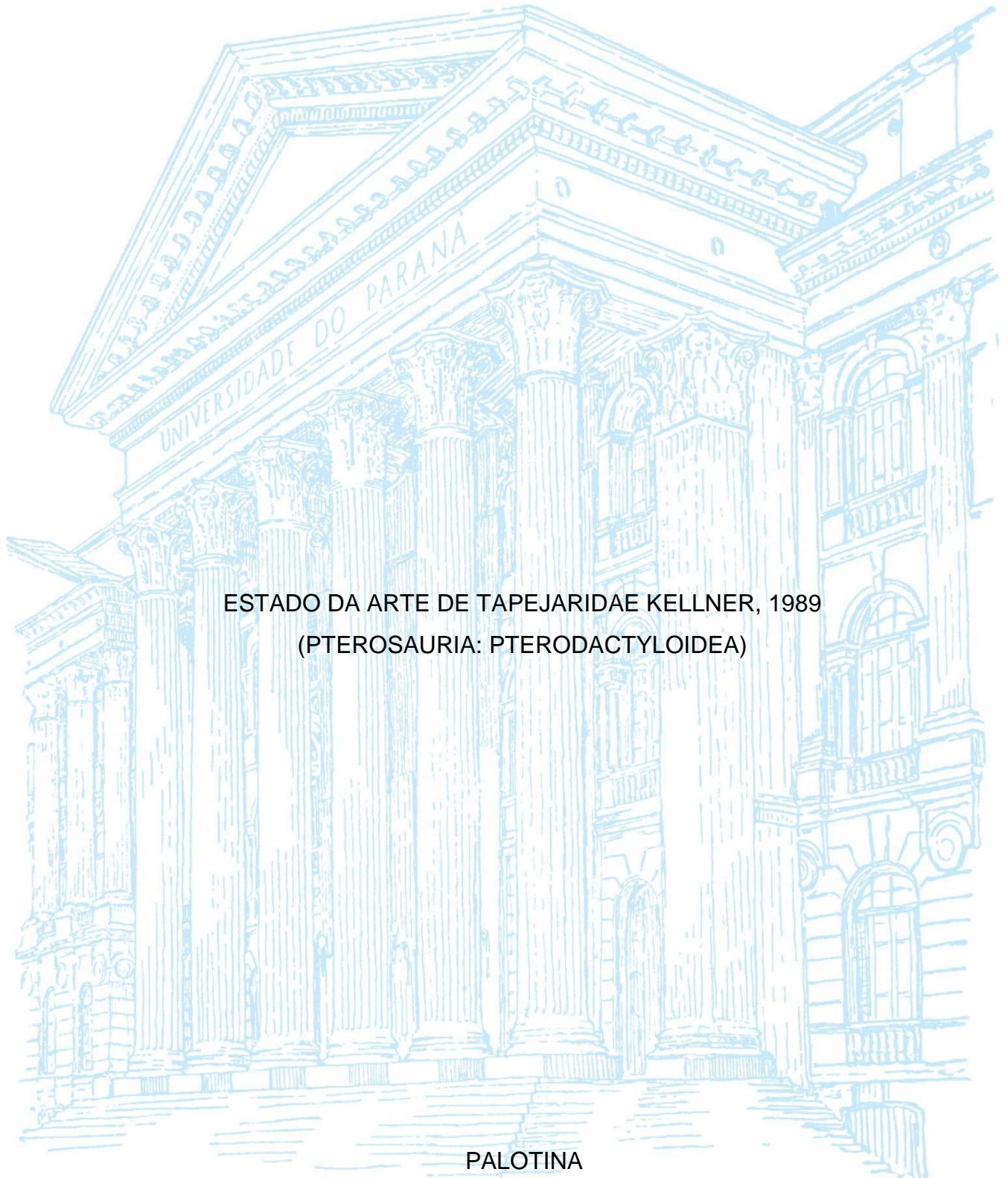


UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

MARISTELA GRUNEVALD



ESTADO DA ARTE DE TAPEJARIDAE KELLNER, 1989  
(PTEROSAURIA: PTERODACTYLOIDEA)

PALOTINA

2020

MARISTELA GRUNEVALD

ESTADO DA ARTE DE TAPEJARIDAE KELLNER, 1989  
(PTEROSAURIA: PTERODACTYLOIDEA)

Monografia apresentada como requisito à  
obtenção do título de Bacharel, Curso de  
Ciências Biológicas, Setor Palotina,  
Universidade Federal do Paraná.

Orientador: Prof. Dr. Fernando Willyan Trevisan  
Leivas

PALOTINA

2020

## **AGRADECIMENTOS**

Gostaria de agradecer a todos os professores e funcionários da UFPR, em que tive contato desde o ano de 2013;

Aos meus pais Martha e Aldino Grunevald e ao restante da família por me apoiarem;

Ao meu orientador Fernando W. T. Leivas, pela orientação, paciência e dedicação e por ser um exemplo de docente em que me possibilitou desenvolver esse trabalho e me permitiu a entrada no mundo da Paleontologia;

Pela Neurides O. Martins que me recebeu no Museu de Paleontologia de Cruzeiro do Oeste e me ajudou com materiais de referência;

A Banca examinadora por dispor de seu tempo e atenção para concluir este trabalho;

E a todos meus amigos em especial ao Andrew, Keila, Tiago e Victória, que me ajudaram nos momentos mais turbulentos e não me deixaram desistir.

“Seja qual for o rumo que tomarmos, nosso destino  
está indissoluvelmente ligado à ciência.”

— Carl Sagan

## RESUMO

A ordem Pterosauria Kaup, 1834 constitui um grupo já extinto de arcossauros voadores, representados pelos pterossauros, conhecidos como répteis alados, que surgiram no Triássico (~237 milhões de anos) e viveram até o final do Cretáceo (~66 milhões de anos). Existe atualmente cerca de 240 espécies descritas de pterossauros, entretanto, as informações estão dispersas na literatura, representada apenas pelas descrições originais dos táxons. O presente trabalho teve como objetivo apresentar o estado da arte dos pterossauros Tapejaridae (clado Azhdarchoidea), através de uma revisão sobre o conhecimento atual da diversidade, sistemática, filogenia, taxonomia, tafonomia, paleoecologia e paleodistribuição das espécies desta família. A hipótese mais aceita é que Tapejaridae representa um grupo monofilético, contudo, estudos recentes têm questionado essa hipótese. Suas linhagens são datadas do Cretáceo (145–66 Milhões de Anos) e de distribuição global, com espécies registradas nos atuais continentes da África, Antártica, América do Sul, Ásia e Europa. A família se distingue dos demais Azhdarchoidea, entre outros caracteres, pela ausência de dentes e presença de cristas craniais exuberantes. Tapejaridae é composta por duas subfamílias, Tapejarinae (11 gêneros e 16 espécies) e Thalassodrominae (dois gêneros e três espécies), contudo, sem definição filogenética. Estudos indicam que esses pterossauros Tapejaridae possuem uma origem Gondwana, e seus fósseis estão registrados em diferentes formações: Formação Santana (Brasil); Formação Goio Erê (Brasil); Formação Jiufotang e Yixian (China); Formação La Huérguina (Espanha); e Grupo Kem Kem (África), que datam entre Barremiano e Turoniano (129,4–89,8 milhões de anos). Os aspectos paleoecológicos e tafonômicos dessas Formações indicam que os Tapejaridae viviam parte de suas vidas em ambientes pantanosos, aluviais ou próximos a lagos, possuindo uma alimentação frugívora. Com base na compilação de dados realizados, nota-se que mais estudos a respeito da filogenia desta família devem ser conduzidos, buscando elucidar as relações evolutivas internas da família. Além disso, trabalhos abordando tafonomia e paleoecologia deste grupo se encontram escassos na literatura, demonstrando a necessidade do trabalho contínuo de campo.

Palavras-Chave: Azhdarchoidea; Paleoecologia; Tafonomia; Tapejarinae; Thalassodrominae.

## ABSTRACT

The order Pterosauria Kaup (1834), consists in an already extinct group of flying archosaurs, represented for Pterosaur, known as winged reptiles that emerged on Triassic (~237 Millions of years) and lived until the end of Cretaceous (~66 millions of years). There is currently around 240 described species of pterosaur, however the information is dispersed on literature, represented only by original description of taxons. This present work have the objective of show the State of Art of the Tapejaridae pterosaur (Azhdarchoidea), through a revision of the current knowledge of the diversity, systematics, phylogeny, taxonomy, tafonomy, paleoecology and paleodistribution of the species of this family. The most acceptable hypothesis is that Tapejaridae represents a monophyletic group, although, recent studies have been questioning this hypothesis. The lineages are dated from Cretaceous (145-66 millions of years) and of global distribution, with species registered on the present continents of Africa, Antarctic, South America, Asia and Europe. The family distinguishes from the other Azhdarchoidea, among others, for the absence of teeth and the presence of an exuberant cranial crest. The Tapejaridae is composed of two subfamilies, Tapejarinae (11 genera and 16 species), and Thalassodrominae (2 genera and three species), without filogenetics definition though. Studies indicates that these Tapejaridae pterosaurs have a Gondwan origin and their fossils are registered on different formations: Santana formation (Brazil), Goio Erê formation (Brazil), Jiufotang and Yixian formations (China); La Huérguina formation (Spain); and the Kem Kem group (Africa), that dates between Barremian and Turonian (129,4- 89,8 millions of years). The paleoecologic and tafonomics aspects of these formations points that the Tapejaridae lived part of their lives in environments like swamps, with low inclination or near lakes, having a fruits based diet. According to the review of analyzed data notices that more studies about the filogenetics of this family must be done, searching for elucidate the internal evolution relations of the family. Furthermore, works containing tafonomy and paleoecology of this group that is found low in the literatures, demonstrating the need of the continuous field work.

Keyword: Azhdarchoidea; Paleoecology; Taphonomy; Tapejarinae; Thalassodrominae.

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

FIGURA 1 –	FOTOGRAFIA DO <i>Pterodactylus antiquus</i> CUVIER, 1801, ESPÉCIME ESTUDADO PELO NATURALISTA GEORGES CUVIER. ESCALA: 5CM.....	12
FIGURA 2 –	PEGADAS DE PTEROSSAURO, LOCALIZADA NA PRAIA DOS PTEROSSAUROS DE CRAYSSAC (SUDOESTE DA FRANÇA).....	13
FIGURA 3 –	MAPA DE DISTRIBUIÇÃO GLOBAL DOS REGISTROS FÓSSEIS CONHECIDOS DE PTEROSSAUROS.....	14
FIGURA 4 –	RECONSTRUÇÃO DOS CRÂNIOS DE <i>Phalassodromeus sethi</i> E <i>Tapejara wellnhoferi</i> .....	17
FIGURA 5 –	CLADOGRAMA DA ANÁLISE CLADÍSTICA DE KELLNER (2004).....	22
FIGURA 6 –	CLADOGRAMA DA ANÁLISE FILOGENÉTICA DE LONGRICH ET AL. (2018).....	24
FIGURA 7 –	LOCALIDADE DA BACIA BAURU. DESTAQUE PARA A FORMAÇÃO GOIO ERÊ.....	26
FIGURA 8 –	RECONSTRUÇÃO DE PALEOHABITAT.....	28
FIGURA 9 –	LOCALIDADE DO GRUPO JEHOL NA PROVÍNCIA DE LIAONING, NA CHINA. DESTAQUE PARA A FORMAÇÃO JIUFOTANG E YIXIANA.....	29
FIGURA 10 –	LOCALIDADE DOS LEITOS DE KEM KEM NO TAFILALT DO SUDESTE DE MARROCOS.....	32
FIGURA 11 –	LOCALIDADE DE LAS HOYAS, COM IDADE DO BARREMIANO SUPERIOR.....	33
FIGURA 12 –	MAPA GEOLÓGICO DA BACIA DO ARARIPE E ASPECTOS ESTRATIGRÁFICOS DA FORMAÇÃO SANTANA.....	35
FIGURA 13 –	<i>Thalassodromeus sethi</i> , GRUPO DO ARARIPE, NO CRETÁCEO INFERIOR.....	37

FIGURA 14 –	MAPA GEOLÓGICO DO SUL DA GRÃ-BRETANHA, MOSTRANDO A DISTRIBUIÇÃO DA FORMAÇÃO WESSEX E OUTROS ESTRATOS DO SUPERGRUPO WEALDEN E A LOCALIZAÇÃO DAS SUB-BACIAS WEALD E WESSEX.....	39
FIGURA 15 –	MAPA DO CRETÁCEO INFERIOR (145 – 100,5 MILHÕES DE ANOS), ASSINALANDO AS OCORRÊNCIAS DE REGISTROS DE TAPEJARIDAE.....	41



## LISTA DE TABELAS

TABELA 1 - ESPÉCIES DE THALOSSODROMINAE DESCRITAS MUNDIALMENTE..	18
TABELA 2 - ESPÉCIES DE TAPEJARINAE DESCRITAS MUNDIALMENTE.....	19
TABELA 3 - ESPÉCIES DESCRITAS PARA A FORMAÇÃO JIUFOTANG E YIXIAN....	30
TABELA 4 - ESPÉCIES DESCRITAS PARA A FORMAÇÃO SANTANA.....	36

## LISTA DE ABREVIações

Ma – Milhões de anos.

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO</b> .....	11
1.1	JUSTIFICATIVA.....	15
1.2	OBJETIVOS.....	15
<b>2</b>	<b>MATERIAIS E MÉTODOS</b> .....	16
<b>3</b>	<b>RESULTADOS E DISCUSSÃO</b> .....	17
3.1	ESTADO ATUAL DA TAXONOMIA, SISTEMÁTICA E FILOGENIA DE TAPEJARIDAE.....	17
3.1.1	Taxonomia e sistemática.....	17
3.1.2	Filogenia.....	20
3.2	ESTADO DO CONHECIMENTO TAFONOMICO, PALEOECOLÓGICO E PALEODISTRIBUIÇÃO DE TAPEJARIDAE.....	25
3.2.1	Tafonomia e paleoecologia.....	25
3.2.2	Paleodistribuição.....	40
<b>4</b>	<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	43
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	44
	<b>ANEXOS</b> .....	58

## 1 INTRODUÇÃO

O clado Archosauria Cope, 1869 (Sauropsida) é um grupo monofilético de diápsidos (répteis que apresentam duas janelas temporais), composto por dois principais clados: Pseudosuchia e Avemetatarsalia (ou Panaves). Os Pseudosuchia incluem os Crocodylomorpha e todas as linhagens extintas relacionadas a eles, ao passo que Avemetatarsalia incluem os Dinosauriomorpha e os extintos Pterosauria. Atualmente, Archosauria são representados pelos jacarés e crocodilos (Pseudosuchia) e pelas aves (Dinosauriomorpha) (NESBITT, 2011).

A ordem Pterosauria Kaup, 1834, é uma linhagem extinta de répteis alados, considerada como a primeira de vertebrados adaptados ao voo ativo (WELLNHOFER; KELLNER, 1991). Os pterossauros viveram entre o Triássico Superior (237-201 Milhões de Anos (Ma)) e o Cretáceo (145-66 Ma) (KELLNER, 2006). No mesmo intervalo de tempo que existiram esses répteis alados, outras linhagens de tetrápodes terrestres também estavam em radiação, tal como Testudines, Crocodylomorpha e Dinosauria (BENTON, 1985).

A primeira descrição de um pterossauro foi publicada em 1784, pelo naturalista Cosimo Alessandro Collini. Naquele momento o fóssil foi reconhecido como sendo um animal aquático. O espécime foi encontrado em um leito litográfico de calcário do Jurássico Tardio, no sul da Alemanha (BUFFETAUT; MAZIN 2003). Em 1801, Georges Cuvier (FIGURA 1), embasado na descrição e desenhos feitos por Collini, realizou um estudo mais detalhado reconhecendo que se tratava de um réptil voador, devido a existência de uma membrana que conectava os dígitos superiores ao corpo, característica que deu origem ao nome pterodactilo (em grego *ptero* significa asa e *dáctilos* significa dedo), batizando-o como sendo um *Pterodactylus antiquus* Cuvier, 1801 (BENNETT, 2013).

Os primeiros registros de pterossauros, datam do Triássico Superior, idade Carniano-Noriano (227–208,5 Ma) (BONAPARTE *et al.*, 2010), com sua maior diversificação e distribuição global ocorrendo durante o Jurássico (201,3-145 Ma) e Cretáceo (145-66 Ma). Neste período, são registradas a ocupação de novos nichos ecológicos e uma variedade de espécies, que reduzem gradualmente até a extinção, juntamente com os dinossauros (BENTON, 2008). Seus registros fósseis são

encontrados em todos os continentes durante o Cretáceo Superior (100-66 Ma), inclusive no continente Antártico (KELLNER *et al.*, 2019).

FIGURA 1 - FOTOGRAFIA DO *Pterodactylus antiquus* CUVIER, 1801, ESPÉCIME ESTUDADO PELO NATURALISTA GEORGES CUVIER. ESCALA: 5CM.



FONTE: MARTILL, 2010.

O mais antigo registro fóssil de pterossauros foi encontrado na Europa em um depósito do Noriano Médio (216 – 203 Ma), localizados ao norte da Itália. Neste depósito foram encontrados espécimes quase completos que ajudaram a fornecer importantes informações sobre a história evolutiva desses répteis alados (KELLNER, 1990).

O sucesso dos pterossauros está ligado a profundas modificações no plano corporal e tornam a hipótese de seu monofiletismo amplamente aceita. As principais sinapomorfias que sustentam a monofilia de Pterosauria são: região metacarpal bem desenvolvida, tecido membranoso sustentado pelo quarto dígito alongado, um osso pteróide que é exclusivo deste grupo (KELLNER, 2006), e ossos pneumáticos com parede fina (WELLNHOFER, 2008).

A respeito de sua locomoção terrestre, a hipótese atualmente mais aceita é que quando em terra, os pterossauros tinham um comportamento quadrúpede (andavam sobre quatro membros), o que é apoiado por evidências icnológicas (FIGURA 2). Para o deslocamento aéreo possuíam uma membrana que saía das asas e se ligava às pernas, para melhorar o controle do voo e aumentar a variedade de movimentos (WILKINSON, 2008). Além disso, um sistema de sacos aéreos, semelhantes aos encontrados nas aves modernas, facilitavam na respiração e principalmente, diminuía a densidade do animal auxiliando no voo (NAISH; MARTILL, 2003).

FIGURA 2 - PEGADAS DE PTEROSSAURO, LOCALIZADA NA PRAIA DOS PTEROSSAUROS DE CRAYSSAC (SUDOESTE DA FRANÇA).

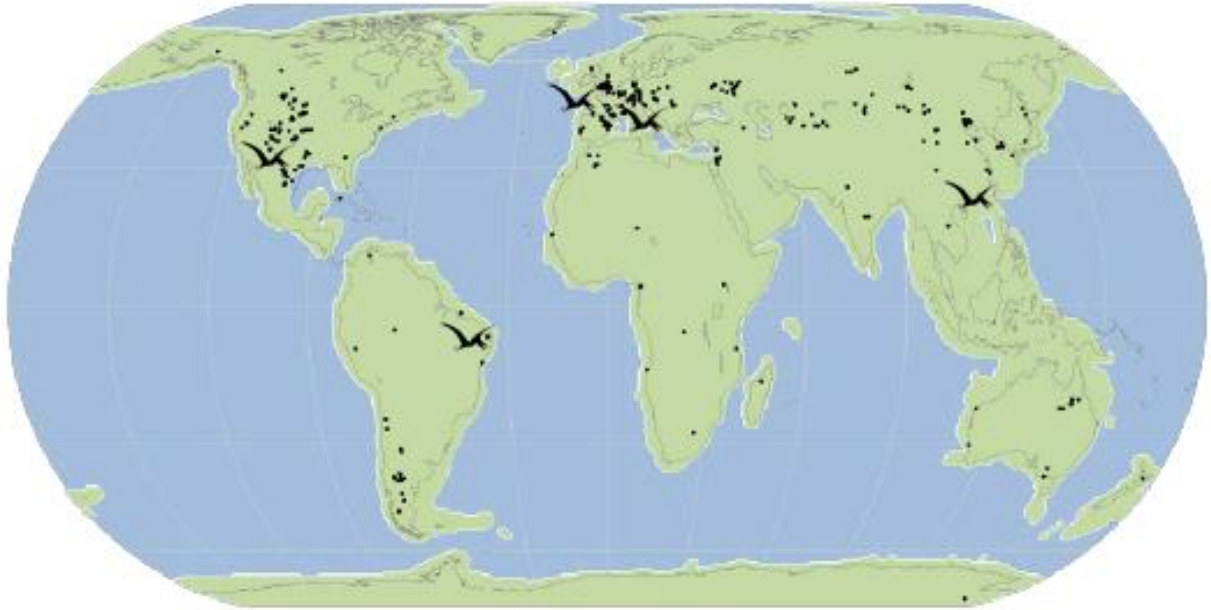


FONTE: MAZIN; POUÉCH (2019).

Embora a distribuição dos pterossauros fosse global (FIGURA 3), mais de 90% dos registros fósseis procedem de apenas cinco depósitos sedimentares: Bacia de Solnhofen, na Alemanha (Idade Titoniana, Jurássico Superior, 163-145 Ma); Grupo Jehol, na China (Idade Aptiana, Cretáceo Inferior, 145-100,5 Ma); Cambridge Greensand, na Inglaterra (Idade Cenomaniana, Cretáceo Superior, 100,5-66 Ma); Formação Niobara, nos EUA (Idade Santoniana, Cretáceo Superior, 100,5-66 Ma); e Grupo Santana no Brasil (Idade Aptiana-Albiana, Cretáceo Inferior, 145-100,5 Ma). Alguns desses depósitos são conhecidos há centenas de anos, enquanto outros contam com registros recentes de pterossauros (WELLNHOFER, 2008). Os demais registros de pterossauros são

fragmentados e incompletos e foram encontrados em outras regiões do planeta (BARRETT *et al.*, 2008; SAYÃO *et al.*, 2012)

FIGURA 3 - MAPA DE DISTRIBUIÇÃO GLOBAL DOS REGISTROS FÓSSEIS CONHECIDOS DE PTEROSSAUROS.



FONTE: Modificada de PALEOBIOLOGY DATABASE (2020). (<http://fossilworks.org/>)

Pterosauria é composta aproximadamente por 240 espécies descritas, mas apenas cerca de 150 são consideradas válidas. Isso ocorre porque a grande maioria das espécies descritas foram definidas a partir de material bastante fragmentado. Além disso, por serem animais voadores, eles estavam longe dos ambientes propícios para a fossilização, que são o fundo de lagos e mares rasos, dificultando a fossilização (KELLNER, 2013; 2015).

A maioria dos exemplares foram registrados em depósitos fossilíferos excepcionais, os chamados *Lagerstätten*, com características de ambiente marinhos ou lacustres, tendo uma tendência natural a este tipo de preservação excepcional (WITTON; NAISH, 2008). Entretanto, em outros ambientes, foi difícil desenvolver um estudo mais completo especialmente devido à baixa quantidade de exemplares, a maioria representada apenas por material craniano, e por possuírem estruturas ósseas delgadas que dificultam a preservação no registro fóssil (WELLNHOFER; KELLNER, 1991).

No Brasil, os pterossauros correspondem a um dos grupos de répteis fósseis mais bem preservados do mundo, alguns deles com ossos em preservação tridimensional auxiliando na compreensão da estrutura anatômica (KELLNER; CAMPOS, 2002). As formas brasileiras são referidas às famílias Anhangueridae (CAMPOS; KELLNER, 1985), Nyctosauridae (NICHOLSON; LYDEKKER, 1889) e Tapejaridae (KELLNER, 1989; KELLNER, 2003; WANG *et al.*, 2008; SAYÃO *et al.*, 2012).

## 1.1 JUSTIFICATIVA

Mesmo depois de estudos intensos iniciados por Cosimo Alessandro Collini e Georges Cuvier, a partir da descoberta e descrição de *Pterodactylus antiquus* (CUVIER, 1801), a fauna mundial de pterossauros ainda traz, frequentemente, novidades.

Felizmente estudos recentes tem contribuído com a descrição de novos táxons, novas informações para materiais já descritos, e informações filogenéticas e paleobiológicas sobre as linhagens. Sendo assim, a riqueza de informações novas sobre os pterossauros proporciona um cenário favorável à reinterpretação de táxons. Muitas dessas novas informações foram recentemente publicadas para Tapejaridae como a descrição de novos táxons (PÊGAS, *et al.*, 2016; MARTILL *et al.*, 2020), redescrições taxonômicas (ÓSI *et al.*, 2005; LÜ *et al.*, 2007), além de novas informações filogenéticas e paleobiológicas (MANZIG, *et al.*, 2014; PÊGAS *et al.*, 2016). Logo, as informações para a família Tapejaridae se encontram dispersas, dificultando a compreensão da totalidade do grupo.

Justificando a importância de um trabalho completo, que abranja as diversas informações desta família.

## 1.2 OBJETIVO

O objetivo deste trabalho foi apresentar o atual Estado da Arte dos pterossauros Tapejaridae Kellner, 1989, através de uma revisão sobre o conhecimento atual da diversidade, sistemática, filogenia, taxonomia, tafonomia, paleoecologia e paleodistribuição das espécies desta família.



## 2 MATERIAIS E MÉTODOS

A compilação de dados para apresentar o Atual Estado da Arte de Tapejaridae deu-se por meio de revisão bibliográfica a partir de livros, artigos em periódicos científicos, teses e dissertações.

As buscas foram realizadas pelos seguintes indexadores: *Scielo*, Periódicos Capes, *Google Scholar*, SiBi UFPR, *ResearchGate*, *Springer*.

Para a busca foram utilizadas as seguintes palavras-chave:

Tapejaridae; *Brazil* Tapejaridae; Tapejarinae; Thalassodrominae; Sistemática de Tapejaridae/ Tapejaridae *systematics*; Filogenia de tapejaridae/ Tapejaridae *phylogeny*; Taxonomia de tapejaridae/ Tapejaridae *taxonomy*; Tafonomia de tapejaridae/ Tapejaridae *taphonomy*; *Formation Santana*; *Formation Jiufotang*; *Formation Yixian*; *Formation Goio Erê*; *Formation La Huérguina*; *Formation Wessex*; *Beds Kem Kem*; Tapejaridae paleológica/ Tapejaridae *paleoecology*; Tapejaridae diversidade/ Tapejaridae *diversity*; paleodistribuição Tapejaridae/ Tapejaridae *paleodistribution*/ paleodistribuição Pterosauria; Pterosauria *paleodistribution*. Ao final da busca nos indexadores, foram encontradas 345 bibliografias, sendo que 151 das quais foram informativas.

Neste trabalho, a tafonomia foi usada como fonte de conhecimento sobre paleoambientes, diversidade e distribuição espacial/estratigráfica. Sendo discutidas as características importantes para a preservação fóssil de cada formação geológica, na paleoecologia é apresentado um levantamento dos pterossauros Tapejaridae em seus diferentes locais de abrangência fossilíferas.

Para atribuir a datação dos períodos geológicos a revisão bibliográfica foi utilizada a Tabela Cronoestratigráfica Internacional atualizada (ANEXO 1).

### 3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

#### 3.1 ESTADO ATUAL DA TAXONOMIA, SISTEMÁTICA E FILOGENIA DE TAPEJARIDAE

##### 3.1.1 Taxonomia e sistemática

A família foi proposta a partir de *Tapejara wellnhoferi* (KELLNER, 1989), fóssil proveniente da Formação Santana, localizada na Chapada do Araripe, Ceará. Sendo assim, Tapejaridae possui *Tapejara* Kellner, 1989, como gênero-tipo, o qual é sustentado pela ausência de dentes, grande crista sagital na parte anterior do crânio estendendo-se posteriormente, grande fenestra naso-antorbital que é a principal abertura cranial, e o rostro inclinado ventralmente (ELGIN; CAMPOS, 2012).

Tapejaridae possuíam tamanho médio à pequeno, podendo variar pouco mais de um metro até cinco metros de envergadura quando adultos (WANG; ZHOU, 2003; KELLNER, 2006; MANZIG *et al.*, 2014). Atualmente Tapejaridae possui 13 gêneros e 19 espécies descritas. Esta família é composta por duas subfamílias (FIGURA 4): Thalassodrominae e Tapejarinae.

FIGURA 4 - RECONSTRUÇÃO DOS CRÂNIOS DE *Thalassodromeus sethi* (A) E *Tapejara wellnhoferi* (B).



FONTE: KELLNER; CAMPOS, 2002.

FONTE: DINODATA.DE. (<https://dinodata.de/>)

A subfamília Thalassodrominae é menos diversificada, pois possui três espécies descritas de dois gêneros: *Thalassodromeus* (KELLNER; CAMPOS, 2002) e *Tupuxuara*

(KELLNER; CAMPOS, 1988) (TABELA 1). *Thalassodromeus* e *Tupuxuara* compartilham como característica a crista palatina. Entretanto, diferem pelo palato posterior côncavo em *Thalassodromeus* e convexo em *Tupuxuara* (KELLNER; CAMPOS, 2002).

TABELA 1 - ESPÉCIES DE THALOSSODROMINAE DESCRITAS MUNDIALMENTE.

Espécie	Gênero	Autor	Local	Formação	Época	Idade	Intervalo tempo
<b><i>Thalassodromeus sethi</i></b>	<i>Thalassodromeus</i>	Kellner; Campo, 2002	Brasil	Formação Santana	Cretáceo Inferior	Albiano	113 – 100,5 Ma
<b><i>Tupuxuara leonardii</i></b>	<i>Tupuaxara</i>	Kellner; Campo, 1994	Brasil	Formação Santana	Cretáceo Inferior	Albiano	113 – 100,5 Ma
<b><i>Tupuxuara longicristatus</i></b>	<i>Tupuaxara</i>	Kellner; Campo, 1988	Brasil	Formação Santana	Cretáceo Inferior	Albiano	113 – 100,5 Ma

FONTE: O autor (2020).

Os Thalassodrominae são maiores e mais antigos que os Tapejarinae. Possuem como característica o rosto longo; crista cranial bem alta; hipófise curta; fenestra naso-anterorbital alta e porção óssea da crista sagital com início na parte anterior do crânio até a região posterior (KELLNER 2003; VULLO *et al.* 2012; WANG *et al.*, 2012). Além disso, apresentam uma distribuição geográfica pequena, seguindo um padrão endêmico. São conhecidos da Formação Santana, datados do Aptiano-Albiano (113-100,5 Ma), da Bacia do Araripe (KELLNER, 2013).

A subfamília Tapejarinae compreende o grupo mais diversificado, contendo 11 gêneros com 16 espécies descritas (TABELA 2), todas datando do Cretáceo (145 – 66 Ma), entre o Barremiano (129,4 Ma) e o Campaniano (83,6 Ma) (KELLNER, 2013; MANZIG, *et al.*, 2014).

TABELA 2 - ESPÉCIES DE TAPEJARINAE DESCRITAS MUNDIALMENTE.

ESPÉCIE	GÊNERO	AUTOR	LOCALIDADE	FORMAÇÃO	ÉPOCA	IDADE	INTERVALO TEMPO
<i>Afrotapejara zoubhrii</i>	<i>Afrotapejara</i>	Martill et al., 2020	África	Formação Kem Kem	Cretáceo Médio	Albiano	113 - 100,5 Ma
<i>Aymberedactylus cearensis</i>	<i>Aymberedactylus</i>	Pêgas, et al., 2016	Brasil	Formação Santana	Cretáceo Inferior	Albiano	113 - 100,5 Ma
<i>Caiuajara dobruskii</i>	<i>Caiuajara</i>	Manzig, 2014	Brasil	Formação Goio-Erê	Cretáceo Superior	Cenomaniano	100,5 – 93,9 Ma
<i>Caupedactylus navigans</i>	<i>Caupedactylus</i>	Kellner, 2013	Brasil	Formação Santana	Cretáceo Inferior	Aptiano	125 – 113 Ma
<i>Caupedactylus ybaka</i>	<i>Caupedactylus</i>	Kellner, 2013	Brasil	Formação Santana	Cretáceo Inferior	Aptiano	125 – 113 Ma
<i>Eopteranodon lili</i>	<i>Eopteranodon</i>	Lü & Zhang, 2005	China	Formação Yixian	Cretáceo Inferior	Aptiano	125 – 113 Ma
<i>Europejara olcadesorum</i>	<i>Europejara</i>	Vullo, et al., 2012	Espanha	Formação La Huérquina	Cretáceo Inferior	Barremiano	129,4 – 125 Ma
<i>Huaxiapterus benxiensis</i>	<i>Huaxiapterus</i>	Lü & Yuan, 2007	China	Formação Jiufofang	Cretáceo Inferior	Aptiano	125 – 113 Ma
<i>Huaxiapterus corollatus</i>	<i>Huaxiapterus</i>	Lü et al., 2006	China	Formação Jiufofang	Cretáceo Inferior	Aptiano	125 – 113 Ma
<i>Tapejara wellnhoferi</i>	<i>Tapejara</i>	Kellner, 1989	Brasil	Formação Santana	Cretáceo Inferior	Albiano	113 - 100,5 Ma
<i>Tupandactylus imperator</i>	<i>Tupandactylus</i>	Campos & Kellner, 1997	Brasil	Formação Santana	Cretáceo Inferior	Aptiano	125 – 113 Ma
<i>Tupandactylus navigans</i>	<i>Tupandactylus</i>	Frey et al., 2003	Brasil	Formação Santana	Cretáceo Inferior	Aptiano	125 – 113 Ma
<i>Sinopterus atavismus</i>	<i>Sinopterus</i>	Lü et al., 2016	China	Formação Jiufofang	Cretáceo Inferior	Aptiano	125 – 113 Ma
<i>Sinopterus dongi</i>	<i>Sinopterus</i>	Wang & Zhou, 2003	China	Formação Jiufofang	Cretáceo Inferior	Barremiano	129,4 – 125 Ma
<i>Sinopterus lingyuanaensis</i>	<i>Sinopterus</i>	Lü et al., 2016	China	Formação Jiufofang	Cretáceo Inferior	Aptiano	125 – 113 Ma
<i>Wightia declivirostris</i>	<i>Wightia</i>	Martill, et al., 2020	Reino Unido	Formação Wessex	Cretáceo Inferior	Barremiano	129,4 – 125 Ma

FONTE: O autor (2020).

Os Tapejarinae são caracterizados por agrupar tapejarídeos que possuem: extremidade rostral inclinada ventralmente; porção óssea posterior da crista cranial baixa; órbita situada em um nível levemente inferior à margem dorsal da fenestra naso-antorbital; e uma margem dorsal em forma de degrau na sínfise dentária (WELLNHOFER; KELLNER, 1991).

Tapejarinae possui uma ampla distribuição geográfica. Suas espécies foram descobertas primeiramente no Brasil e posteriormente encontradas no norte da África, China e Europa. A Laurásia (paleocontinente) é considerada a área de origem mais provável para este grupo (KELLNER; CAMPOS, 1994).

Mais recentemente novos gêneros de espécies de Tapejarinae tem sido descrito, tal como *Wightia declivirostris* (MARTILL *et al.*, 2020). Esta é a primeira ocorrência de pterossauro desdentado no Grupo Wealden na Inglaterra e o trabalho publicado é resultado de mais de duzentos anos de coleta (MARTILL *et al.*, 2020b). Da mesma forma, *Afrotapejara zouhrii* (MARTILL *et al.* 2020a), identificado nos leitões de Kem Kem, é a primeira ocorrência de Tapejaridae na África (MARTILL, 2020a). Espera-se que outros tapejarídeos sejam descritos com o avanço dos estudos de diferentes sítios paleontológicos.

### 3.1.2 Filogenia

Tapejaridae está inserida no clado Tapejaroidea, juntamente com Dsungaripteridae e Azhdarchidae. Kellner e Hasegawa (1993) sugeriram que *Dsungaripterus* (Dsungaripteridae) é o táxon mais próximo aos tapejarídeos e azhdarchídeos, o que foi confirmado nos estudos de Kellner (1996, 2001, 2003) e Unwin (1995) (KELLNER, 2004).

Mais internamente, Tapejaridae está posicionado no clado Azhdarchoidea (FIGURA 5) que é composto por duas famílias: Azhdarchidae e Tapejaridae (UNWIN, 2003; KELLNER, 2004; PINHEIRO *et al.*, 2011; ANDRES *et al.*, 2014). Kellner e Campos (1992) foram os primeiros a sugerir uma relação de grupo irmão entre os Tapejaridae e os Azhdarchidae. O clado Azhdarchoidea (originalmente descrito por Nesson, 1984, atualmente revisado por Unwin, 2003) inclui os pterossauros desdentados com

caracteres cranianos particulares, como elevação da região antorbital e relativo encurtamento do dígito alar (UNWIN, 2003). As sinapomorfias que indicam uma relação de grupo irmão entre tapejarideos e azhdarchideos, formando o clado Azhdarchoidea, são: a posição incomum da órbita situada abaixo da borda dorsal da fenestra nasoantorbital, e a proporção da segunda falange do quarto dígito, sendo  $1/3$  menor que o primeiro (KELLNER, 2004).

FIGURA 5 - CLADOGRAMA DA ANÁLISE CLADÍSTICA DE KELLNER (2004). 1-PTERODACTYLOIDEA; 2-ARCHAEOPTERODACTYLOIDEA; 3-DSUNGARIPTEROIDEA; 4-PTERANODONTOIDEA; 5-TAPEJAROIDEA; 6-DSUNGARIPTERIDAE; 7-AZHDARCHOIDEA; 8-TAPEJARIDAE; 9-AZHDARCHIDAE.



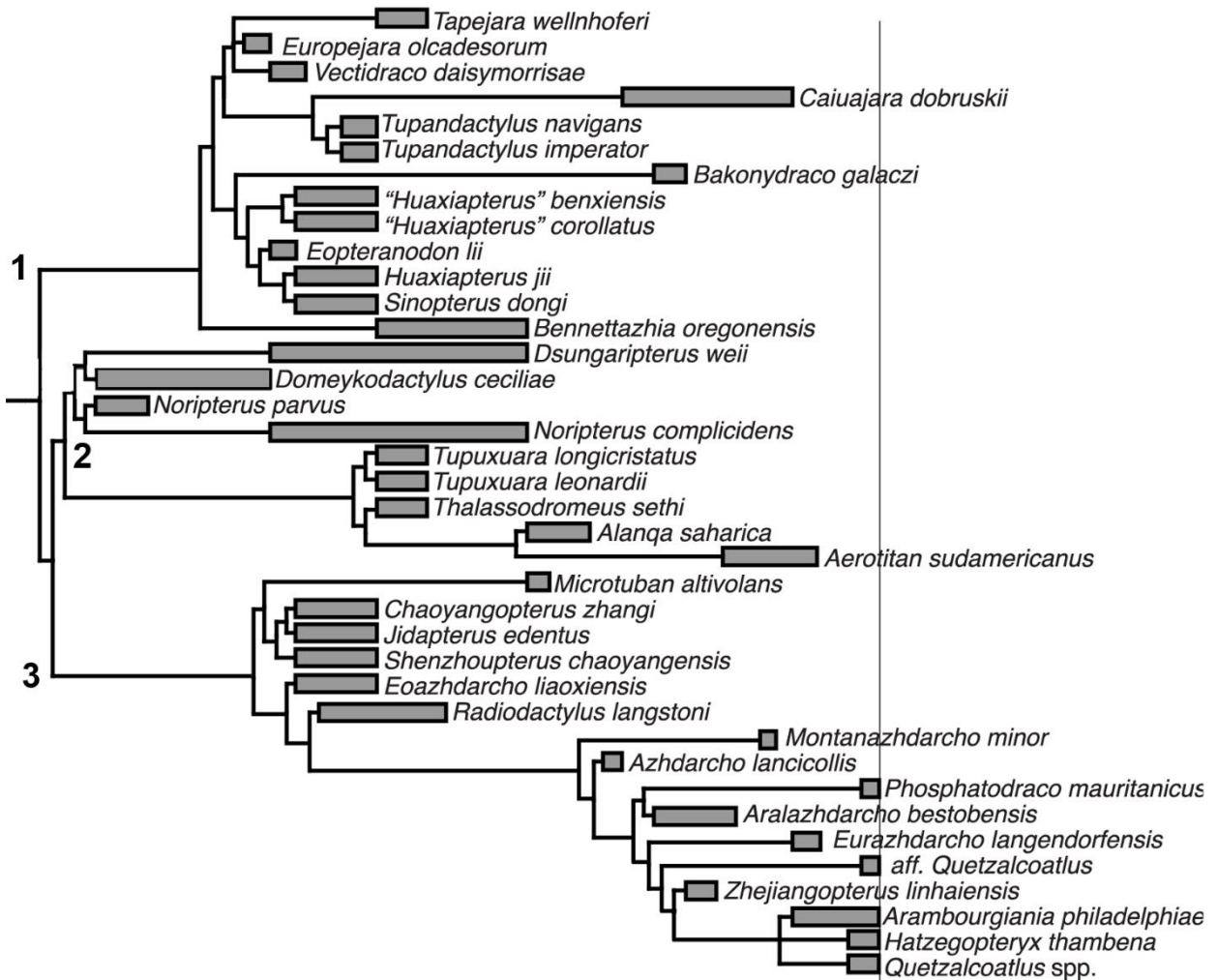
FONTE: KELLNER, 2004.

Os relacionamentos dentro do clado Azhdarchoidea são controversos. Segundo estudos filogenéticos realizado por Kellner (2003, 2004), Tapejaridae é um grupo monofilético formado por Tapejarinae + Thalassodrominae. As sinapomorfias citadas para Tapejaridae são um pós-cranial sendo o tubérculo largo na margem ventroposterior do coracoide, e quatro caracteres craniais: crista sagital pré-maxilar, que começa na ponta anterior do pré-maxilar e se estende posteriormente após a região occipital; grande fenestra nasoantorbital, que atinge mais de 45% do comprimento entre o pré-maxilar e esquamosal; o processo lacrimal do jugal fino; e a órbita em forma de pera com porção inferior estreita (KELLNER, 2004). Diversos outros trabalhos consideram a monofilia de Tapejaridae, como: Wang *et al.* (2005; 2008; 2009), Lü *et al.* (2008), Andres; Ji (2008), Andres (2010) e Pêgas *et al.* (2016).

Contudo, recentes pesquisas trouxeram novas hipóteses de relações filogenéticas para o grupo, não corroborando com a monofilia de Tapejaridae (UNWIN 2003; MARTILL; NAISH, 2006; LÜ *et al.*, 2008, LÜ *et al.*, 2010). Mais recentemente, Longrich *et al.* (2018), propuseram Tapejarinae como grupo externo em relação a Thalassodrominae + Azhdarchidae, tornando Tapejaridae um grupo não monofilético (FIGURA 6). Entretanto, Longrich *et al.*, (2018) não apresenta dados direcionados para Tapejaridae, o que pode fragilizar a conclusão de não monofilia da família.



FIGURA 6 - CLADOGRAMA DA ANÁLISE FILOGENÉTICA DE LONGRICH ET AL. (2018).  
1- TAPEJARINAE; 2- THALASSODROMINAE; 3- AZHDARCHIDAE.



FONTE: Modificada de LONGRICH et al., (2018).

Embora um número significativo de trabalhos científicos aborde a relação de monofilia ou não monofilia de Tapejaridae, apresentando relevantes argumentos com base em caracteres cranianos, a maioria ainda utiliza um conjunto de caracteres limitados, podendo comprometer os resultados das análises. Por tanto, pesquisas filogenéticas adicionais seriam necessárias.

## 3.2 ESTADO DO CONHECIMENTO TAFONÔMICO, PALEOECOLÓGICO E PALEODISTRIBUIÇÃO DE TAPEJARIDAE

### 3.2.1 Tafonomia e paleoecologia

A maior parte do registro de Pterosauria está associada a ambientes marinhos ou lacustres. Alguns raros grupos de pterossauros, a exemplo de Azhdarchidae, são encontrados preferencialmente em ambientes continentais (WITTON; NAISH, 2008). Esse viés de preservação tem influência direta não só na percepção da diversidade, como também na ecologia de pterossauros, já que ambientes marinhos e lacustres teriam uma tendência natural a preservar formas piscívoras (BUTLER *et al.*, 2009).

A diversificação de Tapejaridae ocorreu entre o Cretáceo Inferior (145 Ma) e a metade do Cretáceo (100,5 Ma), com a irradiação de vários nichos, hábitos alimentares e morfologias (WITTON, 2013). Os Tapejaridae entraram em declínio ao longo do Cretáceo Superior (100,5 – 66 Ma) sendo extintos no Cretáceo-Paleogeno (66 Ma), assim como a maioria dos pterossauros (WITTON, 2013; MANZIG *et al.*, 2014).

Atualmente, fósseis de Tapejaridae são conhecidos em diversas partes do mundo (África, Brasil, China, Europa), sendo um dos grupos de pterossauros mais abundantes no Brasil (KELLNER, 2004).

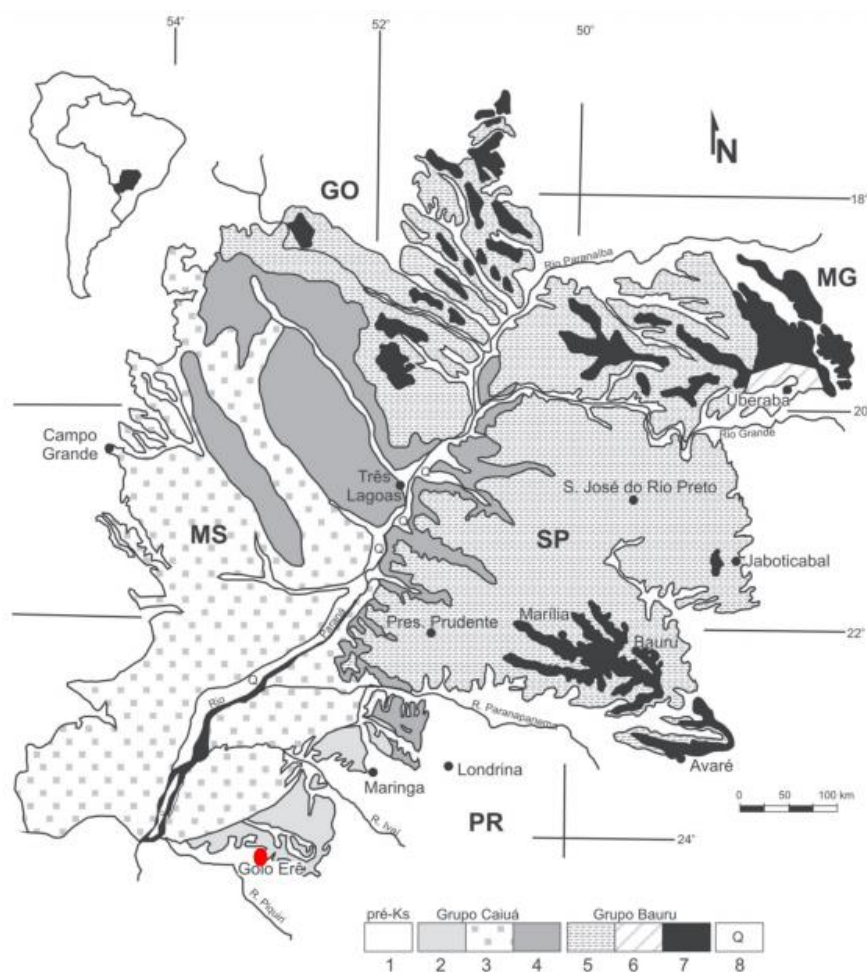
As reconstruções paleoecológicas dos grupos fósseis de Tapejaridae são complementadas por reconstruções paleoambientais, baseadas na sedimentologia, em características tafonômicas e na estrutura ecológica de todos os grupos, incluindo a fauna e flora (BUSCALIONI, 2010). Esses dados sugerem que os Tapejaridae estão associados a uma dieta frugívora, e devido a uma margem dorsal em forma de degrau na sínfise dentária, mandíbula curvada para frente e para baixo com vários forames sugerindo que esta parte óssea era revestida por um bico córneo, que facilitaria pegar as frutificações (ANEXO 2)(WELLNHOFER; KELLNER, 1991; KELLNER, 2006).

As principais Formações de depósito de Tapejaridae são: Formação Santana; Formação Goio-Erê, Formação Jiufotang e Yixian; Formação La Huérguina e Grupo Kem Kem.

### - Formação Goio Erê (Bacia Bauru, Sul do Brasil)

A Formação Goio Erê está situada na Bacia Bauru do Cretáceo Superior (100,5 - 66 Ma) (FIGURA 7), a qual compreende as porções centro-ocidental do Estado de São Paulo, noroeste do Paraná, leste de Mato Grosso do Sul e o Triângulo Mineiro (FERNANDES, 2004).

FIGURA 7 - LOCALIDADE DA BACIA BAURU. DESTAQUE PARA A FORMAÇÃO GOIO ERÊ.



FONTE: Modificada de ETCHEBEHERE *et al.*, (2007).

Particularmente a Formação pertence ao Grupo Caiuá, unidade representada por grandes extensões de areia formadas a partir de um paleodeserto. O Grupo é composto por três unidades de arenitos que foram acumuladas em ambiente desértico, correspondendo a Formação Rio Paraná, na zona central de *sand sea* (dunas eólicas de grande e médio porte e lençóis de areia), a Formação Goio Erê (zona de depósitos eólicos

periféricos) e a Formação Santo Anastácio (planícies de lençóis de areia). O Grupo Caiuá aflora nos estados do Paraná, São Paulo, Mato Grosso do Sul e região nordeste do Paraguai (FERNANDES, 2004).

A Formação Goio Erê é caracterizada pela presença de arenitos dispostos em estratos tabulares maciços, com estratificação cruzada de médio/pequeno porte. Nesta unidade, é frequente a presença de cimento e concreções carbonáticas. Os arenitos possuem cor marrom-avermelhada a cinza-arroxeadada, características dos depósitos de áreas periféricas de *sand sea* (FERNANDES; COIMBRA, 2000).

A descoberta de pterossauros da espécie *Caiuajara dobruskii* (MANZIG *et al.*, 2014), na cidade de Cruzeiro do Oeste (noroeste do Paraná), em arenitos pertencente à Formação Goio Erê - Grupo Caiuá, se tornou um evento único, pois é a primeira descoberta desses organismos no interior do continente, longe de regiões costeiras e fora da região nordeste. Isso sugere que os pterossauros tinham uma distribuição cosmopolita (MANZIG *et al.*, 2014). Nesta descoberta foram encontrados *bone bed* (leito ósseo), que preservaram vários indivíduos (mais de 100 indivíduos identificados da mesma espécie) em um mesmo local. Estudos tafonômicos sugerem a sobreposição de gerações para essa espécie (KELLNER, 2013; MANZIG *et al.*, 2014).

Com relação a *Caiuajara dobruskii*, descoberta em Cruzeiro do Oeste (PR), estudos tafonômicos e paleoecológicos recapitularam a existência desta espécie ao redor de possíveis oásis, a partir de fluxos esporádicos de água em areias eólicas. Pela análise da disposição final dos ossos é possível reconhecer que a direção destes fluxos era de Leste-Oeste e Nordeste. Essa desigualdade é devida a diferentes condições de correntes e o posicionamento nos níveis estratigráficos (WANTOWSKY; WEINSCHÜTZ, 2018).

Ao que tudo indica, os indivíduos de *Caiuajara dobruskii* morreram em torno do oásis, sendo expostos e gradualmente desarticulados e fragmentados, havendo indicações de ossos quebrados antes da fossilização e que alguns podem ter sido expostos mais do que outros antes de serem enterrados. Eventos episódicos (por exemplo, tempestades no deserto) provavelmente carregavam os esqueletos desarticulados e parcialmente articulados para o fundo do lago onde eles acabavam sendo preservados (MANZIG *e al.*, 2014).

Faziam parte da mesma comunidade paleobiológica de *Caiuajara* alguns dinossauros e lagartos, levando em consideração que os desertos tendem a ter recursos limitados. O espécime *Caiuajara dobruskii* provavelmente era frugívora, um comportamento alimentar sugerido para as tapejarinas em geral (WELLNHOFER; KELLNER, 1991; WANG; ZHOU, 2003, VULLO *et al.*, 2012). A relação trófica com os demais integrantes, provavelmente segue a hipótese de que os lagartos se alimentavam de carcaças de dinossauros, e os dinossauros se alimentavam de ovos, filhotes ou até juvenis de pterossauros, que se encontram em grande número nesse depósito (FIGURA 8) (KELLNER *et al.*, 2019).

FIGURA 8 - RECONSTRUÇÃO DE PALEOHABITAT.



FONTE: SIMÕES *et al.*, (2015).

A continuidade dos trabalhos de campo e um número maior de coletas cuidadosas de espécimes poderão contribuir para uma melhor compreensão do ecossistema dos antigos desertos cretáceos que, apesar de suas condições gerais empobrecidas, possuíam áreas onde a vida poderia prosperar.

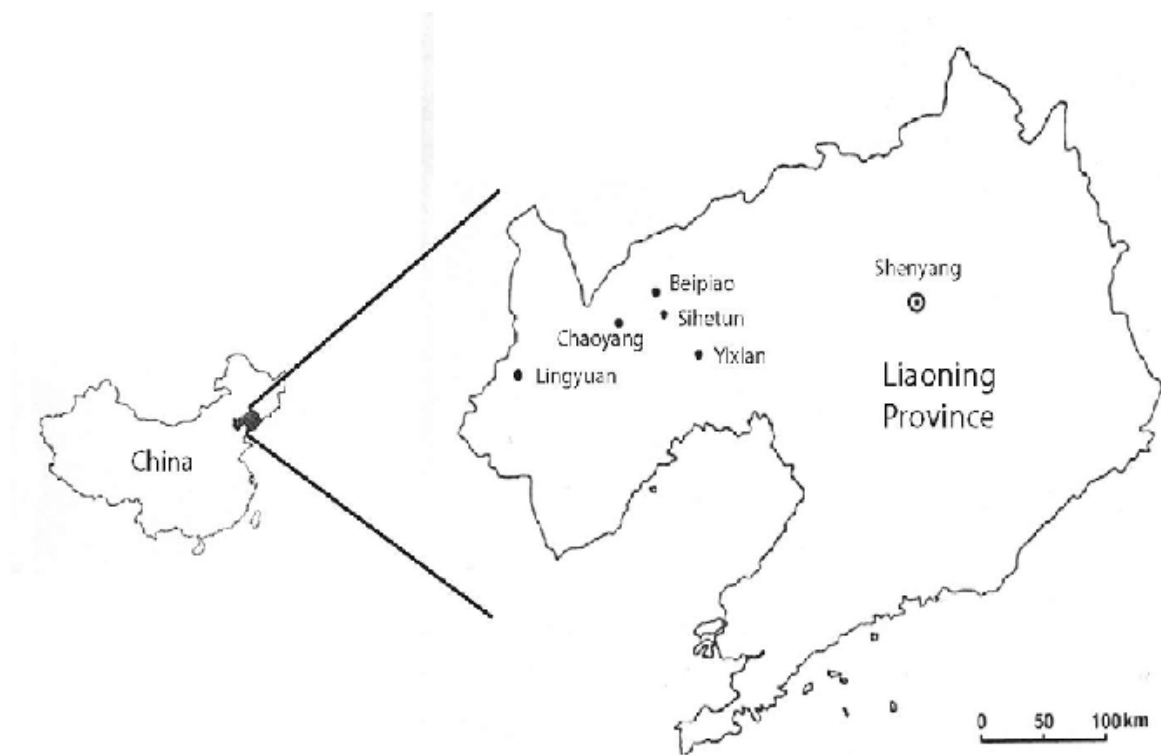
**- Formação Jiufotang e Formação Yixian (Bacia de Kailu, Nordeste da China)**

O Grupo Jehol localizada no nordeste da China, compreende as Formações Jiufotang e Yixian do Cretáceo Inferior (145- 100,5 Ma) no oeste de Liaoning (FIGURA 9). Nos últimos anos, a biota Jehol tornou-se famosa pela abundância de restos de aves precoces (HE *et al.*, 2004).

A Formação Jiufotang está localizada em Chaoyang. São estratos que contêm sedimentos vulcânicos (WU *et al.*, 2017), e composta por arenitos lacustres, folhelhos, rochas de barros, sedimentos, basalto e andesita (WANG; ZHOU, 2003).

A Formação Yixian (122,1 – 129,7 Ma) é composta principalmente por andesitos, aglomerados e basaltos, mas possui quatro subunidades sedimentares contendo fósseis, ricos em material tufáceo vulcânico (WANG *et al.*, 2000).

FIGURA 9 - LOCALIDADE DO GRUPO JEHOL NA PROVÍNCIA DE LIAONING, NA CHINA. DESTAQUE PARA A FORMAÇÃO JIUFOTANG E YIXIANA.



FONTE: Modificada de BURNHAM (2008).

A Formação fossilífera de Jiufotang possui até o momento dois gêneros catalogados, e a formação fossilífera de Yixian possui apenas um gênero conhecido (TABELA 3).

TABELA 3 - ESPÉCIES DESCRITAS PARA A FORMAÇÃO JIUFOTANG E YIXIAN.

<b>Gênero</b>	<b>Espécie</b>	<b>Formação</b>	<b>Idade</b>	<b>Ma</b>	<b>Grupo</b>
<i>Huaxiapterus</i>	<i>Huaxiapterus benxiensis</i>	Jiufotang	Aptiano	(125–113)	Grupo Jehol
	<i>Huaxiapterus corollatus</i>	Jiufotang	Aptiano	(125–113)	Grupo Jehol
<i>Sinopterus</i>	<i>Sinopterus atavismus</i>	Jiufotang	Aptiano	(125–113)	Grupo Jehol
	<i>Sinopterus dongi</i>	Jiufotang	Aptiano	(125–113)	Grupo Jehol
	<i>Sinopterus lingyuanensis</i>	Jiufotang	Aptiano	(125–113)	Grupo Jehol
<i>Eopteranodon</i>	<i>Eopteranodon lii</i>	Yixian	Aptiano	(125–113)	Grupo Jehol

FONTE: O autor (2020).

A julgar pela integridade e alto grau de articulação dos fósseis encontrados nestas formações, os indivíduos provavelmente estavam completos e intactos ao chegar no fundo da coluna d'água. Portanto, o tempo entre a morte e a deposição foi relativamente curta e não envolveu um longo período de transporte. Durante esse intervalo, pequenas correntes e processos de deterioração, como o acúmulo de gases, provavelmente levaram a perturbações e perdas de esqueletos (LU *et al.*, 2006).

Uma série de importantes descobertas de vertebrados foram feitas a partir desta Formação, como pássaros, dinossauros, pterossauros, tartarugas, mamíferos, peixes e muitos outros fósseis como camarões, plantas floridas e insetos (ZHOU, 2014; WU *et al.*, 2017).

Os fósseis do Grupo Jehol são preservados principalmente em dois tipos de rochas sedimentares. O primeiro é composto por sedimentos laminados finos (folhelhos ou pedras de lama) intercalados com camadas de cinzas, típicos da Formação Yixian. O segundo tipo, é composto por arenitos maciços, tufáceos e de seixos, geralmente produzem esqueletos sem vestígio de tecidos mole, dentes isolados, elementos pós-cranianos fragmentados e fragmentos de plantas (ZHOU, 2014). É também conhecido por preservar organismos em posturas adormecidas ou em repouso, comportamento

gregário, nidificação, conteúdo estomacal e predação, o que se deve pela alta atividade vulcânica naquela região (ZHOU, 2014).

Estudos no Grupo Jehol geraram diversas informações sobre a biologia dos vertebrados cretáceos iniciais, por exemplo, a evolução da cor das penas em pássaros e dinossauros (ZHANG *et al.*, 2010; LI *et al.*, 2014), o comportamento alimentar de dinossauros e pássaros (ZHOU; ZHANG, 2002; XING *et al.*, 2013), o sistema digestivo de madrugadores (ZHENG, *et al.*, 2011; ZHENG *et al.*, 2014), e o comportamento reprodutivo de madrugadores, anfíbios, répteis semi-aquáticos e pterossauros (WANG; ZHOU, 2004; ZHENG, *et al.*, 2013). Além disso, foram realizados estudos de coevolução, por exemplo entre insetos e plantas, alguns insetos e mamíferos, dinossauros de penas e aves (REN *et al.*, 2011).

Informações tafonômicas apresentadas por Guo *et al.*, (2003) relatam que a composição dos tufos vulcânicos são ricos em voláteis, incluindo enxofre, flúor e cloro que formam grande parte do grupo Jehol, apoiando que as emissões gasosas associadas ao vulcanismo foram um importante fator que levou a mortalidade em massa dos organismos. Conjuntamente, acredita-se que os mesmos compostos também possam ter contribuído para a preservação excepcional dos exemplares fossilizados.

Acredita-se também que viveram em períodos de flutuações climáticas entre caracterizadas por condições áridas e semiáridas em que houveram matas ciliares ou plantas aquáticas, com elementos florais, que colonizavam canais efêmeros que formavam lagos. Evidências paleoclimáticas sugerem as variações sazonais, bem como a presença de plantas consideradas decíduas, entre as quais os ginkgo e coníferas (BARRETT; HILTON, 2006).

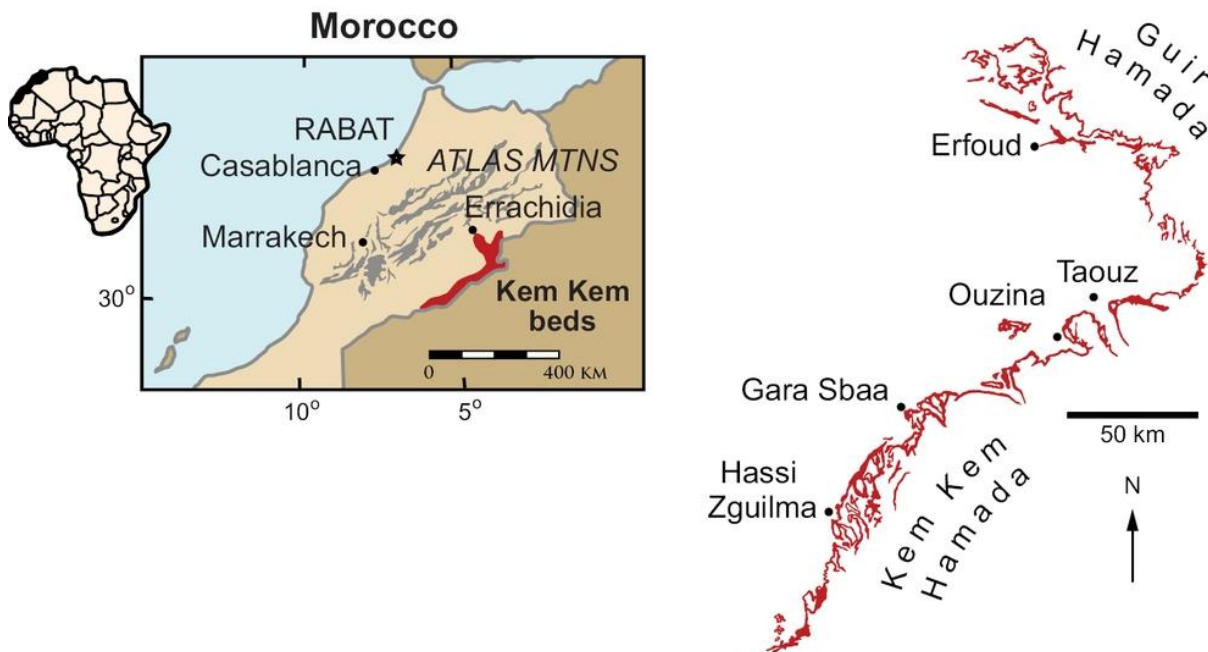
#### **- Grupo Kem Kem (Marrocos, Norte da África)**

Durante as últimas duas décadas, um número crescente de restos de pterossauros foram coletados nos leitos cretáceos do Grupo Kem Kem, situado no sudeste de Marrocos. A assembleia está rapidamente se tornando a fonte recente mais informativa em relação à diversidade e evolução dos pterossauros africanos (IBRAHIM *et al.*, 2020).



O leito de Kem Kem (FIGURA 10) datado do Albiano-Cenomaniano Inferior (113-100,5 Ma). Está representado principalmente por ecossistemas fluviais com areias finas nas seções inferiores, lagos estuarinos (MARTILL, *et al.*, 2018).

FIGURA 10 - LOCALIDADE DOS LEITOS DE KEM KEM NO TAFILALT DO SUDESTE DE MARROCOS.



FONTE: Modificada de IBRAHIM *et al.*, (2020).

Os fósseis do grupo Kem Kem são tipicamente preservados em duas situações tafonômicas gerais: em depósitos de sistemas fluviais com fósseis isolados encontrados na planície deltaica ou, raramente, dentro de fácies típicas de lagos (MARTILL, *et al.*, 2018).

A fauna do grupo Kem Kem apresenta uma variedade de vertebrados, incluindo tubarões, peixes ósseos, lissanfíbios, tartarugas, Squamata, crocodilomorfos, pterossauros e outros dinossauros saurópodes (CAVIN *et al.*, 2010).

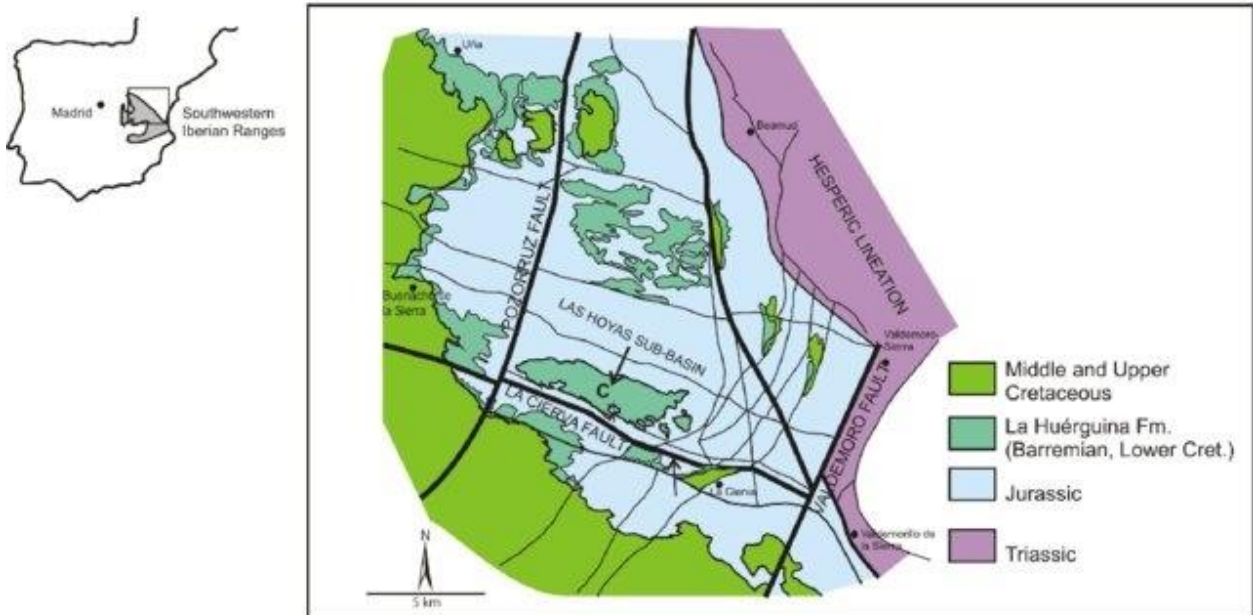
Nos paleoambientes lóticos dominantes, há evidências de condições de água doce e salobra. Os habitats aquáticos, que incluem lagoas, rios, delta e áreas costeiras, sustentavam uma ampla variedade de elasmobrânquios, actinopterígeos e Sarcopterygii basais em ambientes marinhos, salobras e de água doce (IBRAHIM *et al.*, 2020).

O tapejarídeo *Afrotapejara zouhrii* (MARTILL *et al.*, 2020), única espécie registrada até o momento, estava exposto na região de Takmout, vale Oued Ziz, província de Errachidia, no sudeste de Marrocos. Essa região pertence ao maior planalto de Jebel Ougnane, onde ocorrem três áreas principais de escavação. Não é conhecida a procedência exata do fóssil, mas preenchimentos de arenito fino de cor amarela no fóssil indicam provável origem da região norte de Tafilalt (MARTILL *et al.*, 2020b).

#### - Formação La Huérguina (Bacia do Sul Ibérico, Leste da Espanha)

A Formação La Huérguina, do Cretáceo Inferior (145–100,5 Ma), faz parte do afloramento de calcário laminado de Las Hoyas do Barremiano Superior (125,0 Ma) (FIGURA 11), no leste da Espanha. A formação de calcário de Huérguina é composta por várias fácies depositadas em ambientes pantanosos, aluviais e em lagos (BUSCALIONI; MARTÍNEZ, 2010).

FIGURA 11 - LOCALIDADE DE LAS HOYAS, COM IDADE DO BARREMIANO SUPERIOR.



FONTE: BUSCALIONI; MARTÍNEZ (2010).

A sub-bacia de Las Hoyas, localizada na Serrania de Cuenca (sudoeste da Península Ibérica, centro-leste da Espanha) é resultado de um período de ruptura que

houve durante o início do Cretáceo, dividindo a bacia Ibérica do Sudoeste em várias pequenas sub-bacias (SALAS; CASAS, 1993).

Las Hoyas representa um pantanal sazonal subtropical impactado pela ciclicidade e estresse ecológico. A sucessão sedimentar de Las Hoyas é uma acumulação cíclica contínua de calcários finamente laminados depositados em uma área que, em escala regional, foi um ambiente terrestre fortemente influenciado pelas regiões subtropicais e as condições climáticas sazonais. Alguns eventos de seca estão presentes nos fósseis, identificados pelo meio de rachaduras por dessecação (BUSCALIONI; MARTÍNEZ, 2010).

A maior parte da diversidade taxonômica (67%) em Las Hoyas, está baseada em artrópodes (principalmente insetos), plantas (pteridófitos, espermatófitos, briófitas) e algas. Na Formação La Huérguina, La Hoyas é considerada uma Konservat-Lagerstätte, em que produziu um conjunto excepcional de exemplares da flora e da fauna terrestres e de água doce, dentre eles samambaias, insetos, lagartos, tartarugas, peixes e aves (BUSCALIONI; MARTÍNEZ, 2010; ORTEGA, *et al.*, 2010).

Fósseis dos calcários laminados de Las Hoyas não possuem evidências de terem sido transportados por longas distâncias e por muito tempo, pois não são quebrados ou desgastados, o que indica que foram produzidos perto de seu local de sepultamento (DELCLÓS *et al.*, 2004; BUSCALIONI; MARTÍNEZ, 2010). O sepultamento possivelmente foi rápido, em menos de duas semanas os indivíduos ficaram completamente cobertos. Isso possibilitou manter delicados detalhes anatômicos mesmo após meses de degradação. Insetos e crustáceos foram preservados como moldes, réplicas mineralizadas ou como impressões, preservando sua matéria orgânica (DELCLÓS *et al.*, 2004; BUSCALIONI; MARTÍNEZ, 2010).

Entre as características tafonômicas mais significativas dos espécimes está a sua total articulação (excluindo macrófitas) e a preservação de tecidos moles, além de estruturas raramente encontrados no registro fóssil, como: padrões de coloração, enervação, trato intestinal, ommatídio de insetos, conteúdo estomacal, músculos de peixes, pele e tecidos tegumentares, como de sapos, salamandras, lagartos, crocodilos e dinossauros (BUSCALIONI; MARTÍNEZ, 2010).

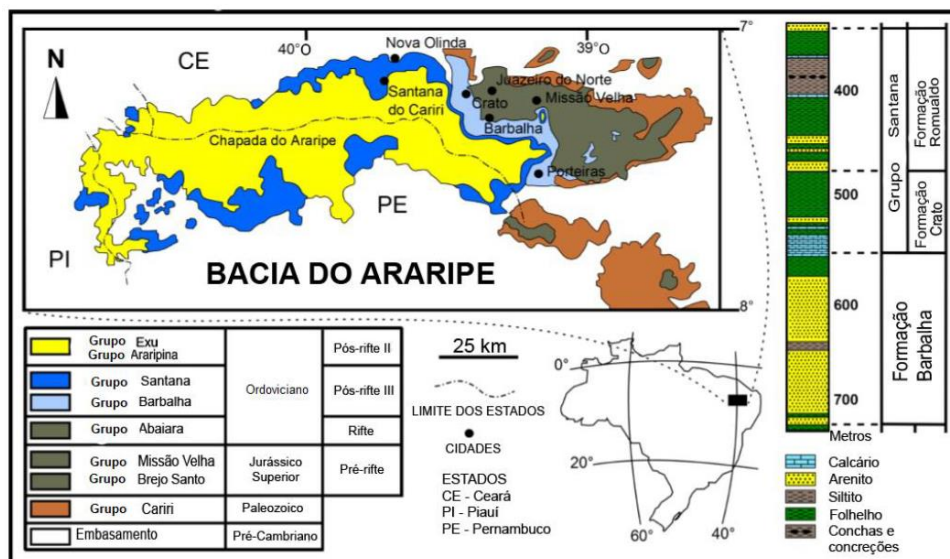
O mecanismo que explica a manutenção das características tafonômicas das estruturas de Las Hoyas são, em ordem decrescente de abundância: tapetes microbianos (ou seja, vedação bacteriana), anóxia e enterro por sedimentos ou rápida inclusão em tapetes microbianos (BUSCALIONI; MARTÍNEZ, 2010).

Konservat-Lagerstätte preservou todo um ecossistema de zonas úmidas do período Cretáceo (BUSCALIONI; ARIZA, 2016), incluindo o espécime de *Europejara olcadesorum* Vullo *et al.*, 2012, o mais antigo pterossauro desdentado conhecido, além de ser o primeiro encontrado na Europa. Sua ocorrência para esse continente ampliou sua distribuição geográfica e sugere uma origem eurasiática do grupo (VULLO *et al.*, 2012).

### - Formação Santana (Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil)

A Bacia do Araripe (FIGURA 12) corresponde ao Cretáceo Inferior de idade Aptiano/Albiano (125 – 100,5 Ma), está localizada na região nordeste do Brasil entre os estados do Ceará, Piauí, Pernambuco e Paraíba, estendendo-se pelo Vale do Cariri (VIDAL *et al.*, 2006). Possui uma sequência cretácea depositada ao longo de quase 50 milhões de anos, onde se encontram calcários laminados, bancos de gipsita, folhelhos e arenitos finos (SARAIVA, *et al.*, 2007).

FIGURA 12 - MAPA GEOLÓGICO DA BACIA DO ARARIPE E ASPECTOS ESTRATIGRÁFICOS DA FORMAÇÃO SANTANA.



FONTE: Modificada de PRADO *et al.*, (2016).

O processo de formação das concreções calcárias, ocorridas na Bacia do Araripe, se deve pela conjunção de diversos fatores, como: abundância da fauna, ambiente calmo, soterramento rápido, ausência de seres detritívoros e com pressão suficiente para achatar os cadáveres caídos no fundo sub-aquoso, em um ambiente hipersalino saturado por carbonatos e cálcio (MARTILL, 1988, 1989). Essas condições promoveram uma rápida fossilização, impedindo a decomposição dos restos dos organismos e mantendo a forma tridimensional do corpo (MARTILL, 1988; SARAIVA, *et al.*, 2007).

Considerado um dos mais importantes depósitos fossilíferos do Brasil e mundialmente famosa pela enorme concentração de fósseis e excelente estado de preservação (OLIVEIRA, 2007). Neste presente trabalho compreende a formação fossilífera com maior número de espécies catalogadas (TABELA 4).

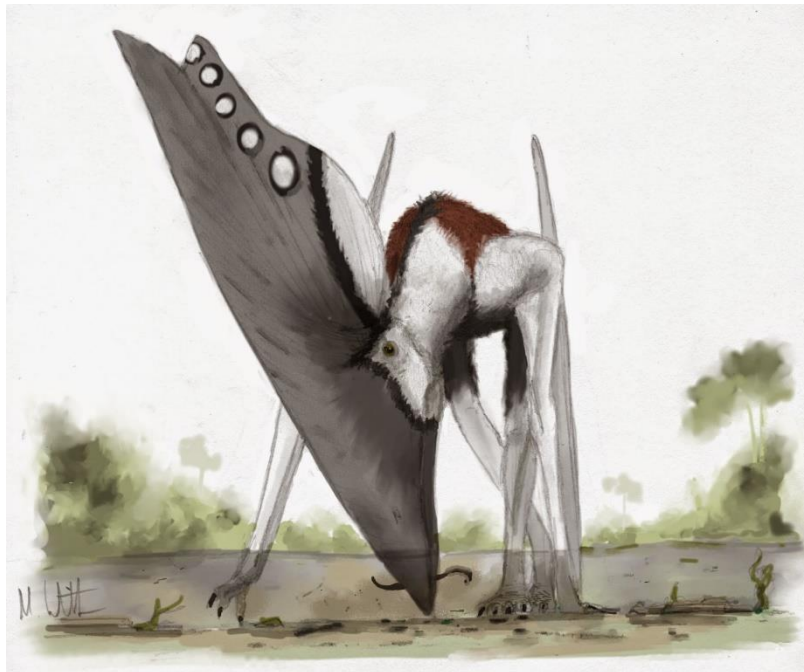
TABELA 4 - ESPÉCIES DESCRITAS PARA A FORMAÇÃO SANTANA.

<b>Gênero</b>	<b>Espécie</b>	<b>Formação</b>	<b>Idade</b>	<b>Ma</b>	<b>Membro</b>
<i>Aymberedactylus</i>	<i>Aymberedactylus cearenses</i>	Santana	Aptiano/Albiano	(125-100,5)	Crato
<i>Caupedactylus</i>	<i>Caupedactylus navigans</i>	Santana	Aptiano-Albiano	(125-100,5)	Romualdo
	<i>Caupedactylus ybaka</i>	Santana	Aptiano-Albiano	(125-100,5)	Romualdo
<i>Tapejara</i>	<i>Tapejara wellnhoferi</i>	Santana	Aptiano-Albiano	(125-100,5)	Romualdo
<i>Thalassodromeus</i>	<i>Thalassodromeus sethi</i>	Santana	Aptiano-Albiano	(125-100,5)	Romualdo
<i>Tupandactylus</i>	<i>Tupandactylus imperator</i>	Santana	Aptiano-Albiano	(125-100,5)	Crato
	<i>Tupandactylus navigans</i>	Santana	Aptiano-Albiano	(125-100,5)	Crato
<i>Tupuxuara</i>	<i>Tupuxuara leonardii</i>	Santana	Aptiano-Albiano	(125-100,5)	Romualdo
	<i>Tupuxuara longicristatus</i>	Santana	Aptiano-Albiano	(125-100,5)	Romualdo

FONTE: O autor (2020).

Esta Formação atualmente está dividida em três Membros, denominados de Crato, Ipubi e Romualdo (MARTILL, 1988). Apresentam uma grande diversidade, incluindo, além de pterossauros, diversos restos de crocódilomorfos, dinossauros, lagartos, anuros e tartarugas (OLIVEIRA; KELLNER, 2005; SILVA, 2013). A fauna existente na Formação Santana, indica que esses animais podem ter se estabelecido nestes ambientes ou nas proximidades de um paleolago (FIGURA 13) (NAISH *et al.*, 2004; HEIMHOFER *et al.*, 2010).

FIGURA 13 - *Thalassodromeus sethi*, GRUPO DO ARARIPE, NO CRETÁCEO INFERIOR.



FONTE: MARKWITTON.COM. (2014).

Em termos de comparação, a fauna de répteis fósseis do Membro Romualdo é mais rica, reunindo, além de tartarugas, inúmeros exemplares de pterossauros, alguns dinossauros e, mais raramente, crocódilomorfos (KELLNER, 2006; OLIVEIRA, 2007). Já do Membro Crato são relativamente pobres, constituindo-se de restos de pterossauros, lagartos fósseis contendo impressão de tecido mole, e crocódilomorfos de pequenas dimensões (SALISBURY *et al.*, 2003; OLIVEIRA; KELLNER, 2005) e tartarugas.

Estudos tafonômicos mostram que os esqueletos mineralizados possuem rachaduras, fraturas, são quebradiços e sobrepõem os tecidos mineralizados que

possuem ao esqueleto sob compactação (WEBSTER, 1999). E de acordo com Saraiva *et al.*, (2007), os estratos posicionados em níveis mais superiores apresentam fósseis tridimensionais, e os níveis mais inferiores, fósseis comprimidos, explicando a dinâmica de composição fóssil das diferentes formações.

No estudo a respeito da espécie *Aymberedactylus cearenses* Pêgas *et al.* (2016), concluiu-se que provavelmente em vida, o táxon exibia uma curvatura mais pronunciada da sínfise mandibular, ela teria sido distorcida pela compressão dorsoventral tafonômica. Essa curvatura é taxonomicamente importante, pois diferencia *Aymberedactylus* de Teranodontídeos, Nyctosaurídeos, Azhdarchídeos e Talassodrominas (PÊGAS *et al.*, 2016).

Na espécie *Caupedactylus ybaka* Kellner, 2013, foi notado que a superfície craniana por ser um osso muito frágil, foi parcialmente decomposta antes do enterro final, o que resultou em uma amostra com pequenos vazios cheios de calcário. Os ossos possuíam uma cor amarelada, com manchas escuras, resultado do tempo de exposição diferenciado. Nesse sentido, a amostra poderia ter sido enterrada mais rapidamente que outros exemplares que permaneceram expostos por um período mais longo, antes do enterro final. (KELLNER, 2013).

Segundo Coimbra *et al.* (2002), no Membro Romualdo predominam paleoambientes que correspondem a um ambiente lagunar e/ou estuarino. Já o Membro Crato é associado a um ambiente lacustre salobro fechado, com ampla variação dos níveis de salinidade e espessa lâmina d'água (POLCK *et al.*, 2015). Os sedimentos do Membro Crato e a base do Membro Romualdo foram depositados em ambientes transicionais compostos por lagos costeiros, que apresentavam salinidade variável entre hipersalina, para o Membro Crato, e água doce a salobra, para o Membro Romualdo, com predominância de condições de baixa energia ambiental e episódios eventuais de alta energia (ANTONIETTO, 2010).

#### **- Formação Wessex (Bacia Wessex, Reino Unido)**

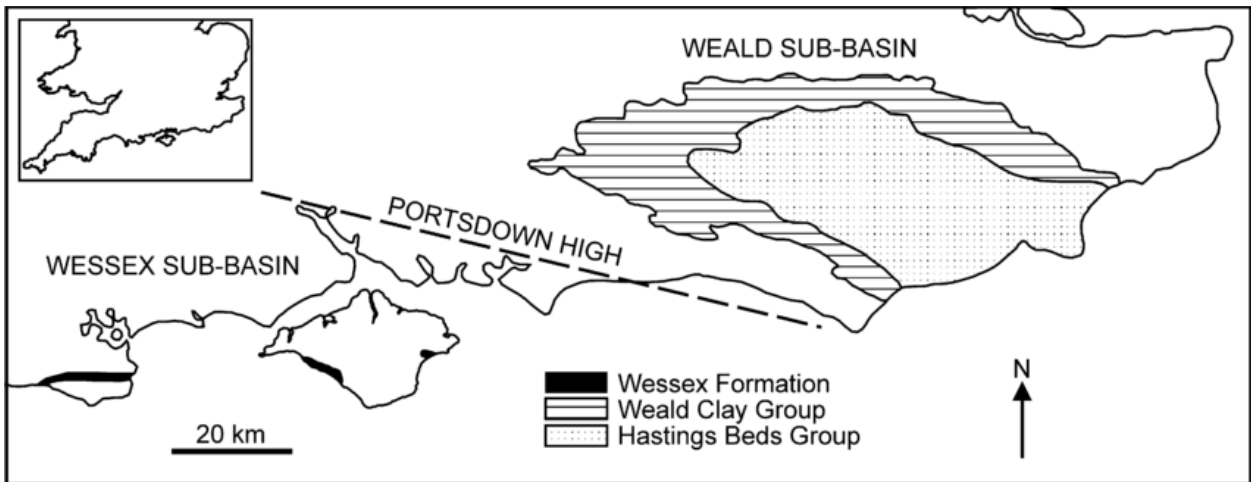
Embora exista muitos trabalhos recentes a respeito da biodiversidade continental durante o início do Cretáceo na China, Espanha e EUA, ela permanece pouco compreendida em decorrência dos poucos depósitos continentais durante o período



Cretáceo (145-66 Ma). No entanto, o Supergrupo Wealden data do Berriasiano ao Aptiano (145-125 Ma), produziu uma grande diversidade de fósseis de plantas e animais (BATTEN, 1974; ALLEN, 1955).

O Supergrupo, que está localizado no sul da Inglaterra, é composto por duas Sub-Bacias: Weald, na região oriental, e a Wessex, na região oeste, datada do Cretáceo Inferior (145–100,5 Mia) que é composta pela Formação Wessex (FIGURA 14), datada do Hauteriviano-Barremiano (132,6-125 Ma) (SWEETMAN, *et al.*, 2014).

FIGURA 14 - MAPA GEOLÓGICO DO SUL DA GRÃ-BRETANHA, MOSTRANDO A DISTRIBUIÇÃO DA FORMAÇÃO WESSEX E OUTROS ESTRATOS DO SUPERGRUPO WEALDEN E A LOCALIZAÇÃO DAS SUB-BACIAS WEALD E WESSEX.



FONTE: SWEETMAN; INSOLE (2010).

O Supergrupo Wealden (SWEETMAN, 2011), o que é agora a Ilha de Wight estava localizada no centro da Laurásia (ALLEN *et al.*, 1998), sob clima quente e de caráter sazonal (ALLEN, 1975). O local, habitado pela Biota Jehol (ZHOU *et al.*, 2003), é composto por rochas de barro com arenito (CLARKE, 2004). Evidências, sugerem que todos os táxons encontrados viveram pelo menos uma parte de suas vidas na planície aluvial local, sendo enterrados muito perto de seu lugar de *pós-morte* (RADLEY, 1994).

A Formação Wessex marca a ocorrência de fácies aluvial simples (SLADEN; BATTEN, 1984). Estudos indicam que esta Formação é caracterizada por condições de água doce (BARKER *et al.*, 1997) e ambiente dominado por savana de crescimento lento ou uma vegetação baixa dominada por plantas arbustivas. Dado que o clima era sazonal, esta flora teria tido uma baixa diversidade (DODSON *et al.*, 1980).



A maioria dos restos de macro-vertebrados da Formação Wessex foram recuperados dos chamados canteiros de detritos de plantas (SWEETMAN; INSOLE, 2010). Esse depósito é composto por fácies não marinhas entrelaçadas, incluindo arenitos de sobreposição de cores variadas, depósitos de fendas na areia, arenitos fluviais, conglomerados de calcário, e camas chamadas linhitas, representando eventos de inundação de alta energia (WRIGHT *et al.*, 2000).

A Formação de Wessex compreende a mais diversificada assembleia de dinossauros da Europa, e o registro do tapejarideo mais antigo *Wightia declivirostris* (Martill *et al.*, 2020), datado do Barremiano para Turoniano (129,4 - 93,9 Ma), fora da China (MARTILL *et al.*, 2020). Os ossos de pterossauros dos canteiros de restos vegetais são pretos ou marrons muito escuros, alguns mostram rachaduras e trituração devido à compactação (STEEL *et al.*, 2005) e possuem cavidades esponjosas preenchidas por calcita e pirita brancas (SWEETMAN; MARTILL, 2010).

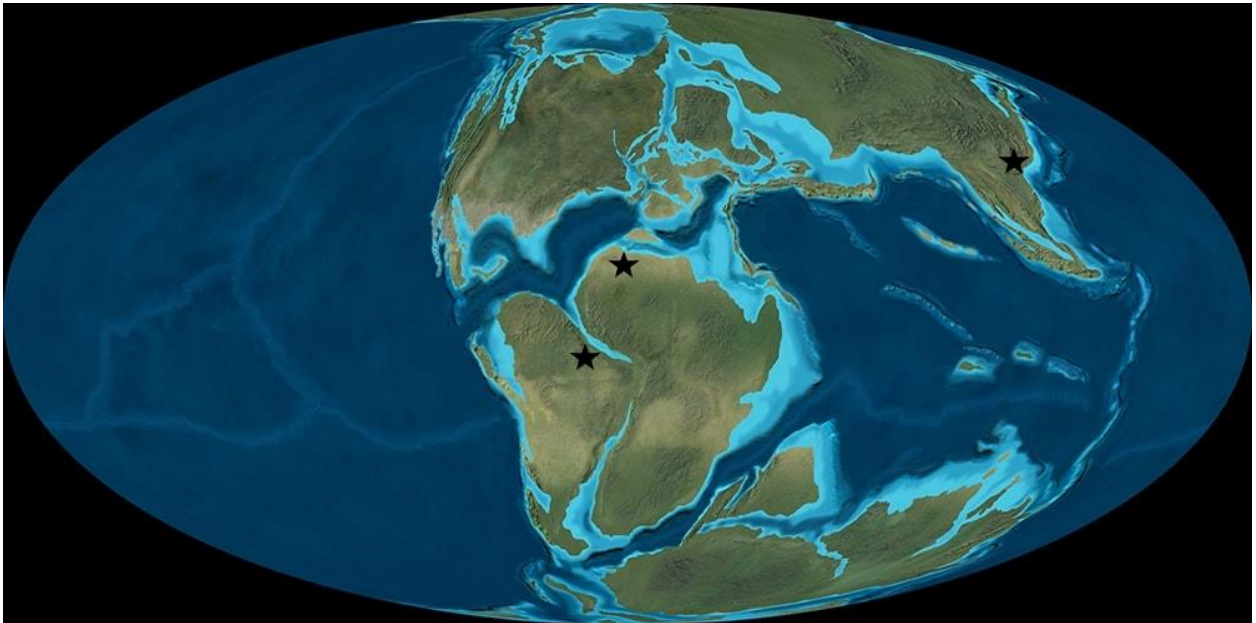
Evidências indicam uma megafauna de dinossauro, gastrólitos, crocódilomorfos, tartarugas, pterossauros, mamíferos, peixes, moluscos e plantas (RADLEY, 1994). Os materiais de vertebrados (mamíferos e répteis) apresentam uma variedade de estágios de preservação, incluindo esqueletos perfeitamente articulados e outros altamente fragmentos (COOK, 1995). A baixa cobertura da vegetação na planície aluvial não era capaz de sustentar uma população permanente de saurópodes, portanto, possivelmente eram apenas habitantes temporários da planície de inundação, talvez migrando sazonalmente pela área (RADLEY, 1994).

### 3.2.2 Paleodistribuição

Na Era Mesozoica ocorreu a fragmentação das placas continentais Gondwana ao sul e Laurásia ao norte. Posteriormente a Laurasia se fragmentou em América do Norte e Eurásia, e a Gondwana em Índia, Austrália, Antártica, África e América do Sul (CARVALHO; ALMEIDA, 2010). Essa segregação refletiu profundamente na evolução dos organismos de distribuição continental, como os pterossauros.

O grupo de Pterodactyloidea apresentava uma distribuição cosmopolita entre o final do Jurássico e o início do Cretáceo. A capacidade de voo dos pterossauros permitia que eles ultrapassassem barreiras paleogeográficas resultando em um maior intercâmbio faunístico (SAYÃO *et al.*, 2012).

FIGURA 15 - MAPA DO CRETÁCEO INFERIOR (145 – 100,5 MILHÕES DE ANOS), ASSINALANDO AS OCORRÊNCIAS DE REGISTROS DE TAPEJARIDAE.



FONTE: Modificado de BLAKEY, 2016.

Em análise visual e temporal realizadas por Andrés & Ji (2008) e Wang *et al.*, (2009), o clado Tapejaridae é composto por espécies da China e do Brasil. Os autores observaram a relação de grupos-irmão entre as espécies desses dois países em diferentes linhagens da família, podendo indicar algum fenômeno repetido de dispersão por outros pterossauros, servindo de base para uma inferência biogeográfica.

A monofilia dos tapejarideos chineses (Tapejarinae) demonstra a ocorrência de um único evento de dispersão para China, sendo interpretados como linhagem basal em relação às espécies sul-americanas (PINHEIRO *et al.*, 2011). Os registros mais antigos, datados do Barremiano e provenientes da Europa e China, corroboram ainda para indicar que a região da Laurásia possa ter sido a área de origem mais provável para o grupo (FIGURA 15) (VULLO *et al.*, 2012; PINHEIRO *et al.*, 2011).

É interessante notar que seu grupo irmão, os Thalassodrominae, até agora são restritos à América do Sul (KELLNER, 2004). A existência de tapejarinas (Tapejarinae) basais no Brasil, como *Aymberedactylus cearenses* Pêgas, *et al.*, 2016 e *Caupedactylus ybaka* Kellner, 2013, combinada com a exclusiva natureza brasileira das talassodrominas, levam a reinterpretação de Tapejaridae como pterossauros de origem Gondwana (PÊGAS *et al.*, 2016).

Estudos mais robustos seriam necessários para melhor estabelecer as relações entre esses grupos de arcossauros alados. Infelizmente, o atual conhecimento sobre sua filogenia não permite definir a sequência de eventos biogeográficos, principalmente por se tratar de família e por serem animais capazes de migrar por longas distância, possuindo ampla distribuição paleogeográfica.

#### 4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A família Tapejaridae é composta por duas subfamílias, Tapejarinae e Thalassodrominae, com 19 espécies descritas. Esta família considerada monofilética está inserida no clado Azhdarchoidea, por diversas características, mas com discordância de outros pesquisadores que a consideram não monofilética, mas por se tratar de estudos não direcionados a este grupo comprometem o resultado da análise, portanto pesquisar adicionais são necessárias para a corroboração dessas propostas.

Estudos sobre a tafonomia e paleoecologia sugerem que estes animais possuíam uma distribuição cosmopolita, encontrados no interior de continentes, e associados a ambientes marinhos ou lacustres. Esses tapejarídeos conviviam com outros tetrápodes terrestres, como lagartos e dinossauros, e possuíam um hábito alimentar frugívora.

Sua capacidade de voo permitia que ultrapassassem barreiras paleogeográficas com maior facilidade, o que leva um questionamento a respeito de sua origem, que é mais provável que seja uma origem Gondwanica que Laurásica, pois assim como Thalassodrominae alguns espécies basais de Tapejarinae são restritas a América do Sul.

Com base na compilação de dados realizados, nota-se que mais estudos a respeito da filogenia desta família devem ser conduzidos, buscando elucidar as relações evolutivas internas da família e para entender a relação de origem e dispersão deste grupo de pterossauro.

## REFERÊNCIAS

ALLEN, B. P. Social distance and admiration reactions of “unprejudiced” whites. **Journal of Personality**, [S.l.], v. 43, n. 4, p. 709-726, 1975. Disponível em:<<https://doi.org/10.1111/j.1467-6494.1975.tb00731.x>>. Acesso em: 24 mar. 2020.

ALLEN, P. Age of the Wealden in North-Western Europe<sup>1</sup>. **Geological Magazine**, [S. l.], v.92, n. 4, p. 265, Aug. 1955. Disponível em:<DOI: <https://doi.org/10.1017/S0016756800064311>>. Acesso em: 13 mar. 2020.

ALLEN, P. *et al.* Purbeck-Wealden (early Cretaceous) climates. **Proceedings of the Geologists' Association**, [S. l.], v.109, n.4, p. 197–236, 1998. Disponível em:<<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0016787898800667?via%3Dihub>>. Acesso em: 18 mar. 2020.

ANDRES, B; CLARK, J.; XU, X. The earliest pterodactyloid and the origin of the group. **Current Biology**, [S.l.], v. 24, n. 9, p. 1011-1016, May. 2014. Disponível em:<[https://www.researchgate.net/publication/261917751\\_The\\_Earliest\\_Pterodactyloid\\_and\\_the\\_Origin\\_of\\_the\\_Group](https://www.researchgate.net/publication/261917751_The_Earliest_Pterodactyloid_and_the_Origin_of_the_Group)>. Acesso em: 25 fev. 2020.

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**, [S. l.], v. 5, n. 2, p.453–469, Mar. 2008. Disponível em:<<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1475-4983.2008.00761.x>>. Acesso em: 27 fev. 2020.

ANTONIETTO, L. S. **Ostracodes da formação santana (cretáceo inferior, aptiano superior), bacia do araripe, NE-Brasil**: taxonomia, distribuição estratigráfica e paleoecologia. Dissertação (Mestre em Geologia) - Instituto de Geociências, Universidade de Brasília, Brasília, 2010. Disponível em:<[https://www.researchgate.net/publication/282011388\\_Ostracodes\\_da\\_Formacao\\_Santa\\_na\\_Cretaceo\\_Inferior\\_Aptiano\\_superior\\_Bacia\\_do\\_Araripe\\_NE-Brasil\\_taxonomia\\_distribuicao\\_estratigrafica\\_e\\_paleoecologia](https://www.researchgate.net/publication/282011388_Ostracodes_da_Formacao_Santa_na_Cretaceo_Inferior_Aptiano_superior_Bacia_do_Araripe_NE-Brasil_taxonomia_distribuicao_estratigrafica_e_paleoecologia)>. Acesso em: 05 mar. 2020.

ARAI,, M.; COIMBRA, J. C.; SILVA-TELLE Jr, A. C. da. Síntese bioestratigráfica da Bacia do Araripe (nordeste do Brasil). In: Simpósio sobre a Bacia do Araripe e Bacias

- Interiores do Nordeste, 2, 1997, **Anais...** DNPM/URCA/SBP:Crato, Comunicações, 2001. p. 109-117. Disponível em: <[https://www.researchgate.net/publication/285679791\\_Sintese\\_bioestratigrafica\\_da\\_Bacia\\_do\\_Araipe\\_Nordeste\\_do\\_Brasil](https://www.researchgate.net/publication/285679791_Sintese_bioestratigrafica_da_Bacia_do_Araipe_Nordeste_do_Brasil)>. Acesso em: 04 mar. 2020.
- BARKER, M. T.; MUNT, M. C.; RADLEY, J. D. The first recorded trigonioidoidean bivalve from Europe. **Palaeontology**, [S. l.], v. 40, n. 4, p.955–963, 1997. Disponível em: <[https://www.researchgate.net/publication/279543150\\_The\\_first\\_recorded\\_Trigonioidoidean\\_bivalve\\_from\\_Europe](https://www.researchgate.net/publication/279543150_The_first_recorded_Trigonioidoidean_bivalve_from_Europe)>. Acesso em: 07 mar. 2020.
- BARRETT, P. M.; HILTON, J. M. The Jehol Biota (Lower Cretaceous, China): new discoveries and future prospects. **Int Zool.**, [S. l.], v. 1, n. 1, p. 15–17, Apr. 2006. Disponível em: <<https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2006.00006.x>>. Acesso em: 18 mar. 2020.
- BARRETT, P. M. *et al.* Pterosaur distribution in time and space: an atlas. In: HONE, D. W. E.; BUFFETAUT, E. (Eds.) **Flugsaurier: pterosaur papers in honour of Peter Wellnhofer**. 28 ed. Munchen: *Zitteliana*, 2008. p. 61-107. Disponível em: <[https://epub.ub.uni-muenchen.de/12007/1/zitteliana\\_2008\\_b28\\_05.pdf](https://epub.ub.uni-muenchen.de/12007/1/zitteliana_2008_b28_05.pdf)>. Acesso em: 03 abr. 2020.
- BATTEN, D. J. Wealden palaeoecology from the distribution of plant fossils. **Proceedings of the Geologists' Association**, [S. l.] v. 85, n. 4, p. 433–458, 1974. Disponível em: <<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0016787874800684>>. Acesso em: 20 mar. 2020.
- BENNETT, S.C. New information on body size and cranial display structures on *Pterodactylus antiquus*, with a revision of the genus. **Paläontologische Zeitschrift**, [S.l.], v. 87, p. 269-289, June 2013. Disponível em: <<https://link.springer.com/article/10.1007/s12542-012-0159-8>>. Acesso em: 10 fev. 2020.
- BENTON, M. J. Classification and phylogeny of the diapsid reptiles, **Zoological Journal of the Linnean Society**, United States of America, v. 84, n. 2, p. 97-164, June 1985. Disponível em: <<https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1985.tb01796.x>>. Acesso em: 20 fev. 2020.
- BENTON, M. J. **Paleontologia dos Vertebrados**. 3. ed. São Paulo: Atheneu Editora, 2008.
- BLAKEI, R. **Colorado Plateau Geosystems** Inc. Disponível em: <<http://cpgeosystems.com/gallery.html>>. Acesso em: 23 jul. 2020.
- BLOG MARKWITTON.COM. '**Thalassodromeus sebesensis**': pterosaur out of time and space? Nope, just a misidentified chunk of turtle. Não paginado. Disponível em:

<<http://markwitton-com.blogspot.com/2014/08/thalassodromeus-sebesensis-pterosaur.html>>. Acesso em: 24 jul. 2020.

BONAPARTE, J.F.; SCHULTS, C.L.; SOARES, M.B., Pterosauria from the Late Triassic of southern Brazil. In: BONAPARTE, J.F.; SCHULTS, C.L.; SOARES, M.B. **New Aspects of Mesozoic Biodiversity, Lecture Notes in Earth Sciences**, Berlin, Heidelberg: S. Bandyopadhyay, 2010. v. 132, p. 63-71. Disponível em:<[https://www.researchgate.net/publication/225173234\\_Pterosauria\\_from\\_the\\_Late\\_Triassic\\_of\\_Southern\\_Brazil](https://www.researchgate.net/publication/225173234_Pterosauria_from_the_Late_Triassic_of_Southern_Brazil)>. Acesso em: 25 fev. 2020.

BUFFETAUT, E.; MAZIN, J-M., Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs. **Geological Society**, Special Publications, London, v. 217, p. 1-3, Jan. 2003. Disponível em:<<https://sp.lyellcollection.org/content/217/1/1>>. Acesso em: 24 fev. 2020.

BURNHAM, D. A. A review of the Early Cretaceous Jehol Group on northeastern China and a revision of concerning the origin of flight paradigm. **Oryctos**, [S. l.], v. 7, p. 27-43, 2008. Disponível em:<[https://www.researchgate.net/profile/David\\_Burnham/publication/231064499\\_A\\_review\\_of\\_the\\_Early\\_Cretaceous\\_Jehol\\_Group\\_of\\_northeastern\\_China\\_and\\_a\\_revision\\_concerning\\_the\\_origin\\_of\\_flight\\_paradigm/links/0c96052fe265380aed000000.pdf](https://www.researchgate.net/profile/David_Burnham/publication/231064499_A_review_of_the_Early_Cretaceous_Jehol_Group_of_northeastern_China_and_a_revision_concerning_the_origin_of_flight_paradigm/links/0c96052fe265380aed000000.pdf)>. Acesso em: 13 mar. 2020.

BUSCALIONI, A. D.; MARTINEZ, M. A. A holistic approach to the palaeoecology of Las Hoyas Konservat-Lagerstätte (La Huérguina Formation, lower cretaceous, Iberian Ranges, Spain). **J. Iber. Geol**, [S. l.], v. 36, n. 2, p. 297–326, Dec. 2009. Disponível em:<DOI:10.5209/rev\_JIGE.2010.v36.n2.13>. Acesso em: 27 mar. 2020.

BUSCALIONI, A. D.; POYATO-ARIZA, F. J. Las Hoyas: a unique Cretaceous ecosystem. In: KHOSLA, A.; LUCAS, S. G. (eds). **Cretaceous Period: Biotic Diversity and Biogeography**. New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin, 2016. p.51-63. Disponível em:<[https://www.researchgate.net/publication/307574605\\_Las\\_Hoyas\\_a\\_unique\\_Cretaceous\\_ecosystem](https://www.researchgate.net/publication/307574605_Las_Hoyas_a_unique_Cretaceous_ecosystem)>. Acesso em: 04 mar. 2020.

BUTLER, R. J. et al. Estimating the effects of sampling biases on pterosaur diversity patterns: implications for hypotheses of bird/pterosaur competitive replacement. **Paleobiology**, [S. l.], v. 35, n. 3, p. 432-446, Sept. 2009. Disponível em:<<https://doi.org/10.1666/0094-8373-35.3.432>>. Acesso em: 04 mar. 2020.

CARVALHO, C. J. B. de., ALMEIDA, E. A. B. **Biogeografia da América do Sul: padrões & processos**. 1. ed. São Paulo: Editora Roca, 2011. Disponível em:<[https://www.researchgate.net/publication/259482429\\_Biogeografia\\_da\\_America\\_do\\_Sul\\_padroes\\_e\\_processos](https://www.researchgate.net/publication/259482429_Biogeografia_da_America_do_Sul_padroes_e_processos)>. Acesso em: 28 mar. 2020.

CAVIN, L. et al. Vertebrate assemblages from the early Late Cretaceous of southeastern Morocco: An overview. **Journal of African Earth Sciences**, [S. l.], v. 57, n. 16, p. 391–

412, July 2010. Disponível em:<<https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2009.12.007>>. Acesso em: 21 mar. 2020.

CLARKE, J. B. A mineralogical method to determinate cyclicity in the taphonomic and diagenetic history of fossilized bones. **Lethaia**, [S. l.], v. 37, n. 3, p. 281-284, 2004. Disponível em:<<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1080/00241160410006564>>. Acesso em: 20 mar. 2020.

COIMBRA, J. C.; ARAI, M; CARREÑO, A. L. Biostratigraphy of Lower Cretaceous microfossils from the Araripe Basin, northeastern Brazil. **Geobios**, [S. l.], v. 35, n. 6, p. 687–698, Nov./Dec. 2002. Disponível em:<[https://doi.org/10.1016/S0016-6995\(02\)00082-7](https://doi.org/10.1016/S0016-6995(02)00082-7)>. Acesso em: 01 mar. 2020.

COOK, E. Taphonomy of two non-marine Lower Cretaceous bone accumulations from southeastern England. **Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.**, [S. l.], v.116, n. 3-4, p. 263–270, 1995. Disponível em:<<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/003101829400101D?via%3Dihub>>. Acesso em: 17 mar. 2020.

ELGIN, R. A.; CAMPOS, H. B.N. A new specimen of the azhdarchoid pterosaur *Tapejara wellnhoferi*. **Historical Biology**, [S. l.], v. 24, n. 6, p. 586-591, Sept. 2011. Disponível em:<<https://doi.org/10.1080/08912963.2011.613467>>. Acesso em: 14 fev. 2020.

ETCHEBEHERE, M.L. de C.; SAAD, A.R.; FULFARO, V. J. Análise de bacia aplicada à prospecção de água subterrânea no Planalto Ocidental Paulista. **Geociências**, [S.l.], v. 26, n. 3, p. 229-247, 2007. Disponível em:<[https://www.researchgate.net/publication/228357559\\_Analise\\_de\\_bacia\\_aplicada\\_a\\_prospeccao\\_de\\_agua\\_subterranea\\_no\\_Planalto\\_Ocidental\\_Paulista\\_SP](https://www.researchgate.net/publication/228357559_Analise_de_bacia_aplicada_a_prospeccao_de_agua_subterranea_no_Planalto_Ocidental_Paulista_SP)>. Acesso em: 28 mar. 2020.

FERNANDES, L. A. Mapa litoestratigráfico da parte oriental da Bacia Bauru (PR, SP, MG), escala 1:1.000.000. **Boletim Paranaense de Geociências**, [S. l.] v. 55, p. 53-66, 2004. Disponível em:<[https://www.researchgate.net/publication/305092391\\_Map\\_a\\_litoestratigrafico\\_da\\_parte\\_oriental\\_da\\_Bacia\\_Bauru\\_PR\\_SP\\_MG\\_escal\\_a\\_11000000](https://www.researchgate.net/publication/305092391_Map_a_litoestratigrafico_da_parte_oriental_da_Bacia_Bauru_PR_SP_MG_escal_a_11000000)>. Acesso em:10 abr. 2020.

FERNANDES, L. A.; COIMBRA, A. M. 2000. Revisão estratigráfica da parte ocidental da bacia Baurú (Neocretáceo). **Revista Brasileira de Geociências**, [S.l.], v. 30, n.4, p. 717-728, dez. 2000. Disponível em:<[https://www.researchgate.net/publication/284341469\\_Revisao\\_estratigrafica\\_da\\_parte\\_oriental\\_da\\_Bacia\\_Bauru\\_Neocretaceo](https://www.researchgate.net/publication/284341469_Revisao_estratigrafica_da_parte_oriental_da_Bacia_Bauru_Neocretaceo)>. Acesso em: 13 abr. 2020.

GUO, Z.; LIU, J.; WANG, X. Effect of Mesozoic volcanic eruptions in the western Liaoning Province, China on palaeoclimate and palaeoenvironment. **Science China**



**Earth Sciences**, China, v. 46, p. 1261-1272, 2003. Disponível em:<<https://link.springer.com/article/10.1007/BF02883252>>. Acesso em: 18 abr. 2020.

HE, H. Y. et al. Timing of the Jiufotang Formation (Jehol Group) in Liaoning, northeastern China, and its implications, **Geophys. Res. Lett.**, [S. I.], v. 31, n.12, não p., June. 2004. Disponível em:<<https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1029/2004GL019790>>. Acesso em: 17 abr. 2020.

HEIMHOFER U. et al. Deciphering the depositional environment of the laminated Crato fossil beds (Early Cretaceous, Araripe Basin, North-eastern Brazil). **Sedimentology**, [S.I.], v. 52, n. 2, p. 677-694, Jan. 2010. Disponível em:<<https://doi.org/10.1111/j.1365-3091.2009.01114.x>>. Acesso em: 13 abr. 2020.

IBRAHIM, N. et al. Geology and paleontology of the Upper Cretaceous Kem Kem Group of eastern Morocco. **ZooKeys**, [S. I.], v. 928, p. 1–216, Apr. 2020. Disponível em:<<https://doi.org/10.3897/zookeys.928.47517>>. Acesso em: 01 abr. 2020.

JUNCHANG, L. et al. A new species of *Huaxiaopterus* (Pterosauria: Tapejaridae) from the Early Cretaceous of western Liaoning. **Acta Geologica Sinica**, China, v. 81, n. 5, p. 683-687, Oct. 2007. Disponível em:<<https://doi.org/10.1111/j.1755-6724.2007.tb00992.x>>. Acesso em: 20 mar. 2020.

JUNCHANG, L. et al. A new species of *Huaxiaopterus* (Pterosauria: Pterodactyloidea) from the Lower Cretaceous of western Liaoning, China with comments on the systematics of tapejarid pterosaurs. **Acta Geologica Sinica**, [S. I.], v. 80, n. 3, p. 315–326, Sept. 2010. Disponível em:<DOI: [10.1111/j.1755-6724.2006.tb00251.x](https://doi.org/10.1111/j.1755-6724.2006.tb00251.x)>. Acesso em: 18 abr. 2020.

KELLNER, A. W. A. A New edentate pterosaur of the Lower Cretaceous from the Araripe Basin, Northeast Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, [S.I.], v. 61, n. 4, p. 439-445, 1988. Disponível em:<[https://www.researchgate.net/publication/289098822\\_A\\_new\\_edentate\\_pterosaur\\_of\\_the\\_Lower\\_Cretaceous\\_from\\_the\\_Araripe\\_Basin\\_Northeast\\_Brazil](https://www.researchgate.net/publication/289098822_A_new_edentate_pterosaur_of_the_Lower_Cretaceous_from_the_Araripe_Basin_Northeast_Brazil)>. Acesso em: 12 mar. 2020.

KELLNER, A. W. A. 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**, United Kingdom, v. 103, n. 3-4, p. 409-421, Sept. 2013. Disponível em:<DOI:<https://doi.org/10.1017/S1755691013000327>>. Acesso em: 28 mar. 2020.

KELLNER, A. W. A. New information on the Tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea) and discussion of the relationships of this clade. **Ameghiniana**, Buenos aires, v. 41, n. 4, p. 521-534, Dec. 2004. Disponível

em:<<http://ameghiniana.org.ar/index.php/ameghiniana/article/view/849>>. Acesso em: 19 fev. 2020.

KELLNER, A. W. A. O estudo dos répteis fósseis- cresce a contribuição da ciência brasileira. **Cienc. Cult**, São Paulo, 2015, v. .67, n. 4, p.32-39, out./dez. 2015. Disponível em:<<http://dx.doi.org/10.21800/2317-66602015000400013>>. Acesso em:18 mar. 2020.

KELLNER, A. W. A. Os répteis voadores do Cretáceo Brasileiro. **Anuário do Instituto de Geociências**. Rio de Janeiro, v. 12, p. 86-106, 1989. Disponível em:<[http://www.anuario.igeo.ufrj.br/anuario\\_1989/vol\\_12\\_86\\_106.pdf](http://www.anuario.igeo.ufrj.br/anuario_1989/vol_12_86_106.pdf)>. Acesso em: 28 fev. 2020.

KELLNER, A. W. A. Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group. **Geological Society, Special Publications**, London, v. 217, p. 105-137, Jan. 2003. Disponível em:<<https://doi.org/10.1144/GSL.SP.2003.217.01.10>>. Acesso em: 06 mar. 2020.

KELLNER, A.W.A. **Pterossauros**: os senhores dos céus do Brasil. Rio de Janeiro: Vieira & Lent, 2006.

KELLNER, A. W. A.; CAMPOS, D. de A. Sobre um novo pterossauro com crista sagital da Bacia do Araripe, Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Brasil, v. 60, n. 4, p. 459-469, 1987. Disponível em:<[https://www.researchgate.net/publication/289098751\\_Sobre\\_um\\_novo\\_pterossaur\\_o\\_com\\_crista\\_sagital\\_da\\_Bacia\\_do\\_Araripe\\_Cretaceo\\_Inferior\\_do\\_Nordeste\\_do\\_Brasil](https://www.researchgate.net/publication/289098751_Sobre_um_novo_pterossaur_o_com_crista_sagital_da_Bacia_do_Araripe_Cretaceo_Inferior_do_Nordeste_do_Brasil)>. Acesso em: 08 mar. 2020.

KELLNER, A. W. A.; CAMPOS, D. de A. The function of the cranial crest and jaws of a unique pterosaur from the early Cretaceous of Brazil. **Science**, United States of America, v. 297, n. 5580, p. 389-392, July 2002. Disponível em:<<https://science.sciencemag.org/content/297/5580/389.full>>. Acesso em: 14 mar. 2020.

KELLNER, A. W. A. et al. A new toothless pterosaur (Pterodactyloidea) from Southern Brazil with insights into the paleoecology of a Cretaceous desert. **An. Acad. Bras. Ciênc.**, Rio de Janeiro, v. 91, supl. 2, e20190768, p.1-32, Aug. 2019. Disponível em:<[http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0001-37652019000400517&lng=en&nrm=iso](http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0001-37652019000400517&lng=en&nrm=iso)>. Acesso em: 23 fev. 2020.

LI, Q. et al. Melanosome evolution indicates a key physiological shift within feathered dinosaurs. **Nature**, [S.l.], v. 507, p. 350-353, 2014. Disponível em:<<https://www.nature.com/articles/nature12973>>. Acesso em: 17 abr. 2020.

LONGRICH, N. R.; MARTILL, D. M.; ANDRES, B. Late Maastrichtian pterosaurs from North Africa and mass extinction of Pterosauria at the Cretaceous-Paleogene boundary. **PLoS biology**, [S.l.], v. 16, n. 3, não p., Mar. 2018. Disponível:<<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2001663>>. Acesso em: 28 mar. 2020.

MANZING, P. C. et al. Discovery of a Rare Pterosaur Bone Bed in a Cretaceous Desert with Insights on Ontogeny and Behavior of Flying Reptiles. **PLOS ONE**, [S.l.], v. 9, n.8, não p., Aug. 2014. Disponível

em:<<https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0100005>>.

Acesso em: 28 fev. 2020.

MARTILL, D. M. Preservation of fish in the Cretaceous Santana Formation of Brazil.

**Palaeontology**, Menasha, v. 31, n. 1, p. 1-18. 1988. Disponível

em:<[https://www.palass.org/sites/default/files/media/publications/palaeontology/volume\\_31/vol31\\_part1\\_pp1-18.pdf](https://www.palass.org/sites/default/files/media/publications/palaeontology/volume_31/vol31_part1_pp1-18.pdf)>. Acesso em: 27 abr. 2020.

MARTILL, D. M. The early history of pterosaur discovery in Great Britain, **Geological**

**Society**, Special Publications, London, v. 343, p. 287-311, Jan. 2010, Disponível em:<

<https://doi.org/10.1144/SP343.18>>. Acesso em: 02 mar. 2020.

MARTILL, D. M. The Medusa effect: Instantaneous fossilization. **Geology Today**,

London, v.5, n.6, p. 201-205, Nov./Dec. 1989. Disponível

em:<<https://doi.org/10.1111/j.1365-2451.1989.tb00671.x>>. Acesso em: 20 abr. 2020.

MARTILL, D. M. et al. A new edentulous pterosaur from the Cretaceous Kem Kem beds

of south eastern Morocco. **Cretaceous Research**, [S. l.], v. 84, p. 1–12, Sept. 2017.

Disponível em:<<https://doi.org/10.1016/j.cretres.2017.09.006>>. Acesso em: 03 abr.

2020.

MARTILL, D. M. et al. A new tapejarid (Pterosauria, Azhdarchoidea) from the mid-

Cretaceous Kem Kem beds of Takmout, southern Morocco. **Cretaceous Research**, [S.

l.], v. 112, n. 104424, p. 1-18, Mar. 2020a. Disponível

em:<<https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104424>>. Acesso em: 03 mai. 2020.

MARTILL, D. M. et al. First tapejarid pterosaur from the wessex formation (wealden

group: lower cretaceous, barremanian) of the United Kingdom. **Cretaceous Research**,

[S.l.], v. 113, n. 104487, p. 1-13, Sept. 2020b. Disponível em:<

<https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104487>>. Acesso em:17 mar. 2020.

MARTÍNEZ, M. A.; BUSCALIONI, A. D. A holistic approach to the palaeoecology of Las

Hoyas Konservat-Lagerstätte (La Huérguina Formation, lower cretaceous, Iberian

Ranges, Spain). **J. Iber. Geol.**, [S. l.], v. 36, n. 2, p. 297–326, Dec. 2010. Disponível

em:<DOI: 10.5209/rev\_JIGE. 2010.v36.n2.13>.\_Acesso em: 02 abr. 2020.

MARTÍNEZ-DELCLÒS, X.; BRIGGS, D. E. G.; PEÑALVER, E. Taphonomy of insects in

carbonates and amber. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, [S. l.],

v. 203, p. 19-64, 2004. Disponível em:<[https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(03\)00643-](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(03)00643-6)

6>. Acesso em: 01 mai. 2020.

MAZIN, J-M.; POUÉCH, J.The first non-pterodactyloid pterosaurian trackways and the

terrestrial ability of non-pterodactyloid pterosaurs. *Geobios*, [S. l.], v. 58, p. 39-53, 2020.

Disponível em:<<https://doi.org/10.1016/j.geobios.2019.12.002>>. Acesso em: 27 mar. 2020.

NAISH, D.; MARTILL, D. M. Pterosaurs - a successful invasion of prehistoric skies. **Biologist**, United Kingdom, v. 50, n. 5, p. 213-216, Oct. 2003. Disponível em:<[https://www.researchgate.net/publication/49251287\\_Pterosaurs\\_a\\_successful\\_invasion\\_of\\_prehistoric\\_skies](https://www.researchgate.net/publication/49251287_Pterosaurs_a_successful_invasion_of_prehistoric_skies)>. Acesso em: 15 mar. 2020.

NAISH, D.; MARTILL, D. M.; FREY, E. Ecology, systematics and biogeographical relationships of dinosaurs, including a new Theropod, from the Santana Formation (Albian, Early Cretaceous) of Brazil. **Historical Biology**, London, v. 16, n. 2, p. 57-70, June 2004. Disponível em:<<https://doi.org/10.1080/08912960410001674200>>. Acesso em: 13 mai. 2020.

NESBITT, S. J. The early evolution of archosaurs: relationships and the origin of major clades. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, [S.l.], v. 352, p. 1-292, Apr. 2011. Disponível em:<<http://hdl.handle.net/2246/6112>>. Acesso em: 19 fev. 2020.

OLIVEIRA, G. R. Aspectos tafonômicos de Testudines da Formação Santana (Cretáceo Inferior), Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. **Anuário do Instituto de Geociências**. Rio de Janeiro, v.30, n.1, p. 83-93, jul. 2007. Disponível em:<<http://www.ppegeo.igc.usp.br/index.php/anigeo/article/view/5297>>. Acesso em: 05 mar. 2020.

OLIVEIRA, G. R. de; KELLNER, A. W. A. Note on a plastron (Testudines, Pleurodira) from the Lower Cretaceous Crato Member, Santana Formation, Brazil. **Arquivos do Museu Nacional. Rio de Janeiro**, Rio de Janeiro, v. 63, n. 3, p. 523-528, 2005. Disponível em:<[https://www.researchgate.net/publication/237253032\\_NOTE\\_ON\\_A\\_PLASTRON\\_TESTUDINES\\_PLEURODIRA\\_FROM\\_THE\\_LOWER\\_CRETACEOUS\\_CRATO\\_MEMBER\\_SANTANA\\_FORMATION\\_BRAZIL1](https://www.researchgate.net/publication/237253032_NOTE_ON_A_PLASTRON_TESTUDINES_PLEURODIRA_FROM_THE_LOWER_CRETACEOUS_CRATO_MEMBER_SANTANA_FORMATION_BRAZIL1)>. Acesso em: 01 mar. 2020.

ORTEGA, F.; ESCASO, F.; SANZ, J. L. A bizarre, humped Carcharodontosauria (Theropoda) from the Lower Cretaceous of Spain. **Nature**, [S. l.], v. 467, p. 203–206, Sept. 2010. Disponível em:<<https://doi.org/10.1038/nature09181>>. Acesso em: 01 mai. 2020.

ÓSI, A.; WEISHAMPEL, D.B.; JIANU, C. M. First evidence of azhdarchid pterosaurs from the Late Cretaceous of Hungary. **Acta Palaeontologica Polonica**, [S.l.] v. 50, n. 4, p. 777–787, 2005. Disponível em:<<https://www.app.pan.pl/archive/published/app50/app50-777.pdf>>. Acesso em: 20 mar. 2020.

PÊGAS, R. V.; LEAL, M. E. de C.; KELLNER, A. W. A. A Basal Tapejarine (Pterosauria; Pterodactyloidea; Tapejaridae) from the Crato Formation, Early Cretaceous of Brazil. **PLoS ONE**, [S. l.], v. 11, n. 0162692, p. 1-17, Sept. 2016. Disponível

em:<[https://dinodata.de/dinothek/pdf\\_a/2016/013\\_journal.pone.0162692\\_dd.pdf](https://dinodata.de/dinothek/pdf_a/2016/013_journal.pone.0162692_dd.pdf)>.  
Acesso em: 18 mar. 2020.

PINHEIRO, F. L. *et al.* New information on *Tupandactylus imperator*, with comments on the relationships of Tapejaridae (Pterosauria). **Acta Palaeontologica Polonica**, [S.l.], v. 56, n.3, p.567-580, 2011. Disponível em:<[doi: http://dx.doi.org/10.4202/app.2010.0057](http://dx.doi.org/10.4202/app.2010.0057)>.  
Acesso em: 27 fev. 2020.

POLCK, M. A. dos R. *et al.*, **Guia de identificação de peixes fósseis das formações Crato e Santana da Bacia do Araripe**. Rio de Janeiro: CPRM Serviço Geológico do Brasil, 2015. Disponível  
em:<[http://rigeo.cprm.gov.br/bitstream/doc/15689/2/livro\\_guia\\_peixes\\_fosseis\\_santana\\_araripe.pdf](http://rigeo.cprm.gov.br/bitstream/doc/15689/2/livro_guia_peixes_fosseis_santana_araripe.pdf)>. Acesso em: 22 abr. 2020.

PRADO, G. M. E. M. *et al.* New occurrences of fossilized feathers: systematics and taphonomy of the Santana Formation of the Araripe Basin (Cretaceous), NE, Brazil. **PeerJ**, [S. l.], v. 4, n. 1916, p. 1-31, 2016. Disponível  
em:<<https://peerj.com/articles/1916/>>. Acesso em: 23 abr. 2020.

RADLEY, J. D. Stratigraphy, palaeontology and palaeoenvironment of the Wessex Formation (Wealden Group, Lower Cretaceous) at Yaverland, Isle of Wight, southern England. **Proceedings of the Geologists' Association**, [S. l.], v.105, n. 3, p. 199-208, 1994. Disponível  
em:<<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0016787808801198?via%3Dihub>>. Acesso em: 20 abr. 2020.

REN, D; SHIH, C.; LABANDEIRA, C. C. A well-preserved aneuretopsychid from the Jehol Biota of China (Insecta, Mecoptera, Aneuretopsychidae). **ZooKeys**, [S. l.], v. 129, p. 17–28, Sept. 2011. Disponível  
em:<<https://zookeys.pensoft.net/articles.php?id=2778>>. Acesso em: 01 abr. 2020.

SALAS, R.; CASAS, A. Mesozoic extensional tectonics, stratigraphy and crustal evolution during the Alpine cycle of the eastern Iberian basin. **Tectonophysics**, Amsterdam, v. 228, n. 2, p. 33-55, 1993. Disponível em:<[https://doi.org/10.1016/0040-1951\(93\)90213-4](https://doi.org/10.1016/0040-1951(93)90213-4)>. Acesso em: 27 abr. 2020.

SALISBURY, S. W. *et al.* A new crocodylian from the Lower Cretaceous Crato Formation of north-eastern Brazil. **Palaeontographica**, [S.l.], v. 270, n. 3, p. 3-47. Dec. 2003. Disponível  
em:<[https://www.researchgate.net/publication/43445707\\_A\\_new\\_crocodylian\\_from\\_the\\_Lower\\_Cretaceous\\_Crato\\_Formation\\_of\\_north-eastern\\_Brazil](https://www.researchgate.net/publication/43445707_A_new_crocodylian_from_the_Lower_Cretaceous_Crato_Formation_of_north-eastern_Brazil)>. Acesso em: 13 mar. 2020.

SARAIVA, A. A. F. *et al.* Concreções calcárias da Formação Santana, Bacia do Araripe: Uma proposta de classificação. **Estudos Geológicos**, [S. l.], v. 17, n. 1, p. 40-57, 2007. Disponível  
em:<[https://www.researchgate.net/publication/280640317\\_Concrecoes\\_calcarias\\_da\\_F](https://www.researchgate.net/publication/280640317_Concrecoes_calcarias_da_F)>

ormacao\_Santana\_Bacia\_do\_Araripe\_uma\_proposta\_de\_classificacao>. Acesso em: 30 abr. 2020.

SAYÃO, J. M.; VILA NOVA, B.C.; ROMANO, P.S. Considerações sobre os padrões de distribuição geográfica dos Pterodactyloidea (Archosauria, Pterosauria). In: GALLO, V.; SILVA, H. M. A.; BRITO, P. M.; FIGUEIREDO, F. J. de. (Org.). **Paleontologia de Vertebrados: Relações entre América do Sul e África**. Rio de Janeiro: Interciência, 2012, v. 1, p. 281-300. Disponível em:<[http://www.paleolab.com.br/assets/uploads/files/11-Cap11\(novo\).pdf](http://www.paleolab.com.br/assets/uploads/files/11-Cap11(novo).pdf)>. Acesso em: 09 mar. 2020.

SIMÕES, T. R. *et al.* A stem acrodontan lizard in the Cretaceous of Brazil revises early lizard evolution in Gondwana. **Nat. Commun.**, [S. l.], v. 6, n. 8149, não p., Aug. 2015. Disponível em:<<https://doi.org/10.1038/ncomms9149>>. Acesso em: 17 abr. 2020.

SLADEN, C. P. ;BATIEN, D, J. Source-area environments of Late Jurassic and Early Cretaceous sediments in Southeast England. **Proc. Geol. Ass**, [S. l.], v. 95, n. 2, p.149-163, 1984.Disponível em:<<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0016787884800024?via%3Dihub>>. Acesso em: 29 abr. 2020.

STEEL, L. *et al.* A new pterodactyloid pterosaur from the Wessex Formation (Lower Cretaceous) of the Isle of Wight, England.**Cretaceous Research**, [S. l.] , v. 26, n. 4, p. 686–698, Aug. 2005.Disponível em:<<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0195667105000649?via%3Dihub>>. Acesso em: 02 mai. 2020.

SWEETMAN, S. C. The Wealden of the Isle of Wight. In: BATTEN, D. J., ed. **Palaeontological Association field guide to fossils. English Wealden fossils**. London: The Palaeontological Association, 2010. p. 52–78. Disponível em:<[https://www.researchgate.net/publication/258087568\\_The\\_Wealden\\_of\\_the\\_Isle\\_of\\_Wight](https://www.researchgate.net/publication/258087568_The_Wealden_of_the_Isle_of_Wight)>. Acesso em: 08 mai. 2020.

SWEETMAN, S.C.; ALLAN, I. The plant debris beds of the Early Cretaceous (Barremian) Wessex Formation of the Isle of Wight, southern England—their genesis and palaeontological significance: **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, [S. l.], v. 292, n. 3-4, p. 409–424, June 2010. Disponível em:<<https://ui.adsabs.harvard.edu/abs/2010PPP...292..409S/abstract>>. Acesso em: 02 mai. 2020.

SWEETMAN, S. C.; GOEDERT, J.; MARTILL, D. M. A preliminary account of the Lower Cretaceous Wessex Formation (Wealden Group, Barremian) of the Isle of Wight, southern England. **Biological Journal of the Linnean Society**, [S.l.], v.113, n. 3. p. 872–896, Oct. 2014. Disponível em:<<https://academic.oup.com/biolinnean/article/113/3/872/2416004>>. Acesso em: 17 abr. 2020.

SWEETMAN, S. C.; MARTILL, D. M. Pterosaurs of the Wessex Formation (Early Cretaceous, Barremian) of the Isle of Wight, southern England: a review with new data. **Journal of Iberian Geology**, [S. l.], v. 36, n.2, p. 225–242, 2010. Disponível em: <<https://revistas.ucm.es/index.php/JIGE/article/view/JIGE1010220225A>>. Acesso em: 03 mai. 2020.

UNWIN, D. M. On the phylogeny and evolutionary history of pterosaurs. **Geological Society**, London, v. 217, p. 139-190, Jan. 2003. Disponível em: <<https://doi.org/10.1144/GSL.SP.2003.217.01.11>>. Acesso em: 23 mar. 2020.

VIDAL, F. W. H.; PADILHA, W. M.; OLIVEIRA, R. R. de. Aspectos geológicos da bacia do Araripe e do aproveitamento dos rejeitos da Pedra Cariri – Ceará. In: Simpósio de Rochas Ornamentais do Nordeste, 5, 2005, Recife. **Anais...Srone:CETEM**, 2006. p.31-36. Disponível: <<http://docplayer.com.br/22735128-Aspectos-geologicos-da-bacia-do-araripe-e-do-aproveitamento-dos-rejeitos-da-pedra-cariri-ceara.html>>. Acesso em: 14 mar. 2020.

VULLO, R. et al., 2012, A new crested pterosaur from the Early Cretaceous of Spain: The first European tapejarid (Pterodactyloidea: Azhdarchoidea). **PLoS ONE**, [S. l.], v. 7, n. 7, não p. July 2012. Disponível em: <<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038900>>. Acesso em: 10 mar. 2020.

WANG, X.; ZHOU, Z. A new pterosaur (Pterodactyloidea: Tapejaridae) from the Early Cretaceous Jiufotang Formation of western Liaoning and its implications for biostratigraphy. **Chin. Sci. Bull.**, China, v. 48, n. 1, p. 16–23, 2003. Disponível em: <<https://link.springer.com/article/10.1007/BF03183326>>. Acesso em: 10 abr. 2020.

WANG, X.; ZHOU, Z. Pterosaur embryo from the Early Cretaceous of China. **Nature**, [S. l.], v. 429, n. 621, não p., 2004. Disponível em: <<https://www.nature.com/articles/429621a>>. Acesso em: 25 abr. 2020.

WANG, X. *et al.* An unusual long-tailed pterosaur with elongated neck from western Liaoning of China. **An. Acad. Bras. Ciênc.**, Rio de Janeiro, v. 81, n. 4, p. 793-812, Dec. 2009. Disponível em: <<https://doi.org/10.1590/S0001-37652009000400016>>. Acesso em: 20 mar. 2020.

WANG, X. *et al.* Discovery of a rare arboreal forest-dwelling flying reptile (Pterosauria, Pterodactyloidea) from China. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, United States of America, v. 105, n. 6, p. 1983-1987, Feb. 2008. Disponível em: <<https://doi.org/10.1073/pnas.0707728105>>. Acesso em: 04 abr. 2020.

WANG, X. *et al.* New toothed flying reptile from Asia: close similarities between early Cretaceous pterosaur faunas from China and Brazil. **Naturwissenschaften**, [S. l.], v. 99, p. 249-257, Feb. 2012. Disponível em: <<https://link.springer.com/article/10.1007/s00114-012-0889-1>>. Acesso em: 18 mar. 2020.

WANG, X. *et al.* Vertebrate biostratigraphy of the lower Cretaceous Yixian Formation in Lingyuan, western Liaoning and its neighboring southern Nei Mongol (Inner Mongolia) China. **Vertebrata Palasiatica**, China, v. 38, n. 2, p. 81-99, 1999. Disponível em: <[https://www.researchgate.net/publication/285201009\\_Vertebrate\\_biostratigraphy\\_of\\_the\\_Lower\\_Cretaceous\\_Yixian\\_Formation\\_in\\_Lingyuan\\_western\\_Liaoning\\_and\\_neighboring\\_southern\\_Nei\\_Mongol\\_inner\\_Mongolia\\_China](https://www.researchgate.net/publication/285201009_Vertebrate_biostratigraphy_of_the_Lower_Cretaceous_Yixian_Formation_in_Lingyuan_western_Liaoning_and_neighboring_southern_Nei_Mongol_inner_Mongolia_China)>. Acesso em: 15 abr. 2020.

WANTOWSKY, M. D.; WEINSCHÜTZ, L. C. Análise da transportabilidade de restos esqueléticos do *bone bed* de pterossauros de Cruzeiro do Oeste, Grupo Caiuá, Cretáceo da Bacia sedimentar do Paraná. **Saúde & Meio Ambiente**, [S. l.], v. 7, n. 2, p. 74-80, jul/dez. 2018. Disponível em: <<http://www.periodicos.unc.br/index.php/sma/article/view/1679>>. Acesso em: 15 abr. 2020.

WEBSTER, M.; HUCHES, N. C. Compaction-related deformation in Cambrian olenelloid trilobites and its implications for fossil morphometry. **Journal of Paleontology**. United States of America, v. 73, n. 2, p. 355–371. Mar. 1999. Disponível em: <[https://www.jstor.org/stable/1306790?seq=1#metadata\\_info\\_tab\\_contents](https://www.jstor.org/stable/1306790?seq=1#metadata_info_tab_contents)>. Acesso em: 02 mar. 2020.

WELLNHOFER, P. A short history of pterosaur research. In: HONE, D. W. E.; BUFFETAUT, E. (Eds.) **Flugsaurier: pterosaur papers in honour of Peter Wellnhofer**. 28 ed. Munchen: *Zitteliana*, 2008. p. 7-19. Disponível em: <[https://epub.ub.uni-muenchen.de/12004/1/zitteliana\\_2008\\_b28\\_02.pdf](https://epub.ub.uni-muenchen.de/12004/1/zitteliana_2008_b28_02.pdf)>. acesso em: 10 mar. 2020.

WELLNHOFER, P.; BUFFETAUT, E. Pterosaur remains from the Cretaceous of Morocco. **Palaeontol. Z.**, Stuttgart, v. 73, p.133–142, May. 1999. Disponível em: <[https://link.springer.com/article/10.1007%2F978-3-642-02987-9\\_10](https://link.springer.com/article/10.1007%2F978-3-642-02987-9_10)>. Acesso em: 27 mar. 2020.

WELLNHOFER, P.; KELLNER, A. W. A. The skull of *Tapejara wellnhoferi* Kellner (Reptilia, Pterosauria) from the Lower Cretaceous Santana Formation of the Araripe Basin, northeastern Brazil. **Mitt. Bayer. Staatsslg Palaont hist Geol**, München, v. 31, p. 89–106, Dec. 1991. Disponível em: <[https://www.zobodat.at/pdf/Mitt-Bayer-Staatsslg-Pal-hist-Geol\\_31\\_0089-0106.pdf](https://www.zobodat.at/pdf/Mitt-Bayer-Staatsslg-Pal-hist-Geol_31_0089-0106.pdf)>. Acesso em: 19 fev. 2020.

WILKINSON, M. T. Three-dimensional geometry of a pterosaur wing skeleton, and its implications for aerial and terrestrial locomotion. **Zoological Journal of the Linnean Society**, United Kingdom, v. 154, p. 27–69, Sept. 2008. Disponível em: <<https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2008.00409.x>>. Acesso em: 09 mar. 2020.

WITTON, M.P. **Pterosaurs: Natural History, Evolution, Anatomy**. Princeton, US: Princeton University Press, 2013.



WITTON, M. P.; NAISH, D. A reappraisal of azhdarchid pterosaur functional morphology and paleoecology. **Plos ONE**, [S.I.], v. 3, p. 1-16, May. 2008. Disponível em:<<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002271>>. Acesso em: 08 abr. 2020.

WRIGHT, P. V.; TAYLOR, K. G.; BECK, V. H. The paleohydrology of lower cretaceous seasonal wetlands, Isle of Wight, Southern England. **J. Sediment. Res.**, [S. I.], v. 70, n. 3, p. 619–632, 2000. Disponível em:<<https://doi.org/10.1306/2DC4092C-0E47-11D7-8643000102C1865D>>. Acesso em: 27 abr. 2020.

WU, W. H.; ZHOU, C. F.; ANDRES, B. The toothless pterosaur *Jidapterus edentus* (Pterodactyloidea: Azhdarchoidea) from the Early Cretaceous Jehol Biota and its paleoecological implications. **PLoS ONE**, [S. I.], v. 12, n. 9, não p., Sept. 2017. Disponível em:<<https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0185486>>. Acesso em: 08 abr. 2020.

XING, L. *et al.* Piscivory in the feathered dinosaur *Microraptor*, **Evolution**, [S. I.], v. 67, n. 8, p. 2441-2445, 2013. Disponível em:<<https://doi.org/10.1111/evo.12119>>. Acesso em: 17 abr. 2020.

ZHANG, F. e al. Fossilised melanosomes and the colour of Cretaceous dinosaurs and birds. **Nature**, [S. I.], v. 463, p. 1075-1078, 2010. Disponível em:<[https://www.researchgate.net/publication/41166443\\_Fossilized\\_melanosomes\\_and\\_the\\_colour\\_of\\_Cretaceous\\_dinosaurs\\_and\\_birds](https://www.researchgate.net/publication/41166443_Fossilized_melanosomes_and_the_colour_of_Cretaceous_dinosaurs_and_birds)>. Acesso em: 19 abr. 2020.

ZHENG, X. *et al.* Fossil evidence of avian crops from the Early Cretaceous of China. **Proc Natl Acad Sci USA**, United States of America, v.108, n.38, p. 15904-15907. Sept. 2011. Disponível em:<<https://doi.org/10.1073/pnas.1112694108>>. Acesso em: 18 abr. 2020.

ZHENG, X. *et al.* New specimens of *Yanornis* indicate a piscivorous diet and modern alimentary canal. **PLoS ONE**, [S. I.], v. 9, n. 4, não p. Abr. 2014. Disponível em:<<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0095036>>. Acesso em: 18 abr. 2020.

ZHENG, X. *et al.* Preservation of ovarian follicles reveals early evolution of avian reproductive behaviour. **Nature**, [S. I.], v. 495, p. 507-511, Mar. 2013. Disponível em:<<https://www.nature.com/articles/nature11985>>. Acesso em: 26 abr. 2020.

ZHOU, Z. The Jehol Biota, an Early Cretaceous terrestrial Lagerstätte: new discoveries and implications. **National Science Review**, [S. I.], v. 1, n. 4, p. 543-559, 2014. Disponível em:<<https://doi.org/10.1093/nsr/nwu055>>. Acesso em: 20 abr. 2020.

ZHOU, Z.; BARRETT, P. M.; HILTON, J. An exceptionally preserved Lower Cretaceous ecosystem. **Nature**, [S. I.], v. 421, p. 807 -814, 2003. Disponível em:<<https://www.nature.com/articles/nature01420#citeas>>. Acesso em: 07 abr. 2020.

ZHOU, Z.; ZHANG, F. A long-tailed, seed-eating bird from the Early Cretaceous of China. **Nature**, v. 418, p. 405–409, 2002. Disponível em: <<https://www.nature.com/articles/nature00930>>. Acesso em: 19 abr. 2020.

ANEXOS

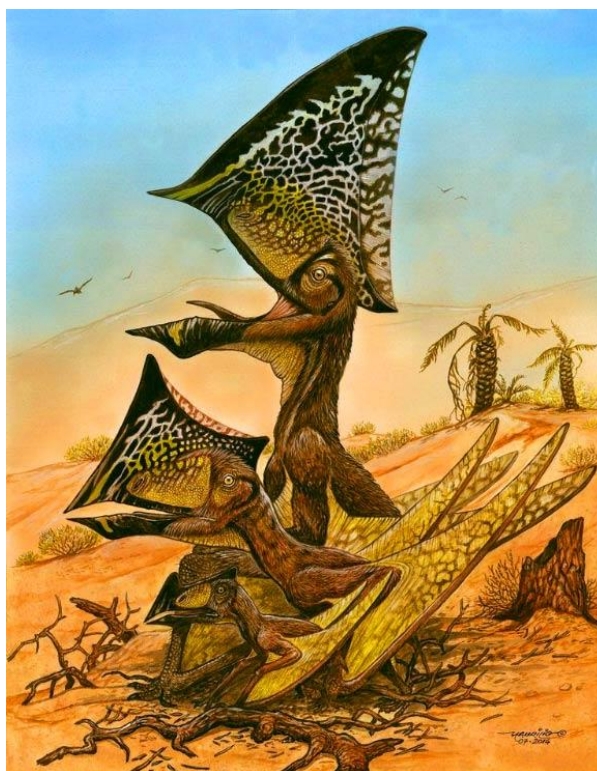
ANEXO 1- TABELA CRONOESTRATIGRÁFICA INTERNACIONAL

The diagram is a complex chart representing geological time. It is divided into several main sections based on eons, eras, and periods. Key features include:

- Eon / Era / Sistema / Período:** The top part of the chart, including Eón Arcaico, Eón Proterozoico, Eón Fanerozoico, and Eón Cuaternario.
- Epoca / Período:** Subdivisions within the eons/eras, such as Arcaico, Proterozoico, Paleozoico, Mesozoico, Paleógeno, Neógeno, Cuaternario, etc.
- GSSP (Global Stratigraphic Section Points):** A central column of triangles indicating the boundaries between geological stages, with their corresponding dates in Ma (millions of years ago).
- Stage / Etapa:** Individual geological stages like Hadaico, Arcaico, Silúrico, Devónico, etc.
- Logos:** Logos for IUGS, GSA, IAGLR, and IGEO are present.

**Legend:** A key at the bottom explains the color coding and symbols used in the table, such as 'Hadaico', 'Arcaico', 'Proterozoico', 'Paleozoico', 'Mesozoico', and 'Cuaternario'.

**ANEXO 2- PALEOARTES DE ESPÉCIES DE TAPEJARIDAE DE CADA FORMAÇÃO FOSSILÍFERA**



*Caiujara* ARTISTA: Maurilio Oliveira



*Huaxiapterus* ARTISTA: Julio Lacerda



*Afrotapejara* ARTISTA: Megan Jacobs, Baylor University





*Europejara* ARTISTA: Óscar Sanisidro



*Tupandactylus* ARTISTA: Voltaire Neto



*Wightia* ARTISTA: FONTE: Megan Jacobs