista sagital: (Pêgas 2016, caracter 55)

- 0 - Ausente
- 1 - Presente

53. Osso dentário, crista sagital, forma: (Pêgas 2016, caracter 57)

- 0 - Pequena projeção
- 1 - Em forma de lâmina
- 2 - Tipo cume alongado
- 3 - Profundo, espesso em vista lateral
- 4 - Rasa

54. Dentes: (Modificado de Pêgas 2016, caracter 58)

- 0 - Presente
- 1 - Ausente

55. Dentes, posição na mandíbula: (Modificado de Pêgas 2016, caracter 58)

- 0 - Iguamente distribuídos ao longo de toda mandíbula
- 1 - Ausentes na porção anterior da mandíbula
- 2 - Confinados na parte anterior da mandíbula

56. Crista parietal, forma: (Longrich 2018, caracter 106)

- 0 - Brusca
- 1 - Expandindo em uma margem arredondada
- 2 - Afilando em um processo triangular
- 3 - Processo alongado

### Caracteres pós-cranianos:

57. Notário: (Pêgas 2016, caracter 66)

- 0 - Ausente
- 1 - Presente

58. Espinhos neurais das vértebras meso-cervicais: (Modificado de Pêgas 2016, caracter 71)

- 0 - Presente
- 1 - Ausente

59. Espinhos neurais das vértebras meso-cervicais, altura: (Longrich 2018, caracter 194)

- 0 - Alto
- 1 - Baixo
- 2 - Extremamente reduzidos

60. Espinhos neurais das vértebras meso-cervicais, forma no contorno lateral: (Longrich 2018, caracter 195)

- 0 - Lâmina
- 1 - Triangular
- 2 - Cume
- 3 - Formato de hélice (fan)

61. Espinhos neurais das vértebras dorsais anteriores, forma: (Longrich 2018, caracter 202)

- 0 - Não fusionados
- 1 - Lâminar (Prato supraneural)

62. Tubérculo espesso na margem ventro-posterior do coracóide: (Pêgas 2016, caracter 83)

- 0 - Ausente
- 1 - Presente

63. Coracóide, forma: (Longrich 2018, caracter 213)

- 0 - Semicircular
- 1 - Eixo largo
- 2 - Eixo estreito

64. Articulações do esternocoracóide, forma: (Longrich 2018, caracter 218)

- 0 - Achatadas
- 1 - Ovais

65. Superfície proximal e ventral do úmero, forma pneumático: (Longrich 2018, caracter 223)

- 0 - Ausente
- 1 - Presente

66. Úmero, entre os côndilos distais, forame pneumático: (Longrich 2018, caracter 227)

- 0 - Ausente
- 1 - Presente

67. Superfícies ventrais e procimais da pimeira falange do digito IV manual, foraminação: (Longrich 2018, caracter 248)

- 0 - Ausente
- 1 -Presente

68. Metacarpais I-III, articulação: (Pêgas 2016, caracter 97)

- 0 - Articulados com o carpo
- 1 - Metacarpal I articulado com o carpo, metacarpais II e III reduzidos
- 2 - Não articulados como carpo

## Matriz de Caracteres

Pteranodon_longiceps	100010410- ---100001- -11-0-010? 0000100201 111-101000 -0-1-21001 10110111
Rhamphorhynchus_phylluras	001000410- ---100001- -0----0101 0000100--1 110-100000 -0-00-0010 00100001
Caiuajara_dobruskii	0021304111 000210001- -????-???? ??10?00120 1121101100 -131-30000 ?1111?1?
Caupedactylus_ybaka	0121304111 2002?0001- -111?-0111 1011101121 1121101100 -121-3???? ?????????
Sinopterus_dongi	012030??11 400200001- -1100-?0-1 01101??12? ?110101???
Tapejara_wellnhoferi	0120304110 001200001- -1110-1011 0111110120 1111101100 -131-30000 01?11010
Tupandactylus_imperator	0120303110 000211001- -????-?--- -?1??0?12? 11201??10?
	?131-3????? ??????????

Tupandactylus\_navigans 0120304110 010211001- -1111-1011 01101010?? 1?1010???1  
0131-31110 0??11010

Dsungapterus\_weii 2010212110 301000101- -0----11-- -000001121 111-100001 00-  
0021000 1?11??10

Noripterus\_parvus 2010012110 301100101- -0----11-- -00000112? 111-10000? 00-  
0021000 1???000?

Thalassodromeus\_sethi 0120304111 500101001- -11?0-1100 0011001101 ?1?-101211  
10-1-2????? ??????????

Tupuxuara\_leonardii 0120304111 500100001- -????-1--- -010011101 111-101001  
1121-21000 11??0110

Tupuxuara\_longicristatus 01??????11 500??0001- -????????? ??????11??? ???????????  
1?-1-???-? ???????1?

Azhdarco\_lancicollis ?????3????? -??1????01- -????????? ??????00??? ?11-10?0?? -  
??1-?11-2 ?????001?

Chaoyangopterus\_zhangi 1??1?????? -??100001- -????-???? ??????????? 111-100???  
?0-1-??002 ?0??0??0

Jidapterus\_edentus 3??1?????11 -01100001- -????-???? ??????00??? ?11-100??0  
?0-1-??1-2 ?11????10

Quetzalcoatlus\_sp 002000111? ?0?100001- -0----?--- -00?000??1 111-100000 -0-1-  
?11-2 10??001?

Shenzhoupterus\_chaoyangensis 112130110- ---100001- -????-?--- ?0?1????10? 111-  
10???? ?0-1-30?-2 ???????0

Zhejiangopterus\_linhaiensis 002030410- ---100001- -0----?--- -000???-? 111-100??? ?0-1--  
11-2 1010???