

NOVO ESQUELETO PARCIAL DE PTEROSSAURO (PTERODACTYLOIDEA, TAPEJARIDAE) DO MEMBRO CRATO (APTIANO), FORMAÇÃO SANTANA, BACIA DO ARARIPE, NORDESTE DO BRASIL¹

Juliana Manso Sayão
Alexander Wilhem Armin Kellner

¹ Depto de Geologia, Universidade Federal de Pernambuco (UFPE); Programa de Pós Graduação em Zoologia, Museu Nacional/UFRJ; (Bolsista CAPES) jmsayao@gmail.com

² Setor de Paleovertebrados, Museu Nacional/UFRJ; Quinta da Boa Vista s/n., São Cristóvão, Rio de Janeiro, CEP: 20940-040; kellner@mn.ufrj.br; (Bolsista CNPq)

RESUMO: A maioria das evidências de pterossauros proveniente da Formação Santana foi registrada nos nódulos de calcário do Membro Romualdo (Aptiano-Albiano). Na última década, fósseis destes répteis voadores vêm sendo cada vez mais coletados nos calcários laminados do Membro Crato (Aptiano). Aqui nós apresentamos um dos mais completos espécimens de pterossauros encontrados nesta unidade (MN 6588-V), um esqueleto parcial articulado. Com exceção da escápula-coracóide todos os ossos encontram-se lateralmente comprimidos. Foram identificados os seguintes elementos: ambas as escápulas e coracóides (fusionados), esterno, a seqüência vertebral a partir da última cervical até a terceira caudal (comprimento preservado: 29,10cm), pré-púbis (um elemento raramente preservado em pterossauros), cintura pélvica (ílio, púbis e ísquio, também fusionados), várias costelas e elementos da gastrália. A série dorsal é formada por 11 elementos (dois a menos que no anhanguerídeo *Anhanguera santanae* do Membro Romualdo). As quatro primeiras dorsais encontram-se fusionadas formando um notário como observado em vários táxons de pterodactyloides incluindo o pteranodontóide *Arthurdactylus conandoylei* também procedente do lagerstätte Crato. As duas últimas dorsais encontram-se também fusionadas formando o sinsacro. Baseado na fusão de diversos elementos MN 6588-V representa um indivíduo adulto. Este novo espécimen difere de *Arthurdactylus conandoylei* por apresentar escápula maior do que o coracóide além de diferenças na morfologia dos elementos pélvicos. A cintura pélvica de MN 6588-V é similar a dos Tapejaridae, que formam uma placa pubioisquiática sem abertura lateral. O exato posicionamento filogenético de MN 6588-V não pode ser definido no presente momento, mas apresenta uma sinapomorfia dos Tapejaridae (presença de um tubérculo bem desenvolvido na margem ventro-posterior do coracóide) sendo atribuído a este clado. Este novo espécimen vem, portanto fornecer novas informações anatômicas para os representantes dos Tapejaridae, tais como forma do pré-pubis e número de vértebras dorsais, desconhecidos até o momento.

Palavras-chaves: Pterosauria, Tapejaridae, Formação Santana, Membro Crato, Cretáceo.

ABSTRACT: Most pterosaur remains from the Santana Formation (Early Cretaceous) were found in the calcareous nodules of the Romualdo Member (Aptian-Albian). In the last decade, remains of those volant reptiles have been more and more collected in the laminated limestone of the Crato Member (Aptian). Here we report one of the most complete pterosaur specimens (MN 6588-V) from the latter, consisting of a partial articulated skeleton. Except for the scapulocoracoid all bones are laterally compressed. The following elements were identified: both scapulocoracoids (fused), sternum, the vertebral column from the last cervical to third caudal (preserved length: 29,10cm), prepubis (rarely preserved in pterosaurs), pelvic girdle (ilium, pubis and ischium, also fused), several ribs and elements of the gastralia. The dorsal series is formed by 11 elements (two less than the anhanguerid *Anhanguera santanae* from Romualdo Member). The first four dorsals are fused forming a notarium as observed in several pterodactyloid taxa including the pteranodontoid *Arthurdactylus conandoylei* also recorded from the Crato lagerstätte. The last two dorsals are fused too and form a sinsacrum. Based on the fusion of several elements MN 6588-V represent an adult individual. The new specimen differs from *Arthurdactylus conandoylei* by having the scapula longer than the coracoid and by showing a quite distinctive morphology of the pelvic elements. The pelvic girdle of MN 6588-V, however, is very similar to the tapejarid pelvis by forming a puboischiadic plate with no lateral opening. The exact phylogenetic position of MN 6588-V cannot be established at the present time but it presents one synapomorphic feature of the Tapejaridae (the presence of a well developed tubercle situated at the ventro-posterior margin of the coracoid) being included in this clade. This new specimen provide new anatomical information for the Tapejaridae such as the shape of the prepubis and the number of dorsal vertebrae.

Key words: Pterosauria, Tapejaridae, Santana Formation, Crato Member, Cretaceous.

INTRODUÇÃO

Até a presente data a maioria das evidências de pterossauros provenientes da Formação Santana foram registradas no topo da seqüência, nos nódulos de calcário do Membro Romualdo (Aptiano-Albiano). Desde a descoberta do primeiro exemplar (Price, 1971) mais de 350 espécimes foram encontrados (Kellner, 1994), existindo atualmente, 19 espécies formalmente descritas para este depósito (Tab. 1).

Na última década, no entanto, fósseis destes répteis voadores vêm sendo cada vez mais coletados nos calcários laminados do Membro Crato (Aptiano). Apesar de diversos exemplares terem sido mencionados ou figurados na literatura (Frey & Martill, 1994; Martill & Frey, 1998; 1999; Sayão & Kellner, 1998; Frey & Tischlinger, 2000; Nuvens et al., 2002; Frey et al., 2003) atualmente existem apenas cinco táxons formalmente descritos para o Membro Crato. Além das espécies descritas, são conhecidos, em torno de 13 outros exemplares, todos depositados em três instituições: Staatliches Museum für Naturkunde (Alemanha), Museu de Paleontologia de Santana do Cariri (Ceará) e Museu Nacional/UFRJ (Rio de Janeiro).

A maioria dos exemplares desta unidade foi baseada em caracteres cranianos, existindo, até a presente data apenas um pós-crânio descrito. Constituem esta fauna de pterossauros os táxons *Arthurdactylus conandoylei* Frey & Martill, 1994; *Tapejara imperator* Campos & Kellner, 1987; *Brasileodactylus* cf. *araripensis* Sayão & Kellner, 2000; *Ludodactylus sibbicki* Frey, Martill, Buchy, 2003 e *Tapejara navigans* Frey, Martill, Buchy, 2003.

O presente trabalho visa descrever um novo exemplar de pterossauros para os depósitos do Membro Crato, baseado em caracteres pós-cranianos, contribuindo para um melhor conhecimento a respeito da anatomia dos Tapejaridae.

CONTEXTO GEOLÓGICO

A Bacia do Araripe está localizada entre os estados do Ceará, Piauí e Pernambuco, no nordeste do Brasil. Situa-se entre os meridianos 38° 30' e 40° 50' de longitude W de Greenwich e os paralelos 7° 05' e 7° 50' de latitude S (Santos & Valença, 1968; Bernardes-de-Oliveira et al., 2002). Desde a realização dos primeiros trabalhos geológicos nesta região (Beurlen, 1971) sua estratigrafia vem sofrendo subseqüentes mudanças (Brito-Neves, 1990; Ponte & Ponte, 1996; Neumann & Cabrera, 1999; Viana & Neumann, 2002). Do ponto de vista paleontológico sua unidade litoestratigráfica mais importante é a Formação Santana (Maisey, 1991). Atualmente esta também constitui uma das unidades mais estudadas desta bacia devido às extensas jazidas de gipsita e pela rica paleoictiofauna preservada em concreções calcárias (Maisey, 1991; Assine, 1992; 1994; Bernardes-de-Oliveira et al., 2002).

A Formação Santana é tradicionalmente dividida, da base para o topo, em três membros: Crato, Ipubi e Romualdo (Beurlen, 1971). Dados palinológicos sugerem idade Aptiano-Albiano para estes depósitos (Pons et al., 1990). Engloba dois diferentes Lagerstätten, correspondentes aos tradicionalmente nomeados, membros Crato e Romualdo, diferenciados pelo ambiente de deposição e tipo de fossilização (Kellner, 1998; Sayão & Kellner, 2000).

O Membro Crato (Beurlen, 1962; Viana & Neumann, 2002) também chamado por alguns autores de Formação Crato (Beurlen, 1963; Martill, 1993; Neumann & Cabrera, 1999) aflora nas escarpas da sub-bacia E do Araripe (segundo Rand & Manso, 1984), totalizando uma área de aproximadamente 5.500 Km². Seu limite ocorre nas proximidades da cidade de Santana do Cariri e Bonito de Santa Fé (em direção leste-oeste, respectivamente) e Nova Olinda e Jati (Norte-Sul) (Viana & Neumann, 2002). Litologicamente é formado por uma seção pelítico-

Tabela 1: Lista de táxons de pterossauros da Formação Santana em ordem cronológica de publicação.
 ▲ Membro Crato; △ Membro Romualdo.

Táxon	Primeira Descrição	Membro
<i>Araripesaurus castilhoi</i>	Price, 1971	△
<i>Araripedactylus dehmi</i>	Wellnhofer, 1977	△
<i>Santanadactylus brasiliensis</i>	Buissonjé, 1980	△
<i>Brasileodactylus araripensis</i>	Kellner, 1984; Sayão & Kellner, 2000	△ ▲
<i>Anhanguera araripensis</i>	(Wellnhofer, 1985)	△
<i>Santanadactylus pricei</i>	Wellnhofer, 1985	△
<i>"Santanadactylus" spixi</i>	Wellnhofer, 1985	△
<i>Anhanguera santanae</i>	(Wellnhofer, 1985)	△
<i>Cearadactylus atrox</i>	Leonardi & Borgomanero, 1985	△
<i>Anhanguera blittersdorffi</i>	Campos & Kellner, 1985	△
<i>Tropeognathus mesembrinus</i>	Wellnhofer, 1987	△
<i>Anahanguera robustus</i>	(Wellnhofer, 1987)	△
<i>Tupuxuara longicristatus</i>	Kellner & Campos, 1988	△
<i>Tapejara wellnhoferi</i>	Kellner, 1989	△
<i>Cearadactylus? Ligabuei</i>	Dalla Vecchia, 1993	△
<i>Tupuxuara leonardii</i>	Kellner & Campos, 1994	△
<i>Arthurdactylus conadoylei</i>	Frey & Martill, 1994	▲
<i>Tapejara imperator</i>	Campos & Kellner, 1997	▲
<i>Anhanguera piscator</i>	Kellner & Tomida, 2000	△
<i>Thalassodromeus sethi</i>	Kellner & Campos, 2002	△
<i>Tapejara navigans</i>	Frey, Martill & Buchy, 2003	▲
<i>Ludodactylus sibbicki</i>	Frey, Martill & Buchy, 2003	▲
<i>Anhanguera spielbergi</i>	(Veldmeijer, 2003)	△

carbonática, essencialmente composta por calcário laminado (Assine, 1992), sendo constituído por seis unidades carbonáticas denominadas informalmente de C1 a C6, separadas entre si tanto lateralmente como verticalmente por arenitos, siltitos e folhelhos (Silva et al., 2002; Silva & Neumann, 2002; Viana & Neumann, 2002). Apresenta a implantação de sistemas lacustres, com vários corpos d'água amplos e rasos, indicando condição de baixa energia no ambiente deposicional (Assine, 1992; Bernardes-de-Oliveira et al., 2002).

Os principais afloramentos do Membro Crato estão localizados nas proximidades dos municípios de Nova Olinda e Santana do Cariri, nas pedreiras Santa Rita e

Caldas, além daquelas que estão na margem do Rio Batateiras, no estado do Ceará (Viana & Neumann, 2002). Seus estratos são ricamente fossilíferos, incluindo registros de fauna e flora diversificados e abundantes, além de muito bem preservados. O material fóssil é formado principalmente por insetos (Martins-Neto, 1991) e pequenos peixes a exemplo do gênero *Dastilbe* (Santos, 1947). Em menor quantidade, também estão presentes evidências de ostrácodos e conchostráceos (Carvalho & Viana, 1993); aracnídeos (Campos, 1986; Carvalho & Lourenço, 2001); anuros (Kellner & Campos, 1986; Castro-Leal & Brito, 2006); quelônios (Maisey, 1991; Oliveira & Kellner, 2005); lagartos (Martill & Frey, 1998; Bonfim &

Marques, 2001); crocodilomorfos (Moreira et al., 2003; Salisbury et al., 2003); algumas penas (Martins-Neto & Kellner, 1988; Kellner et al., 1994; Martill & Frey, 1995) e pterossauros (e.g. Nuvens et al., 2002). Constam do registro fossilífero ainda Pteridófitas, Gimnospermas, Angiospermas e seus palinórmorfos (Lima, 1978; Bernardes-de-Oliveira et al., 2002).

Sobre os calcários laminados, em associação com folhelhos verdes e pretos (pirobetuminosos), acham-se presentes evaporitos e os níveis de gipsita do Membro Ipubí (Assine, 1992). Os folhelhos do Membro Ipubí também apresentam fósseis, principalmente peixes e ostrácodes, porém até a presente data nenhum tetrápode foi encontrado nestes estratos, com exceção de uma tartaruga ainda não descrita.

No topo da seqüência encontra-se o Membro Romualdo. É composto por abundantes concreções calcárias, freqüentemente fossilíferas, ocorrendo em meio à fácies de folhelhos calcíferos esverdeados ricos em ostrácodes (Assine, 1992). Estudos paleontológicos já realizados nesta unidade não conseguiram definir claramente se o ambiente de sua deposição é lacustre ou marinho. A única evidência clara de uma incursão marinha nesta formação são os equinodermos encontrados em camadas de calcário no topo da seqüência, próximo às concreções fossilíferas (Neumann, 1999; Silva, 2002).

DESCRIÇÃO E COMPARAÇÃO

O material descrito no presente trabalho consiste de um esqueleto parcial, articulado, de um pterossauro, preservado em calcário laminado típico do Membro Crato. O espécime MN 6588-V representa um dos mais completos exemplares desta unidade, apresentando ambas as escápulas e coracóides (fusionados), esterno (preservado em vista dorsal) uma seqüência vertebral, a partir da última cervical até a terceira caudal (comprimento preservado: 29,10cm),

pré-púbis, cintura pélvica (ílio, púbis e ísquio), várias costelas e elementos da gastrália (Fig. 1). A série dorsal é formada por 11 vértebras, onde as quatro primeiras estão fusionadas formando o notário, as cinco subseqüentes apresentam início de processo de fusão de seus espinhos neurais através de tendões ossificados, e as duas últimas apresentam-se fusionadas as sacrais formando o sinsacro .

Os ossos apresentam coloração marrom escura com sua superfície óssea um pouco fragmentada. Eventualmente, podem ser observados tridimensionalmente, como em ambas as escápulas e coracóides. Encontram-se dispostos em cinco placas, e apresentam quebras, o que teria ocorrido em consequência do processo de coleta.

ESQUELETOAXIAL

O esqueleto axial de MN6558-V está composto por vértebras cervicais, dorsais, sacrais e caudais, costelas, esterno, gastrália e pré-púbis.

COLUNA VERTEBRAL

A coluna vertebral de MN 6588-V apresenta duas vértebras cervicais desarticuladas (entre si), onze vértebras dorsais, sete sacrais e três caudais. Em MN 6588-V, toda a seqüência, a partir da última cervical até a terceira caudal apresenta-se preservada (comprimento preservado: 29,10cm).

As duas vértebras cervicais apresentam comprimentos diferentes. A maior está completa, preservada em vista dorsal, com as pós-zigapófises, pré-zigapófises, pós-exapófises e côndilo articular bem preservados. O corpo vertebral é alongado (comprimento: 6,4cm) com espinho neural relativamente baixo. Nenhum forâmen pneumático pôde ser observado, possivelmente devido ao estado de preservação do material. Com base em suas proporções trata-se de qualquer uma das cervicais entre a terceira e a sexta vértebras, não podendo ser precisada sua posi-

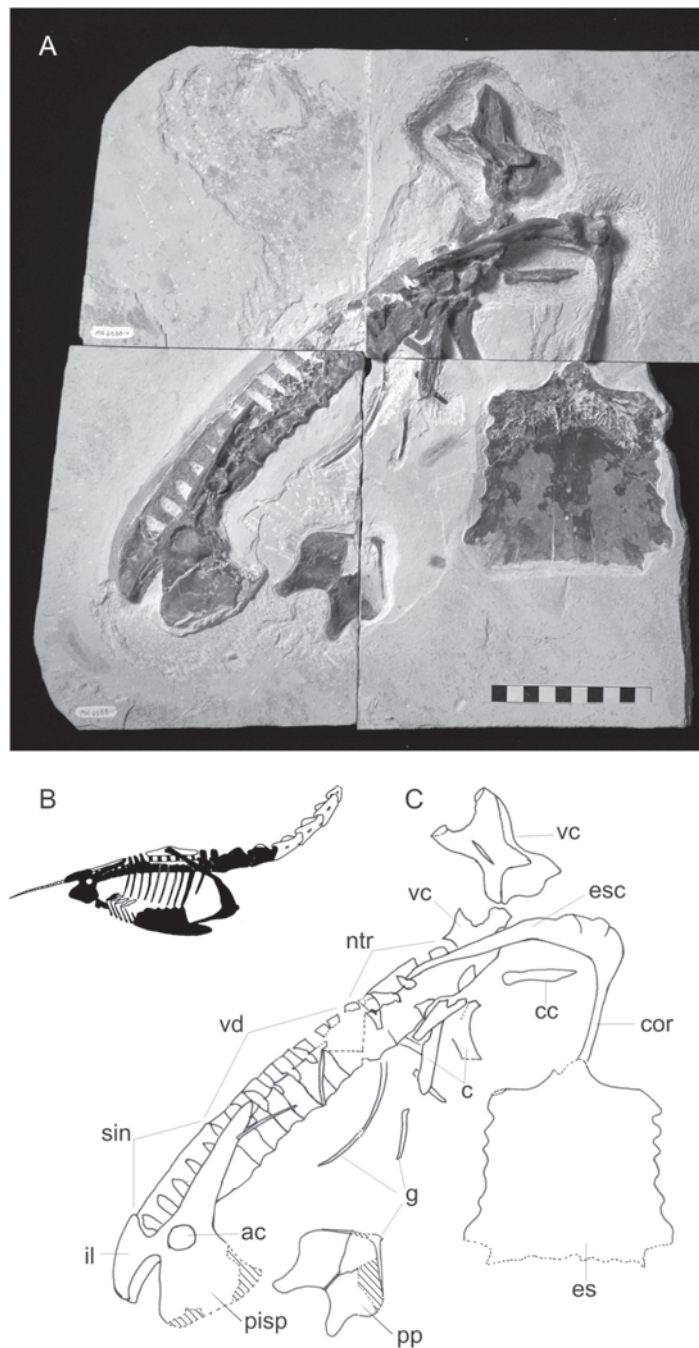


Figura 1: Placas calcárias contendo o material MN 6588-V (A). Esquema geral representando em preto os ossos preservados (B). Identificação dos ossos preservados no espécime MN 6588-V (C). Escala 10 cm (A e C)

ção por não estar articulada a nenhuma outra. A indicação de que pertenceria ao intervalo vertebral III-VI se deve por estas serem, geralmente, as mais alongadas da sequência cervical. Seu centro vertebral e o espinho neural encontram-se totalmente fusionados, sem suturas perceptíveis.

A relação entre o corpo vertebral e o espinho neural desta vértebra cervical é semelhante à observada no gênero *Pteranodon* (Bennett, 2001). Difere das vértebras cervicais de *Anhanguera piscator* Kellner & Tomida, 2000 que apresentam corpo vertebral mais curto e espinho neural alongado (Kellner & Tomida, 2000), além de seus processos transversos serem direcionados lateralmente, formando uma superfície articular para as costelas cervicais (Kellner & Tomida, 2000), condição não observada em MN 6588-V. Devido às proporções apresentadas, a vértebra cervical de MN 6588-V também não pode ser atribuída a nenhum táxon conhecido do grupo dos Azhdarchidae (*Quetzalcoatlus* + *Azhdarcho* + *Zhejiangopterus*), que apresenta como uma de suas sinapomorfias o hiper-alongamento das vértebras cervicais (House, 1986; Kellner, 2003).

A vértebra cervical menor encontra-se sob a escápula esquerda, dificultando sua descrição. Trata-se possivelmente da nona cervical, a última vértebra da sequência, devido a seu corpo vertebral ser muito mais curto do que o da anterior. Na sequência cervical as vértebras tentem a diminuir de tamanho a partir da sexta até a nona (Wellnhofer, 1991; Kellner & Tomida, 2000). Até onde as observações são possíveis, pode ser considerada uma cervical dorsalizada (segundo Bennett, 2001).

Toda a série dorsal encontra-se preservada e articulada, tendo um comprimento total de 17,85cm. É composta por onze vértebras, todas em vista lateral direita, com seus espinhos neurais preservados e um achatamento de seus processos transversos. A quarta, quinta e sexta vértebras es-

tão quebradas na porção ventral do centro. Todas apresentam aproximadamente o mesmo tamanho (3,9cm). As primeiras quatro são mais compridas e têm seu espinho neural mais robusto. A partir da quinta, até a décima segunda, diminuem de tamanho, aumentando levemente na nona, última antes da fusão com as vértebras sacrais.

As quatro primeiras vértebras dorsais encontram-se fusionadas, formando o notário. Neste tipo de estrutura, os corpos vertebrais e, em alguns casos, os espinhos neurais, apresentam um processo de co-ossificação, unindo-os em um único elemento (Eaton, 1910; Wellnhofer et al., 1983). Em MN 6588-V, os corpos das vértebras I-IV encontram-se totalmente fusionados entre si, estando o limite entre eles marcado por uma protuberância, correspondente à área distal de uma e proximal da subsequente. O espinho neural da terceira vértebra é um pouco mais desenvolvido em sentido dorsal do que o da primeira e apresenta um prolongamento em direção posterior, unindo-se à parte mais anterior do espinho neural da quarta vértebra. Esta, por sua vez, é aquela que apresenta espinho neural mais largo e robusto, apresentando uma projeção posterior em sentido dorsal. A altura da quarta vértebra geralmente corresponde à região para o encaixe da escápula. Esta feição já foi observada anteriormente em vários táxons de pterodactyloides, incluindo um exemplar atribuído a *Santanadactylus brasiliensis* (Wellnhofer et al., 1983), *Anhanguera spielbergi* (Veldmeijer, 2003), *Pteranodon* sp. Bennett, 2001 e *Arthurdactylus conandoylei* Frey & Martill, 1994, este último, assim como MN 6588-V, também descrito no lagerstätte do Crato. Em *A. conandoylei* o notário é formado apenas por três vértebras fusionadas pelo espinho neural (Frey & Martill, 1994), enquanto que *Anhanguera spielbergi* apresenta seis vértebras (Veldmeijer, 2003). Ambos os táxons citados acima diferem de MN 6588-V no número de vértebras

que compõem o notário. A presença desta feição tem sido utilizada por diversos autores como caráter ontogenético, indicando maior grau de maturidade aos indivíduos que a apresentam (Wellnhofer, 1975; Bennett, 1993; 2001; Frey & Martill, 1994; Kellner & Tomida, 2000).

As duas últimas vértebras dorsais encontram-se fusionadas às sacrais, formando uma estrutura denominada de sinsacro. Consiste da fusão de vértebras dorsais e sacrais através de seus corpos vertebrais e zigapófises, com os espinhos neurais conectados por uma placa supraneural. Todas as vértebras apresentam corpo vertebral aparentemente do mesmo tamanho, com uma pequena variação no comprimento ântero-posterior de seus espinhos neurais. A última vértebra dorsal (segundo elemento do sinsacro) apresenta espinho neural mais robusto do que as demais, este vai aumentando em sentido dorsal.

A série dorsal de MN 6588-V apresenta duas vértebras a menos do que a do anhanguerídeo *Anhanguera santanae* (Wellnhofer 1985), que possui a série composta por treze vértebras, este táxon corresponde ao único da Formação Santana além de MN 6588-V com a série dorsal completa. Embora não se saiba ao certo o número de elementos dorsais de *Arthurdactylus conandoylei*, este apresenta sete vértebras desarticuladas entre o notário e a série sacral (Frey & Martill, 1994) o que indica que este táxon apresenta pelo menos doze vértebras dorsais. Apesar de não ser definido o número de elementos dorsais, com a quantidade de vértebras preservadas sabe-se que sua seqüência apresenta pelo menos uma a mais do que MN 6588-V.

A primeira vértebra sacral (terceiro elemento do sinsacro) apresenta espinho neural mais fino do que o da anterior. Observa-se uma tendência à diminuição da largura dos espinhos neurais em direção posterior, até que se atinja uma uniformidade a partir

da segunda vértebra sacral (quarto elemento do sinsacro).

A seqüência sacral de MN 6588-V é composta por cinco vértebras, todas articuladas e em perfeito estado de preservação. É possível observar todas as estruturas articulares e o total fusional de seus espinhos neurais e corpos vertebrais, exceto pela última (quinta) que apresenta fusão do espinho neural, mas não permite uma boa visualização de seu corpo vertebral, que se encontra encoberto pelos ílios direito e esquerdo. Na extremidade distal do espinho neural, observa-se a formação de um tendão ossificado. As vértebras sacrais estão fusionadas, juntamente com as duas últimas dorsais, formando o sinsacro. Como os centros vertebrais estão totalmente fusionados, não é possível estabelecer uma relação das proporções entre os mesmos, mas apenas entre os espinhos neurais. As duas primeiras apresentam espinhos neurais mais largos e robustos, decrescendo ligeiramente de largura na medida em que se aproximam do final da seqüência.

O espécime MN 6588-V apresenta o mesmo número de vértebras sacrais do que outros pterodactyloides da Formação Santana, como os anhanguerídeos *Anhanguera piscator* e *Anhanguera santanae*, também com cinco vértebras sacrais (Wellnhofer, 1991; Kellner & Tomida, 2000). Embora na descrição original de *Arthurdactylus conandoylei* seus autores tenham identificado seis vértebras sacrais (Frey & Martill, 1994), uma revisão do material (Kellner & Tomida, 2000) verificou-se que a vértebra considerada como sendo a última sacral tratava-se da primeira caudal tendo este táxon, portanto, o mesmo número de vértebras sacrais do que os acima citados. Nesse aspecto ainda, MN 6588-V difere do gênero *Pteranodon*, que apresenta seis sacrais (Bennett, 1991). De todas as espécies citadas, apenas *Arthurdactylus conandoylei*

e *Anhanguera piscator* não apresentam suas vértebras fusionadas formando o sin-sacro, mas a ausência desta estrutura também pode estar relacionada a fatores ontogenéticos, onde apenas aqueles indivíduos mais maduros o apresentariam (Bennett, 1991; Kellner & Tomida, 2000).

Apenas as três primeiras vértebras caudais ficaram preservadas em MN 6588-V. A parte preservada da série caudal encontra-se fusionada e articulada com o sacro, sendo observada entre os ílios direito e esquerdo. Embora as primeiras vértebras caudais sejam, geralmente, mais comprimidas, tendendo a exibir uma seção circular mais para o final da cauda, as vértebras de MN 6588-V são arredondadas. Não é possível, no entanto observar seus espinhos neurais, por se encontrarem encobertos, o que também não permite comparações destes com os dos demais táxons.

COSTELAS

Em MN 6588-V está preservada uma costela cervical esquerda (comprimento 5,41cm) em vista ventral. A partir de sua região proximal, após o capítulo e o tubérculo, esta vai aumentando seu diâmetro até o eixo médio, para depois afinar gradualmente até a extremidade distal. Possui uma área deprimida que, provavelmente, delimita o forâmen pneumático. Apresenta pouca concavidade entre a porção lateral do capítulo e seu eixo superior, mantendo-se reta por toda sua extensão.

Três costelas dorsais direitas encontram-se também preservadas. Estão posicionadas junto à segunda, quarta e quinta vértebras dorsais, respectivamente, e provavelmente são correspondentes a elas. As porções proximais (tubérculo) de outras duas costelas também estão preservadas sobre a quarta costela. As costelas são retas em praticamente toda sua extensão, afinando na parte proximal, estando preservados também seus capítulos e tubérculos.

ESTERNO

O esterno de MN 6558-V encontra-se praticamente completo, estando preservado em vista dorsal. É um osso grande, podendo-se observar, em sua região anterior, parte da crista esternal, seguida por uma placa quadrangular grande e longa, medindo 12,79cm de largura e 12,24cm de comprimento, com as laterais levemente curvadas em sentido dorsal (Fig. 2). Na parte posterior da crista esternal encontram-se as faces articulares direita e esquerdas para o coracóide, estas são assimétricas. A placa esternal é delgada e aparentemente pneumática. É composta por duas camadas ósseas finas, conectadas por estruturas reticuladas, conforme observado na região anterior da mesma. Nas bordas laterais da placa esternal, localizam-se cinco processos articularis sternocostalis (*sensu* Baumel et al., 1993) que vão aumentando de tamanho em sentido posterior, sendo o último o mais desenvolvido. Na extremidade pósterolateral da placa, o quinto processo articularis sternocostalis se alonga lateralmente, aumentando a largura do esterno.

O esterno é um osso pouco conhecido na maioria dos táxons de Pterodactyloidea de grande porte (Bennett, 2001). Devido a este fato, comparações com outros táxons são limitadas. Dentre os pterossauros descritos na Formação Santana, apenas os esternos de *Anhanguera piscator* e *Anhanguera spielbergi* foram publicados até o momento, embora existam alguns exemplares ainda não descritos para o Membro Romualdo (Kellner & Tomida, 2000; Veldmeijer, 2003). Estes, no entanto encontram-se incompletos, limitando o tipo de observação a ser fornecida (Fig.3). MN 6588-V constitui, portanto a primeira informação a respeito deste osso em pterossauros provenientes do Membro Crato, além de ser o mais completo da Formação Santana. MN 6588-V difere de *Anhanguera piscator* por apresentar forma quadrangular ao invés

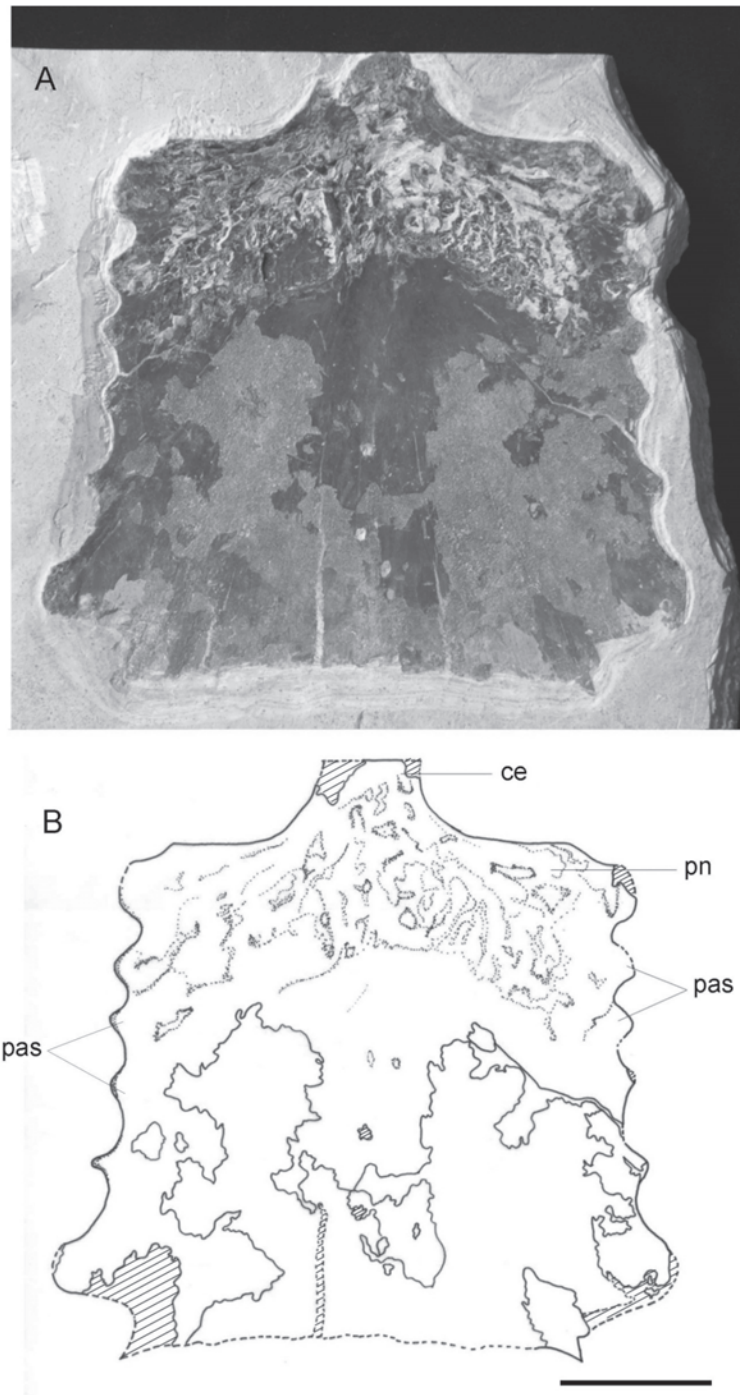


Figura 2: Detalhe do esterno do espécime MN 6588-V (A). Esquema do esterno de MN 6588-V. Note sua forma quadrangular. Escala 3,0 cm.

da forma retangular "borboleta" (*sensu* Kellner & Tomida, 2000) que é mais larga do que alta, quando se exclui a crista esternal (Kellner & Tomida, 2000). A piscator não apresenta a porção lateral preservada, não sendo possível determinar a quantidade de processos articularis sternocostalis. MN 6588-V difere ainda em cinco graus no ângulo formado pela face articular do coracóide com a parte anterior da placa esternal (*Anhanguera piscator* = 55°; MN 6588-V = 60°). Comparações com *Anhanguera spielbergi*

são ainda mais limitadas, uma vez que este apresenta apenas a crista espinhal bem desenvolvida, face coracóide e parte proximal da placa esternal (Veldmeijer, 2003). Nenhuma afirmação pode ser feita a respeito da forma geral do esterno deste táxon, porém suas partes preservadas já indicam que este é mais largo do que alto, sendo, portanto retangular e não quadrangular como MN 6588-V. Além disso, *Anhanguera spielbergi* apresenta um ângulo de 33° entre a face articular do coracóide e a parte anterior da placa esternal.

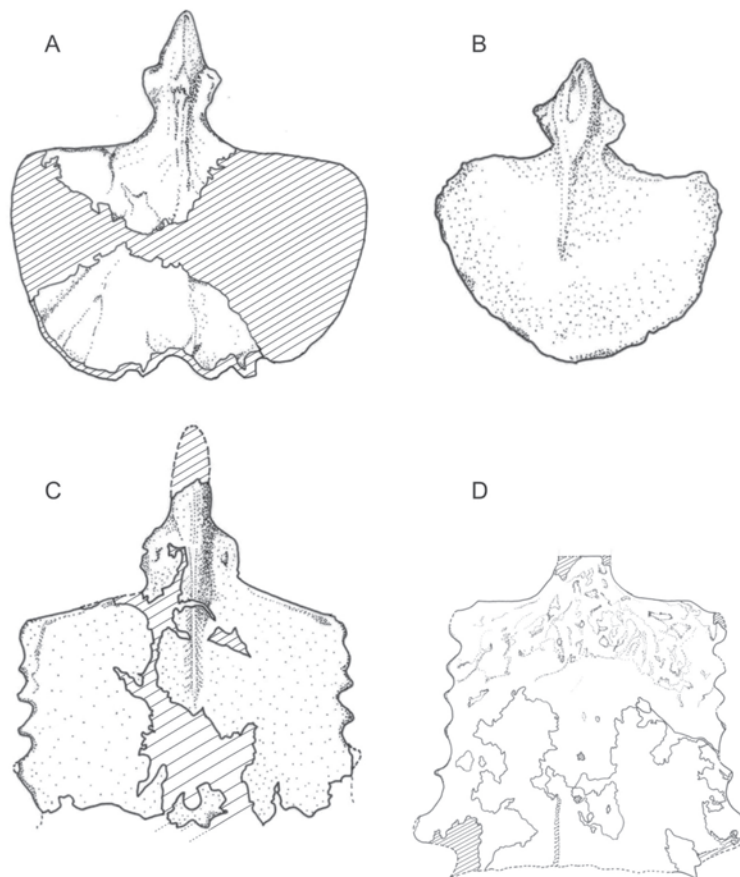


Figura 3 – Comparação entre o esterno de diferentes táxons de pterossauros: *Anhanguera piscator* em vista ventral (A) (modificado de Kellner & Tomida, 2000); *Anhanguera spielbergi* em vista ventral (B) (modificado de Veldmeijer, 2003); *Pteranodon* sp em vista ventral (C) (modificado de Bennett, 2001) e MN 6588-V em vista dorsal (D).

Em *Pteranodon*, o esterno apresenta uma morfologia geral bastante semelhante a MN 6588-V, sendo também quadrangular, mas diferindo no número de processos articulares sternocostalis tendo quatro processos contra os cinco de MN 6588-V e por apresentar a borda anterior da placa esternal voltada em direção posterior, formando um ângulo com a face articular de 70° dez graus a mais do que em MN 6588-V.

GASTRÁLIA

Apresenta alguns fragmentos não determinados, estando apenas o último par de elementos bem preservado. Estes são finos e longos, medindo 3,81cm de comprimento, com suas partes proximais fusionadas entre si. Em sentido posterior, vão se

tornando mais afilados, até se encontrarem com os ramos anteriores do pré-púbis, com os quais se fusionam. Esta fusão dupla faz com que a gastrália tenha forma de "V", formando um ângulo de 90° entre os elementos direito e esquerdo.

Apesar da construção geral da morfologia da gastrália, nos diferentes pterossauros, não variar muito, mesmo na passagem dos primitivos não-pterodactilóides para os Pterodactyloidea (Bennett, 2001) MN 6588-V difere do exemplar AMNH 6158 atribuído a *Pteranodon*. AMNH 6158 apresenta na junção anterior dos dois últimos elementos da gastrália fixados pelo seu eixo médio no ramo anterior do pré-púbis. Em MN 6588-V a fixação dos elementos da gastrália se dá em sua parte distal e não na medial.

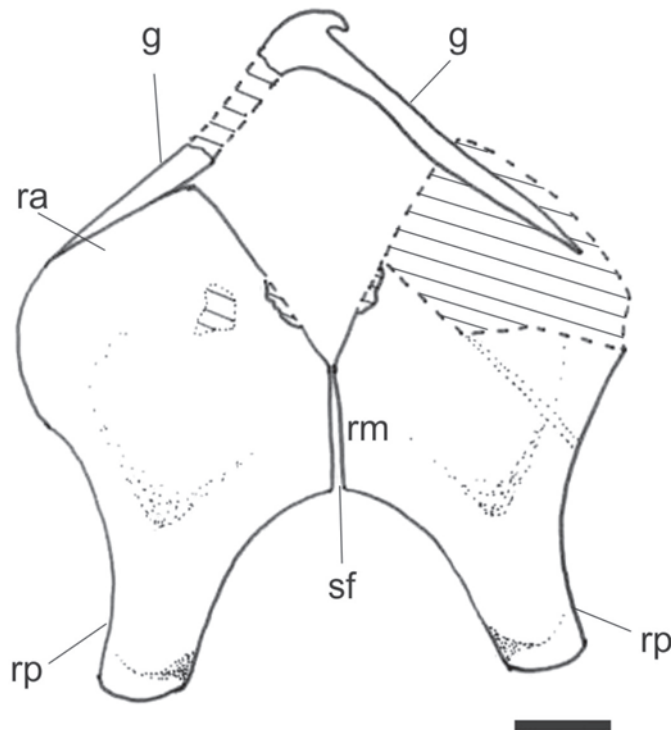


Figura 4 – Detalhe do pré-púbis de MN 6588-V. Escala 1,0 cm.

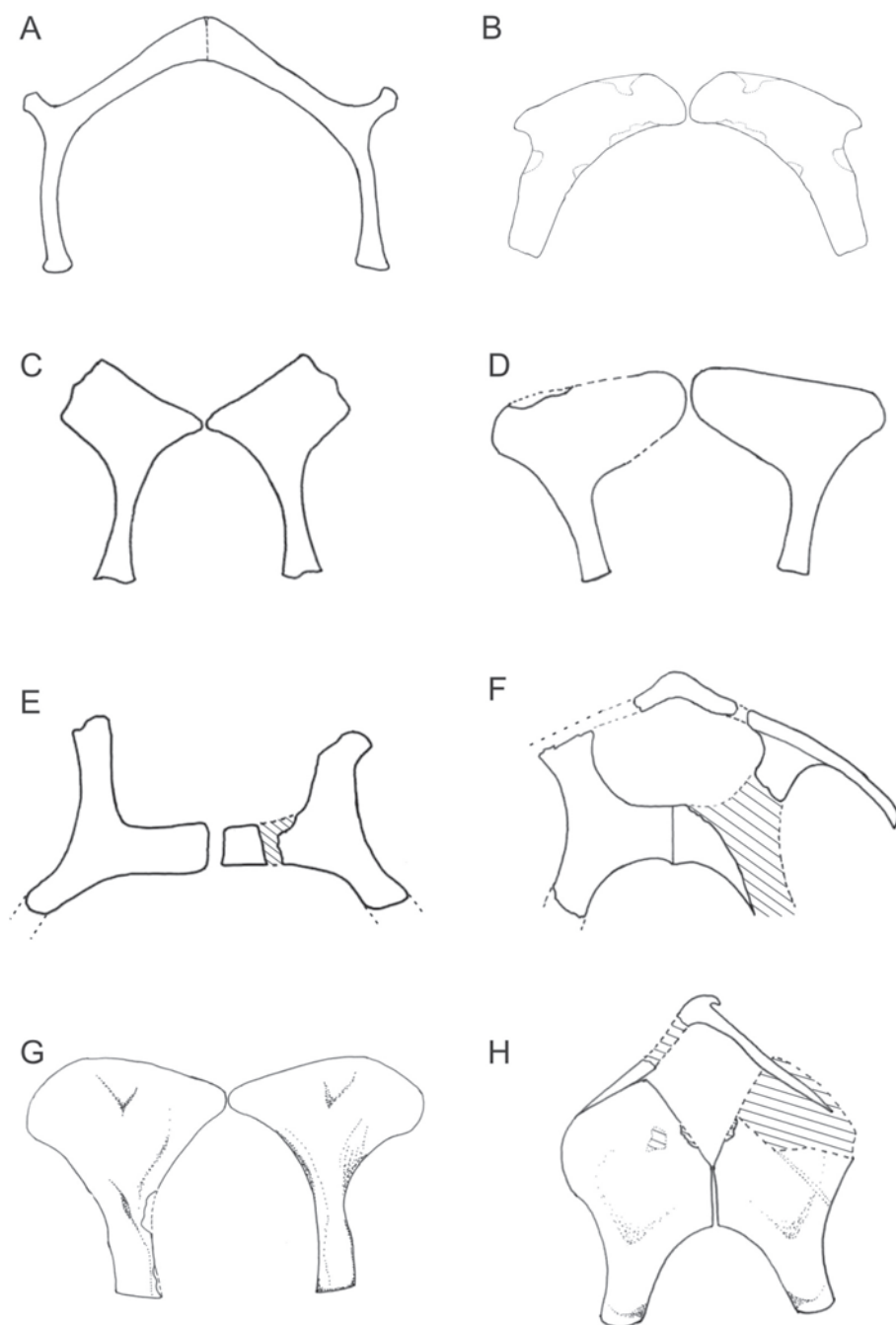


Figura 5: Comparação entre os diferentes pré-pubis de pterossauros: *Rhamphorhynchus* (A); *Jeholopterus* (B); *Dimorphodon* (C); *Pterodactylus* sp. (D); *Nyctosaurus* (E); *Pteranodon* (F); *Ctenochasma* (G) e MN 6588-V (H). Esquemas fora de escala.

PRÉ-PÚBIS

O pré-púbis é um osso achatado e fino. Cada ramo contata-se anteriormente com último segmento da gastrália e com o púbis posteriormente. Fusiona-se com o pré-púbis oposto para formar uma placa óssea em forma de "H" (Fig. 4). O ramo medial se estende em direção à linha medial, contatando o pré-púbis oposto na altura da sínfise pré-pubiana. Esta sínfise se estende em linha reta, até o final da junção dos dois ramos mediais, onde se forma um pequeno ângulo (de aproximadamente 45°). Em alguns espécimes ambos os ramos mediais se contatam sem formar qualquer angulação, prolongando-se diretamente até o ramo anterior (Bennett, 1991).

O ramo anterior se estende anterior e antero-lateralmente, gerando uma expansão de sua extremidade distal para contatar o segmento posterior da gastrália. Em MN 6558-V este ramo apenas atinge o segmento posterior da gastrália sem se fundir a ele, conforme observado em alguns exemplares (Bennett, 1991).

O ramo posterior se prolonga em sentido posterior. Pode ser observada uma variação na orientação deste ramo em diferentes táxons de pterossauros onde alguns apresentam orientação postero-lateral, como observado no exemplar de *Pteranodon* UNSM 50128. Existe uma proposição de que esta diferença de orientação pode-

ria representar evidência de dimorfismo sexual (Bennett, 1991; 2001). Falta, porém, mais material preservado e outras evidências que possam comprovar ou refutar tal proposição. Na extremidade distal, o ramo posterior apresenta uma superfície de articulação para o encaixe do púbis.

Embora o pré-púbis seja encontrado em diversos táxons de pterossauros, sendo anteriormente proposto como uma possível sinapomorfia do grupo (Bennett, 2001), sua preservação é rara. Atualmente, existem evidências em exemplares atribuídos aos gêneros primitivos *Rhamphorhynchus*, *Campylognathoides*, *Jeholopterus*, *Dimorphodon* e *Dorygnathus*; nos Archaeopterodactyloidea *Pterodactylus*, *Germanodactylus* e *Gallodactylus* e nos Dsungaripteridae *Nyctosaurus* e *Pteranodon* (Fig. 5). Nenhum dos pterossauros descritos até o momento para a Formação Santana (Membros Crato e Romualdo) apresenta preservação do pré-púbis, sendo MN 6588-V o primeiro.

Nos táxons *Dimorphodon* e *Dorygnathus* e nos Archaeopterodactyloidea o pré-púbis apresenta um ramo posterior alongado e fino se expandindo anteriormente e formando uma placa anterior. *Pteranodon* e *Nyctosaurus* diferem dos anteriores por possuírem ramos mediais e anteriores, adquirindo, assim, uma forma tri-radiada (Bennett, 2001). Comparações com *Jeholopterus* são restritas, pois apenas parte do pré-pú-

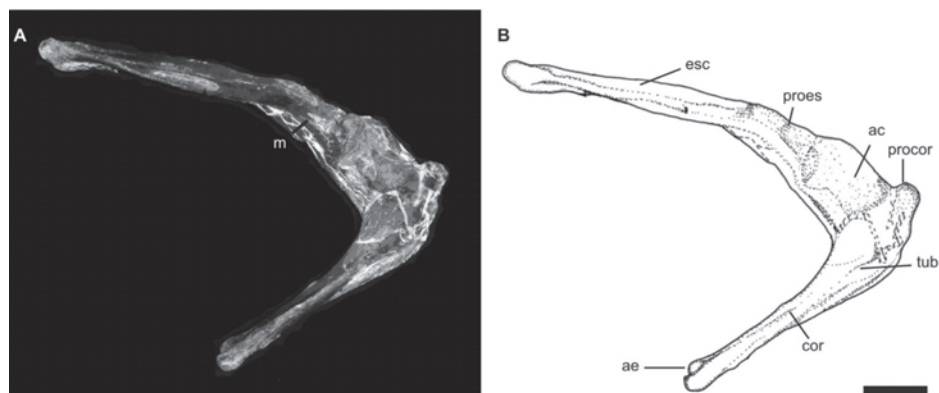


Figura 6 – Escápula e coracóide direitos (fusionados) em vista anterior. Escala 3,5cm.

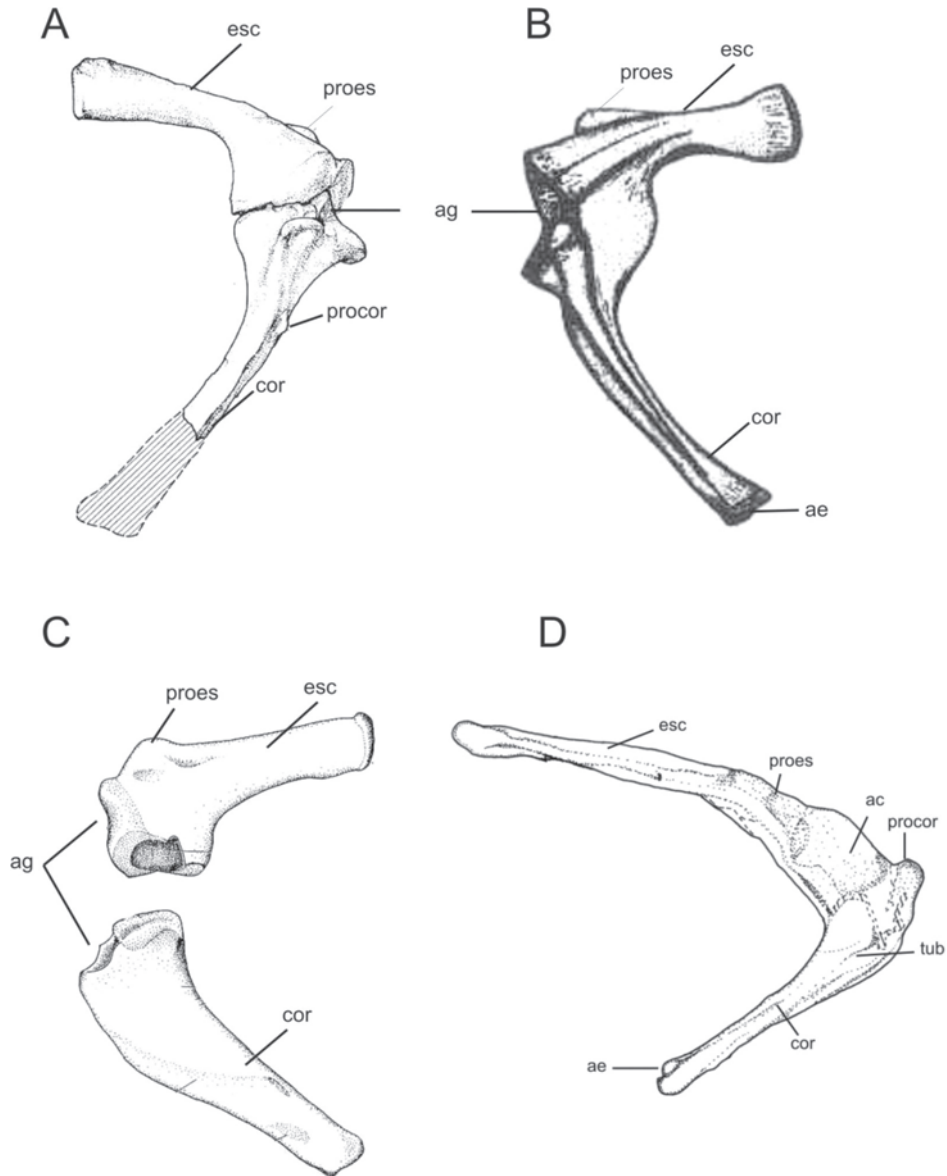


Figura 7 – Comparação entre as escápulas e coracóides de diferentes táxons de pterossauros: Anhanguera piscator em vista anterior direita (modificado de Kellner & Tomida, 2000) (A); Arthurdactylus conandoylei em vista anterior esquerda (modificado de Frey & Martill, 1994) (B); Pteranodon em vista anterior esquerda (modificado de Bennett, 2001) (C) e MN 6588-V em vista anterior direita (D). Imagens fora de escala.

bis esquerdo encontra-se preservado, de modo que não é possível afirmar como se daria a articulação do mesmo com o correspondente direito (Wang et al., 2002). Em MN 6558-V, não há formação de uma placa anterior como nos Archaeopterodactyloidea e nos pterossauros primitivos. No entanto, seu ramo medial é bem menos acentuado do que nos Dsungaripteridae.

Cintura peitoral

A cintura peitoral de MN 6588-V está representada pelas escápulas direita e esquerda, e os coracóides direito e esquerdo. Estes são os únicos elementos preservados em três dimensões (sem achatamento ou distorção) (Fig. 6). Ambas as escápulas encontram-se fusionadas aos respectivos coracóides, sem evidência de uma linha de sutura.

As escápulas estão completas, são bastante finas, alongadas (comprimento = 10,7cm) e de largura homogênea, a partir da base do processo escapular em sentido posterior, sem a presença de qualquer expansão na extremidade distal. Na região proximal, juntamente com a distal do coracóide forma a fossa glenóide, superfície para articulação do úmero. Abaixo desta, orientado em direção posterior encontra-se o processo escapular, baixo e pouco desenvolvido. Na região entre a glenóide e o processo escapular observa-se marcas de inserção muscular, provavelmente relacionadas ao músculo supraglenóide.

O coracóide possui 9,0cm. Apresenta uma área de inserção para o músculo esternocoracóide, articulação esternal e tubérculo bíceps. O coracóide esquerdo não apresenta a extremidade distal, área de articulação com o esterno, perdida provavelmente durante sua coleta. Em vista posterior, o coracóide é totalmente plano, formando uma expansão em forma de placa próxima ao processo coracoidalis.

MN 6588-V apresenta morfologia geral da cintura escapular diferente daquela

observada nos Anhangueridae (*Anhanguera santanae* e *Anhanguera piscator*); *Santanadactylus brasiliensis* Buissonjé, 1980; *Arthurdactylus conandolei*; *Pteranodon* e *Nyctosaurus* que possuem a escápula menor do que o coracóide (Fig. 7). Em MN 6588-V, *Quetzalcoatlus* e *Dsungaripterus* a escápula é maior do que o coracóide (Fig. 7), com este osso apresentando uma grande e expansão que originaria o músculo supracoracoideo. Nos Tapejaridae o tubérculo no coracóide é mais desenvolvido do que nos Anhangueridae (Kellner & Tomida, 2000). Em alguns espécimes atribuídos à tapejarídeos, no entanto existe um forâmen posicionado próximo a este tubérculo, em direção caudal (Kellner & Tomida, 2000), este tipo de estrutura não está presente em MN 6588-V.

Cintura pélvica

A cintura pélvica de MN 6588-V está composta por ílio, púbis e ísquios direitos em vista lateral (Fig. 8).

O ílio é formado por uma longa e delgada lâmina óssea medindo aproximadamente 14,44cm de comprimento. Em sua parte posterior direita apresenta um processo pós-acetabular dorsalmente arredondado e ventralmente reto.

O púbis está fusionado ao ísquio. Este último consiste de uma placa óssea bem ampla. Os dois medem, juntos, 5,52cm de largura. Há vestígios do ísquio esquerdo abaixo das vértebras caudais. Na região onde ísquio e púbis se fusionam estes formam o forâmen obturador, logo abaixo do acetábulo (não perfurado). Esta condição de conformação da cintura pélvica é diferente daquela apresentada por *Anhanguera piscator* que apresenta estes ossos separados lateralmente por uma estreita abertura até a região abaixo do forâmen obturador (Kellner & Tomida, 2000) (Fig.9). *Pteranodon*, apesar de também apresentar fusão do ísquio com o púbis, possui uma morfologia geral distinta, devido ao ílio apresen-

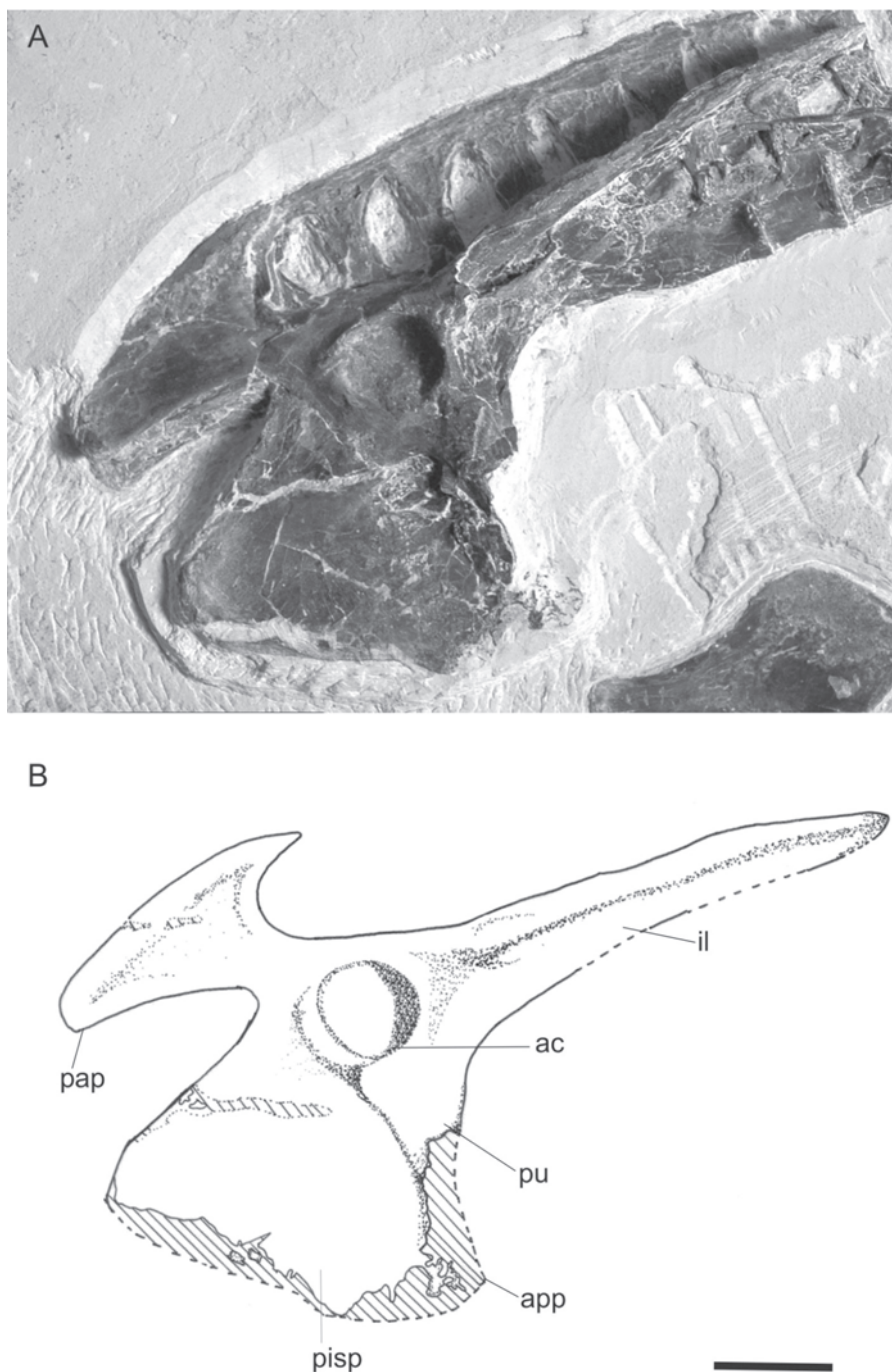


Figura 8 – Detalhe da cintura pélvica de MN 6588-V em vista lateral direita (A e B). Note o ísquio fusionado ao púbis formando uma placa isquiopubiática. Escala 1,5cm.

tar-se oblíquo em relação ao ísquio. Em MN 6588-V esta orientação se dá em curva. *Arthurdactylus conandoylei* apresenta isquiopúbis orientado posteriormente, seu processo pós-acetabular é curto e apresenta um recessus puboischiaticus oval, separando posteriormente o púbis do ísquio (Frey & Martill, 1994). O espécime MN 6588-

V apresenta ainda processo pós-acetabular semelhante ao de *Arthurdactylus conandoylei*, porém difere deste por apresentar seu processo dorsalmente convexo.

MN 6588-V apresenta fusionalamento da cintura pélvica com o sinsacro, o que conforme proposto anteriormente, seria uma característica de animais adultos (Bennett, 2001).

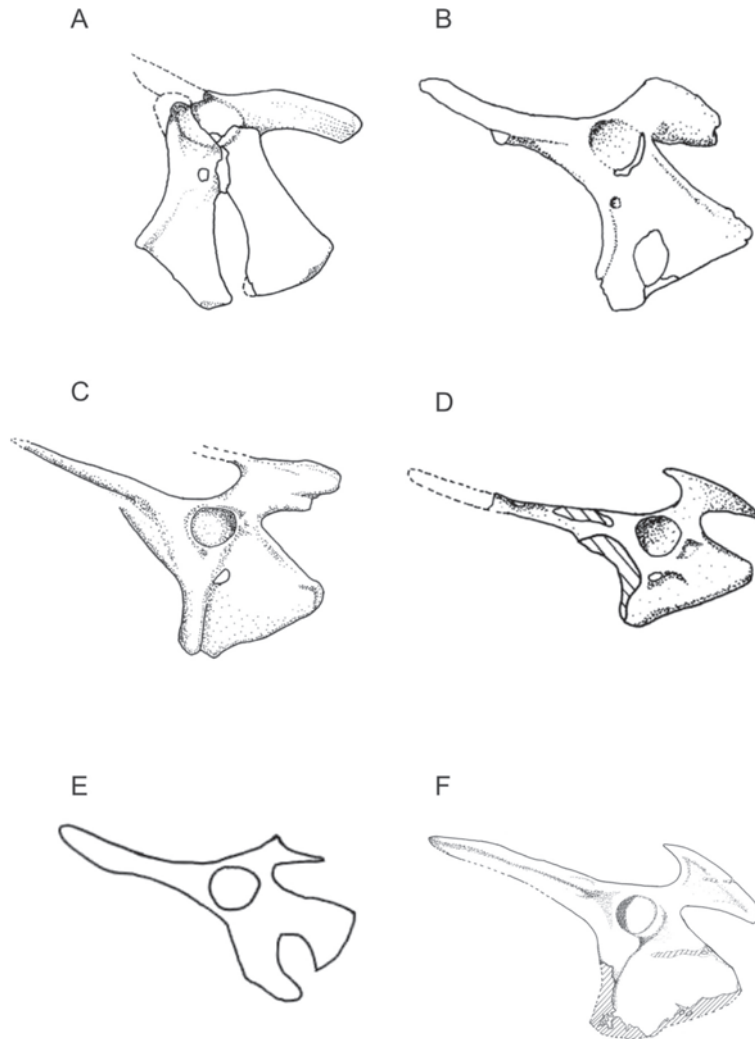


Figura 9 – Comparação entre as diferentes pélves dos pterossauros: *Anhanguera piscator* (modificado de Kellner & Tomida, 2000) (A); *Anhanguera spielbergi* (modificado de Veldmeijer, 2003) (B); *Pteranodon* sp (modificado de Bennett, 2001) (C); *Pterodactyloidea* indet. da Formação Santana (AMNH 22569, modificado de Bennett, 1990) (D); *Arthurdactylus conandoylei* (modificado de Frey & Martill, 1994) (E) e MN 6588-V (F). Esquemas fora de escala.

De todas as pélvis descritas para a Formação Santana, a de MN 6588-V se assemelha a um material figurado por Bennett (1990) que apresentava púbis e ísquio formando uma placa isquiopúbica completamente obstruída (sem aberturas laterais). Embora tenha sido argumentado por outros autores que o fechamento desta abertura possa ser uma característica ontogenética, o fato dela ser descrita para um Tapejaridae juvenil (Kellner, 1995) e para MN 6588-V, atribuído a um adulto, confirma a hipótese de que esta seja uma característica sistemática para o grupo dos Tapejaridae (Kellner, 1995; Kellner & Tomida, 2000) e não uma feição ontogenética.

DISCUSSÃO

Apesar da maioria dos pterossauros da Formação Santana serem atribuídos ao grupo dos Tapejaridae e Anhangueridae, já foi proposta anteriormente a ocorrência de um possível *Azhdarchidae* para os depósitos do Membro Crato (Martill & Frey, 1999). O material SMNK 2342 PAL corresponde a um dígito alar quase completo articulado, com sessão transversal em forma de T, sinapomorfia dos *Azhdarchidae*, juntamente com o hiper-alongamento das vértebras cervicais 3 a 7 (sensu Nesov, 1991; Bennett, 1994; Unwin & Junchang, 1997; Martill & Frey, 1999; Kellner, 2003). Os demais achados, no entanto, não comprovam a existência de tal clado no Membro Crato. A sessão transversal em forma de "T" das falanges foi observada mais recentemente em um exemplar atribuído ao grupo dos *Azhdarchoidea* (Tapejaridae + *Azhdarchidae*) sendo atribuído aos Tapejaridae (Sayão & Kellner, 1998), além dos tapejarídeos chineses *Sinopterus gui* Li, Lou & Zang, 2003, e *Huaxiapterus corollatus* Lü, Unwin, Zao, Azuma & Ji, 2006 também apresentarem. Estes novos achados sugerem que esta feição (falanges com secção transversal em forma de "T") pode se tratar de um caráter comparti-

lhado pelos membros dos *Azhdarchoidea* (Tapejaridae + *Azhdarchidae*) e não comprovaria a presença do clado *Azhdarchidae* no Membro Crato. A presença confirmada do Clado Tapejaridae na referida unidade vem a reforçar a idéia de que o material atribuído ao clado *Azhdarchidae* por Martill & Frey (1999) possa representar um tapejarídeo.

Comparações com os pós-crânios descritos para o Membro Crato indicaram que MN 6588-V não corresponde à espécie *Arthurdactylus conandoylei*. Tal fato pode ser embasado principalmente pelas seguintes diferenças: formação do sinsacro (presente em MN 6588-V e ausente em *Arthurdactylus conandoylei*); processo pós-acetabular curto, em vez de dorsalmente convexo e a proporção entre escápula e coracóide serem inversas nos táxons em questão.

Não podem ser feitas comparações diretas com os demais táxons do Membro Crato *Brasileodactylus cf. araripensis* Sayão & Kellner, 2000, *Tapejara imperator* Campos & Kellner, 1997, *Tapejara navigans* Frey, Martill & Buchy, 2003 e *Ludodactylus sibbicki* Frey, Martill & Buchy, 2003 por estarem descritos apenas em material craniano.

Dentre os elementos anatômicos preservados destaca-se a presença de um pré-pubis, estrutura raramente preservada em pterossauros e apresentada pela primeira vez nos táxons da Formação Santana. MN 6588-V apresenta pré-pubis bastante diferente da condição primitiva, com ramo posterior alongado e fino se expandindo em uma placa anterior. Também não compartilha a condição tri-radiada (sensu Bennett, 2001) de *Pteranodon* e *Nyctosaurus*, sendo distinto de todos os táxons conhecidos.

O espécime MN 6588-V apresenta feições importantes para a discussão a respeito da ontogenia de pterossauros associados à fusão de alguns de seus ossos. A escápula está fusionada ao coracóide, as primeiras cinco dorsais formam o notário e as

vértebras sacrais junto com as últimas dorsais formam o sinsacro. O maior estado de fusão destes ossos é proposto como sendo uma característica ontogenética nos répteis voadores, indicando um maior sinal de maturidade daqueles indivíduos que o apresentam (Wellnhofer, 1975; Bennett, 1993; 2001; Frey & Martill, 1994; Kellner & Tomida, 2000; Sayão, 2003). Em MN 6588-V estes elementos não só apresentam alto grau de fusão como indicam, pela primeira vez, que toda a coluna vertebral tende a se fundir, através da presença de tendões ossificados unindo os espinhos neurais das vértebras dorsais. Ontogeneticamente MN 6588-V corresponde a um indivíduo adulto apesar de suas pequenas proporções, se comparadas a táxons proximamente relacionados como *Quetzalcoatlus*, *Pteranodon* e *Anhanguera*.

MN 6588-V apresenta uma sinapomorfia dos Dsungaripteroidea (Nyctosaurus + Pteranodontidae + Dsungaripteridae + Tapejaridae + Azhdarchidae), presença de notário. Apesar de ser considerada uma sinapomorfia do grupo, esta característica ainda não havia sido confirmada até a presente data nos Tapejaridae, constituindo a primeira evidência de construção de notário no clado em questão. Esta observação vai contra a idéia de Lü et al. (2006) que baseado na ausência do notário no tapejarídeo *Huaxiapterus corollatus* argumenta que esta estrutura aproximaria um clado denominado Tupuxuaridae (*Tupuxuara* + *Thalassodromeus sethi* Kellner & Campos, 2002 de Azhdarchidae. A presença do notário, porém não foi observada em *Tupuxuara* nem em *Thalassodromeus sethi*, conhecidos basicamente por crânio. Esta confusão se deve ao fato de que trabalhos anteriores mencionaram a ausência do notário em Tapejaridae considerando como representantes deste clado os gêneros *Tapejara*, *Tupuxuara*, *Thalassodromeus* e *Sinopterus* (Kellner 2004). A estes juntam-se agora *Huaxiapterus corollatus* e MN 6588-V. A

presença do notário nos Tapejaridae reforça, ainda, a idéia de que a construção desta estrutura seria uma característica dos clados de pterossauros de médio a grande porte, geralmente associados a Dsungaripteroidea (Bennett, 1989; 1994; 2003; Kellner, 1996; 2003) em oposição à proposição de Lü et al. (2006).

Dentre todas as características observadas destaca-se a presença de um tubérculo bem desenvolvido na margem ventro-posterior do coracóide, que constitui uma sinapomorfia dos Tapejaridae (Kellner, 2004). Apesar dos Tapejaridae do Membro Crato, assim como a maioria dos representantes deste clado, serem conhecidos apenas pelo crânio existem dois exemplares do Membro Romualdo que apresentam esta sinapomorfia (*Tapejara wellnhoferi* e *Tupuxuara leonardii*), ausente nos Anhangueridae, *Pteranodon*, *Nyctosaurus* e nos Azhdarchidae. Com base nesta sinapomorfia MN 6588-V representa um Tapejaridae. Se este novo exemplar representa uma nova espécie ou se poderia representar o pós-crânio de algum táxon já conhecido, a esta altura dos conhecimentos a respeito dos pterossauros do Membro Crato, isto não pode ser definido.

Agradecimentos

À Bióloga Lucilene de Santos Paula pela preparação de parte do material estudado. Ao fotógrafo Gustavo Pessoa pelas imagens do espécime MN 6588-V. Ao Paleontólogo Antônio Álamo Saraiva (Universidade Regional do Cariri) pelo apoio nos trabalhos de campo realizados na Região do Araripe. À Bióloga Sônia Agostinho (Universidade Federal de Pernambuco) pelo apoio nos trabalhos realizados nesta instituição. Ao Laboratório de Geologia Sedimentar (LAGESE/UFPE) pela infra-estrutura disponibilizada para a realização deste trabalho. À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CA-

PES) por ter financiado parcialmente este projeto (Bolsa de Doutorado à Juliana M. Sayão). Aos órgãos de fomento: Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq – Proc. no 304785/2003-2 e Proc. no 482011/2004-1) e Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo a Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ, proc. nº E-26/152.885/2006) por financiamentos concedidos à Alexander W.A. Kellner).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Assine, M.L. 1992. Análise estratigráfica da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, 22 (3):289-300.
- Assine, M.L. 1994. Paleocorrentes e paleogeografia na Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, 24 (4):223-232.
- Baumel, J.J. King, A. S., Breazile, J. E., Evans, H. E. & Berge, j. V. C. 1993. *Handbook of avian anatomy: nomina anatomica avium*, Cambridge, The Club Publications, 779pp.
- Bennett, S.C. 1989. A pteranodontoid pterosaur from the early Cretaceous of Peru, with comments on the relationships of Cretaceous pterosaurs. *Journal of Paleontology*, 63: 667-669.
- Bennett, S.C. 1990. A pterodactyloid pelvis from the Santana Formation of Brazil: implications for terrestrial locomotion. *Journal of vertebrate Paleontology*, 10: 80-85.
- Bennett, S.C., 1991. Morphology of the Late Cretaceous Pterosaur Pteranodon and systematics of the Pterosauria. Tese de Doutorado não publicada. University of Kansas, Lawrence, Kansas, 680pp.
- Bennett, S.C. 1993. The ontogeny of Pteranodon and other pterosaurs. *Paleobiology*, 19 (1):92-106.
- Bennett, S.C. 1994. Taxonomy and systematics of the Late Cretaceous pterosaur Pteranodon (Pterosauria, Pterodactyloidea). *Occasional Papers of the Natural History Museum. The University of Kansas*, 169: 1-70.
- Bennett, S. C. 2001. The osteology and functional morphology of the late Cretaceous pterosaur Pteranodon. Part I: general description of osteology. *Palaeontographica Abt A*, 260 (1-6):1-112.
- Bennett, S.C. 2003. Morphological evolution of the pectoral girdle of pterosaurs: myology and function. In: Buffetaut, E. & Mazin, J.M. (eds) *Evolution and Paleobiology of Pterosaurs*. Geological Society Special Publications, 217: 191-215.
- Bernardes-de-Oliveira, M. E., Dilcher, D., Barreto, A. M. F., Ricardi-Branco, F., Mohr, B. & Castro-Fernandes, M. C. 2002. O estado d'arte da taoflora do Membro Crato, Formação Santana, Eocretáceo da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. In: *Boletim do Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil, 6 / Simpósio sobre el Cretácico de América del Sur, 6, São Pedro, Atas...*, São Pedro, Universidade Estadual de São Paulo, p 61-65.
- Beurlen, K. 1962. A geologia da Chapada do Araripe. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 34 (3):365-370.
- Beurlen, K. 1963. Geologia e estratigrafia da chapada do Araripe. In: *SBG Congresso Brasileiro de Geologia, al 1963...* bol 17: 1-47.
- Beurlen, K. 1971. As condições ecológicas e faciológicas da Formação Santana na Chapada do Araripe (Nordeste do Brasil). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 43:411-415.
- Bonfim, F.C.J. & Marques, R.B. 2001. Análise morfológica de escamas do primeiro lagarto fóssil da Formação Santana. 243-248. In: Barros, L.M., Nuvens, P.C. & Filgueir, J.B.M. (eds): *I e II Simpósios sobre a Bacia do Araripe e Bacias Interiores do Nordeste, 1. Crato. Coleção Chapada do Araripe 1*. Departamento nacional de Produção Mineral, Universidade Regional do Cariri.

- Brito-Neves, B. B. 1990. A Bacia do Araripe no contexto geotectônico regional. In: Simpósio sobre a Bacia do Araripe e Bacias Interiores do Nordeste, Ia... Sociedade Brasileira de Geologia, p43-51.
- Campos, D.R. 1986. Primeiro registro de Scorpionoidea na Chapada do Araripe (Cretáceo Inferior) Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 58 (1): 135-137.
- Carvalho, M.G.P. & Lourenço, W.R. 2001. A new family of fossil scorpions from the Early Cretaceous of Brazil). *Comptes Rendus de L'Academie des Sciences de Paris, Sciences de la Terre et des Planètes*, 332 : 711-716.
- Carvalho, I.S. & Viana, M.S.S. 1993. Os conchostráceos da Bacia do Araripe. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 65 (2): 181-188.
- Castro-Leal, M.E. & Brito, P.M. 2006. Anura do Cretáceo Inferior do Araripe, Nordeste do Brasil. In: Gallo, V., Brito, P.M., Silva, H.M. & Figueiredo, F.J. (eds). *Paleontologia de Vertebrados: Grandes temas e Contribuições Científicas*, 145-152.
- Eaton, C.F. 1910. Osteology of Pteranodon. *Memoirs of the Connecticut Academy of Arts and Science*, 2:1-38.
- Frey, E., Martill, D. M., 1994. A new Pterosaur from the Crato Formation (Lower Cretaceous) of Brazil. *Neues Jahrbuch für Paläontologie Abh*, 194: 379-412.
- Frey, E., Martill, D. M., & Buchy, C. C. 2003a. A new crested ornithocheirid from the Lower Cretaceous of northeastern Brazil and the unusual death of an unusual pterosaur. In: *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*. Buffetaut, E., & Mazin, J. M. (eds), Geological Society Special Publication, 217: 55-63.
- Frey, E., Martill, D. M., & Buchy, M. C. 2003b. A new species of tapejarid pterosaur with soft-tissue head crest. In: *Evolution and Paleobiology of Pterosaurs*, Buffetaut, E., & Mazin, J.-M (eds), Geological Society Special Publication, 217: 65-72.
- Frey, E., & Tischlinger, H., 2000. Weichteil-anatomie der flugsaurierfüße und bau der scheiteltämme: neue pterosaurierfunde aus den Solnhofener Schichten (Bayern) und der Crato-Formation (Brasilien). *Archaeopteryx*, 18:1-16.
- Kellner, A.W.A. 1984. Ocorrência de uma mandíbula de Pterosauria (Brasileodactylus araripensis nov. gen.; nov. sp.) na Formação Santana, Cretáceo da Chapada do Araripe, Ceará-Brasil. In: 33o. Congresso Brasileiro de Geologia, Anais... 1984, 2: 578-590.
- Kellner, A.W.A. 1995. Description of a juvenile specimen of Tapejara (Pterodactyloidea, Tapejaridae) from Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15 (3): 1-34.
- Kellner, A.W.A. 1996. Description of a new material of Tapejaridae and Anhangueriidae (Pterosauria, Pterodactyloidea) and discussion of pterosaur phylogeny. PhD. Thesis, Columbia University, 347p. (publ. University Microfilms International).
- Kellner, A.W.A. 1998. Panorama e perspectivas do estudo dos répteis fósseis no Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 70 (3):647-676.
- Kellner, A.W.A. 2004. New information on the Tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea) and discussion of the relationships of this clade. *Ameghiniana*, 41(4): 521-534.
- Kellner, A.W.A. 2003. Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group. In: Buffetaut, E. & Mazin, J.M. (eds). *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*. Geological Society, Special Publication 217: 105-137.
- Kellner, A.W.A. 2006. Pterossauros – os senhores do céu do Brasil. Vieira & Lent, Rio de Janeiro, 176p.
- Kellner, A.W.A. & Campos, D.A. 1986. Primeiro registro de Amphibiam (Anura) do Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 58: 610.

- Kellner, A. W. A., Maisey, J. G. & Campos, D. A. 1994. Fossil down feather from the Lower Cretaceous of Brazil. *Paleontology*, 37 (3): 489-492.
- Kellner, A.W.A., & Tomida, Y., 2000. Description of a new species of Anhangueiridae (Pterodactyloidea) with comments on the Pterosaur Fauna from the Santana Formation (Aptian-Albian), Northeastern Brazil. *National Science Museum Monographs*, 17: 1-135.
- Lima, M.R. 1978. *Palinologia da Formação Santana (Cretáceo do Nordeste do Brasil)*. Tese de Doutorado. USP, 335pg.
- Lü, J., Jin X., Unwin, D. M., Zhao L., Azuma Y. & Ji, Q. 2006. A New Species of Huaxiapterus (Pterosauria: Pterodactyloidea) from the Lower Cretaceous of Western Liaoning, China with comments on the systematics of tapejarid pterosaurs. *Acta Geologica Sinica*, 80 (3):315-326.
- Maisey, J.G., 1991. *Santana Fossils: an illustrated atlas*: T.F.H. Publications, 459p.
- Martil, D.M. 1993. *Fossils of the Santana and Crato Formations, Brazil*. *Palaeontological Association, Field Guides to Fossils*, 5:1-159.
- Martil, D. M. & Frey, E. 1995. Colour patterning preserved in Lower Cretaceous birds and insects: the Crato Formation of N.E. Brazil. *Neues Jahrbuch für Paläontologie, Monasthefte*, (2): 118-128.
- Martil, D. M. & Frey, E., 1998. A new pterosaur lagertätte in N.E. Brazil (Crato Formation; Aptian, Lower Cretaceous): preliminary observations. *Oryctos*, 1:79-85.
- Martill, D. M & Frey, E. 1999. A possible azhdarchid pterosaur from the Crato Formation (Early Cretaceous, Aptian) of northeast Brazil. *Geologie Mijnbouw*, 78: 315-318.
- Martins Neto, R. G. 1991. Sistemática de Ensífera (Insecta, Orthopteroidea) da Formação Santana, Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil. *Acta Geológica Leopoldensia*, 32: 3-162.
- Martins Neto, R. G. & Kellner, A. W. A. 1988. Primeiro registro de pena na Formação Santana (Cretáceo inferior), Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 60 (1): 61-68.
- Moreira, J.K.R., Saraiva, A.A.F. & Kellner, A.W.A. 2003. Ocorrência de um crocodylomorfo no Membro Crato (Aptiano) da Formação Santana, Bacia do Araripe, Ceará. In: *Congresso Brasileiro de Paleontologia, Boletim de resumos...* 2003, 18: 201. Universidade de Brasília, Brasília, DF.
- Nessov, L.A. 1991. Giant flying reptiles of the family Azhdarchidae:II. Environment, sedimentological conditions and preservation of remains. *Bulletin of Leningrad University Series 7, Geology and Geography*, 3 (21):16-24.
- Neumann, V.H. 1999. *Estratigrafía, sedimentología, geoquímica y diagénesis de los sistemas lacustres Aptienses-Albieneses de la Cuenca de Araripe (Nordeste de Brasil)*. Tese de Doutorado. Universidade de Barcelona. Barcelona. 244p.
- Neumann, V.H., Cabrera, L. 1999. Una nueva propuesta estratigráfica para la tectono-secuencia post-rifte de la cuenca de Araripe, nordeste de Brasil. In: *Simpósio Cretáceo Brasileiro*, 5a ... 1999: 279-285.
- Nuven, P. C., Sayão, J. M., Silva, H. P. Saraiva, A. A. F. & Kellner, A. W. A. 2002. Pterosaur collection from the Museu de Paleontologia de Santana do Cariri, Northeastern, Brazil. *Arquivos do Museu Nacional*, 60 (3):235-240.
- Oliveira, G.R. & Kellner, A.W.A. 2005. Note on a plastron (Testudines, Pleurodira) from the Lower Cretaceous Crato Member, Santana Formation, Brazil. *Arquivos do Museu Nacional*, 63 (3): 523-528.
- Pons, D., Berthou, P. Y. & Campos, D. A. 1990. Quelques observations sur la palynologie del' Aptien supérieur et l' Albien du Bassin d' Araripe (N.E. du Brésil). In: *1º Simpósio sobre a Bacia do Araripe e das Bacias Interiores do Nordeste, Atas...*1990: 241-252.

- Ponte, F. C. & Ponte, F. C. F. 1996. Evolução tectônica e classificação da Bacia do Araripe. In: 4o Simpósio Sobre o Cretáceo do Brasil, boletim... 1996: 123-133.
- Price, L. I., 1971. A presença de Pterosauria no Cretáceo Inferior da Chapada do Araripe, Brasil. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 43: 451-461.
- Rand, H.M. & Manso, V.A.V. 1984. Levantamento gravimétrico e magnetométrico da Bacia do Araripe. In: Congresso Brasileiro de Geologia, 33. Rio de Janeiro. Anais..., SBG, 4: 2011-2016.
- Salisbury, S. W., Frey, E., Martill, D. M., & Buchy, M. C. 2003. A new crocodilian from the Lower Cretaceous Crato Formation of north-eastern Brazil. *Palaeontographica Abt. A.*, 270: 1-47.
- Santos, R.S. 1947. Uma redescoberta de *Dastilbe elongatus*, com algumas considerações sobre o gênero *Dastilbe*. *Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia*, 42:1-7.
- Santos, R.S. & Valença, J.G. 1968. A Formação Santana e sua paleoictiofauna. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 40 (3): 337-360.
- Sayão, J. M. 2003. Histovariability of two pterodactyloid pterosaurs from the Santana Formation, Araripe Basin, Brazil: preliminary results. In: Buffetaut, E. & Mazin, J.M. (Eds) *Evolution and Paleobiology of Pterosaurs*. Geological Society Special Publications, 217: 335-342.
- Sayão, J. M. & Kellner, A. W. A. 1998. Pterosaur wing with soft tissue from the Crato Member (Aptian-Albian), Santana Formation, Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18 (3): 75A.
- Sayão, J.M. & Kellner, A. W.A. 2000. Description of a Pterosaur rostrum from the Crato Member, Santana Formation (Aptian-Albian) Northeastern, Brazil. *Boletim do Museu Nacional, Nova Série Geologia*, 54: 1-8.
- Silva, A.L. 2003. Estratigrafia física e deformação do sistema lacustre carbonático (Aptiano-Albiano) da Bacia do Araripe em afloramentos selecionados. *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal de Pernambuco. 108p.
- Silva, A.L., Neumann, V.H., Cabrera, L. 2002. Fácies carbonáticas laminadas da Formação Crato (Aptiano), Bacia do Araripe: litofácies, microfácies e microestruturas. In: Bol. 6º Simpósio Sobre o Cretáceo do Brasil e 3º Simpósio Sobre el Cretácico de América Del Sur. São Pedro-SP. UNESP, Rio Claro, 37-41.
- Silva, A.L. & Neumann, V.H. 2002. Estratigrafia física e deformação do sistema lacustre carbonático Aptiano-Albiano da Bacia do Araripe. *Boletim do 2º Workshop PRH- ANP/MCT dos Programas de Formação de Recursos Humanos para o Setor de Petróleo e Gás da UFPE*. Recife. UFPE, 15-18.
- Small, H. L. 1913. *Geologia e Suprimento d'água subterrânea no Ceará e parte do Piauí*. Rio de Janeiro, Inpet. Fed. de Obras contra as secas. Série 7D. Publicação nº 25:80p.
- Unwin, D.M. & Junchang, L. 1997. On Zhejiangopterus and the relationships of pterodactyloid pterosaurs. *Historical Biology*, 12: 199-210.
- Veldmeijer, A. J. 2003. Description of *Coloborhynchus spielbergi* sp. Nov. (Pterodactyloidea) from the Albian (Lower Cretaceous) of Brazil. *Scripta Geologica*, 125:35-139.
- Viana, M. S., Neumann, V.H. L. 2002. O Membro Crato da Formação Santana, CE. In: Schobbenhaus, C., Campos, D. A., Queiroz, E. T., Winge, M., Berbert-Born, M. (Eds). *Sítios geológicos e paleontológicos do Brasil*. DNPM/CPRM – Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e Paleobiológicos (SIGEP), Brasília, 554pp.
- Wang, X., Zhou, Z., Zhang, F. & Xu, X. 2002. A nearly completely articulated rhamphorhynchoid pterosaur with exceptionally well-preserved wing mem-

- branes and "hairs" from Inner Mongolia, northeast China. Chinese Science Bulletin, 47 (3): 225-230.
- Wellnhofer, P. 1975. Die Rhamphorhynchoidea (Pterosauria) der Oberjura-Plattenkalke Süddeutschlands. I: allgemeine Skelettmorphologie. Palaeontographica, Abt. A., 148:1-33.
- Wellnhofer, P. 1991. Weitere Pterosaurierfunde aus der Santana Formation (Apt.) der Chapada do Araripe, Brasilien. Palaeontographica, Abt. A, 215: 43-101.
- Wellnhofer, P., Buffetaut, E. & Gigase, P. 1983. A pterosaurian notarium from the Lower Cretaceous of Brasil. Paläontologie Zeitschrift, 357 (1-2): 147-157.