



Universidade Regional do Cariri – URCA

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde – CCBS



Programa de Pós- Graduação em Diversidade Biológica e Recursos Naturais
- PPGDR

ARTUR FERNANDES DE SOUZA ARAUJO

**NOVOS DADOS SOBRE A MORFOLOGIA CRANIANA DE *Maaradactylus*
kellneri BANTIM *et al.*, 2014 (PTEROSAURIA, PTERODACTYLOIDEA)**

CRATO/CE

2023

Artur Fernandes de Souza Araujo

**NOVOS DADOS SOBRE A MORFOLOGIA CRANIANA DE *Maaradactylus
kellneri* BANTIM *et al.*, 2014 (PTEROSAURIA, PTERODACTYLOIDEA)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-
Graduação em Diversidade Biológica e Recursos
Naturais da Universidade Regional do Cariri-URCA.

Orientador: Prof. Dr. Renan Alfredo Machado Bantim

Coorientador: Prof. Dr. Borja Holgado

CRATO/CE

2023

ARTUR FERNANDES DE SOUZA ARAUJO

**NOVOS DADOS SOBRE A MORFOLOGIA CRANIANA DE *Maaradactylus
kellneri* BANTIM *et al.*, 2014 (PTEROSAURIA, PTERODACTYLOIDEA)**

Dissertação de Mestrado em Diversidade Biológica e Recursos Naturais apresentada à Universidade Regional do Cariri – URCA, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Diversidade Biológica e Recursos Naturais.

APROVADO EM: ____/____/____

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Renan Alfredo Machado Bantim (Presidente da Banca) – Orientador
Instituição vínculo: Universidade Regional do Cariri – URCA
Assinatura_____

Prof. Dr. Antônio Álamo Feitosa Saraiva (Membro Interno)
Instituição vínculo: Universidade Regional do Cariri - URCA
Assinatura_____

Profa. Dra. Taissa Rodrigues Marques da Siva (Membro externo)
Instituição vínculo: Universidade Federal do Espírito Santo – UFES
Assinatura_____

Prof. Dra. Flaviana Jorge de Lima (Suplente interno)
Instituição vínculo: Universidade Federal de Pernambuco - UFPE
Assinatura_____

Prof. Dr. Richard Santos Buchmann de Oliveira (Suplente externo)
Instituição vínculo: Universidade Federal do Espírito Santo – UFES
Assinatura_____

Dedicatória

Aos meus filhos Ian e Liz que são minha fonte de força e inspiração.

Dedico a vocês, com todo meu amor.

“Cada sonho que você deixa para trás é um pedaço
do seu futuro que deixa de existir.”

Steve Jobs

Agradecimentos

Quero expressar minha profunda gratidão a todas as pessoas que desempenharam um papel fundamental na conclusão desta dissertação.

Em primeiro lugar, sou imensamente grato ao meu orientador, Dr. Renan Bantim, por sua orientação, paciência e valiosas contribuições ao longo deste processo. Suas orientações e apoio foram pilares essenciais para o desenvolvimento deste trabalho.

Ao meu coorientador, Dr. Borja Holgado, desejo agradecer pela disponibilidade em discutir ideias, esclarecer dúvidas e fornecer orientação sempre que necessário. Sua participação enriqueceu consideravelmente esta jornada de pesquisa.

Quero expressar minha profunda gratidão à minha família, em especial ao meu pai, Albérys Fernandes, a quem admiro profundamente por sua personalidade de um verdadeiro pesquisador e à minha mãe, Sandra de Araujo, pelo apoio incalculável que só uma mãe pode proporcionar a um filho.

Aos meus colegas de laboratório, agradeço pela troca de ideias, compartilhamento de experiências e pelo apoio mútuo ao longo destes dois anos de estudo.

Gostaria de expressar minha sincera gratidão à bióloga e paleontóloga Elis Santana pelo excepcional trabalho de edição das imagens do pterossauro *Maaradactylus kellneri*, apresentadas neste trabalho.

Quero agradecer ao paleontólogo Ma. Rodrigo Pêgas por ter cedido fotos que foram primordiais para o andamento deste trabalho.

Agradeço à Dra. Flaviana Jorge de Lima por sua inestimável contribuição, que desempenhou um papel fundamental na melhoria das imagens e do texto deste trabalho.

Não posso deixar de mencionar o professor e grande paleontólogo Dr. Álamo Saraiva, cujas contribuições têm sido inestimáveis para o meu crescimento pessoal e acadêmico.

Por fim, dedico este trabalho à memória do meu tio, Aldérico Fernandes, cuja presença significativa em minha vida sempre será lembrada com carinho e gratidão.

RESUMO

Maaradactylus kellneri é um pterossauro do clado Anhanguerinae proveniente da Formação Romualdo (Bacia do Araripe) descrito com base em um crânio tridimensional com informações da pré-maxila, crista sagital pré-maxilar e elementos pós-cranianos. Em *M. kellneri*, na época da sua descrição a região occipital do crânio não havia sido preparada, ocultando informações anatômicas relevantes sobre a base do crânio. Após o preparo, a porção occipital do crânio foi exposta, revelando as estruturas anatômicas da região occipital. Além disso, o complexo atlas-axis e a terceira vértebra cervical também foram completamente revelados. Comparações morfológicas da porção occipital de *M. kellneri* com outros taxons do clado Anhanguerinae foram realizadas, com espécimes que preservaram a porção posterior do crânio, incluindo a forma do supraoccipital, opistótico e basisfenóide. Além disso, vale ressaltar que a órbita é relativamente maior em *M. kellneri* que em outros Anhanguerinae. A margem posterior do parietal na região supraoccipital foi comparada entre os anhanguerídeos, sendo mais aguda em *M. kellneri*, do que em *T. mesembrinus* enquanto nos espécimes de *Anhanguera*, compararam-se as variações presentes dentro deles (arredondado a pontiagudo). Em *M. kellneri*, o osso supraoccipital tem formato triangular, sendo subdividido medialmente pela crista supraoccipital que se estende até o forâmen magno. Outros anhanguerídeos apresentam uma longa crista supraoccipital, terminando próximo ao forâmen magno, como no holótipo *Anhanguera spielbergi* e vários outros espécimes de *Anhanguera* de atribuição de espécie ambígua (AMNH 22555, NHMUK PA 212, SNSB/BSPG 1982 I 89 e SNSB/BSPG 1982 I 90), bem como em *Tropeognathus mesembrinus*. O complexo atlas-axis de *M. kellneri* revelou-se completo, apresentando um alto espinho neural muito maior do que em *Anhanguera* (AMNH 22555 e o holótipo de *A. piscator*). As informações morfológicas descobertas para este táxon, permitem novas percepções importantes sobre a anatomia desse Anhanguerinae único.

Palavras-chave: Pterossauro, Bacia do Araripe, Anhanguerinae, Região Occipital.

ABSTRACT

Maaradactylus kellneri is a pterosaur from the Anhanguerinae clade from the Romualdo Formation (Araripe Basin) described based on a three-dimensional skull with information on the premaxilla, premaxillary sagittal crest and postcranial elements. In *M. kellneri*, at the time of its description the occipital region of the skull had not been prepared, hiding relevant anatomical information about the base of the skull. After preparation, the occipital portion of the skull was exposed, revealing the anatomical structures of the occipital region. Furthermore, the atlas-axis complex and the third cervical vertebra were also completely revealed. Morphological comparisons of the occipital portion of *M. kellneri* with other taxa of the Anhanguerinae clade were carried out, with specimens that preserved the posterior portion of the skull, including the shape of the supraoccipital, opisthotic and basisphenoid. Furthermore, it is worth highlighting that the orbit is relatively larger in *M. kellneri* than in other Anhanguerinae. The posterior margin of the parietal in the supraoccipital region was compared among anhanguerids, being more acute in *M. kellneri* than in *T. mesembrinus* while in specimens from Anhanguera, the variations present within them were compared (rounded to pointed). In *M. kellneri*, the supraoccipital bone has a triangular shape, being subdivided medially by the supraoccipital crest that extends to the foramen magnum. Other anhanguerids have a long supraoccipital crest, ending close to the foramen magnum, as in the holotype *Anhanguera spielbergi* and several other specimens of *Anhanguera* with ambiguous species assignment (AMNH 22555, NHMUK PA 212, SNSB/BSPG 1982 I 89 and SNSB/BSPG 1982 I 90), as well as in *Tropeognathus mesembrinus*. The atlas-axis complex of *M. kellneri* turned out to be complete, presenting a tall neural spine much larger than in *Anhanguera* (AMNH 22555 and the holotype of *A. piscator*). The morphological information discovered for this taxon allows important new insights into the anatomy of this unique Anhanguerinae.

Keywords: Pterosaur, Araripe Basin, Anhanguerinae, Occipital Region.

LISTA DE FIGURAS

Fig. 1. Imagem mostrando a diferença anatômica entre os pterossauros do Período Triássico e Período Cretáceo. A-C) Esquema anatômico de *Rhamphorhynchus* sp., um pterossauro não-pterodactilóide do Jurássico, em vista dorsal, ventral e lateral esquerda respectivamente; D-F) Esquema anatômico de *Pteranodon* sp., um pterossauro ornitoqueróide do Cretáceo, em vista dorsal, ventral e lateral esquerda respectivamente. (Retirado de Witton, 2013).

Fig. 2. Espécime MPSC R 2090 em concreção calcária da Formação Romualdo (Grupo Santana) contendo falange alar de pterossauro em corte transversal. Seta vermelha enfatizando a pneumatização existente nos ossos do grupo.

Fig. 3. Holótipo de *Nyctosaurus lamegoi*. A – Vista anterior do úmero. B – Vista posterior do úmero. (Retirado de Price, 1953). (Sem escala).

Fig. 4. Centenas de ossos, incluindo pelo menos 14 crânios parciais de *Caiuajara dobruskii* (MANZIG, 2014) (CP.V. 1450) (Modificado de MANZIG et al., 2014).

Fig. 5. Holótipo de *Keresdrakon wilsoni* (KELLNER et al., 2019) (CP.V 2069). (Modificado de Kellner et al., 2019).

Fig. 6. Desenho esquemático do primeiro pterossauro descrito para Bacia do Araripe, proveniente da Formação Romualdo (Grupo Santana), *Araripesaurus castilhoi*. Retirado de Maisey (1991).

Fig. 7. A - Pterossauro Anhangueridae *Tropeognathus mesembrinus* WELLNHOFER, 1987, (BSPG 1987 I 47) da Formação Romualdo (Modificado de Holgado & Pêgas, 2020); B – Tapejaridae *Thalassodromeus sethi* Kellner & Campos, 2002, DGM 1476 R da Formação Romualdo (Modificado de Kellner e Campos, 2002).

Fig. 8. A - Holótipo de *Maaradactylus kellneri* (MPSC R 2357), B – Ilustração de *M. kellneri* (MPSC R 2357). Vista lateral esquerda do crânio. Barra de escala: 100 mm. (Retirado de BANTIM et al., 2014).

Fig. 9. Mapa geológico da Bacia do Araripe (Modificado de Assine, 2007).

Fig. 10. Fósseis da Formação Romualdo: A – Vários peixes da espécie *Tharrhias araripis* (JORDAN & BRANNER, 1908) preservados em uma só concreção; B – Fóssil do dinossauro *Santanaraptor placidus* (KELLNER, 1999); C – Raia fóssil da espécie *Stahlraja sertanensis* (BRITO, LEAL & GALLO 2013); Fóssil de tartaruga da espécie *Araripemys barreto* (PRICE, 1973). (Modificado de Kellner & Saraiva, 2019). Espécimes fora de escala. Fotografias de Paulo César Manzing & Ronaldo Barboni.

Fig. 11. Crânios de pterossauros Anhangueridae encontrados na Formação Romualdo (Grupo Santana, Bacia do Araripe). A - *Anhanguera blittersdorffi* (CAMPOS & KELLNER 1985); B - *Anhanguera* sp. (WELLNHOFER, 1985); C – *Anhanguera piscator* (KELLNER & TOMIDA, 2000). (Sem escala). (Crânios A e B retirados de Bantim et al., 2014; Crânio C retirado de Veldmeijer et al., 2006).

Fig. 12. Lateral esquerda do crânio de *Maaradactylus kellneri* contendo porção occipital antes da preparação. Escala 10 mm. (Foto: Borja Holgado).

Fig. 13. Visão lateral direita da região occipital de *Maaradactylus kellneri*, com detalhe da vértebra cervical 3, antes da preparação. Sem escala. (Foto: Borja Holgado).

Fig. 14. Equipamento de preparação mecânica utilizado neste trabalho: A - caneta pneumática, B - ponteira de aço; C - motor compressor de ar. (Fonte: paleotools.com/me-9100).

Fig. 15. A- Paraloid® B-72 em estado sólido antes de ser dissolvido em acetona; B – Duas soluções de Paraloid® B-72 já dissolvido em acetona com porcentagem de 3% e 10%.

Fig. 16. Uma das etapas da preparação química utilizando massa de modelar para obter o controle da reação do ácido acético. Antes da aplicação da massa de modelar, o material já estava coberto por Paraloid® B-72 e isso é uma forma do ácido corroer apenas o sedimento e não o fóssil. A – Aplicação de massa de modelar para isolar a área a ser preparada com ácido acético; B – Parte do opistótico direito, coberta por sedimento; C , D – Aplicação de ácido acético na estrutura coberta por rocha matriz.

Fig. 17. Crânio do *Maaradactylus kellneri* em visão lateral esquerda. Escala 100 mm.

Fig. 18. Crânio do *Maaradactylus kellneri* em visão lateral direita. Escala 100 mm.

Fig. 19. Crânio do *Maaradactylus kellneri* em visão ventral. Escala 100 mm.

Fig. 20. Crânio do *Maaradactylus kellneri* em visão dorsal. Escala 100 mm.

Fig. 21. Sutura entre a pré-maxila e as maxilas em crânios de Anhanguerinae, indicada pelas setas vermelhas. A – *Anhanguera piscator* (Escala: 100 mm); B - *Maaradactylus kellneri* (Escala: 100mm); C – *Anhanguera sp.* (BSP 1982 I 90) (Escala: 50 mm). (Retirado de Bantim, 2014).

Fig. 22. Diferença entre o início e fim da crista sagital pré-maxilar entre os *T. mesembrinus* e *M. kellneri*, mostrando os alvéolos. A – visão lateral esquerda de *T. mesembrinus*; B – visão ventral da parte anterior da maxila de *T. mesembrinus*; C – Visão da parte anterior do crânio de *T. mesembrinus* (Modificado de Holgado & Pêgas, 2020); D – visão lateral esquerda de *M. kellneri*; E – visão ventral da parte anterior de *M. kellneri*; F – visão anterior do crânio de *M. kellneri* (Modificado de Bantim, 2013).

Fig. 23. A - *M. kellneri* em visão lateral direita, apresentando o ectopterigoide como nova descrição de estrutura preservada. B - A área em vermelho destaca a transformação apresentada neste trabalho do quadrado-jugal em ectopterigoide. (Escala: 100 mm). (Modificado de Bantim, 2013).

Fig. 24. Visão da região occipital em *M. kellneri*. (Escala 20 mm).

Fig. 25. Visão da região occipital de alguns Anhangueridae, onde é possível se observar a angulação do supraoccipital e outras características anatômicas. A – *A. spielbergi*; B – *A. piscator*; C – *Anhanguera* sp. (BSP 1982 I 90); D – *T. mesembrinus*; E – *Anhanguera* sp. (AMNH 22555). (Fotos dos espécimes A, C e D, cedidas por Rodrigo Pêgas).

Fig. 26. Vértebra cervical complexo âtlas-âxis. A – Visão anterior e lateral esquerda; B – Visão posterior e lateral direita.

Fig. 27. Vértebra cervical complexo âtlas-âxis de pterossauros Anhangueridae. A-B Visão anterior e lateral direita de *Anhanguera* sp. (AMNH 22555). C – Visão Anterior do complexo âtlas-âxis de *A. piscator*. (Vértebra C retirado de Kellneri & Tomida, 2000; Vértebra C retirado de Wellnhofer, 1991).

Fig. 28. Terceira vértebra cervical de *M. kellneri*. A - Visão dorsal; B - Visão ventral.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. A angulação da crista supraoccipital de espécimes pertencentes a Anhangueridae analisados neste trabalho.

Tabela 2. As medidas em largura e comprimento dos forames pneumáticos occipitais de alguns pterossauros Anhangueridae.

Tabela 3. Valores da proporção da vértebra atlas-âxis de *M. kellneri*, *Anhanguera* sp. e *A. piscator*.

LISTA DE ABREVIACÕES

Abreviações Institucionais

AMNH – American Museum of Natural History (Nova Iorque – EUA)

BSPG – Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie (Munique – Alemanha)

MPPCN – Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens (Santana do Cariri – Brasil)

NSM – National Science Museum (Tóquio – Japão)

RGM – Nationaal Natuurhistorisch Museum (Leiden – Países Baixos)

CPUO – Coleção Particular do Sr. Urs Oberli (St. Gallen – Suíça)

LPU – Laboratório de Paleontologia da Universidade Regional do Cariri (Crato – Brasil)

URCA – Universidade Regional do Cariri (Crato – Brasil)

DGM-R – Agencia Nacional de Mineração, Museu de Ciências da Terra (Rio de Janeiro State, Brasil)

IVPP – Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology (Pequim, China)

NHUK – Natural History Museum (Londres, Reino Unido)

Abreviaturas

atl - atlas

ai – intercentro do atlas

ana – atlas-neuropófise

bo – basioccipital

bs – basisfenóide

can – cótilo anterior

cat – centro do atlas

cax – centro do eixo

co – coracoide

con – côndilo

cp – côndilo posterior

cra – crânio

cv – vértebra cervical

dep – depressão

ec - ectopterigoide

exp – exapófise posterior

fe – fêmur

fm – forâmen

fo – forâmen

fpn- forâmen pneumático

gas – gastrália

hu – úmero

hyp – hipapófise

j – jugal

l – esquerdo

man – mandíbula

mus – inserção muscular

naat – arco neural do atlas

naax – arco neural do axis

nc – canal neural

ns – espinho neural

nsat – espinho neural do atlas

nsax – espinho neural do axis

oc – côndilo occipital

op – opistótico

pe – pós-exapófise

pf – forame pneumático

pfo – forame pneumático

poz – pós–zigapóise

pre – articulação pré-exapofisal

prz – pré-zigapófise

ptf – fenestra pós-temporal

q – quadrado

r – direito

ra – rádio

ri – costela

sca – escápula

soccr – crista supraoccipital

spn – processo espinhal

sq – esquamosal

st – esterno

ti – tíbia

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	19
2. CONTEXTO GEOLÓGICO.....	31
3. OBJETIVO.....	36
3.1 OBJETIVO GERAL.....	36
3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	36
4. MATERIAL E MÉTODOS.....	36
4.1 LEVANTAMENTO BIBLIOGRÁFICO.....	37
4.2 PREPARAÇÃO QUÍMICA E MECÂNICA.....	38
4.3 DESCRIÇÃO E COMPARAÇÃO.....	42
5. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	42
5.1 SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA.....	42
5.2 DESCRIÇÃO E COMPARAÇÃO.....	44
6. CONCLUSÃO.....	72
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	74

1. INTRODUÇÃO

Os pterossauros são um grupo extinto de répteis voadores que surgiu há pelo menos 216,6-212 milhões de anos e seus fósseis mais antigos datam do período Triássico Superior (PADIAN, 1983; 1984; WELLNHOFER, 1991; DALLA VECCHIA, 2009, 2022; NESBITT et al., 2013; EZCURRA, et al., 2020). A anatomia distinta dos pterossauros, comparada a outros grupos de répteis do Mesozoico resultou, por muito tempo, em uma grande questão sobre sua origem. Uma análise filogenética foi realizada utilizando diferentes caracteres anatomicos de espécimes de Lagerpetidae (CABREIRA et al., 2016) e isso reduziu a lacuna morfológica da origem dos pterossauros, resultando em um conjunto de características homólogas entre os grupos, surgindo o novo clado Pterosauroomorpha (EZCURRA et al., 2020; FOFFA et al., 2021).

Junto com o surgimento dos pterossauros no Triássico, eventualmente ocorreu a aparição de vários outros grupos de vertebrados, como testudines, crocodilomorfos e dinossauros (BENTON, 1985), sendo que alguns grupos como dinossauros e os pterossauros perduraram até o final do Cretáceo (Idade Maastrichtiano) (SAYÃO et al., 2012). Durante toda a Era Mesozoica, os pterossauros atingiram grande diversidade de formas e tamanhos (SAYÃO et al., 2012). Os pterossauros mais basais que viveram durante o Triássico e Jurássico foram estabelecidos como não pterodactyloide (HOWSE, 1986), como exemplo o clado Rhamphorhynchoidea (PLIENINGER, 1901). O clado Pterodactyloidea foi um grupo altamente diversificado de pterossauros que surgiu durante o Jurássico Médio e continuou a evoluir até o final do Cretáceo (PRENTICE et al., 2011) (Fig. 1).

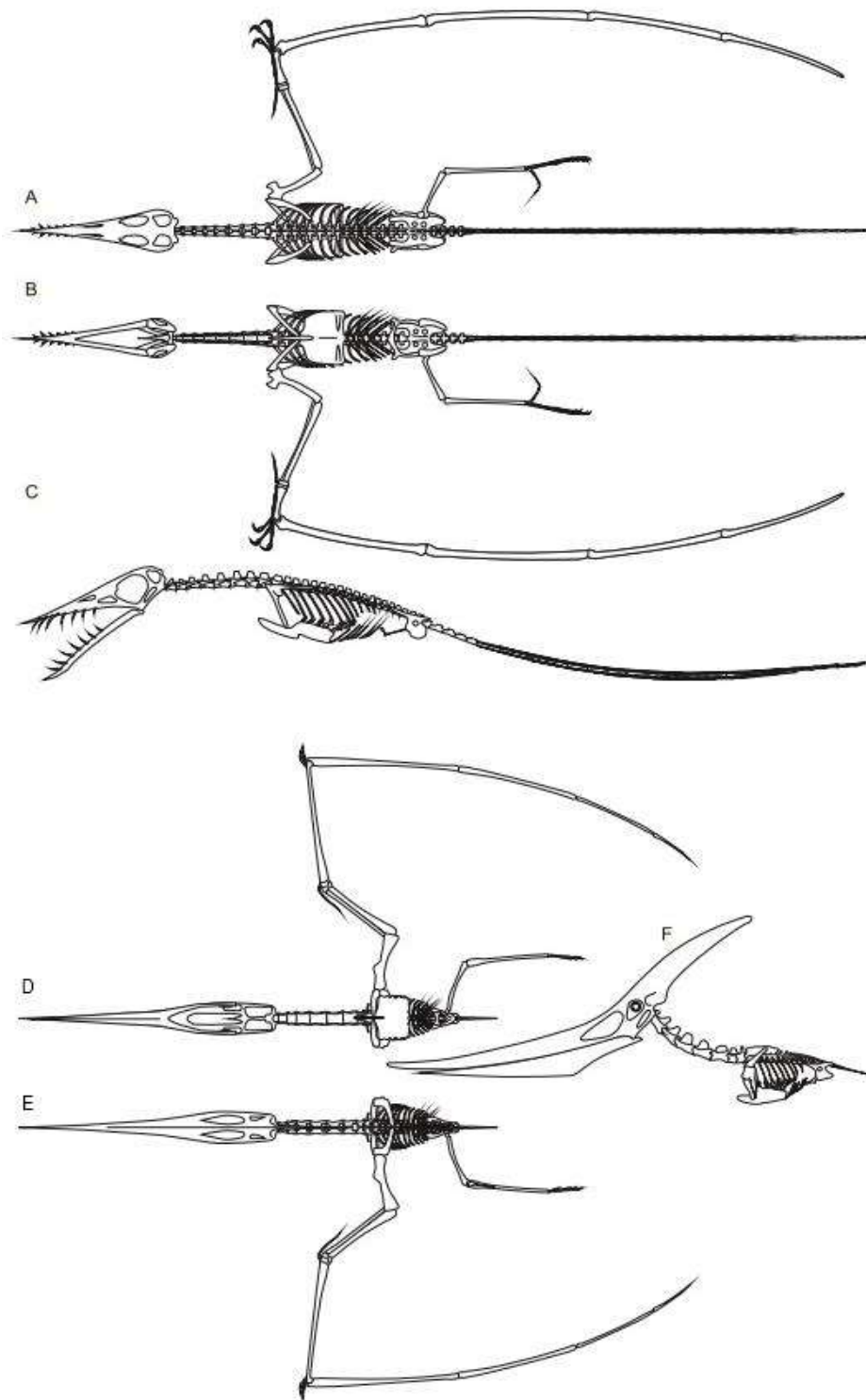


Fig. 1. Imagem mostrando a diferença anatômica entre os pterossauros do Período Triássico e Período Cretáceo. A-C) Esquema anatômico de *Rhamphorhynchus* sp., um pterossauro não-pterodactilóide do Jurássico, em vista dorsal, ventral e lateral esquerda respectivamente; D-F) Esquema anatômico de *Pteranodon* sp., um pterossauro ornitoqueróide do Cretáceo, em vista dorsal, ventral e lateral esquerda respectivamente. (Retirado de Witton, 2013).

O grupo Pterosauria possui como características distintivas os ossos ocos de paredes corticais finas sendo, inclusive, pneumatizados (fig. 2); região carpal e metacarpal bem desenvolvida, com a presença de um osso exclusivo dessa linhagem, denominado pteróide, que suporta o propatágio, uma pequena membrana alar anterior e o quarto dígito alongado (KELLNER, 2006). Esses animais já se apresentavam especializados para o voo desde o seu surgimento, tornando-se o primeiro grupo de vertebrados a apresentar voo ativo (WELLNHOFER, 2008).

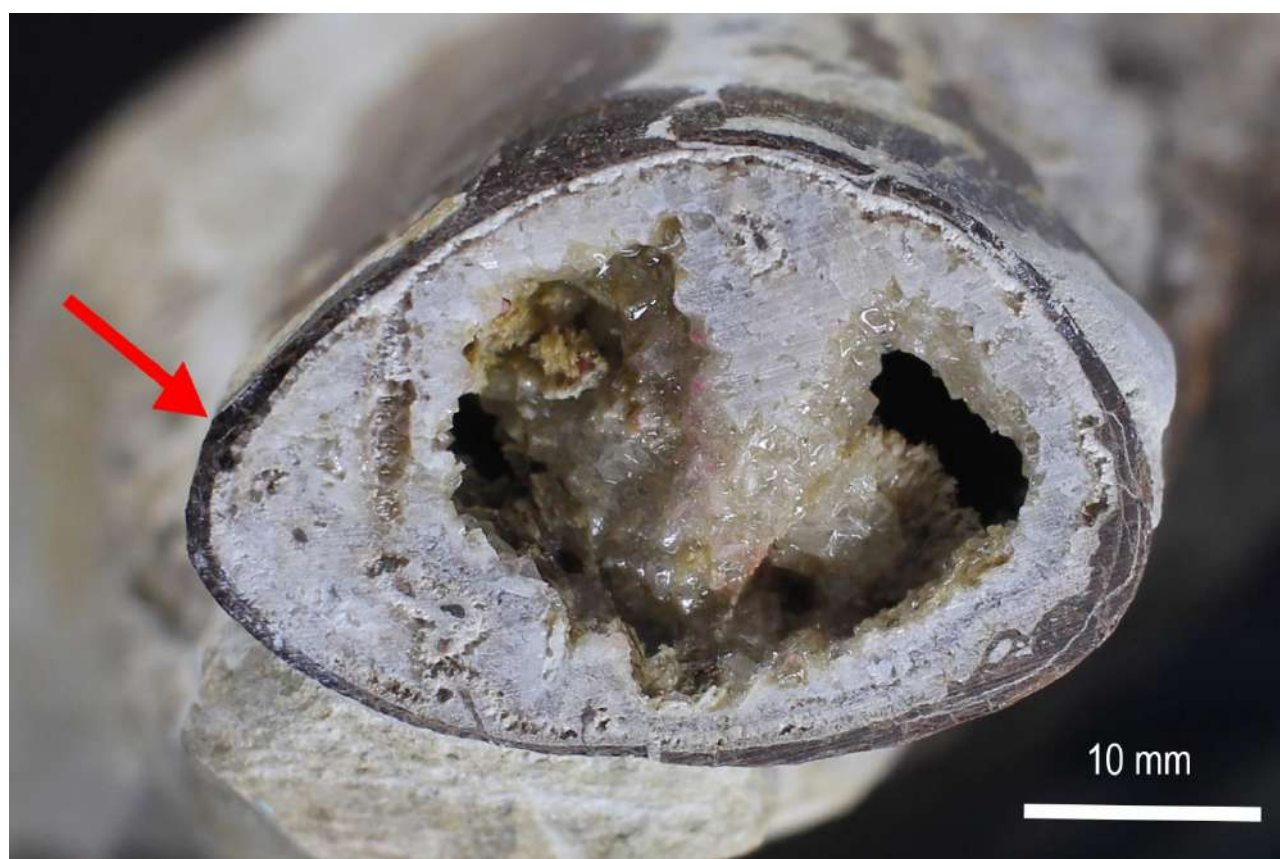


Fig. 2. Espécime MPSC R 2090 em concreção calcária da Formação Romualdo (Grupo Santana) contendo falange alar de pterossauro em corte transversal. Seta vermelha enfatizando a pneumatização existente nos ossos do grupo.

Os pterossauros correspondem a um dos grupos de répteis fósseis mais bem representados no Brasil (PRICE, 1953; KELLNER & TOMIDA, 2000; KELLNER, 2003; ELIAS et al., 2007; WANG et al., 2008; KELLNER, 2006; KELLNER & CAMPOS, 2002; SAYÃO, 2012) sendo estes encontrados em quatro principais unidades estratigráficas distintas: Formação Gramame (Bacia da Paraíba)

(MARSH, 1876; PRICE, 1953); Formação Goio-Erê (Bacia de Bauru) (MANZIG, 2014); Formação Crato (Bacia do Araripe) (PINHEIRO & RODRIGUES, 2011) e Formação Romualdo (Bacia do Araripe) (KELLNER, 2002).

O registro da Bacia da Paraíba é proveniente da Formação Gramame (Maastrichtiano – Cretáceo Superior) encontrado na fazenda do Congo a margem direita do Rio Gramame no Estado da Paraíba, sendo descrito inicialmente como a parte posterior de um crânio, na proximidade da arcada jugal de um crocodilídeo – *Goniopholis hartii* OWEN, 1841 (MAURY, 1930). Contudo, posteriormente, o espécime foi redescrito por Price (1953) como sendo um úmero esquerdo de um pterossauro, baseando-se na pneumaticidade do espécime e na morfologia da crista deltopeitoral. Por apresentar grande semelhança entre os úmeros do gênero *Nyctosaurus* (MARSH, 1876) o espécime foi redescrito como *Nyctosaurus lamengoi* (DGM. No. 238-R) (PRICE, 1953) (Fig. 3).

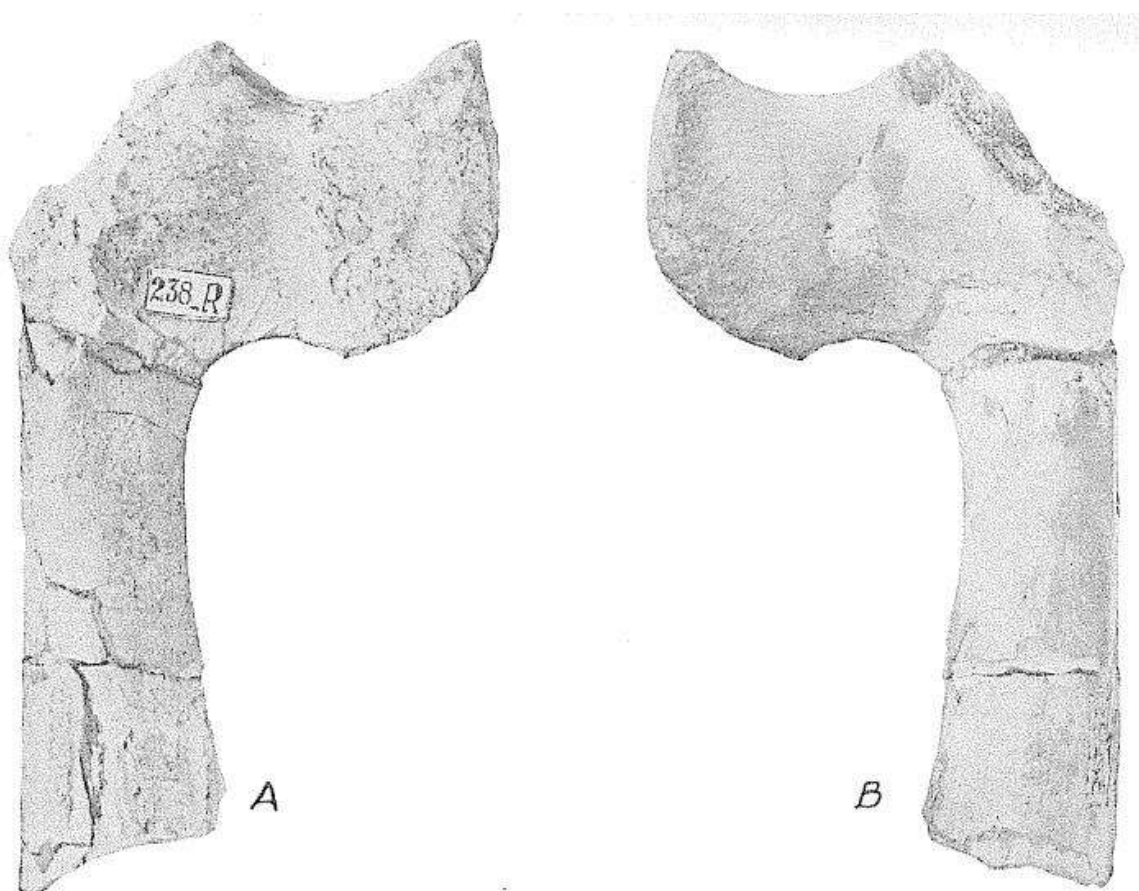


Fig. 3. Holótipo de *Nyctosaurus lamengoi*. A – Vista anterior do úmero. B – Vista posterior do úmero. (Retirado de Price, 1953). (Sem escala).

Kellner (1989) ressaltou que este foi o primeiro pterossauro encontrado no Brasil. O primeiro registro de séries ontogenéticas de pterossauros descoberto no Brasil foi no Grupo Caiuá, Formação Goio-Erê (Bacia do Bauru, Cretáceo Superior) (MANZIG et al., 2014). Ossos da espécie *Caiuajara dobruskii* (MANZIG, KELLNER, WEINSCHÜTZ, FRAGOSO, VEGA, GUIMARÃES, GODOY, LICCARDO, RICETTI & MOURA, 2014) foram encontrados em um *bonebed* de pterossauros com pelo menos 47 indivíduos (Fig. 4), denominado Cemitério dos Pterossauros (KELLNER et al., 2019).



Fig. 4. Centenas de ossos, incluindo pelo menos 14 crânios parciais de *Caiuajara dobruskii* (MANZIG, 2014) (CP.V. 1450) (Modificado de MANZIG et al., 2014).

Além disso, foi descrito para a mesma localidade a espécie de pterossauro *Azhdarchomorpha* (PÊGAS et al., 2022) *Keresdrakon wilsoni* (KELLNER, WEINSCHÜTZ, HOLGADO, BANTIM, SAYÃO, 2019) (Fig. 5).

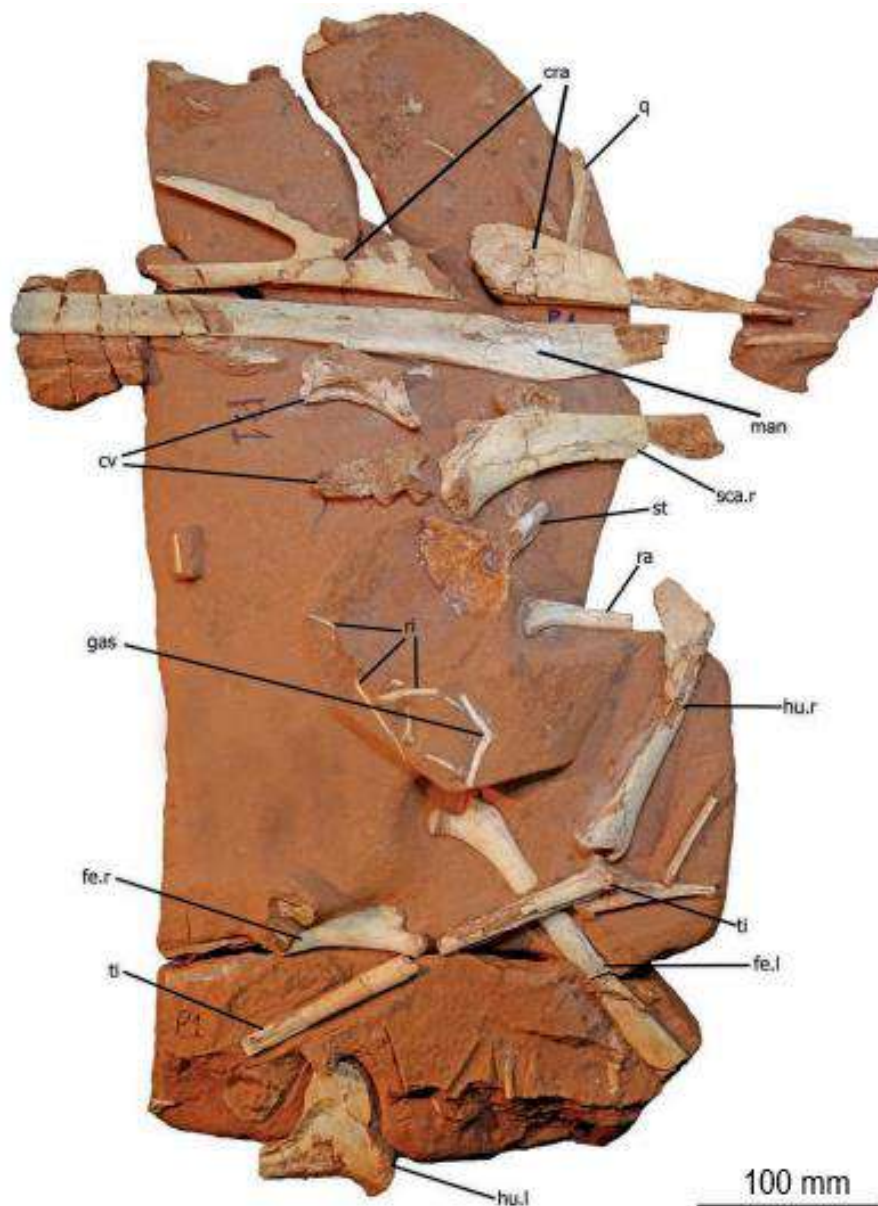


Fig. 5. Holótipo de *Keresdrakon wilsoni* (KELLNER et al., 2019) (CP.V 2069). (Modificado de Kellner et al., 2019).

Na Bacia do Araripe os pterossauros são encontrados nos calcários laminados da Formação Crato e nas concreções calcárias da Formação Romualdo (Aptiano do Grupo Santana) (NEUMANN & CABRERA, 1999). No Grupo Santana são encontradas a Formação Romualdo e a Formação Crato e são consideradas dois

ricos Lagerstätten conhecidos por apresentarem uma excepcional preservação de fósseis, contendo partes moles (ver em MAISEY, 1991), como também pela preservação tridimensional em concreções calcárias (ver em KELLNER & TOMIDA, 2000; WELLNHOFER, 1987; VELDMEIJER, 2003).

A Formação Romualdo é a unidade estatigráfica encontrada na parte superior do Grupo Santana e apresenta muitos fósseis que tendem a estar tridimensionalmente preservados, sem exibirem sinais de compactação (KELLNER, 2002). Os fósseis tridimensionais da Formação Romualdo ocorrem nas concreções carbonáticas que são encontradas encaixadas nas camadas de folhelhos que as envolvem (SARAIVA et al., 2016).

A Formação Crato caracteriza-se litologicamente por calcários finamente laminados, depositados durante o Aptiano (PONS et al. 1990), com um amplo registro de vertebrados, dentre estes, destacam-se os pterossauros que podem ser representados por crânios quase completos e ossos do esqueleto apendicular articulados, e com a preservação de tecido mole (ver em CAMPOS & KELLNER, 1997; FREY, et al., 2003; FREY, MARTILL & BUCHY, 2003; CINCOTTA, et al., 2022).

A primeira espécie de pterossauro descrita para o Grupo Santana foi *Araripesaurus castilhoi* (PRICE, 1971) (Fig. 6) proveniente da Formação Romualdo, contendo ossos de um membro anterior (PRICE, 1971). Após a descrição de *A. castilhoi*, Wellnhofer publicou uma série de espécimes de pterossauros provenientes da Formação Romualdo, nomeando espécies com base em fósseis compreendendo material craniano e pós-craniano (WELLNHOFER, 1977; 1985; 1985a; 1985b 1985c; 1987). Quatorze anos depois, Campos & Kellner (1985) descreveram *Anhanguera blittersdorffi* com base em um crânio completo, sendo o primeiro crânio completo de pterossauro proveniente do Grupo Santana (CAMPOS & KELLNER, 1985). Wellnhofer (1987) descreveu mais duas espécies, *Tropeognathus mesembrinus* e *Tropeognathus robustus*. Entretanto, com o aumento do conhecimento sobre os anhanguerídeos da Formação Romualdo, algumas novas propostas taxonômicas surgiram, inclusive realocando todas essas espécies no gênero *Anhanguera*, pois segundo Kellner (1990), não existia até então características suficientes para justificar a criação de

um novo gênero *Tropeognathus*, por apresentar basicamente as mesmas características que o gênero *Anhanguera* como, crista sagital na parte anterior do crânio, além de uma dentição formada por dentes muito grandes na parte mais distal do rostro (KELLNER & TOMIDA, 2000; KELLNER, 2006; PINHEIRO & RODRIGUES, 2017).

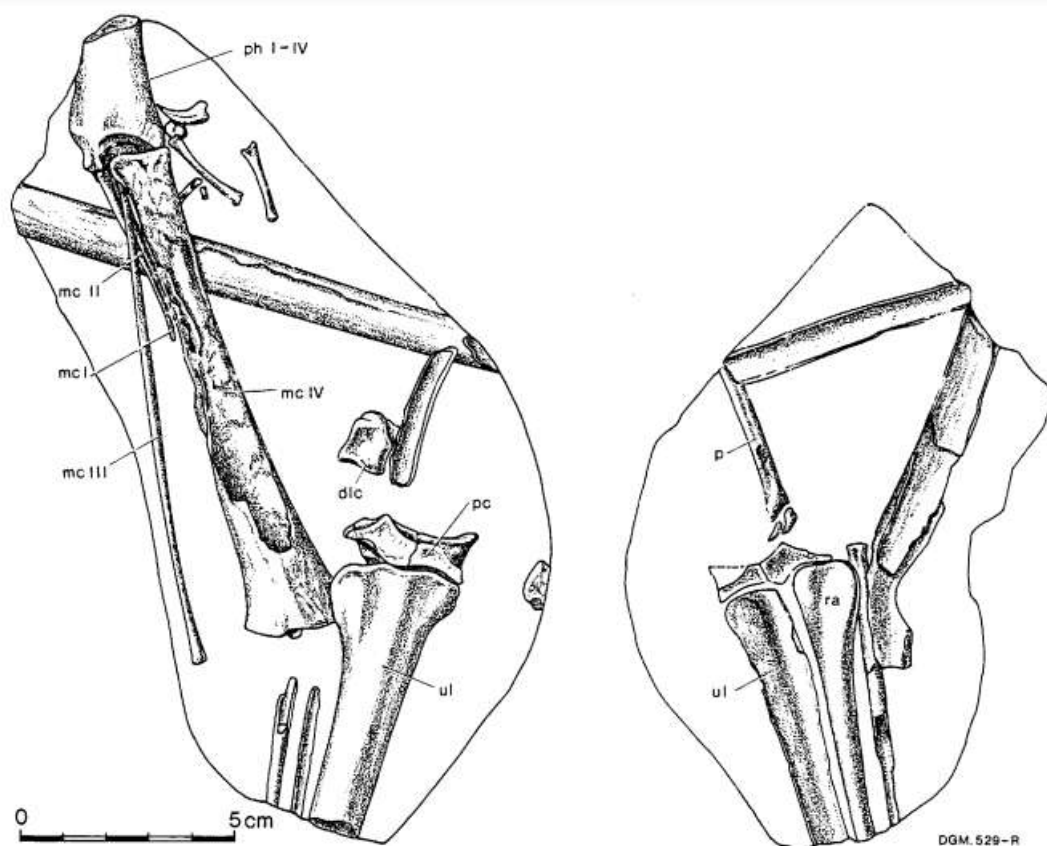


Fig. 6. Desenho esquemático do primeiro pterossauro descrito para Bacia do Araripe, proveniente da Formação Romualdo (Grupo Santana), *Araripesaurus castilhoi*. Retirado de Maisey (1991).

Embora não sejam restritos ao Brasil, os clados Anhangueridae e Tapejaridae (KELLNER, 1989) são os principais representantes de pterossauros provenientes do Grupo Santana (SARAIVA et al., 2021) (Fig. 7). Sabe-se que os crânios de pterossauros são relevantes para estudos taxonômicos, pois dependendo do grupo, através deles pode-se observar a maioria dos caracteres (WELLNHOFER, 1991a; KELLNER, 2006; KELLNER & TOMIDA, 2000).

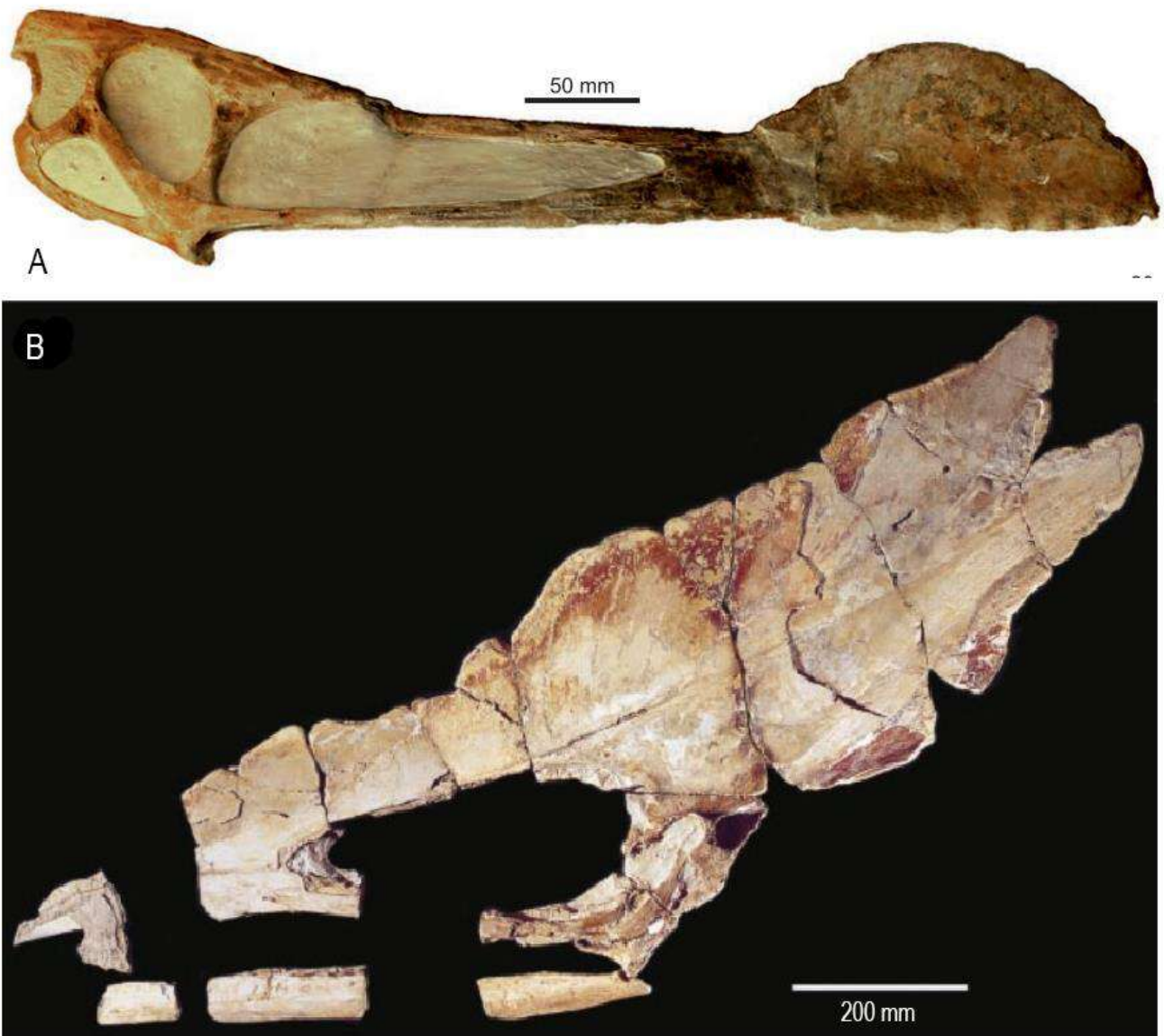


Fig. 7. A - Pterossauro Anhangueridae *Tropeognathus mesembrinus* WELLNHOFER, 1987, (BSPG 1987 I 47) da Formação Romualdo (Modificado de Holgado & Pêgas, 2020); B – Tapejaridae *Thalassodromeus sethi* Kellner & Campos, 2002, DGM 1476 R da Formação Romualdo (Modificado de Kellner e Campos, 2002).

Em Campos e Kellner (1985) descreveram o clado dos Anhangueridae como pterossauros que apresentam crista sagital na região frontal do crânio, localizada especificamente na pré-maxila, terminando antes da abertura nasoanterior. Além disso, possuem uma pequena crista sagital parietal na parte posterior do

crânio que se estende até o meio da fenestra nasoanterior. Também é característica desse grupo a expansão em forma de colher na extremidade anterior da pré-maxila e do dentário, com os dentes pré-maxilares sendo maiores do que os demais. Kellner e Tomida (2000) descreveram a espécie *Ananguera piscator* ocorrendo uma revisão detalhada onde foi constatado que a presença da crista sagital prémaxilar restrita à região frontal do crânio, sem estender-se sobre a fenestra nasoanterior, e uma crista parietal de tamanho reduzido podem ser consideradas como características distintivas (sinapomorfias) dos Anangueridae.

Holgado et. al. (2019) propuseram dois clados dentro de Anangueridae: Coloborhynchinae e Ananguerinae. O clado Coloborhynchinae (HOLGADO et al., 2019) é diagnosticado por apresentar: 1) extremidade anterior do rostro formando uma superfície plana; rostro com uma faceta deltóide mais alta que larga; 2) expansão anterior da pré-maxila quadrangular (em vista oclusal); 3) um ângulo perpendicular, em vista lateral, entre a superfície palatina defletida e o restante do palato; 4) o 3º par de alvéolos da maxila tem o dobro do tamanho do 4º par. Estas sinapomorfias só estão presentes nos seguintes táxons: *Aerodraco* HOLGADO & PÊGAS, 2020, *Coloborhynchus* OWEN, 1874, *Nicorhynchus* HOLGADO & PÊGAS, 2020 e *Uktenadactylus* RODRIGUES & KELLNER, 2008. Para o clado Ananguerinae em Holgado et al., (2019), foi elencada a seguinte sinapomorfia: ananguerídeos com o quarto dente pré-maxilar tão grande ou maior que o terceiro dente, e maior que o quinto e sexto dentes. Foram alocados 8 táxons terminais: *Caulkicephalus* STEEL et al., 2005, *Guidraco* WANG et al., 2012, *Ludodactylus* FREY et al., 2003, *Liaoningopterus* WANG & ZHOU, 2003, *Cearadactylus* LEONARDI & BORGOMANERO, 1985, *Maaradactylus* BANTIM, et al., 2014, *Ananguera* sp. (AMNH 22555), *Ananguera blittersdorffi* CAMPOS & KELLNER, 1985 e em seguida foi incluído *Amblydectes* HOOLEY, 1914.

Mais recentemente, Holgado & Pêgas (2020) incluíram mais um clado em Anangueridae, os Tropeognathinae. Pertencem ao clado Tropeognathinae os ananguerídeos que apresentam sinapomorfias como: 1) expansões laterais pré-maxilares/dentárias reduzidas (abaixo de 130% da largura da constrição pós-roseta (uma estrutura da margem lateral da pre-maxila)); 2) dentes relativamente

curtos (altura da coroa inferior a 3 vezes o diâmetro); 3) cristas pré-maxilares atingindo a ponta rostral. Neste grupo foram incluídos 4 gêneros: *Ferrodraco* PENTLAND, et al., 2019, *Mythunga* MOLNAR & THULBORN, 2008, *Siroccopteryx* MADER & KELLNER, 1999 e *Tropeognathus* WELLNHOFER, 1987. Após o trabalho de Holgado & Pêgas (2020), foram incluídos outras duas espécies dentro de Tropeognathinae: *Amblydectes crassidens* (sensu HOLGADO, 2021) e *Thapunngaka shawi* (RICHARDS et al. 2021). Dessa forma, houve uma reorganização do posicionamento filogenético nos pterossauros Anhangueridae, posicionando *Maaradactylus* como grupo irmão de *Cearadactylus*.

A espécie *Maaradactylus kellneri* (BANTIM, SARAIVA, OLIVEIRA, & SAYÃO, 2014) (Fig. 8) (reanalizada neste trabalho) foi descrita, juntamente com uma análise filogenética baseada em elementos cranianos, sendo incluída no clado Anhangueridae (Pterodactyloidea) e atualmente está inserido no clado Anhanguerinae (HOLGADO & PÊGAS, 2019). Bantim et al. (2014) apresentaram a seguinte diagnose para esta espécie: a presença de ao menos 35 pares de alvéolos no crânio; crista sagital premaxilar iniciando na extremidade anterior do crânio (rosto) e se estendendo até o 22º par de alvéolos, não cobrindo a fenestra nasoantorbital nem as coanas; crista palatina moderada, começando no 5º par de alvéolos e terminando no 13º par, que é menos desenvolvido do que em *Tropeognathus mesembrinus* (WELLNHOFER, 1987), e mais desenvolvido do que em *Anhanguera blittersdorffi* (CAMPOS & KELLNER, 1985); o palato possui formato convexo na porção anterior; as coanas não se estendem lateralmente; presença de uma elevação palatina pequena e convexa na porção anterior do crânio; o 5º, 6º e 7º alvéolos são menores que o 4º e o 8º; os alvéolos diminuem de tamanho do 9º ao 12º e aumentam do 13º ao 18º, e do 18º ao 35º, estão dispostos em trios.

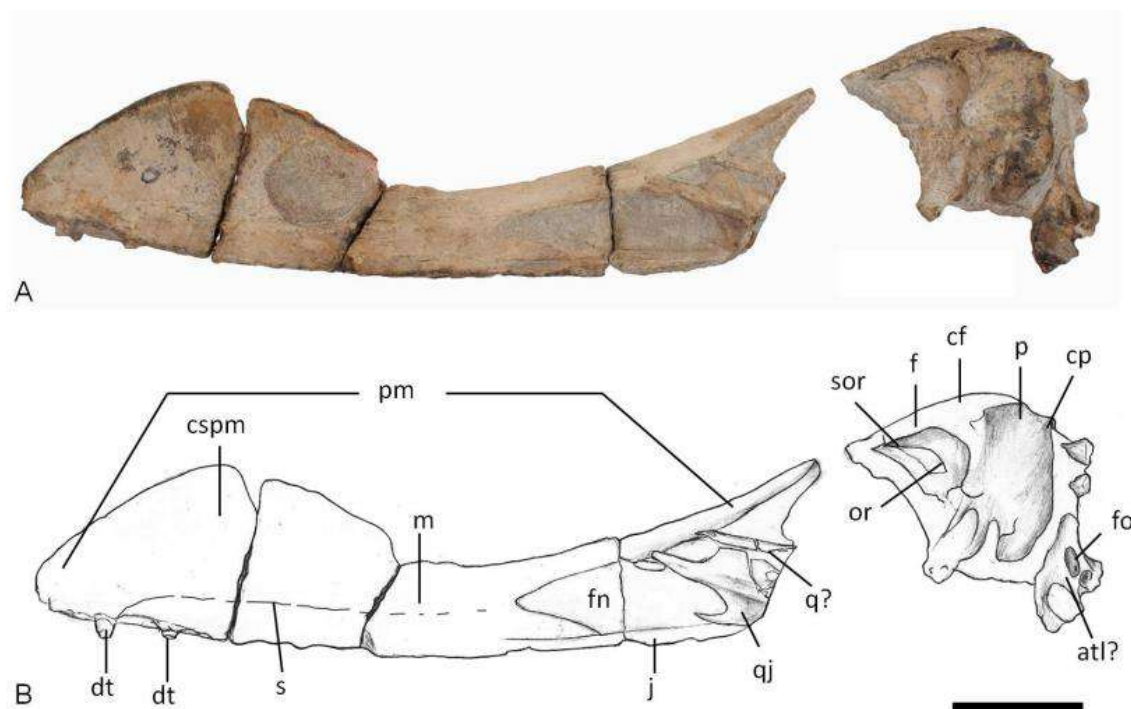


Fig. 8. A - Holótipo de *Maaradactylus kellneri* (MPSC R 2357), B – Ilustração de *M. kellneri* (MPSC R 2357). Vista lateral esquerda do crânio. Barra de escala: 100 mm. (Retirado de BANTIM et al., 2014).

Considerando que a região occipital do crânio de *Maaradactylus kellneri* não foi descrita na publicação original pela ausência de preparação, as informações anatômicas que são relevantes para possibilitar a descrição de novas feições para o táxon *M. kellneri* não foram realizadas totalmente, ficando uma lacuna para a descrição completa do táxon. Diante disso, após a adequada preparação do holótipo de *M. kellneri* (MPSC R 2357), novas informações morfológicas foram obtidas, além da adição de dados morfológicos a esta espécie de pterossauro Anhangueridae.

2. CONTEXTO GEOLÓGICO

A Bacia do Araripe está localizada entre os estados do Ceará, Piauí e Pernambuco, no Nordeste do Brasil, sendo a mais extensa dentre as bacias interiores do Nordeste do Brasil (ASSINE, 2007; ASSINE , 2014) (Fig. 9). Sob a Chapada do Araripe pode ser encontrada a sequência completa das unidades geológicas que compõem a Bacia do Araripe (CASTRO & CASTELO-BRANCO, 1999). É uma das mais importantes bacias interiores do Nordeste do Brasil, principalmente por apresentar uma jazida fossilífera excepcional do Cretáceo (VILA NOVA et al., 2011).

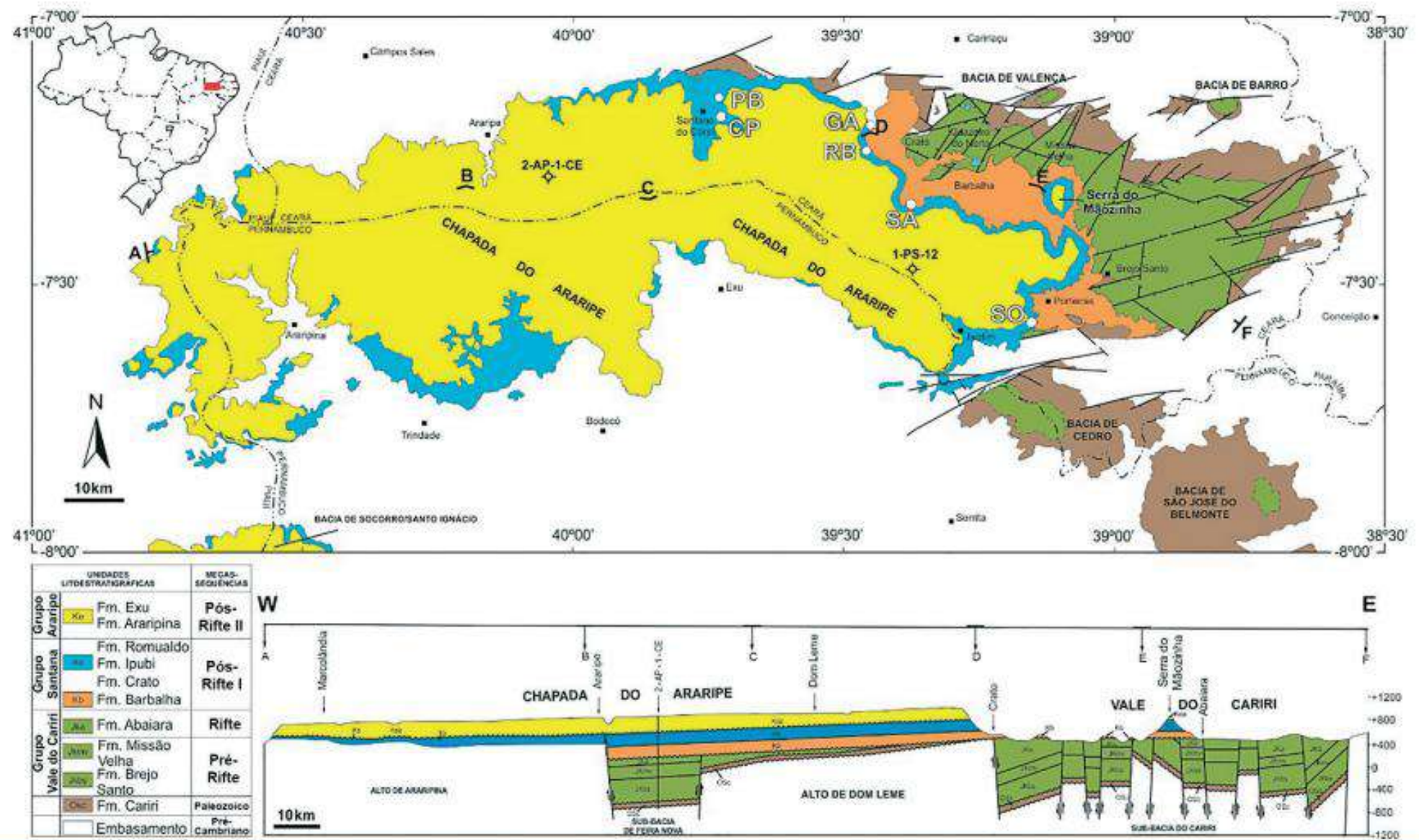


Fig. 9. Mapa geológico da Bacia do Araripe (Modificado de Assine, 2007).

Do ponto de vista paleontológico, sua principal unidade litoestratigráfica é o Grupo Santana (NEUMANN & CABRERA, 1999) que engloba as formações: Barbalha, Crato, Ipubi, Romualdo (ASSINE, 2007; ASSINE, 2014; FAMBRINI et al., 2020). Esta última unidade litoestratigráfica é constituída por folhelhos cinza-esverdeados com níveis de concreções carbonáticas, arenitos finos, calcários e raros níveis de folhelhos pirobetuminosos na base (SARAIVA, 2016).

Estas concreções calcárias preservam uma grande quantidade de fósseis pertencentes a diversos grupos de organismos, tais como plantas, invertebrados, peixes, dinossauros, tartarugas, crocodilos, lagartos e pterossauros (MAISEY, 1986; GAFFNEY, CAMPOS & HIRAYAMA, 2001; ASSINE et al., 2014; KELLNER & TOMIDA, 2000; SAYÃO et al., 2020). Esta preservação é na maioria dos casos excepcional, o que torna o material paleontológico conhecido a nível nacional e internacional (KELLNER, 2002) (Fig. 10).

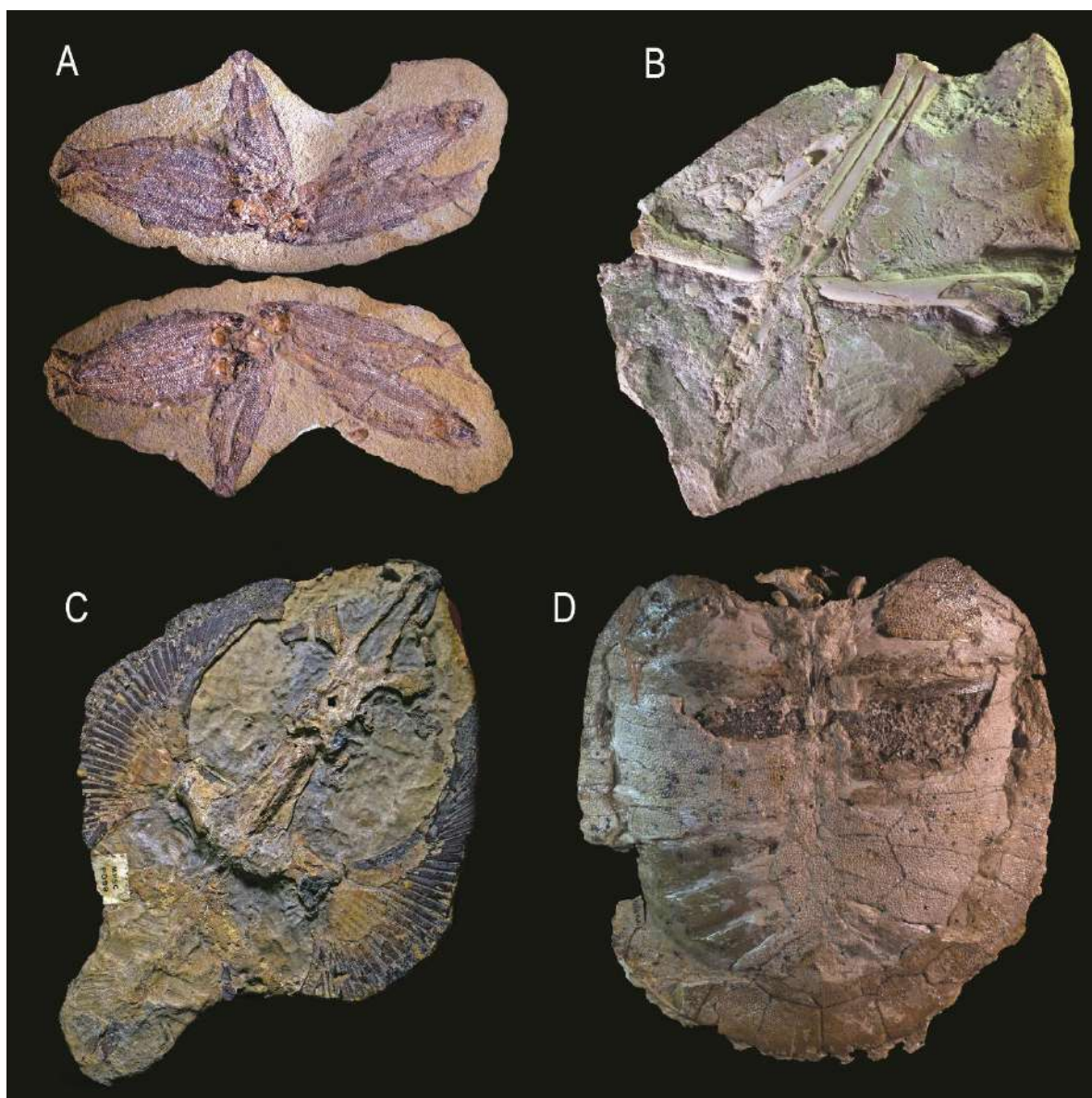


Fig. 10. Fósseis da Formação Romualdo: A – Vários peixes da espécie *Tharrhias araripis* (JORDAN & BRANNER, 1908) preservados em uma só concreção; B – Fóssil do dinossauro *Santanaraptor placidus* (KELLNER, 1999); C – Raia fóssil da espécie *Stahlija sertanensis* (BRITO, LEAL & GALLO 2013); Fóssil de tartaruga da espécie *Araripemys barretoii* (PRICE, 1973). (Modificado de Kellner & Saraiva, 2019). Espécimes fora de escala. Fotografias de Paulo César Manzing & Ronaldo Barboni.

As concreções da Formação Romualdo são compostas de calcário micrítico, finamente e fracamente laminado, concordante com as lâminas de folhelhos que as contêm (SARAIVA et al., 2007). Seu ambiente de deposição é interpretado como sendo lagunar costeiro, com periódicas incursões marinhas, como sugerem os equinóides encontrados em nível acima dos ictiólitos (SARAIVA, 2016). Ossos de pterossauros ocorrem com frequência na Formação Romualdo e representam os restos de tetrápodes mais abundantes e diversificados taxonomicamente da Bacia do Araripe (Fig. 11) (KELLNER, 1999).



Fig. 11. Crânios de pterossauros Anhangueridae encontrados na Formação Romualdo (Grupo Santana, Bacia do Araripe). A - *Anhanguera blittersdorffi* (CAMPOS & KELLNER 1985); B - *Anhanguera* sp. (WELLNHOFER, 1985); C – *Anhanguera piscator* (KELLNER & TOMIDA, 2000). (Sem escala). (Crânios A e B retirados de Bantim, 2013; Crânio C retirado de Veldmeijer et al., 2006).

A integralidade dos restos esqueléticos de pterossauros encontrados nesta unidade varia desde a preservação de indivíduos completos, até a fossilização de fragmentos isolados, que podem apresentar vários estados de articulação, inicialmente tendo sido interpretados como uma grande diversidade faunística (MAISEY, 1991; WELLNHOFER, 1996; KELLNER & TOMIDA, 2000). Embora os pterossauros tenham sido encontrados nas camadas inferiores da Formação Crato (KELLNER, 1994, FREY, 1994; SAYÃO, 2000), depósitos da Formação Romualdo contêm espécimes apresentando preservação diferente, devido a tridimensionalidade (PRICE, 1971; KELLNER, 2000).

3. OBJETIVO

3.1 OBJETIVO GERAL

Caracterizar morfologicamente o crânio de *Maaradactylus kellneri* (MPSC R 2357), especialmente a região occipital.

3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Levantar novas feições anatômicas de *M. kellneri*;
- Investigar se a região occipital de *M. kellneri* possui características distintas em relação a outros anhanguerídeos.

4. MATERIAL E MÉTODOS

Para a realização deste trabalho foi utilizado o espécime MPSC R 2357, proveniente da coleção de paleovertebrados do Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens (anteriormente, Museu de Paleontologia de Santana do Cariri),

espécime que representa o holótipo de *M. kellneri*. Para isso, foram utilizados o espaço e os equipamentos do Laboratório de Paleontologia da Universidade Regional do Cariri (LPU - URCA), que se deu em quatro etapas descritas abaixo.

4.1. Levantamento bibliográfico

Antes de se iniciar a nova preparação do espécime MPSC R 2357, houve uma pesquisa bibliográfica no intuito de adquirir informações sobre a anatomia craniana em pterossauros do clado Anhangueridae. Esses dados, facilitaram o desenvolvimento da preparação do espécime MPSC R 2357, como também o entendimento sobre como os ossos poderiam estar preservados por dentro da rocha matriz (Fig. 12), evitando assim quaisquer imprevistos durante a preparação. Trabalhos sobre filogenia dos pterossauros foram pesquisados para um melhor entendimento sobre o posicionamento filogenético de grupos próximos ao gênero *Maaradactylus*.



Fig. 12. Lateral esquerda do crânio de *Maaradactylus kellneri* contendo porção occipital antes da preparação. Escala 10 mm. (Foto: Borja Holgado).

4.2. Preparação química e mecânica

Inicialmente foi utilizada a preparação mecânica na porção occipital de *Maaradactylus kellneri*, seguindo a metodologia de May et al., (1994) e Silva e Kellner (2006). Na primeira fase da preparação, havia bastante rocha matriz sobre a região occipital (Fig. 13), sendo necessário o auxílio de uma caneta pneumática modelo Paleo Tools® ME – 9100. Este equipamento é específico para preparação de fósseis e contém acoplado ao corpo da caneta uma ponteira de aço que faz movimentação a partir do ar que é lançado pelo motor compressor modelo SCHULZ-PROCSV10/100 (Fig. 14).



Fig. 13. Visão lateral direita da região occipital de *Maaradactylus kellneri*, com detalhe da vértebra cervical 3, antes da preparação. Sem escala. (Foto: Borja Holgado).



Fig. 14. Equipamento de preparação mecânica utilizado neste trabalho: A - caneta pneumática, B - ponteira de aço; C - motor compressor de ar. (Fonte: paleotools.com/me-9100).

Após parte da rocha matriz ter sido debastada de forma mecânica, alguns ossos encontravam-se proeminentes sob o sedimento. Neste momento houve a necessidade de se aplicar Paraloid® B-72/ Acryloide B-72 (um copolímero de etilmetacrilato, solúvel em acetona) a 3% e após, 10% (Fig. 15). O procedimento de aplicação do Paraloid® B-72, aumenta a capacidade de controle da preparação do fóssil, pois a concentração de 3% consegue penetrar nas micro-aberturas ósseas e a concentração de 10% confere uma proteção superficial do material. Este procedimento foi repetido durante todo o processo de preparação, até a remoção total de todo sedimento.

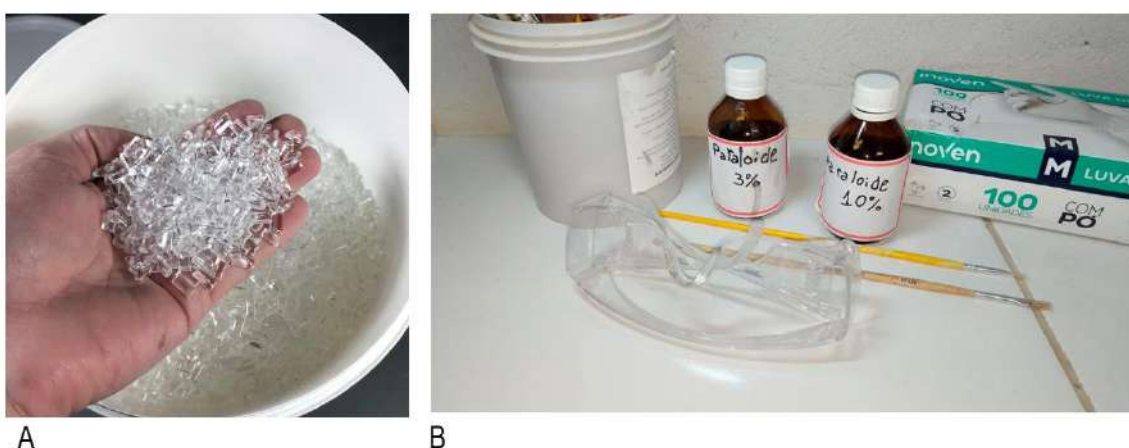


Fig. 15. A- Paraloid® B-72 em estado sólido antes de ser dissolvido em acetona; B – Duas soluções de Paraloid® B-72 já dissolvido em acetona com porcentagem de 3% e 10%.

Em alguns estágios da preparação, houve a necessidade de aplicação do ácido acético diluído em água, com a porcentagem de 10%, utilizando a metodologia de Toombs & Rixon (1949), para o desgaste da rocha em áreas de difícil acesso com a utilização do método mecânico. A utilização Paraloid® B-72 e massa acrílica diretamente nos ossos do crânio foi essencial para que o ácido acético não corroesse o fóssil e somente a rocha. A massa acrílica é um composto maleável que não reage com ácidos, sendo capaz de cobrir os ossos, obtendo controle da preparação (Fig. 16). Para minimizar os efeitos do ácido, a neutralização foi feita por imersão em água corrente, em períodos de 24 horas. Ao final da preparação foi possível identificar várias estruturas ósseas. Quando a rocha matriz já estava escassa na área occipital de *Maaradactylus kellneri*, foi observado que a vértebra atlas estava articulada ao áxis. Essas vértebras

encontravam-se à esquerda do côndilo occipital, sendo que na parte posterior do atlas, era possível observar o áxis.



Fig. 16. Uma das etapas da preparação química utilizando massa de modelar para obter o controle da reação do ácido acético. Antes da aplicação da massa de modelar, o material já estava coberto por Paraloid® B-72 e isso é uma forma do ácido corroer apenas o sedimento e não o fóssil. A – Aplicação de massa de modelar para isolar a área a ser preparada com ácido acético; B – Parte do opistótico direito, coberta por sedimento; C , D – Aplicação de ácido acético na estrutura coberta por rocha matriz.

A preparação mecânica foi retomada nas vértebras ainda articuladas, possibilitando o desprendimento do crânio sem danificá-las. Em seguida, a região occipital continuou sendo preparada com a caneta pneumática até que sobrasse apenas o mineral (calcita) que incrustava partes da região occipital de *M. kellneri*. Posteriormente, as vértebras foram preparadas com um tipo de caneta pneumática de menor abrasão, modelo Paleo Tools ® Micro Jack 4, até que o sedimento foi totalmente retirado das vértebras.

4.3. Descrição e comparação

Após a preparação o espécime foi fotografado, medido comprimento e ângulo dos ossos, utilizando software *ImageJ* (RUEDEN, et al., 2021). Em seguida foram realizadas comparações com outros espécimes descritos na literatura, tomando em conta a literatura atual do clado Anhangueria pertencente a Fm. Romualdo. A descrição e identificação das estruturas ósseas deste trabalho, foram baseadas em Kellner & Tomida (2000), Bennet (2001) e Wellnhofer (1991).

5. RESULTADOS E DISCUSSÃO

5.1 Sistemática paleontológica

Pterosauria Kaup, 1834

Pterodactyloidea Plieninger, 1901

Ornithocheiroidea Seeley, 1870 *sensu* Bennett (1994)

Lanceodontia Andres et al., 2014

Anhangueria Rodrigues & Kellner, 2013

Anhangueridae Campos & Kellner, 1985

Anhanguerinae Campos & Kellner, 1985 *sensu* Holgado et al., 2019

Maaradactylus Bantim et al., 2014

Maaradactylus kellneri Bantim et al., 2014

Holótipo: Crânio parcialmente completo, complexo atlas-áxis e terceira cervical depositado na coleção do Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens (MPSC R 2357), Santana do Cariri - CE. Uma réplica antes da preparação da região occipital encontra-se depositada no Laboratório de Biodiversidade do Nordeste, Centro Acadêmico de Vitória/UFPE, Vitória de Santo Antão – PE.

Estrato típico: Preservado em uma concreção calcária típica da Formação Romualdo, Grupo Santana (Aptiano/Albiano) da Bacia do Araripe.

Proveniência geográfica: Foi coletado no sítio São Gonçalo, a cerca de 1 km de Santana do Cariri – CE (07° 10' 54" S 39° 43' 06" W e UTM 926286, com 596m de altitude).

Diagnose revisada: Em Bantim (2014), *Maaradactylus kellneri* foi descrito e pôde ser distinguido de outros Anhanguerinae pelas seguintes autapomorfias e combinações exclusivas de caracteres: 1) Crista sagital pré-maxilar iniciando-se na região anterior do crânio (rostro) e se estendendo até o 22º par de alvéolos, não recobrando a fenestra nasoanterorbital nem as coana; 2) Presença de 35 pares de alvéolos superiores; 3) Crista palatina moderada que se inicia no 5º par de alvéolos e termina no 13º par; 4) Elevada expansão da pré-maxila em forma de colher; 5) Palato com formato convexo na porção rostral; 6) Coana não se estendendo lateralmente; 7) Pequena elevação convexa do palatino; 8) Presença de 5º, 6º e 7º alvéolos menores do que o 4º e o 8º, diminuindo seu diâmetro a partir do 18º par agrupando-se de três em três. As novas autapomorfias diagnosticadas são: 9) Crista sagital pré-maxilar relativamente longa e alta, estando mais baixa que o ponto mais alto do crânio (localizado na região occipital); 10) Placa supraoccipital pontiaguda no ponto mais alto, tendo angulação de 83 graus; 11) Fenestra pós-temporal em formato de “gota” formando angulação oblíqua; 12) Crista supraoccipital terminando na borda do forame magno; 13) Complexo atlas-áxis robusto, contendo a porção superior do espinho neural alongada e direcionada posteriormente com angulação de 83 graus; 14) Espinho neural da terceira vértebra cervical relativamente baixo contendo inclinação direcionada a região posterior de 50 graus.

5.2 Descrição e comparação

O material estava preservado em 5 concreções, que unidas, antes de serem preparadas, formavam um contorno quase completo do crânio. O espécime está preservado tridimensionalmente como o tipo de fossilização comumente encontrada nas concreções calcárias da Formação Romualdo (MAISEY, 1991). O espécime é composto por um crânio que apresenta uma crista sagital pré-maxilar alta e longa, terminando antes do início da fenestra nasoanterorbital (Fig. 17). Em sua dentição, *M. kellneri* compreende 35 pares de alvéolos, notando-se uma gradual separação à medida que se avança para a porção posterior, conforme descrito em Bantim (2013) (Fig. 18). A maxila apresenta-se incompleta sugerindo a possibilidade de uma dentição maior. Além disso, o crânio exibe uma sutura frontal não fusionada, indicando um tamanho maior em relação a alguns adultos do mesmo grupo taxonômico em estágio de desenvolvimento semelhante.

Em visão ventral (Fig. 19), situado na porção anterior, o crânio adquire uma forma semelhante a uma colher, com a parte frontal mais arredondada (Fig. 20) e abrigando o primeiro par de alvéolos e os alvéolos subsequentes estão localizados ao longo da maxila (BANTIM et al., 2014).

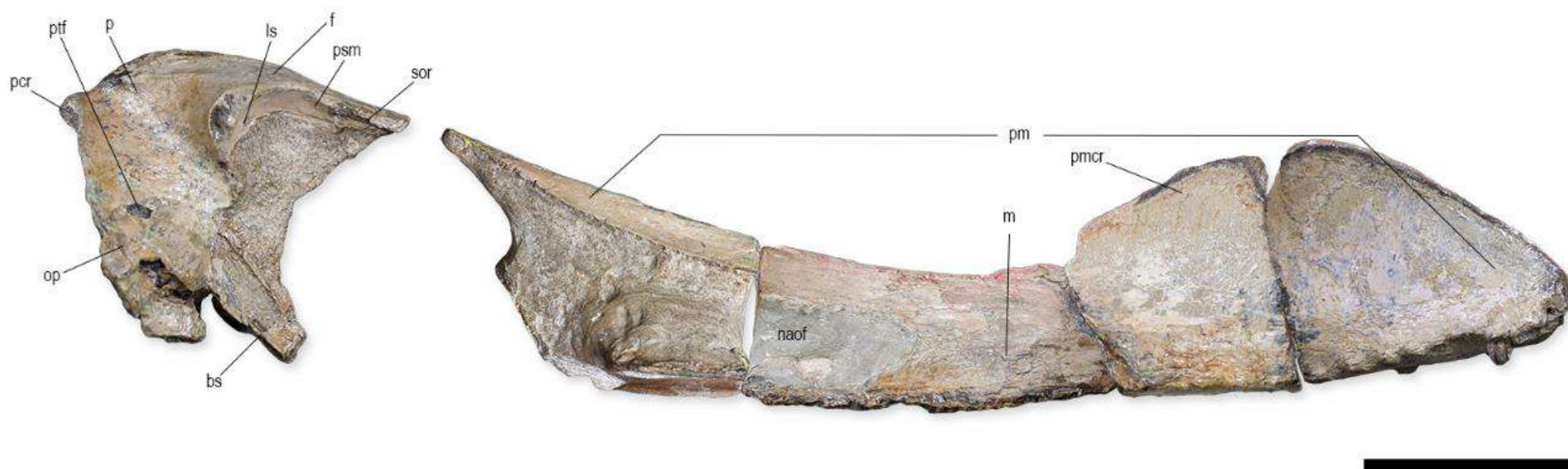


Fig. 17. Crânio do *Maaradactylus kellneri* em visão lateral direita. Escala 100 mm.

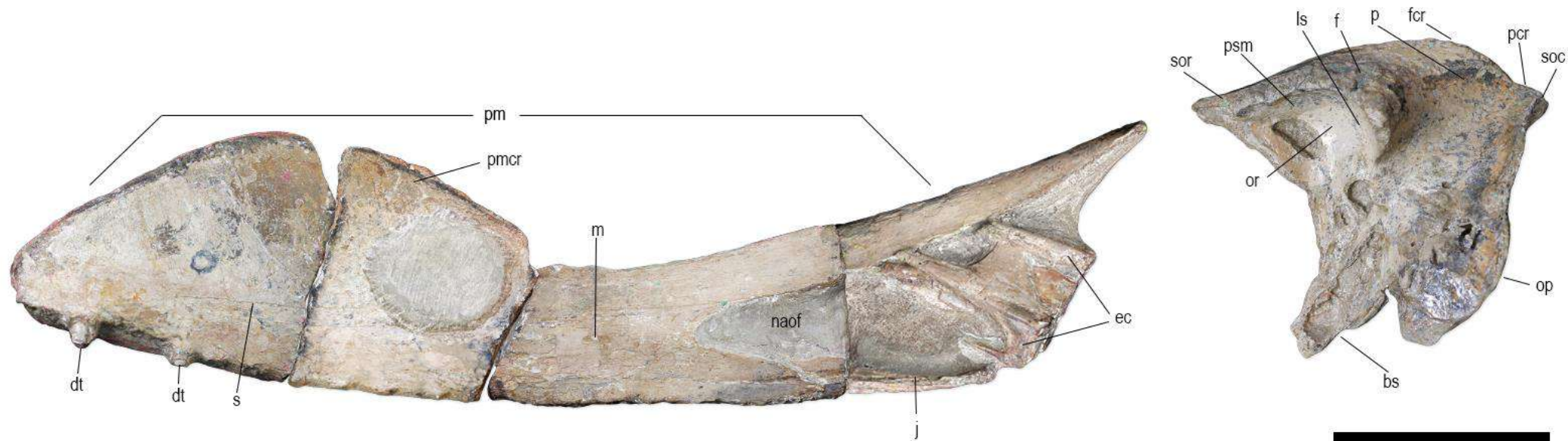


Fig. 18. Crânio do *Maaradactylus kellneri* em visão lateral esquerda. Escala 100 mm.

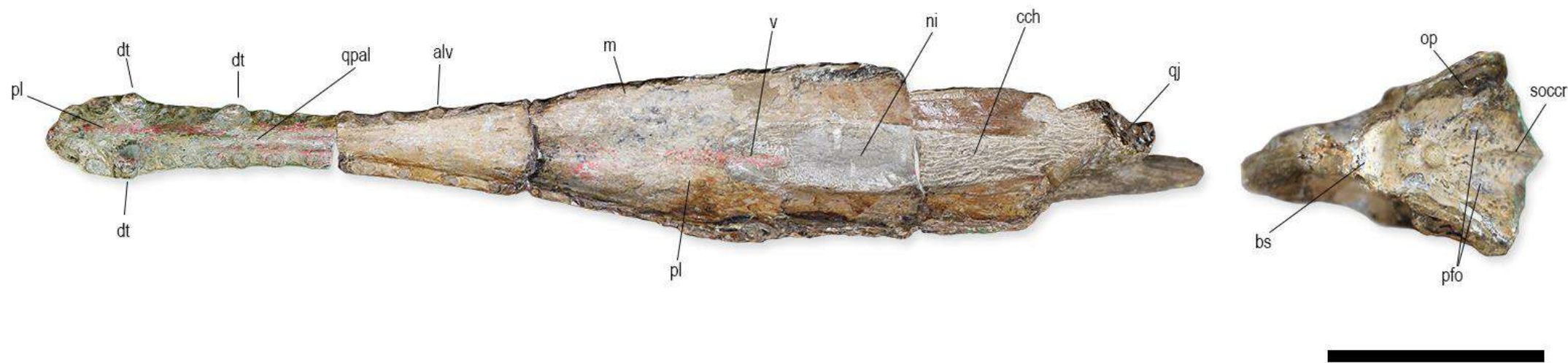


Fig. 19. Crânio do *Maaradactylus kellneri* em visão ventral. Escala 100 mm.

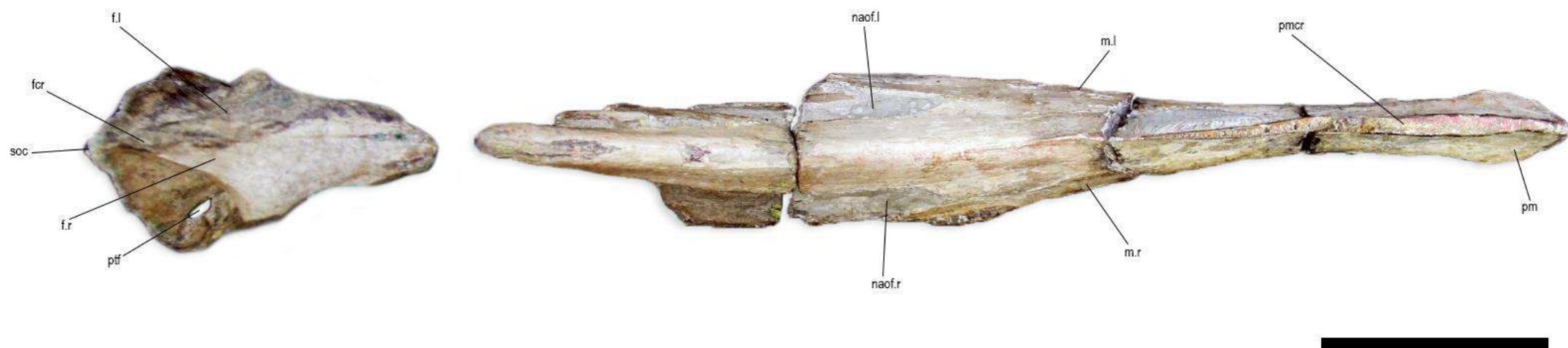


Fig. 20. Crânio do *Maaradactylus kellneri* em visão dorsal. Escala 100 mm.

Pré-maxila

Em *M. kellneri* (MPSC R 2357) é possível a visualização da sutura que trata-se de uma notável ranhura que indica o contato entre a pré-maxila e as maxilas (Fig. 21) (ver KELLNER & TOMIDA, 2000). Bantim et al. (2014) descrevem que em *Maaradactylus kellneri* a sutura entre a pré-maxila e as maxilas, inicia-se no 6º par de alvéolos e se estende até a margem superior da fenestra nasoanterior orbital. Esta estrutura também está presente em outros pterossauros Anhanguerinae como em *Anhanguera sp.* (BSP 1982 190) (WELLNHOFER, 1985) e *Anhanguera piscator* (NSM-PV 19892) (KELLNER & TOMIDA, 2000), tendo sido descrita como a sutura entre a pré-maxila e a maxila (ver WELLNHOFER, 1991b; KELLNER & TOMIDA, 2000). A margem anterior da pré-maxila de *M. kellneri* é arredondada, formando com a crista sagital um ângulo de 90°, diferente portanto dos Coloborhynchinae *Coloborhynchus clavirostris* (OWEN, 1874) e *Uktenadactylus wadleighi* (LEE, 1994), por apresentarem a margem anterior achatada na parte anterior, formando quase um ângulo reto.

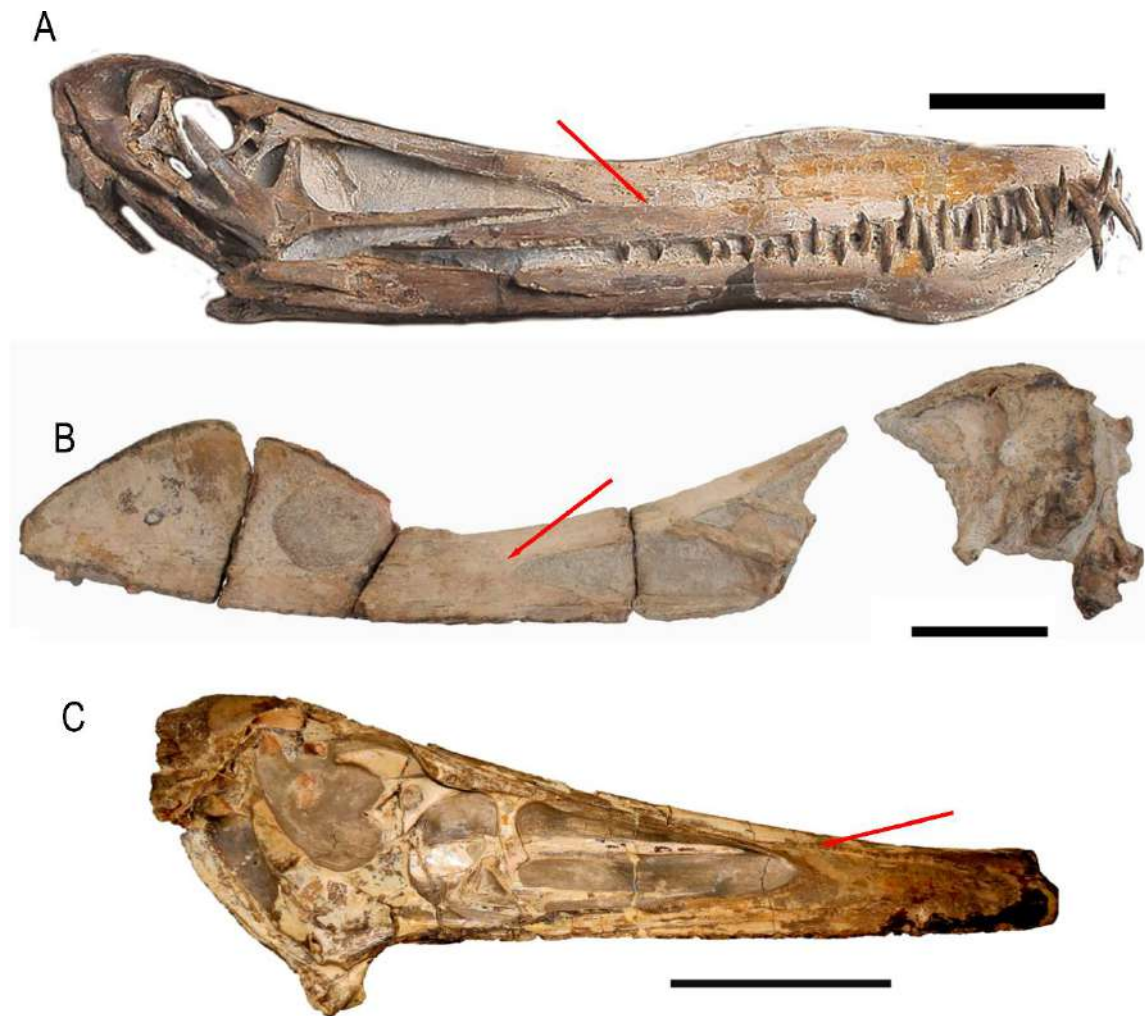


Fig. 21. Sutura entre a pré-maxila e as maxilas em crânios de Anhanguerinae, indicada pelas setas vermelhas. A – *Anhanguera piscator* (Escala: 100 mm); B - *Maaradactylus kellneri* (Escala: 100mm); C – *Anhanguera sp.* (BSP 1982 I 90) (Escala: 50 mm). (Retirado de Bantim et al., 2014).

Na extremidade rostral, *M. kellneri* apresenta uma crista pré-maxilar sagital com 113 mm de altura, estando mais baixo do que o ponto mais alto do crânio (região parietal). As bordas anteriores estendem-se lateralmente e formam um aspecto triangular (ver BANTIM et al., 2014). Essa crista inicia-se no primeiro par de alvéolos (extremidade mais anterior do rostro) e se estende até pelo menos o 22º par de alvéolos da pré-maxila com cerca de 285 mm, diferente, portanto, de

Tropeognathus mesembrinus (BSPG 1987 I 46) (WELLNHOFER, 1987), outro gênero que apresenta uma crista pré-maxilar sagital localizada anteriormente no crânio se estendendo até o 9º alvéolo (Fig. 22). Ainda, em *M. kellneri*, uma expansão na pré-maxila em forma de colher é apresentada como nos outros pterossauros Anhangueridae.

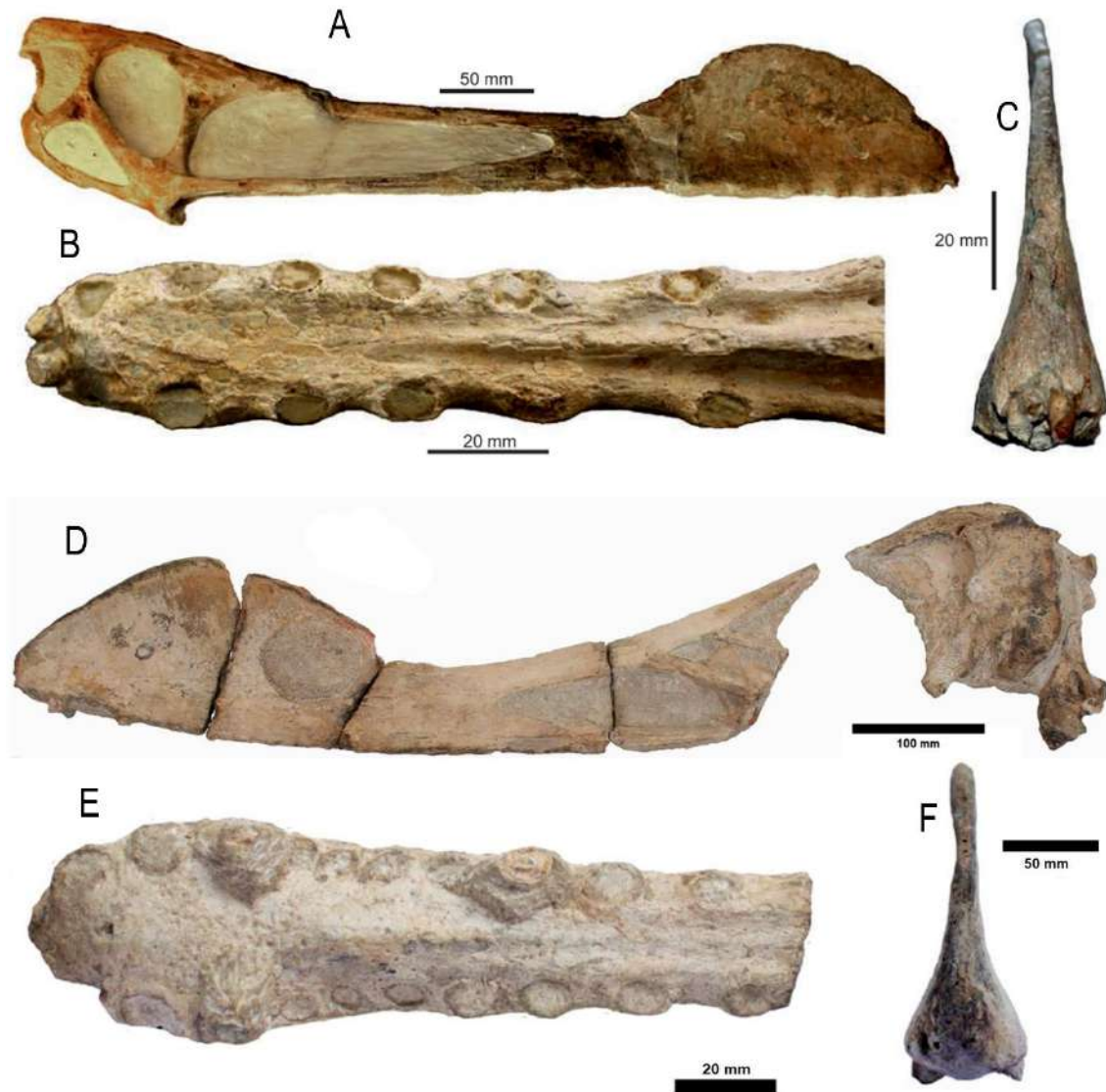


Fig. 22. Diferença entre o início e fim da crista sagital pré-maxilar entre os *T. mesembrinus* e *M. kellneri*, mostrando os alvéolos. A – visão lateral direita de *T. mesembrinus*; B – visão ventral da parte anterior da maxila de *T. mesembrinus*; C – Visão da parte anterior do crânio de *T. mesembrinus* (Modificado de Holgado & Pêgas, 2020); D – visão lateral esquerda de *M. kellneri*; E – visão ventral da parte anterior de *M. kellneri*; F – visão anterior do crânio de *M. kellneri* (Modificado de Bantim, 2013).

Maxila

A maxila é alongada, com cerca de 405 mm, e compõe uma porção significativa da parte ventral do crânio. Embora esteja bem preservada, essa estrutura apresenta uma leve compressão no lado direito devido ao processo de fossilização. Isso causou um deslocamento da maxila abaixo da fenestra nasorbital direita, resultando em sua sobreposição mais concava nesta área, ocasionando um leve encurtamento. Em sua margem ventral é ligeiramente curvada dorsalmente, começando aproximadamente no início da expansão da pré-maxila, na altura do 5º dente, como observado também em *Anhanguera spielbergi* (RGM 401 880) (VELDMEIJER, 2003), *Anhanguera* sp. (BSPG 1982 190) (WELLNHOFER, 1985) e *Anhanguera piscator* (NSM-PV 19892) (KELLNER & TOMIDA, 2000). Em vista ventral é possível visualizar o palatino em formato convexo, a abertura ventral da fenestra nasoanterorbital e a elevação do palato, que se torna mais evidente na porção rostral da pré-maxila, entre o 5º e 8º dentes.

Fenestra nasoanterorbital

A fenestra nasoanterorbital, assim como na maioria dos demais Pterodactyloidea (PLIENINGER, 1901), ocupa uma parte considerável do crânio, chegando a cerca de 40% da porção do crânio. Seu comprimento total é de 100 mm e sua altura máxima de 109 mm. Em vista ventral, a fenestra está parcialmente preservada, com seus limites distorcidos, devido ao deslocamento da maxila, jugal e palatino.

Supraorbital

O supraorbital é uma fina lâmina óssea dorsoventralmente achatada, que constitui o menor elemento ósseo na região dorsal do crânio. Este osso tem uma forma triangular e sobrepõe-se a parte caudal do pré-frontal recoberto pelo frontal. O contato entre este osso e a pré-maxila não está preservado em *Maaradactylus kellneri*.

Frontal

Ao longo da linha mediana, os frontais não estão fusionados. A sutura medial entre os lados esquerdo e direito está bem desenvolvida, formando um sulco raso que segue entre os parietais em direção posterior. A superfície de contato do frontal com os pós-orbitais está ausente e não pode ser observada. Na região posterior do crânio possui uma pequena crista em contato com o parietal, formando a crista fronto-parietal. A extensão exata desta crista não pode ser determinada neste espécime, no entanto apresenta variação de tamanho e robustez na crista sagital das diferentes espécies de Anhanguerinae e Tropeognathinae. É bastante desenvolvida em *Anhanguera blittersdorffi* e *Anhanguera sp.* (MN 4735-V), é mais alongada em *Anhanguera sp.* (BSP 1982 I 90) e curta em *Anhanguera piscator* e *Anhanguera spielbergi*.

Dentição

M. kellneri possui 35 pares de alvéolos superiores preservados dos quais apenas 3 apresentam dentes. Na parte anterior do crânio, os alvéolos estão bem conservados, mas à medida que se direcionam para a porção ventral da fenestra nasoanterorbital, principalmente no lado esquerdo, estão parcialmente intemperizados. Alcançam até a porção medial da fenestra nasoanterorbital. De uma maneira geral os alvéolos são orientados ventralmente, exceto o primeiro par que é orientado anteriormente. No lado direito do crânio 35 alvéolos estão presentes, com o primeiro e o quarto dente parcialmente preservados. No lado esquerdo, devido a superfície óssea se encontrar erodida, apenas 32 alvéolos estão preservados. Desses apenas o primeiro, quarto e nono alvéolos apresentam dentes, os primeiros dentes estão quebrados em sua base, e o quarto e nono estão quebrados medialmente. O primeiro alvéolo é de tamanho bastante reduzido (5 mm), similar a forma presente em Anhangueridae. O terceiro e o quarto são os maiores alvéolos (12 mm e 13 mm respectivamente). O segundo alvéolo é menor do que o terceiro e o quarto. Três alvéolos menores de diâmetro similar estão presentes após o quarto alvéolo. A partir do oitavo alvéolo, os dentes aumentam seu diâmetro e diminuindo novamente a partir do 18º alvéolo. A partir do 18º alvéolo, a sua dentição apresenta um diâmetro pequeno até o fim da

maxila, se dispondo em agrupamentos de três em três. O padrão do diastema mostra um aumento contínuo da largura posteriormente.

Maaradactylus kellneri apresenta o maior número de alvéolos de todos os Anhangueridae. Dos pertencentes ao clado Anhanguerinae as espécies que mais se aproximam a *Maaradactylus kellneri* são *Anhanguera blittersdorffi* que apresenta uma variação com 26 pares no holótipo (MN 4805-V) e 22 no espécime referido (n. 40 Pz-DBAV-UERJ).; seguido de *Anhanguera sp.* (BSP 1982 I 90) e *Anhanguera piscator* que possuem 20 pares. *Anhanguera spielbergi* e *Anhanguera sp.* (espécime SAO 16494) apresentam ainda menos alvéolos, com 18 pares cada. Em *Cearadactylus? ligabuei* são 22 pares, enquanto que em *Cearadactylus atrox* são 16 pares. Ainda, com a menor dentição está *Tropeognathus mesembrinus* (BSPG 1987 I 46) que possui apenas 14 pares de alvéolos.

Palatino

O palato está em contato lateralmente com a maxila e posteriormente limita as coanas. Mais anteriormente apresenta uma quilha sagital relativamente suave, que se inicia no 5º alvéolo e termina no 12º alvéolo. Outras espécies de Anhangueridae também apresentam esta estrutura tais como *Anhanguera blittersdorffi*, cuja quilha sagital palatina se estende posteriormente, até a borda anterior das coanas e anteriormente até a expansão da pré-maxila, desaparecendo entre o 4º e 5º alvéolos. *Anhanguera sp.* (BSP 1982 I 89) também possui uma pequena quilha no palato, que se inicia no 9º dente e termina no 12º alveolo. Em *Anhanguera sp.* (BSP 1982 I 89) a quilha palatina é mais evidente no 6º alvéolo e em *Anhanguera spielbergi* é mais tênue, se posicionando entre o 5º e 10º alvéolos. Em *Tropeognathus mesembrinus* e *Cearadactylus atrox* a quilha do palato é bastante elevada, sendo a maior dentre os Anhangueridae.

Ectopterigoide

Anteriormente em Bantim et al. (2014), essa área era identificada como o quadrado-jugal, desempenhando o papel de formar a base inferior da fenestra nasoanterorbital, da órbita e da abertura temporal. No entanto, neste estudo essa região foi reavaliada e identificada como a porção direita do ectopterigóide, que se encontra anatomicamente fundida de forma sólida à porção ventral do quadrado-jugal (WELLNHOFER, 1985). Nesta região pode-se observar, formando o palato, aberturas pós-palatinas quase circulares e fenestras subtemporais quadradas separadas pelos ectopterigóides (CAMPOS & KELLNER, 1985; WELLNHOFER, 1991). Em *M. kellneri* essa porção óssea foi fragmentada e preservada sobre a porção posterior da fenestra nasorbital, podendo haver mais ossos irregulares do crânio sob o ectopiterigoide.

A porção em vermelho não é mais reconhecida como jugal, mas como possível ectopterigoide (Fig. 23). Essa mudança é essencial para algumas interpretações filogenéticas até o momento (exemplo, HOLGADO et al., 2019; KELLNER et al., 2019; PÊGAS et al., 2019; 2022; HOLGADO & PÊGAS, 2020; CERQUEIRA et al., 2021; HOLGADO et al., 2021) que recuperaram *Maaradactylus kellneri* e *Cearadactylus atrox* em um mesmo clado. Consequentemente, essa reinterpretação deverá ter impactos significativos na compreensão da relação entre *C. atrox* e *M. kellneri*.

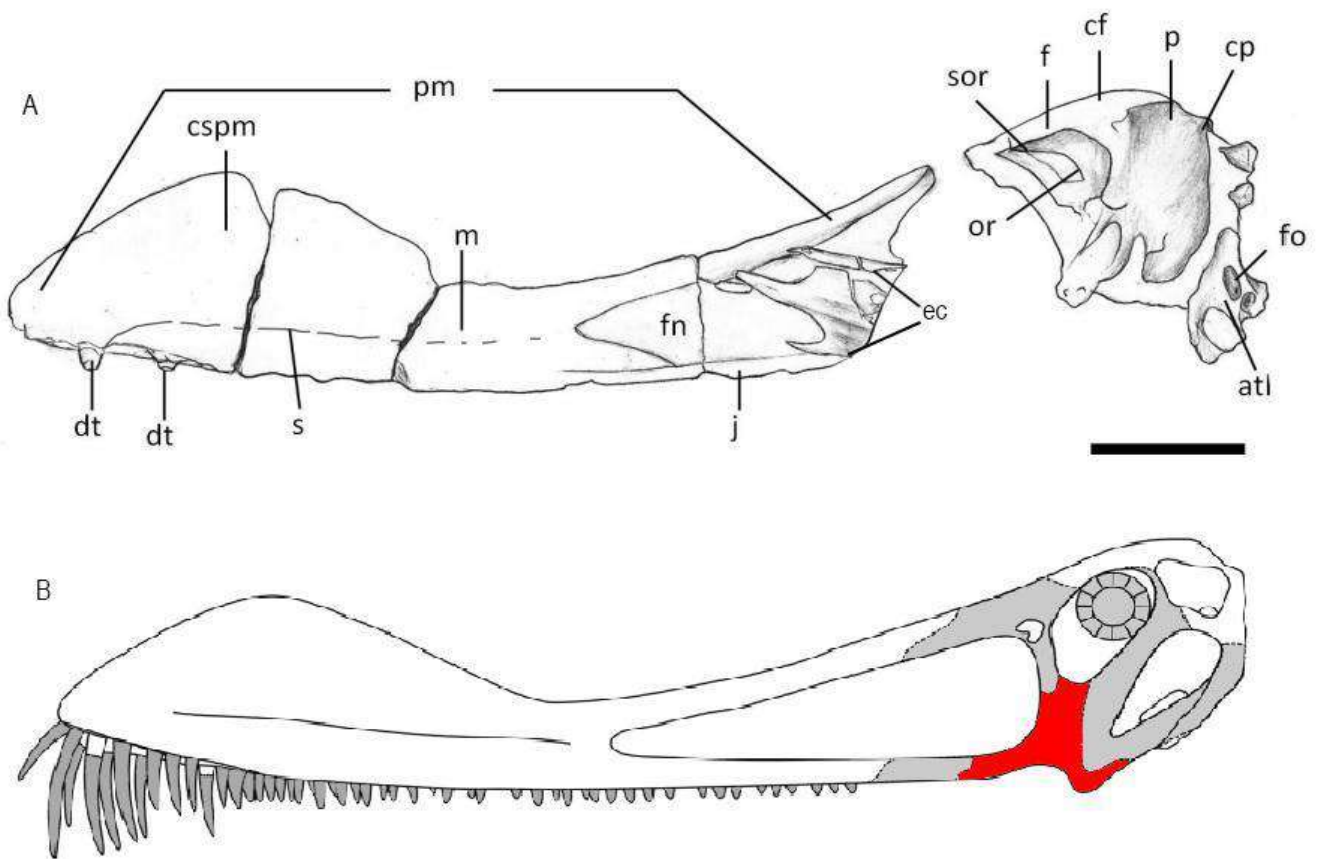


Fig. 23. A - *M. kellneri* em visão lateral direita, apresentando o ectopterygoide como nova descrição de estrutura preservada. B - A área em vermelho destaca a reinterpretação do quadrado-jugal em ectopterygoide apresentada neste trabalho. (Escala: 100 mm). (Modificado de Bantim, 2013).

Occipital

Supraoccipital

Em *Maaradactylus kellneri* a região occipital está completa, contendo o supraoccipital e opistótico direito e esquerdo preservados. Nas partes laterais do opistótico de *Maaradactylus kellneri*, houve incrustação de mineral (calcita), dificultando a observação neste local (Fig. 24). O supraoccipital de *Maaradactylus kellneri* possui uma forma bastante triangular e foi medido a angulação da borda óssea a partir do forame pneumático até a porção mais alta. Esta placa óssea é subdividida medialmente por uma crista proeminente que fornece grandes áreas para a fixação de fortes músculos do pescoço (WELLNHOFER, 1987; BANTIM, et al., 2014). Ao comparar esta região do crânio de *M. kellneri* com outros Anhangueridae, nota-se uma grande variação morfológica. Em *Caulkicephalus trimicrodon* (IWCMS 2002.189) (STEEL et al., 2005) a porção occipital não foi preservada, impossibilitando uma comparação morfológica. *Guidraco venator* (IVPP V17083) (WANG et al., 2012) é representado por um crânio achatado lateralmente, onde observa-se apenas o lado direito da porção externa do supraoccipital, sendo possível se observar um pequeno detalhe, da parte mais alta e interna do que possivelmente é a crista supraoccipital. A parte externa da borda direita do supraoccipital de *Guidraco venator* é de difícil visualização, possuindo 19,861 mm. O holótipo de *Ludodactylus sibbicki* (FREY, MARTILL & BUCHY, 2003) (SMNK PAL 3828) está preservado em uma placa de calcário laminado, sendo visível apenas o lado direito do crânio e não é possível se observar o supraoccipital. O espécime de *Liaoningopterus gui* (WANG & ZHOU, 2003) (IVPP V 13291) está preservado sem a porção posterior do crânio e seus caracteres de diagnose se detém apenas a parte anterior do crânio, impossibilitando também uma comparação morfológica. Em *Anhanguera* sp. (AMNH 22555) (PINHEIRO & RODRIGUES, 2017) na visão occipital, apenas a placa supraoccipital e o opistótico direito estão razoavelmente preservados.

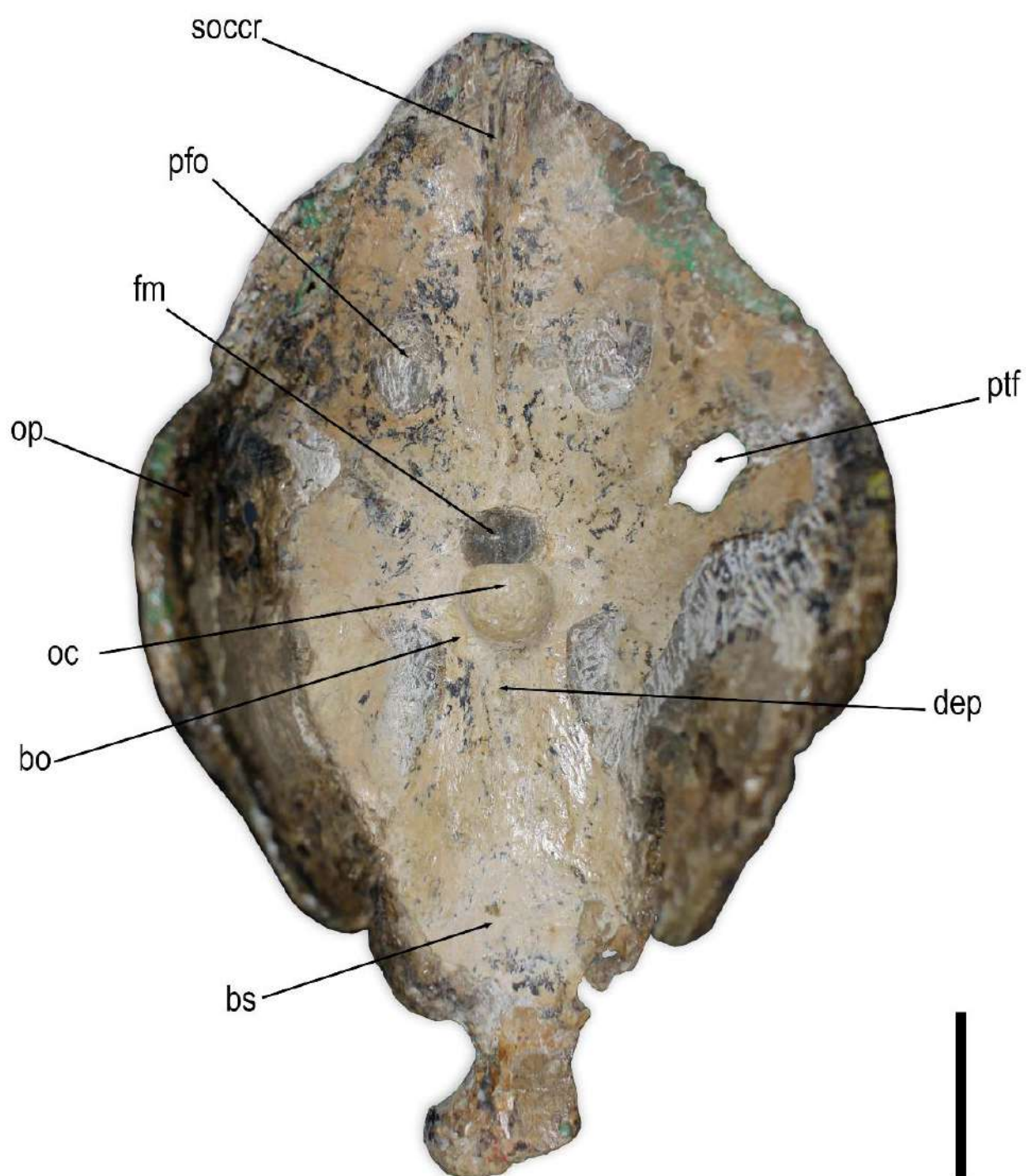


Fig. 24. Visão da região occipital em *M. kellneri*. (Escala 20 mm).

Em *Tropeognathus mesembrinus* (BSP 1987 I 46) o supraoccipital é triangular em contorno circular sobre o occipital (WELLNHOFER, 1987) e *Maaradactylus kellneri* apresenta o supraoccipital em formato triangular similar (Fig. 25). Nos espécimes referencias como *Anhanguera* sp. (BSP 1982 190), *Anhanguera spielbergi* (RGM 401 880), *Anhanguera piscator* (NSM-PV 19892), *Tropeognathus mesembrinus* (BSP 1987 I 46) e *Anhanguera* sp. (NHMUK PA 212) o supraoccipital apresenta-se maior do que em *M. kellneri* e apenas em *Anhanguera* sp. (AMNH 22555) o supraoccipital é menor, sendo que apenas em *T. mesembrinus* o supra occipital é bastante triangular estando em conformidade com *M. kellneri*.

Tabela 1. A angulação da crista supraoccipital de espécimes pertencentes a Anhangueridae analisados neste trabalho.

Táxon	Angulação	Maior angulação	Espécime	Referência
<i>Anhanguera spielbergi</i>	100°	x	(RGM 401 880)	(VELDMEIJER, 2003)
<i>Anhanguera sp.</i>	83,5°		(BSP 1982 190)	(WELLNHOFER, 1985)
<i>Anhanguera piscator</i>	94°		(NSM-PV 19892)	(KELLNER & TOMIDA, 2000)
<i>Anhanguera sp.</i>	101°	x	(NHMUK PA 212)	-
<i>Anhanguera blittersdorffi</i>	98,5°	x	(MN 4805-V)	(CAMPOS & KELLNER, 1985)
<i>Anhanguera sp.</i>	73°		(AMNH 22555)	(PINHEIRO & RODRIGUES, 2017)
<i>Caulkicephalus trimicrodon</i>	ausente		(IWCMS 2002.189)	(STEEL et al., 2005)
<i>Guidraco venator</i>	ausente		(IVPP V17083)	(WANG et al., 2012)
<i>Liaoningopterus gui</i>	ausente		(IVPP V 13291)	(WANG & ZHOU, 2003)
<i>Ludodactylus sibbicki</i>	ausente		(SMNK PAL 3828)	(FREY, MARTILL & BUCHY, 2003)
<i>Maaradactylus kellneri</i>	83°		(MPSC R 2357)	(BANTIM et al., 2014)
<i>Tropeognathus mesembrinus</i>	87,5°		(BSP 1987 I 46)	(WELLNHOFER, 1987)

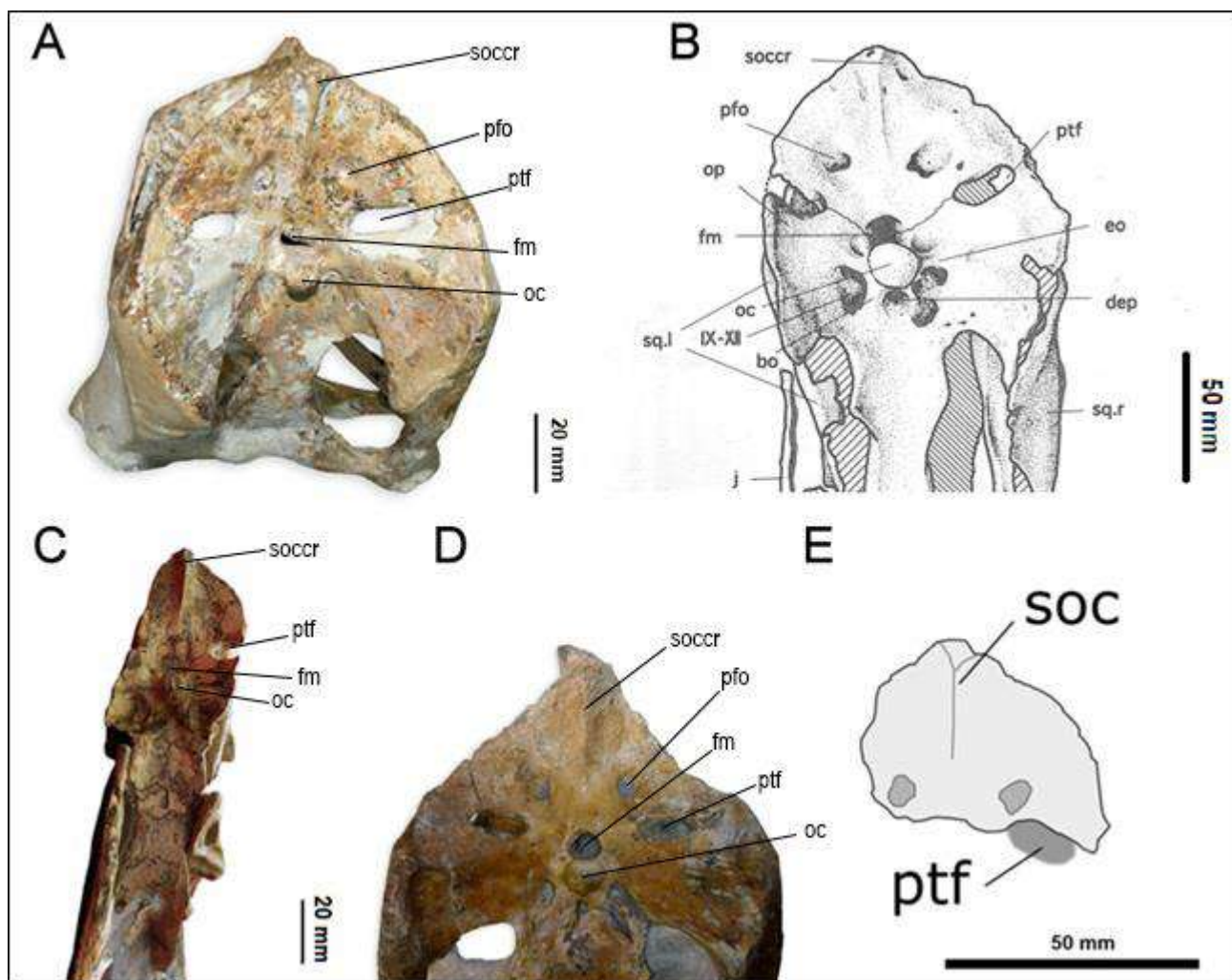


Fig. 25. Visão da região occipital de alguns Anhangueridae, onde é possível se observar a angulação do supraoccipital e outras características anatômicas. A – *A. spielbergi*; B – *A. piscator*; C – *Anhanguera* sp. (BSP 1982 I 90); D – *T. mesembrinus*; E – *Anhanguera* sp. (AMNH 22555). (Fotos dos espécimes A, C e D, cedidas por Rodrigo Pêgas).

O supraoccipital é uma placa larga e côncava que é localizada na parte mais alta da região occipital, se estendendo da porção medial, até a fenestra pós-temporal. Acima da margem dorsal do forame magno é subdividido medialmente por uma crista proeminente que fornece grandes áreas para a fixação de fortes músculos do pescoço (WELLNHOFER, 1987). Lateralmente à crista, o supraoccipital é perfurado por dois forames pneumáticos e logo mais abaixo, existe uma grande fenestra pós-temporal. Observa-se que os pterossauros *Maaradactylus kellneri*, *Anhanguera piscator*, *Anhanguera spielbergi*, *Anhanguera* sp. (BSP 1982 I 90), *Tropeognathus mesembrinus*, *Anhanguera* sp.

(AMNH 22555), *Anhanguera* sp. (NHMUK PA 212), apresenta na região occipital, a crista supraoccipital que termina próximo ao forame magno. O opistótico nos Anhangueridae são normalmente mais robustos e apresentam forame magno, côndilo occipital e um forame que fica logo abaixo do côndilo occipital que em Kellner e Tomida (2000) é uma estrutura tratada como depressão. Entretanto, a presença da crista supraoccipital, começando na parte mais alta do supraoccipital e terminando na borda do forame magno, está presente somente em algumas espécies do gênero *Anhanguera* como em *Anhanguera blittersdorffi*, *Anhanguera* sp. (NHMUK PA 212), *Anhanguera spielbergi*. A crista supraoccipital terminando na borda do forame magno não é observada em *Tropeognathus mesembrinus*, *Anhanguera piscator*, *Anhanguera* sp. (BSP 1982 I 90), *Anhanguera* sp. (AMNH 22555).

Pinheiro e Rodrigues (2017) analisaram as diferenças das regiões occipitais entre *Anhanguera* sp. (AMNH 22555) e *Anhanguera* sp. (BSP 1982 I 90). Em vista posterior a crista supraoccipital é mais aparente em *Anhanguera* sp. (BSP 1982 I 90) do que em *Anhanguera* sp. (AMNH 22555). *Maaradactylus kellneri* também apresenta a crista supraoccipital terminando próximo ao forame magno e isso é uma característica observada apenas em pterossauros Anhangueridae com a angulação maior no supra occipital. A inclinação da placa supraoccipital foi medida, mostrando que o espécime *Anhanguera* sp. (NHMUK PA 212) apresenta o maior grau de angulação dentre os espécimes comparados. Embora *Maaradactylus kellneri* tenha angulação de $(82,887^\circ)$, apresenta crista supraoccipital se estendendo até o forame magno e essa anatomia seria responsável por suportar uma musculatura maior do crânio e da região cervical (ver Wellnhofer, 1987).

Forame pneumático do supraoccipital

Ainda no supraoccipital, em *Maaradactylus kellneri* é possível se observar os dois forames pneumáticos preservados contendo um pouco de rocha matriz na parte interna, mas permitindo a visualização de detalhes da circunferência na parte mais externa (Fig. 25).

Tabela 2. As medidas em largura e comprimento dos forames pneumáticos occipitais de alguns pterossauros Anhangueridae.

Espécie	Forame pneumático (L x C)	
	Direito	Esquerdo
<i>Anhanguera spielbergi</i>	6,207 mm x 4,598 mm	6,437mm x 4,943 mm
<i>Anhanguera sp.</i> (BSP 1982 I 90)	5,681mm x 5,300 mm	-
<i>Anhanguera piscator</i>	24,002 mm x 24,667 mm	11,028 mm x 8,875mm
<i>Anhanguera sp.</i> (NHMUK PA 212)	10,367 mm x 8,442 mm	8,442 mm x 7,513 mm
<i>Anhanguera sp.</i> (AMNH 22555)	6,061 mm x 5,303 mm	6,061 mm x 4,735 mm
<i>Maaradactylus kellneri</i>	16,490 mm x 10,19 mm	12,520 mm x 8,205 mm
<i>Tropeognathus mesembrinus</i>	5,636 mm x 4,187 mm	5,797 mm x 6,602 mm

Há uma diferença entre o tamanho do forame pneumático direito e esquerdo, porém esse resultado mostrou-se comum entre todos os espécimes analisados, indicando que esta é uma variação morfológica comum nos pterossauros, ao menos nos Anhangueridae. O forame pneumático de *Maaradactylus kellneri* mostrou-se maior que em *Anhanguera sp.* (AMNH 22555), *Anhanguera sp.* (NHMUK PA 212), *Tropeognathus mesembrinus*, *Anhanguera spielbergi* e *Anhanguera sp.* (BSP 1982 I 90). Dentre todos os espécimes analisados, *Anhanguera piscator* foi o que possuiu o maior forame pneumático.

Forame magno

Na porção posterior do crânio de *Maaradactylus kellneri*, é possível observar a placa occipital côncava, contendo o forame magno, similar ao que foi descrito em *Anhanguera piscator*, com a “forma de cúpula”, totalmente isolado da rocha matriz. No holótipo de *Maaradactylus kellneri*, apesar do forame magno estar preenchido

com rocha matriz, é possível observar a circunferência. Em *Tropeognathus mesembrinus* Wellnhofer, 1987 o forame magno é visível porque a porção occipital do crânio está preservada e livre de rocha matriz. O forame magno em *Anhanguera* sp. (BSP 1982 I 90) é preservado, entretando a rocha matriz encontra-se preenchendo o espaço do forame, sendo ainda possível observar a circunferência da estrutura e esta preservação é similar a *M. kellneri*.

Côndilo occipital

Em *Tropeognathus mesembrinus*, Wellnhofer, 1987 descreve o côndilo occipital estando bastante alto na região occipital e direcionado posterioventralmente. O côndilo occipital de *Maaradactylus kellneri* é essencialmente esférico, possuindo uma leve concavidade na porção caudal e isso faz com que essa estrutura não seja uniformemente arredondada. Em *Anhanguera* sp. (BSP 1982 I 90) o côndilo occipital é similar a *Maaradactylus kellneri*, apresentando a breve concavidade próxima ao forame magno, bem como em *Anhanguera spielbergi*. Igualmente em *Tropeognathus mesembrinus* apesar de ser arredondado, o côndilo occipital também possui o sulco (entrada anatômica) próximo ao forame magno. Entretanto, o côndilo occipital de *Anhanguera piscator* é diferente de *Maaradactylus kellneri*, por estar uniformemente esférico.

Depressão basioccipital

A depressão basioccipital é uma estrutura anatômica descrita em *Anhanguera piscator* (Kellner & Tomida, 2000), que se apresenta na base posterior do côndilo occipital. Em *Maaradactylus kellneri* essa estrutura é bastante reduzida assim como em *Tropeognathus mesembrinus*, *Anhanguera* sp. (BSP 1982 I 90) e *Anhanguera spielbergi*. Em *Anhanguera piscator*, a depressão basioccipital apresenta-se bastante evidente, chegando a ser um pouco menor que o forame magno.

Fenestra pós-temporal

A fenestra pós-temporal direita está preservada em *Maaradactylus kellneri* em forma de gota mostrando uma inclinação oblíqua para baixo, sendo similar a fenestra pós-temporal preservada de *Anhanguera piscator*. Ambos os supraorbitais são preservados em *Maaradactylus kellneri*, esses ossos são bastante triangulares na visão posterior e compõem parte da região occipital próximo da articulação com as vértebras. O contato entre o supraoccipital e opistótico é marcado pela fenestra pós-temporal, que se encontram quase na área periférica da lateral da borda do supraoccipital. Embora a região occipital de *Maaradactylus kellneri* esteja bem preservada, a margem esquerda do occipital apresenta incrustação de mineral, tornando a visualização da fenestra pós-temporal esquerda de difícil compreensão, porém a fenestra pós-temporal direita está bem marcada e revela que essas duas aberturas provavelmente estavam direcionadas para baixo, ao contrário da condição observada na fenestra pós-temporal de *Anhanguera sp.* (BSP 1982 I 90). Porém, como consequência da má conservação, essa característica deve ser vista com cautela.

Opistótico

Em *Maaradactylus kellneri*, os opistóticos direito e esquerdo estão com incrustação de minerais em suas laterais, dificultando uma melhor observação. Embora a placa óssea esteja mais visível do lado esquerdo, poucas informações anatômicas podem ser extraídas desse osso. Observa-se que no holótipo de *M. kellneri* a placa óssea forma uma estrutura bastante frágil por conta da incrustação de mineral que pode ter danificado a forma original dessa estrutura óssea.

Complexo atlas-áxis

As vértebras atlas e áxis são fusionadas em pterossauros adultos, formando um complexo atlas-áxis (BENNETT, 2001). Na visão lateral esquerda do atlas-áxis de *M. kellneri* é possível observar que a parte mais alta, no lado anterior do espinho neural, existe uma estrutura de inserção muscular. A pos-zigapófise esquerda está preservada e o forame esquerdo do atlas-áxis é em forma de um

círculo perfeitamente arredondado. O corpo vertebral está preservado. Em vista lateral direita a inserção muscular no espinho neural do eixo, encontra-se parcialmente preservada. A pós-zigapófise direita é preservada e o forame esquerdo do eixo possui incrustação de mineral na parte interna. Na porção anterior é visível o espinho neural completo, a porção anterior da pós-zigapófise direita e esquerda, canal neural e o centro do eixo estão preservados.

Na porção posterior do eixo, a parte mais alta do espinho neural observa-se um desgaste ocasionado pela diagênese. As pós-zigapófises direita e esquerda, estão preservadas. Na visão posterior do eixo a pós-exapófise é preservada contendo o côndilo bem definido; na extremidade anterior em *Pteranodon*, a superfície articular do côndilo é contínua com a das articulações exapofisárias (BENNETT, 2001) (Fig. 26). As superfícies articulares do côndilo e as articulações pós-exapofisárias são separadas por um sulco, onde o côndilo é convexo e as pós-exapófises se estendem posteriormente (WILLISTON, 1897). A condição é semelhante em *M. kellneri*, na extremidade anterior do centro articular, onde a superfície articular do côndilo occipital se estende sobre as margens ventrolaterais do centro e continua para baixo nas articulações pré-exapofisárias. Bennett (2001) menciona pós-exapófises sendo desenvolvidas para fornecer alavancagem adicional para a musculatura cervical controlar o pescoço.

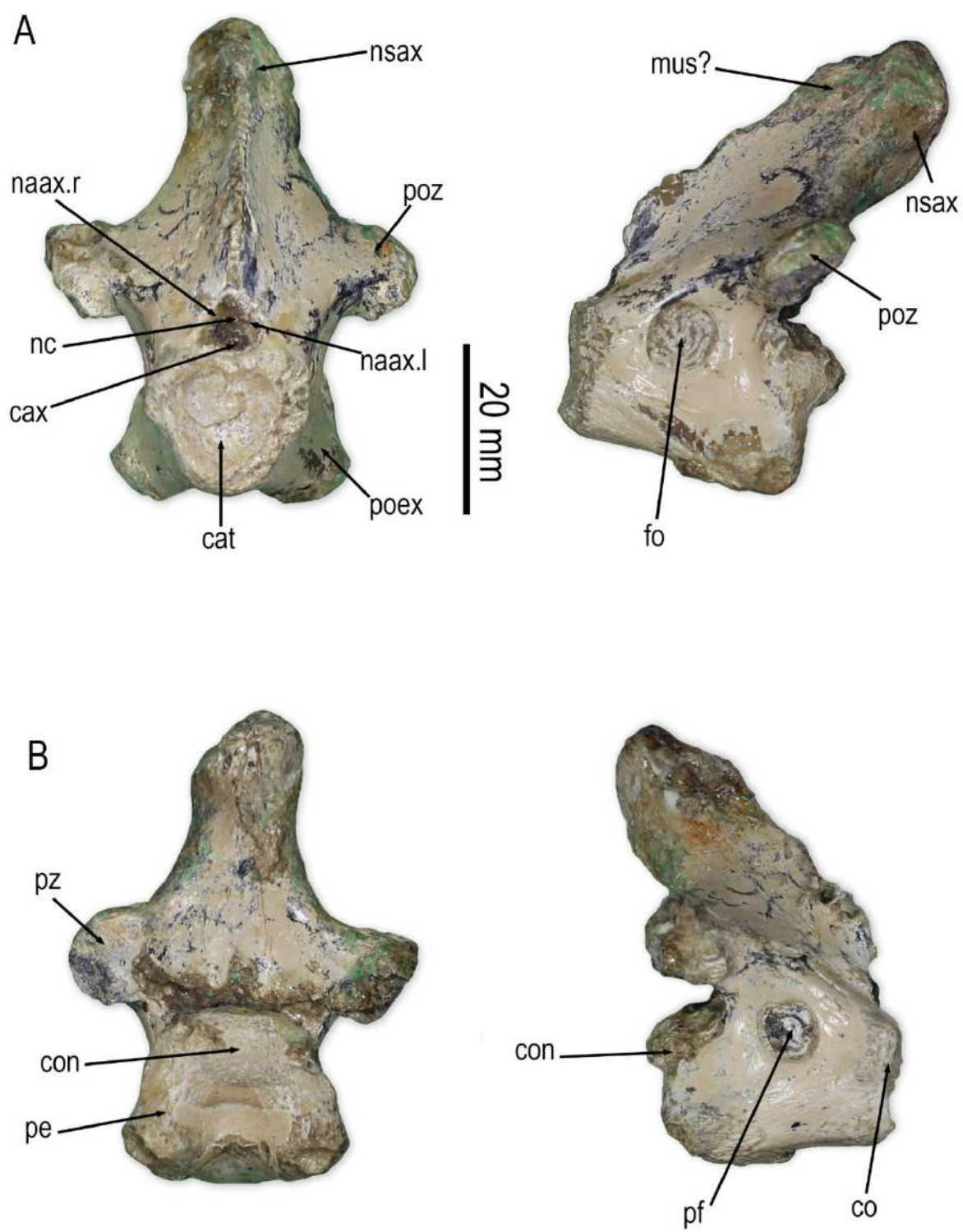


Fig. 26. Vértebra cervical áxis. A – Visão anterior e lateral esquerda; B – Visão posterior e lateral direita.

Em *Kariridraco diana* (CERQUEIRA et al., 2021), o complexo átlas-áxis é muito diferente de *M. kellneri* por apresentar o espinho neural bastante largo, pós-zigapófises mais acentuadas, canal neural mais largo, pós-exapófises proeminentes, entretanto, o forame pneumático de *K. diana* é menor que em *M. kellneri*. Em *Anhanguera piscator*, Pinheiro e Rodrigues (2017) citam que o espinho neural do áxis, visto lateralmente, forma um ângulo de 45°, da mesma forma em *Maaradactylus kellneri* que apresenta um espinho neural também bastante elevado e angulado de formato similar (Fig. 27).

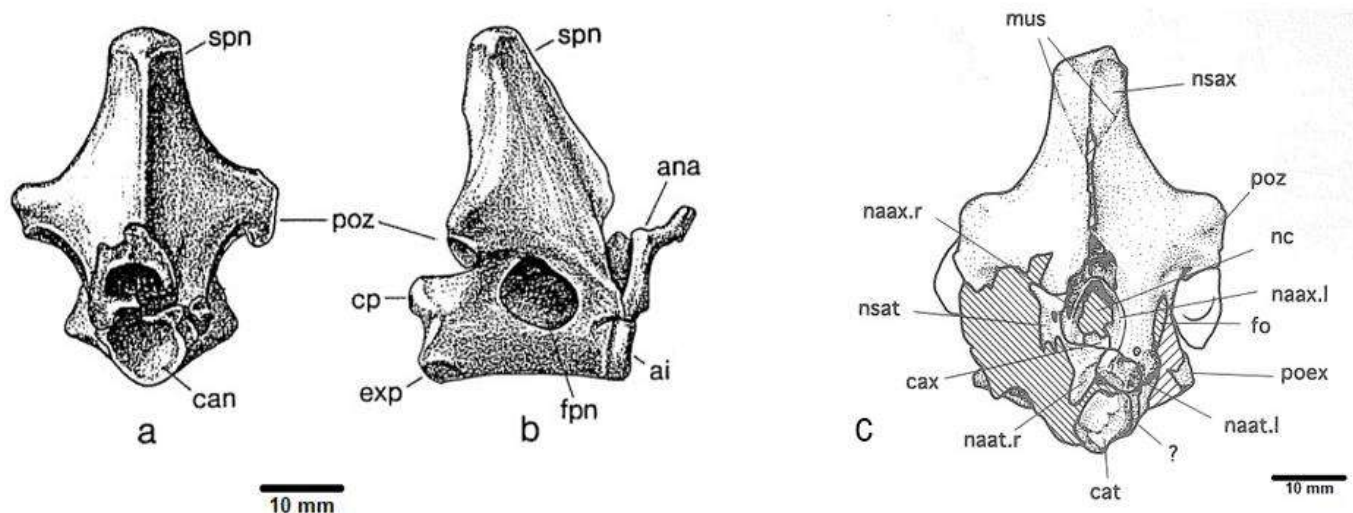


Fig. 27. Vértebra cervical complexo átlas-áxis de pterossauros Anhangueridae. A-B Visão anterior e lateral direita de *Anhanguera* sp. (AMNH 22555). C – Visão Anterior do complexo átlas-áxis de *A. piscator*. (Vértabras C retirado de Kellneri & Tomida, 2000; Vértebra C retirado de Wellnhofer, 1991).

Dividindo os valores de comprimento e largura pode-se obter um resultado da proporção de tamanho do espinho neural entre *Anhanguera* sp. (AMNH 22555), *Anhanguera piscator* e *Maaradactylus kellneri*.

Tabela 3. Valores da proporção da vértebra atlas-áxis de *M. kellneri*, *Anhanguera* sp. e *A. piscator*.

Táxon	Altura do áxis	Comprimento do áxis	Ratio
<i>M. kellneri</i>	6,5 cm	3.16 cm	2,06
<i>Anhanguera</i> sp. (AMNH 22555)	4.04 cm	2,81 cm	1,44
<i>A. piscator</i>	5.03 cm	3.61 cm	1,39

O espinho neural é mais alto em *M. kellneri* do que *Anhanguera* sp. (AMNH 2255) e *Anhanguera piscator*. No caso de *M. kellneri*, possui mais do que o dobro de altura que comprimento. Em *Anhanguera* o comprimento é aproximadamente 3/4 a altura. Contudo, o espinho neural em *M. kellneri* apresenta uma inclinação de 53° visto lateralmente, sendo mais baixo na parte posterior da pós-exapófise, diferentemente de *A. piscator*. Em vista anterior, o complexo atlas-áxis de *A. piscator* mostra-se mais completo que em *M. kellneri*. Assim como apontado por Bennett (2001), o complexo átlas-áxis não é muito longo e também possui cerca de metade do tamanho das vértebras subsequentes.

Terceira cervical

A terceira cervical está preservada tridimensionalmente e encontra-se incompleta, apenas por não conter a porção direita da pós-exapófise. Em visão dorsal é possível observar os elementos que compõe a terceira vértebra cervical, contendo na parte posterior um espesso espinho neural com a pré-zigapófise direita e esquerda preservadas compondo a sua base posterior. Na parte mais alta do espinho neural, nota-se uma crista que compõe a porção anterior do espinho neural, desde a parte mais alta, indo até a porção anterior onde inicia-se o canal neural (Fig. 28).

Em *Anhanguera piscator* essa crista próxima ao espinho neural do áxis é nomeada de inserção muscular, sendo uma das características que diferem as vértebras cervicais (KELLNER & TOMIDA, 2000). Em *Anhanguera* sp. (AMNH 22555), Pinheiro & Rodrigues (2017) ilustram as vértebras cervicais, onde existe diferença entre os espinhos neurais de cada vértebra. Ainda na porção anterior, pode-se observar a pré-zigapófise direita e esquerda, formam um traço arqueado lateralmente, onde no meio do traço, encontra-se o centro neural. Em visão ventral observa-se o corpo vertebral robusto, contendo em sua porção anterior, pré-zigapófise direita e esquerda, havendo uma breve proeminência na parte medial, que Bennett (2001) trata com hipapófise. Na parte ventral do centro, há algumas inserções de músculos. Na porção posterior da terceira vértebra cervical é possível observar a pós-exapófise incompleta por faltar a porção lateral esquerda.

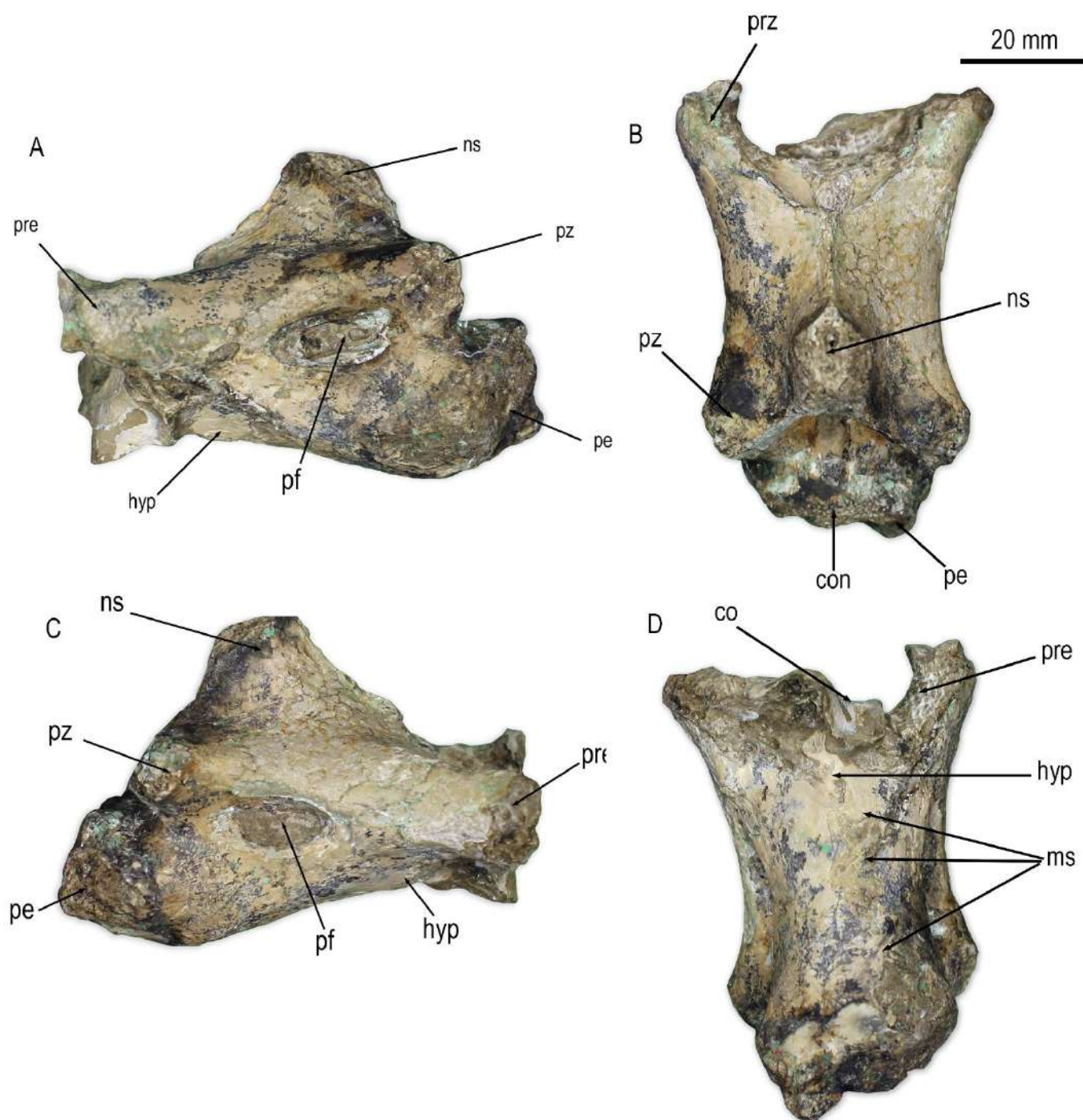


Fig. 28. Terceira vértebra cervical de *M. kellneri*. A - Visão dorsal; B - Visão ventral.

Na visão lateral esquerda o forame pneumático apresenta-se com formato oval, diretente de *Pteranodon* (YPM 1175) referido em Bennett (2001), sendo similar a *Anhanguera piscator* (KELLNER & TOMIDA, 2000). Ainda em vista lateral, o espinho neural de *M. kellneri* apresenta inclinação de 50 mm. A pós-zigapófise esquerda é incompleta contendo um breve espaço de incrustação de mineral onde está fragmentada. A pós-exapófise é o limite da porção posterior da terceira vértebra. Em visão lateral direita a pós-exapófise é visível assim como em *Pteranodon* (espécime YPM 2440) (BENNETT, 2001). O forame pneumático esquerdo também apresenta forma oval, assim como o direito. A pré-zigapófise direita e esquerda estão preservadas e estas porções encontravam-se articuladas ao complexo atlas-áxis.

6. CONCLUSÃO

As novas informações morfológicas referentes a *Maaradactylus kellneri* oferecem contribuições para o entendimento da anatomia craniana e da variabilidade morfológica dessa espécie. As análises revelam diversos traços anatômicos que aumentam a compreensão da estrutura craniana em *M. kellneri*, incluindo aspectos da morfologia na porção occipital, complexo atlas-áxis e terceira cervical. Com a finalização da preparação de *M. kellneri* (MPSC R 2357) utilizando o método mecânico e o método químico, foi possível obter novas informações morfológicas da região occipital para a espécie. Na porção posterior do crânio de *M. kellneri*, está localizado o supraoccipital que exibe tanto a crista supraoccipital quanto os dois forames pneumáticos. No opistótico foram identificadas características, incluindo a fenestra pós-temporal direita, o forame magno, o côndilo occipital, a base occipital, a depressão na base occipital e a basifênóide. Além disso, as estruturas do complexo atlas-áxis e da terceira vértebra cervical estão quase completas. No complexo atlas-áxis, destacam-se estruturas como a pós-zigapófises, o espinho neural do axis, o centro do atlas e o forame lateral bem definido. Na terceira vértebra, o corpo vertebral se apresenta robusto e o espinho neural é razoavelmente curto.

Comparações feitas com os demais espécimes pertencentes ao clado Anhangueridae, nota-se que *M. kellneri* possui a porção occipital bastante diferenciada dos demais táxons por apresentar a parte superior do supraoccipital em forma pontiaguda, enquanto o supraoccipital dos demais Anhangueridae apresentam forma mais arredondada. Dos espécimes referenciais analisados, somente *T. mesembrinus* apresenta o supraoccipital como uma placa pontiaguda, tendo maior angulação do que em *M. kellneri*. Existe uma variação na crista supraoccipital entre os Anhangueridae, mostrando que em pterossauros como *A. piscator*, *T. mesembrinus* e *Anhanguera* sp. (AMNH 22555), a crista supraoccipital termina bem antes do contato com o forame magno, enquanto outros Anhangueridae como *Anhanguera blittersdorffi*, *Anhanguera* sp. (NHMUK PA 212), *Anhanguera spielbergi* e *M. kellneri*, essa estrutura apresenta-se começando na parte mais alta do supraoccipital e terminando apenas na borda do forame magno.

O espinho neural do complexo atlas-áxis de *M. kellneri* foi exposto após preparação, sendo maior do que em pterossauros do gênero *Anhanguera* (AMNH 22555 e o holótipo de *A. piscator*). O espinho neural do complexo atlas-áxis de AMNH 22555 e *A. piscator* são brevemente arqueados, enquanto em *M. kellneri* essa estrutura é consideravelmente mais arqueada, visto que a parte lateral superior do espinho neural em *M. kellneri* aponta de uma maneira inclinada para a porção caudal do completo atlas-áxis.

Essas variações morfológicas e características únicas sustentam a posição singular de *M. kellneri* dentro do contexto evolutivo dos pterossauros anhanguerídeos.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANDRES, B.; JI, Q. **A new pterosaur from the Liaoning Province of China, the phylogeny of the Pterodactyloidea, and convergence in their cervical vertebrae.** 51. *Palaeontology*, 2008. 453-469.

ANDRES, B. **The early evolutionary history and adaptive radiation of Pterosauria.** v. 86. *Acta Geologica Sinica*, 2012. 1356p-1365p.

ANDRES, B.; MYERS, T. S. Lone star pterosaurs. **Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh**, v. 103, n. 3-4, p. 383-398, 2012.

ASSINE, M. L. **Bacia do Araripe. Boletim de Geociências.** 15 (2). Petrobras, 2007. 371-389.

ASSINE, M. L. et al., **Sequências deposicionais do Andar Alagoas da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil.** 22. *Bol. Petrobrás*, 2014. 3–28.

BANTIM, R. A. M. **Preparação e descrição de um novo crânio de pterossauro (Reptilia, Archosauria) e considerações sobre a morfologia craniana dos Anhangueridae.** Recife, 2013. 111 f. **Dissertação (mestrado) - UFPE, Centro de Tecnologia e Geociências, Programa de Pós-graduação em Geociências, 2013.**

BANTIM, R. A. M.; SARAIVA, A. A. F.; OLIVEIRA, G. R.; SAYÃO, J. M.. **A new toothed pterosaur (Pterodactyloidea: Anhangueridae) from the Early Cretaceous Romualdo Formation, NE Brazil.** 3869. *Zootaxa*, 2014. 201-223.

BENNETT, S. C. **Reassessment of *Utahdactylus* from the Jurassic Morrison Formation of Utah.** 27. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 2007. 257– 260.

BENTON, M. J. **Classification and phylogeny of the diapsid reptiles.** 84. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 1985. 97-164.

BRITO, P. M.; LEAL, M. E. C.; GALLO, V. A new lower Cretaceous guitarfish (Chondrichthyes, Batoidea) from the Santana formation, Northeastern Brazil. **Boletim do Museu Nacional, Geologia**, v. 75, p. 1-13, 2013.

CABREIRA, S. F., KELLNER, A. W. A., DIAS-DA-SILVA, S., DA SILVA, L. R., BRONZATI, M., DE ALMEIDA MARSOLA, J. C., LANGER, M. C. **A unique Late Triassic dinosauiromorph assemblage reveals dinosaur ancestral anatomy and diet.** *Current Biology*, 26(22), 3090-3095. 2016

CAMPOS, D. A. & KELLNER, A. W. A. **Panorama of the Flying Reptiles Study in Brazil and South America** In: *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. Vol. 57. N°1, 1985. p. 451.

CASTRO, D. L.; CASTELO-BRANCO, R. M. G. **Caracterização da arquitetura interna das bacias do Vale do Cariri (NE do Brasil) com base em modelagem gravimétrica 3-D.** v. 17. *Revista Brasileira de Geofísica*, 1999. p. 130- 144.

DALLA VECCHIA, F. M. (2013). Triassic pterosaurs. **Geological Society, London, Special Publications**, 379(1), 119–155. doi:10.1144/sp379.14

DE BUISONJÉ, P. H. **Santanadactylus brasilensis nov. gen., nov. sp., a long necked, large pterosaurier from the Aptian of Brasil.** 83 Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Proc B, 1980. 145-157.

ELIAS, F.A.; BERTINI, R.J.; MEDEIROS, M. A. **Pterosaur teeth from the Laje do Coringa, middle Cretaceous, São Luís-Grajaú basin, Maranhão state, Northern-Northeastern Brazil.** 37. Revista Brasileira de Geociências, 2007. 1-9.

EZCURRA, M. D., NESBITT, S. J., BRONZATI, M. et al., **Enigmatic dinosaur precursors bridge the gap to the origin of Pterosauria.** Nature 588, 445–449 (2020). <https://doi.org/10.1038/s41586-020-3011-4>.

FREY, EBERHARD, DAVID M. MARTILL, AND MARIE-CÉLINE BUCHY. **"A new crested ornithocheirid from the Lower Cretaceous of northeastern Brazil and the unusual death of an unusual pterosaur."** Geological Society, London, Special Publications 217.1 (2003): 55-63.

FOFFA, D., DUNNE, E. M., NESBITT, S. J., BUTLER, R. J., FRASER, N. C., BRUSATTE, S. L., FARNSWORTH, A., LUNT, D. J., VALDES, PAUL J., WALSH, S., BARRETT, P. M. **Scleromochlus and the early evolution of Pterosauriomorpha.** Nature **610**, 313–318 (2022). <https://doi.org/10.1038/s41586-022-05284-x>.

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

HOLGADO, B., PÊGAS, R. V., CANUDO, J. I., FORTUNY, J., RODRIGUES, T., COMPANY, J., & KELLNER, A. W. (2019). **On a new crested pterodactyloid from the Early Cretaceous of the Iberian Peninsula and the radiation of the clade Anhangueria.** *Scientific Reports*, 9(1), 4940.

HOLGADO, B., & PÊGAS, R. V. (2020). **A taxonomic and phylogenetic review of the anhanguerid pterosaur group Coloborhynchinae and the new clade Tropeognathinae.** *Acta Palaeontologica Polonica*, 65(4), 743-761.

JORDAN, D. S. & BRANNER, J. C. 1908, **'The Cretaceous fishes of Ceará, Brazil'**, Smithsonian Miscellaneous Collections, vol. 52, pp. 1–29.

KELLNER A. W. A. **Ocorrência de um Novo Crocodiliano no Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil.** *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 1987. 219-232.

KELLNER, A. W.; CAMPOS, D. A.; SAYAO, J. M.; SARAIVA, A. A.; RODRIGUES, T.; OLIVEIRA, G.; CRUZ, L. A.; COSTA, F. R.; SILVA, H. P.; FERREIRA, J. S. (2013). **The largest flying reptile from Gondwana: a new specimen of Tropeognathus cf. T. mesembrinus Wellnhofer, 1987 (Pterodactyloidea, Anhangueridae) and other large pterosaurs from the Romualdo Formation, Lower Cretaceous, Brazil.** *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 85, 113-135.

KELLNER, A. W. A.; CAMPOS, D. A. **Sobre um novo Pterossauro com crista sagital da Bacia do Araripe, Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil.** *Anais da Academia Brasileira Ciências*, 1988. 459-469.

KELLNER, A. W. A.; CAMPOS, D. A. **The function of the cranial crest and jaws of a unique pterosaur from the early Cretaceous of Brazil.** *Science*. 2002, p. 389-392.

KELLNER, A. W. A. **Pterossauros os senhores do céu do Brasil:** relato inédito da aventura de importantes descobertas da paleontologia. Vieira e Lent, Rio de Janeiro, 175p., 2006.

KELLNER, A. W. A. **Remarks on pterosaur taphonomy and paleoecology.** *Acta Geologica Leopoldensia*, 1994.175–189.

KELLNER, A. W. A. **Os répteis voadores do Cretáceo Brasileiro.** *An. Inst. Geociênc*, 1989. 86-106.

KELLNER, A. W. A. **A new edentate pterosaur of the Lower Cretaceous from the Araripe Basin, Northeast Brazil.** *Anais de Academia Brasileira de Ciências*, 1989. 439-446.

KELLNER, A. W. A. **Remarks on the Pterosaur Taphonomy and Paleoecology.** *Acta Geologica Leopoldensia*, 1994. 175-189.

KELLNER, A. W. A. 1999. **Short note on a new dinosaur (Theropoda, Coelurosauria) from the Santana Formation (Romualdo Member, Albian), Northeastern Brazil.** *Boletim do Museu Nacional, Geologia*, 1999. 1-8.

KELLNER, A. W. A. **Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group.** In: Buffetaut, E.; Mazin, J. M. 217. *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs.* Geological Society, Special Publication, 2003: 105-137.

KELLNER, A. W. A., Schobbenhaus, C., Campos, D. A., Queiroz, E. T., Winge, M., & Berbert-Born, M. L. C. (2002). Membro Romualdo da Formação Santana, Chapada do Araripe, CE. **Um dos mais importantes depósitos fossilíferos do Cretáceo brasileiro. *Sítios geológicos e paleontológicos do Brasil*, 1, 121-130.**

KELLNER, A. W. A. **Pterossauros os senhores do céu do Brasil: relato inédito da aventura de importantes descobertas da paleontologia.** Vieira e Lent, Rio de Janeiro, 2006. 175p.

KELLNER, A. W. A.; TOMIDA, Y. **Description of a new species of Anhangueridae (Pterodactyloidea) with comments on the Pterosaur Fauna from the Santana Formation (Aptian-Albian), Northeastern Brazil.** 17. National Science Museum, Tóquio, Monographs, 2000: 1-135.

KELLNER, A. W. A., & SARAIVA, A. Á. F. **Fósseis da Chapada do Araripe: Uma odisseia no Cretáceo = Fossils from the Chapada do Araripe : a Cretaceous odyssey.** Pró-Imagem Produções Fotográficas, 2019.

LEONARDI, G.; BORGOMANERO, G. **Cearadactylus atrox nov. gen., nov. sp.: novo Pterosauria (Pterodactyloidea) da Chapada do Araripe, Ceará, Brasil.** Coletânea de Trabalhos Paleontológicos. Série Geologia, 1985. 75-80.

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

MANZIG P. C., KELLNER A. W. A., WEINSCHUTZ L. C., FRAGOSO C. E., VEGA C. S., et al. (2014) **Discovery of a Rare Pterosaur Bone Bed in a Cretaceous Desert with Insights on Ontogeny and Behavior of Flying Reptiles**. PLOS ONE 9(8): e100005. doi:10.1371/journal.pone.0100005.

MARSH, O. C. **Principal characters of American Pterodactyls**. From The American Journal Of Science and Arts. Vol. XII, Dec., 1976. p. 480.

MAURY, C. J. Brazil Serviço de Geologia e Mineralogia. "O cretáceo da Parahyba do Norte." (*No Title*) (1930).

NESBITT, S. J.; DESOJO, J. B.; IRMIS, R. B. Anatomy, phylogeny and palaeobiology of early archosaurs and their kin. **Geological Society, London, Special Publications**, v. 379, n. 1, p. 1-7, 2013.

NEUMANN, V. H. M. L.; CABRERA, L. (1999) **Una nueva propuesta estratigráfica para la tectono-secuencia post-rifte de la cuenca de Araripe, noreste de Brasil**. Boletim de resumos do Simpósio Cretáceo Brasileiro, Serra Negra, São Paulo, 285 pp.

OWEN, RICHARD. **Report on British Fossil Reptiles**. R. and J. E. Taylor, 1841.

PLIENINGER F. **Beitrage zur Kenntnis der Flugsaurier**. Palaeontographica. 1901; 48: 65–90.

PENTLAND, A. H., POROPAT, S. F., TISCHLER, T. R., SLOAN, T., ELLIOTT, R. A., ELLIOTT, H. A. & ELLIOTT, D. A. (2019). ***Ferrodraco lentoni* gen. et sp. nov., a new ornithocheirid pterosaur from the Winton Formation (Cenomanian–lower Turonian) of Queensland, Australia**. Scientific Reports, 9(1), 13454.

PADIAN, K. **Osteology and functional morphology of *Dimorphodon macronyx* (Buckland) (Pterosauria: Rhamphorhynchoidea) based on new material in the Yale Peabody Museum.** Postilla 189, 1–44 (1983).

PADIAN, K. **Third Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems Tübingen 1984 Short Papers** (eds Reif, W.-E. & Westphal, F.) 1984. 163–168.

PINHEIRO, F. L. & RODRIGUES, T. **Sobre um novo espécime de *Tupandactylus imperator* (Archosauria, Pterosauria), proveniente da Formação Crato (Eocretáceo) da Bacia do Araripe, Ceará, Nordeste do Brasil.** Dissertação. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências. Porto Alegre, 2011. p. 10.

PRICE, L. I., 1971, **A presença de Pterosauria no Cretáceo Inferior da Chapada do Araripe, Brasil**, An. Acad. bras. Ci., v. 43 (suppl.), 1971. p. 451-461.

PRICE, L. I. **A presença de Pterosauria no Cretáceo Superior do Estado da Paraíba.** Notas preliminares e Estudos. 71. Divisão de Geologia e Mineralogia (DNPM), 1953. 1-10.

PRICE, L. I. (1973). **Quelônio amphichelydia no Cretáceo inferior do nordeste do Brasil.** *Revista Brasileira de Geociências*, 3(2), 84-95.

RUEDEN, C.; DIETZ, C.; HORN, M.; SCHINDELIN, J.; NORTHAN, B.; BERTHOLD, M.; ELICEIRI, K. (2021). **ImageJ Ops [Software]**. <https://imagej.net/Ops>.

SARAIVA, A. A. F., HESSEL, M. H., GUERRA, N. C. & FARA, E., 2007. **Concreções Calcárias da Formação Santana, Bacia do Araripe: uma proposta de classificação.** Estudos Geológicos, 17(1): 40-58.

SARAIVA, A. A. F.; BARROS, O. A.; BANTIM, R. A. M & LIMA, F. J. **Guia para trabalhos de campo em paleontologia na Bacia do Araripe.** Ed. Francy cópias, 2010. 88p.

SARAIVA, A. A. F.; LIMA, F. J.; BANTIM, R. A. M.; VILA NOVA, B. C.; SAYAO, J. M.; KELLNER, A. W. A. **Sítio Baixa Grande? Nova Localidade Fossilífera Para A Formação Romualdo (Grupo Santana), Bacia Do Araripe.** Cadernos de Cultura e Ciência (URCA)., v. 15, p. 03-18, 2016.

SARAIVA, A. Á. F.; PINHEIRO, A. P.; SANTANA, W. **A remarkable new genus and species of the planktonic shrimp family Luciferidae (Crustacea, Decapoda) from the Cretaceous (Aptian/Albian) of the Araripe Sedimentary Basin, Brazil.** Journal of Paleontology, 2018. 459–465.

SAYÃO, J. M.; KELLNER, A. W. A. **Description of a pterosaur rostrum from the Crato Member, Santana Formation (Aptian- Albian) Northeastern, Brazil.** v. 55. Boletim do Museu Nacional, Nova Série Geologia, 2000. 1–8.

SAYÃO, J. M.; KELLNER, A. W. A. **Novo Esqueleto Parcial de Pterossauro (Pterodactyloidea, Tapejaridae) do Membro Crato (Aptiano), Formação Santana, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil.** v. 16 Estudos Geológicos, 2006.

SAYÃO, J. M.; SARAIVA, A. Á. F.; BRUM, A. S. **The first theropod dinosaur (Coelurosauria, Theropoda) from the base of the Romualdo Formation (Albian), Araripe Basin, Northeast Brazil.** *Sci Rep* 10, 2020.

SAYÃO, J. M.; VILA NOVA, B. C.; ROMANO, P.S. **Considerações sobre os padrões de distribuição geográfica dos Pterodactyloidea (Archosauria, Pterosauria).** In: Valéria Gallo; Hilda M. A. Silva; Paulo M. Brito; Francisco J. de Figueiredo. (Org.). v1. Paleontologia de Vertebrados: Relações entre América do Sul e África. Rio de Janeiro: Interciência. 2012 p. 281-300.

TOOMBS, H.A. & RIXON, A.E. 1959. **The use of acids in the preparation of vertebrate fossils.** *Curator: The Museum Journal.*, v. 2, n. 304–312, 1959.

VILA NOVA, B. C.; SARAIVA, A. A. F.; MOREIRA, J. K. R. & SAYÃO, J. M., 2011. **Controlled excavations in the Romualdo Formation Lagerstätte (Araripe Basin, Brazil) and pterosaur diversity: remarks based on new findings.** *Palaios*. 26(3): 173-179.

WANG, X., KELLNER A. W. A., ZHOU, Z. E CAMPOS, D. A. **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*, 2008.

WANG, X., KELLNER, A.W.A., JIANG, S. E CHENG, X. **New toothed flying reptile from Asia: close similarities between early Cretaceous pterosaur faunas from China and Brazil.** *Naturwissenschaften*, 2012.

WITTON, Mark P. **Pterosaurs: natural history, evolution, anatomy.** Princeton University Press, 2013.

WELLNHOFER, P. **Solnhofen und die Paläontologie**. V. 3, n. 96. Fossilien., 1996. P. 147-158.

WELLNHOFER, P. **Neue Pterosaurier aus der Santana Formation (Apt) der Chapada do Araripe, Brasilien**. Palaeontographica A, 1985.105-182.

WELLNHOFER, P. **New cristated pterosaur from the Lower Cretaceous of Brazil**. Mitteilungen der Bayerischen Staatsammlung für Paläontologie und Historische Geologie, 1987. 175-186.

WELLNHOFER, P. **The illustred encyclopedia of pterosaurs**. Salamander Books Ltd, Londres. 1991. 192p.

WELLNHOFER, P. **A short history of pterosaur research**. Zitteliana. 2008.

WANG, X.; ZHOU, Z. **Two New Pterodactyloid Pterosaurs from the Early Cretaceous Jiufotang Formation of Western Liaoning, China**. v. 41. Vertebrata Palasiatica, 2003. p. 34-41.