



UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS (UFG)
UNIDADE ACADÊMICA (UA) INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE ANIMAL

BEATRIZ GRIGIO BORNIA

**Processo reconstrução anatômica e paleobiológica de
espécimes de Pterosauria com ótimo estado de preservação
tridimensional para o blog de Divulgação Científica**

GOIÂNIA
21 de Janeiro de 2026



UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

TERMO DE CIÊNCIA E DE AUTORIZAÇÃO (TECA) PARA DISPONIBILIZAR VERSÕES ELETRÔNICAS DE TESES

E DISSERTAÇÕES NA BIBLIOTECA DIGITAL DA UFG

Na qualidade de titular dos direitos de autor, autorizo a Universidade Federal de Goiás (UFG) a disponibilizar, gratuitamente, por meio da Biblioteca Digital de Teses e Dissertações (BDTD/UFG), regulamentada pela Resolução CEPEC nº 832/2007, sem ressarcimento dos direitos autorais, de acordo com a [Lei 9.610/98](#), o documento conforme permissões assinaladas abaixo, para fins de leitura, impressão e/ou download, a título de divulgação da produção científica brasileira, a partir desta data.

O conteúdo das Teses e Dissertações disponibilizado na BDTD/UFG é de responsabilidade exclusiva do autor. Ao encaminhar o produto final, o autor(a) e o(a) orientador(a) firmam o compromisso de que o trabalho não contém nenhuma violação de quaisquer direitos autorais ou outro direito de terceiros.

1. Identificação do material bibliográfico

Dissertação Tese Outro*: _____

*No caso de mestrado/doutorado profissional, indique o formato do Trabalho de Conclusão de Curso, permitido no documento de área, correspondente ao programa de pós-graduação, orientado pela legislação vigente da CAPES.

Exemplos: Estudo de caso ou Revisão sistemática ou outros formatos.

2. Nome completo do autor

Beatriz Grigio Bornia

3. Título do trabalho

Processo reconstrução anatômica e paleobiológica de espécimes de Pterosauria com ótimo estado de preservação tridimensional para o blog de Divulgação Científica

4. Informações de acesso ao documento (este campo deve ser preenchido pelo orientador)

Concorda com a liberação total do documento SIM NÃO¹

[1] Neste caso o documento será embargado por até um ano a partir da data de defesa. Após esse período, a possível disponibilização ocorrerá apenas mediante:

a) consulta ao(à) autor(a) e ao(à) orientador(a);

b) novo Termo de Ciência e de Autorização (TECA) assinado e inserido no arquivo da tese ou dissertação. O documento não será disponibilizado durante o período de embargo.

Casos de embargo:

- Solicitação de registro de patente;
- Submissão de artigo em revista científica;
- Publicação como capítulo de livro;
- Publicação da dissertação/tese em livro.

Obs. Este termo deverá ser assinado no SEI pelo orientador e pelo autor.



Documento assinado eletronicamente por **Beatriz Grigio Bornia, Discente**, em 06/02/2026, às 10:34, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Carlos Roberto Dos Anjos Candeiro, Professor do Magistério Superior**, em 06/02/2026, às 11:30, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://sei.ufg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **5924812** e o código CRC **2EEF5339**.

UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS (UFG)
UNIDADE ACADÊMICA (UA) INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE ANIMAL

BEATRIZ GRIGIO BORNIA

Processo reconstrução anatômica e paleobiológica de espécimes de Pterosauria com ótimo estado de preservação tridimensional para o blog de Divulgação Científica

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, da Unidade Acadêmica Instituto de Ciências Biológicas, da Universidade Federal de Goiás (UFG), como requisito para obtenção do título de Mestra em Biodiversidade Animal. Área de concentração: Biodiversidade Animal. Linha de pesquisa: História Natural, Comportamento e Sistemática de vertebrados e invertebrados. Orientador: Professor Doutor Carlos Roberto dos Anjos Candeiro. Coorientadores: Professor Doutor Rogério Pereira Bastos e Professor Doutor Bernardo Javier Gonzalez Riga.

GOIÂNIA
21 de Janeiro de 2026

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor, através do Programa de Geração Automática do Sistema de Bibliotecas da UFG.

Bornia, Beatriz Grigio
Processo reconstrução anatômica e paleobiológica de espécimes de Pterosauria com ótimo estado de preservação tridimensional para o blog de Divulgação Científica [Manuscrito] / Beatriz Grigio Bornia. - 2022.
CCVIII, 208 f.: il. 2022

Orientador: Prof. Dr. Carlos Roberto dos Anjos Candeiro; co-orientador: Dr. Rogério Pereira Bastos ; co-orientador: Dr. Bernardo Javier Gonzalez Riga
Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Goiás, Instituto de Ciências Biológicas (ICB), Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, Goiânia, 2022.

Ilustrações.

Bibliografia.

Inclui: mapas, tabelas, grafico, lista de figuras, lista de tabelas.

1. Pterosauria. 2. Paleobiologia. 3. Divulgação Científica. 4. Paleoarte.

I. Candeiro, Carlos Roberto dos Anjos, orient. II. Bastos, Rogério Pereira, co-orient. III. Riga, Bernardo Javier Gonzalez, co-orient. IV. Título.

CDU 59



UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
ATA DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO

Ata nº 077 da sessão de Defesa de Dissertação de **Beatriz Grigio Borna** que confere o título de **Mestra em Biodiversidade Animal**, na área de concentração em **Biodiversidade Animal**.

Aos **vinte e sete dias do mês de setembro do ano de dois mil e vinte e quatro (27/09/2024)**, a partir da(s) **14:00 horas**, via **webconferência**, seguindo Resolução CONSUNI/UFG Nº 141 de 13 de maio de 2022 e orientações do Ofício Circular no. 34/2022/PRPG/UFG (SEI 23070.030951/2022-07), realizou-se a sessão pública de Defesa de Dissertação intitulada “**Processo reconstrução anatômica e paleobiológica de espécimes de Pterosauria com ótimo estado de preservação tridimensional para o blog de Divulgação Científica**”. Os trabalhos foram instalados pelo Orientador, **Prof. DSc. Carlos Roberto dos Anjos Candeiro (FCT/UFG)** com a participação dos demais membros da Banca Examinadora: **DSc. Leonardo Daniel Ortiz David (Universidad Nacional de Cuyo/Argentina)**, membro titular externo; **Dr. Alex Sandro Schiller Aires (UFRGS)**, membro titular externo. Durante a arguição os membros da banca **não fizeram** sugestão de alteração do título do trabalho. A Banca Examinadora reuniu-se em sessão secreta a fim de concluir o julgamento da dissertação tendo sido a candidata **aprovada** pelos seus membros. Proclamados os resultados pelo **Prof. Dr. Carlos Roberto dos Anjos Candeiro**, Presidente da Banca Examinadora, foram encerrados os trabalhos e, para constar, lavrou-se a presente ata que é assinada pelos Membros da Banca Examinadora, aos **vinte e sete dias do mês de setembro do ano de dois mil e vinte e quatro (27/09/2024)**.

TÍTULO SUGERIDO PELA BANCA



Documento assinado eletronicamente por **Carlos Roberto Dos Anjos Candeiro, Professor do Magistério Superior**, em 27/09/2024, às 16:08, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Alex Sandro Schiller Aires, Usuário Externo**, em 27/09/2024, às 16:16, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Leonardo Daniel Ortiz David, Usuário Externo**, em 30/09/2024, às 09:38, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://sei.ufg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **4835652** e o código CRC **38F4A9DB**.



UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS (UFG)
UNIDADE ACADÊMICA (UA) INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE ANIMAL

BEATRIZ GRIGIO BORNIA

**Processo reconstrução anatômica e paleobiológica de
espécimes de Pterosauria com ótimo estado de preservação
tridimensional para o blog de Divulgação Científica**

GOIÂNIA
21 de Janeiro de 2026

DEDICATÓRIA

Em especial ao Prof. DSc. Carlos Roberto dos Anjos Candeiro, excelente orientador e amigo. E a todos vocês que sempre acreditaram em mim. Obrigada.

AGRADECIMENTOS

Desde nova, sempre fui curiosa e instigada a saber mais, seja sobre ciências naturais e seus belos registros, seja pelos métodos de elaboração e simbologias por trás de uma obra de arte. Essas paixões, com o tempo, se tornaram o norte da minha formação acadêmica e profissional. Isso, entretanto, não seria possível sem o apoio e incentivo de todas essas pessoas. Mesmo se eu agradecesse a todos vocês bilhões de vezes, ainda assim não seria suficiente; mas, mais uma vez, muito obrigada!

Em primeiro lugar, gostaria de agradecer ao meu orientador, Prof. DSc. Carlos Roberto dos Anjos Candeirol, que desde o primeiro contato foi receptivo e atencioso. Mesmo nos momentos complexos alheios ao mestrado que passei no decorrer desses dois anos, sua paciência e apoio como professor, orientador e amigo foi crucial para me tornar o que sou como profissional hoje. Sem dúvidas, o senhor é um exemplo a ser seguido. Muito obrigada professor. Espero que me aguente por mais alguns anos!

A minha família que, apesar das dificuldades, me forneceram as bases e os valores para formar a mulher que sou hoje. Mãe, apesar de baixinha (rsrsrs), você sempre encarou quaisquer batalhas que surgiram na sua frente de cabeça erguida, e ainda se doando ao próximo com seu coração GIGANTE. Pai, seu exemplo de esforço, luta e dedicação, mesmo em meio às frustrações e maiores dificuldades. Vocês serão meus eternos super-heróis. Amo vocês.

Aos meus amigos de longa data, Bárbara da Silva, Ana Carolina Cheroni e João Eudes, que, apesar de estarem fisicamente longe, permanecem eternamente com um lugar especial reservado no meu coração. Nossos momentos de risadas, dificuldades, fofocas e desabafos foram, e sempre serão, lembranças muito valiosas. Tenho a honra de ter vocês em minha vida, nos tornamos fortes juntos. Acreditem, vocês são agulhas no palheiro. Vocês são sensacionais.

Aos meus amigos do *design* gráfico/digital e *marketing*, Matheus Prado, Bruna e Ludmilla, por acreditarem em meu potencial criativo e serem exemplos de ótimos profissionais. Vocês me inspiram.

As minhas amigadas do Mestrado, Lívia, Tamires, Aline, Geane, Bianca Carnib, João, Danilo, Bruno Begha, César, Marcelo, Raony, Ygor, Ulisses. Vocês que sempre estiveram ao meu lado, pela amizade incondicional e pelo apoio demonstrado ao longo de todo o tempo em que me dediquei a este trabalho. Quando compartilhamos algumas dores e “causos”, vocês facilitaram muito minhas batalhas diárias, além de render boas

histórias. E também, me incentivaram a buscar um *fitness* igual ao dos pterossauros (valeu pelos incentivos de treinos de membros superiores na academia, Bianca!).

E ainda, aos professores, que ao longo dos anos me apoiaram e me deram inspiração nessa jornada, em especial aos professores e orientadores Rogério Pereira Bastos e Bernardo Javier Riga. Também agradeço o carinho e incentivo da professora Daniella de Melo e Silva e Paulo de Marco Júnior.

Ao secretário do programa, Igorou Ohara, agradeço o auxílio na resolução de situações burocráticas, independente do momento em que ocorram. Me amparou e resolveu tudo o que precisei e ainda mais, mesmo quando eu acreditava que tudo havia ido por água abaixo.

Aos membros e colaboradores do Laboratório de Paleontologia e Evolução /UFG, que mesmo com um breve contato, me acolheram e me fizeram sentir em casa em um ambiente totalmente novo. Muito obrigada!

E, por fim, a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal e Nível Superior (CAPES), cujo auxílio financeiro por meio de bolsas de pesquisa foram essenciais para a realização dessa pesquisa.

A todos que direta ou indiretamente fizeram parte de minha formação, o meu muito obrigada.

Até mais e abraços paleontológicos!

RESUMO

A paleoarte compreende técnicas visuais baseadas em inferências paleontológicas, além de aspectos interdisciplinares, geológicos e biológicos. Nesse contexto, a presente Dissertação tem como objetivo descrever visualmente criaturas conhecidas por seus restos fósseis, reconstruindo sua forma, proporções anatômicas, paleobiologia e paleogeologia da forma mais confiável possível. Destaca-se a sua relevância na transmissão do conhecimento científico ao público não especializado, utilizando ferramentas visuais como pintura, escultura e modelagem 3D. Assim, o objetivo desta contribuição é apresentar o desenvolvimento de um trabalho didático-científico paleoartístico baseado nos pterossauros *Rhamphorhynchus longicaudus* Munster 1839, *Pteranodon longiceps* Marsh 1876, *Anhanguera piscator* Kellner e Tomida 2000, *Pterodaustro guinazui* Bonaparte 1970, e *Caiuajara dobruskii* Manzig et al., 2014. O critério de seleção para esses materiais envolveu o estado ótimo de preservação tridimensional dos fósseis, bem como sua ampla quantidade de registros. A metodologia aqui utilizada consiste em: levantamento bibliográfico; elaboração da descrição paleoartística via *softwares Adobe Photoshop CC 2020 e Adobe Illustrator 2020* e; a programação do *blog paleozoology.com.br* utilizando a ferramenta *Wordpress* para realizar a postagem com o texto informativo e paleoarte do pterossauro acima mencionadas. Os esboços, ilustrações e modelos foram construídos com auxílio de uma mesa digitalizadora *Wacom Intuos Pro*. Além disso, o *blog* foi implementado no Laboratório de Paleontologia e Evolução/UFG). As impressões, registros de usuários que acessaram o endereço virtual e CTR foram obtidas após um ano da publicação do referido *blog*. As análises foram realizadas através do *plugin GoogleAnalytics* e, assim como levantado na hipótese inicial, o *blog* atua como uma boa ferramenta de divulgação científica, principalmente por ser gratuito e livre do crivo das grandes mídias. Deste modo, *paleozoology.com.br* permite que qualquer um possa criá-lo e discordar sobre quaisquer assuntos que julgue pertinentes, bem como possibilita a acessibilidade da paleontologia como parte de uma cultura social.

Keywords: Pterosauria. Paleobiologia. Divulgação científica. Paleoarte.

ABSTRACT

Paleoart comprises visual techniques based on paleontological inferences, as well as interdisciplinary, geological and biological aspects. In this context, the present Dissertation aims to visually describe creatures known from their fossil remains, reconstructing their shape, anatomical proportions, paleobiology and paleogeology in the most reliable way possible. Its relevance in transmitting scientific knowledge to the non-specialized public stands out, using visual tools such as painting, sculpture and 3D modeling. Thus, the objective of this contribution is to present the development of a didactic-scientific paleoartistic work based on the pterosaurs *Rhamphorhynchus longicaudus* Munster 1839, *Pteranodon longiceps* Marsh 1876, *Anhanguera pescator* Kellner and Tomida 2000, *Pterodaustro guinazui* Bonaparte 1970, and *Caiuajara dobruskii* Manzig et al., 2014. The selection criteria for these materials involved the optimal state of three-dimensional preservation of the fossils, as well as their large quantity of records. The methodology used here consists of: bibliographical survey; preparation of the paleoartistic description using Adobe Photoshop CC 2020 and Adobe Illustrator 2020 software and; programming the paleozoology.com.br blog using the Wordpress tool to post the informative text and pterosaur paleoart mentioned above. The sketches, illustrations and models were created with the help of a Wacom Intuos Pro graphics tablet. Furthermore, the blog was implemented at the Laboratory of Paleontology and Evolution/UFG). The impressions, records of users who accessed the virtual address and CTR were obtained one year after the publication of the aforementioned blog. The analyzes were carried out using the GoogleAnalytics plugin and, as raised in the initial hypothesis, the blog acts as a good scientific dissemination tool, mainly because it is free and free from the scrutiny of large media. In this way, paleozoology.com.br allows anyone to create it and disagree on any issues they deem pertinent, as well as making paleontology accessible as part of a social culture.

Keywords: Pterosauria. Paleobiology. Scientific divulgation. Paleoart.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	11
LISTA DE TABELAS	14
LISTA DE SIGLAS	15
PUBLICAÇÃO	16
APRESENTAÇÃO	17
CAPÍTULO 1	18
1. Introdução geral	18
1.1. História Evolutiva e Cladística de Pterosauria	18
2. A divulgação científica na paleontologia associada a paleoarte	33
3. Justificativa	34
4. Metodologia	35
5. Objetivos	37
6. Referências bibliográficas	37
CAPÍTULO 2	43
Histórico descritivo, taxonômico e paleobiogeográfico de <i>Rhamphorhynchus longicaudus</i>	43
Resumo	43
Abstract	44
Introdução	45
Metodologia	46
Pesquisas anteriores e levantamento bibliográfico	47
Breve descrição	47
Cladística	50
Aspectos paleoambientais, paleobiológicos e história natural	53
Reconstrução anatômica	56
Considerações finais	58

Referências Bibliográficas	60
CAPÍTULO 3	63
Reconstrução anatômica e paleobiológica de <i>Pteranodon longiceps</i> (Pterosauria, Pterodactyloidea) baseado em estudos prévios de sua história natural	63
Resumo	63
Abstract	64
Introdução	65
Metodologia	65
Pesquisas anteriores e levantamento bibliográfico	66
Breve descrição	70
Cladística	72
Aspectos paleoambientais, paleobiológicos e história natural	74
Reconstrução anatômica	78
Considerações finais	83
Referências bibliográficas	84
CAPÍTULO 4	89
Reconstrução anatômica e paleobiológica de <i>Anhanguera piscator</i> (Anhangueridae, Pterodactyloidea, Pterosauria)	89
Resumo	89
Abstract	90
Introdução	91
Metodologia	91
Pesquisas anteriores	92
Breve descrição paleogeológica	94
Cladística	95
Aspectos paleoambientais, paleobiológicos e história natural	98
Reconstrução anatômica	99

Considerações finais	103
Referências bibliográficas	104
CAPÍTULO 5	107
Reconstrução anatômica e paleobiológica de <i>Pterodaustro guinazui</i> (Pterosauria, Pterodactyloidea, Ctenochamastidae)	107
Resumo	107
Abstract	108
Introdução	109
Metodologia	110
Pesquisas anteriores e levantamento bibliográfico	111
Breve descrição	113
Cladística	114
Aspectos paleoambientais, paleobiológicos e história natural	116
Reconstrução anatômica	123
Considerações finais	125
Referências bibliográficas	126
CAPÍTULO 6	130
Revisão integrativa da paleobiologia e ontogenia de <i>Caiuajara dobruskii</i> (Pterosauria, Pterodactyloidea, Tapejaridae) como ferramenta de reconstrução anatômica paleoartística	130
Resumo	130
Abstract	131
Introdução	132
Metodologia	133
Pesquisas anteriores	134
Breve descrição paleogeológica	135
Cladística	136

Esqueleto	138
Músculos	140
Sacos aéreos	144
Tegumento	146
Aspectos paleoambientais, paleobiológicos e história natural	148
Considerações finais	151
Referências bibliográficas	153
CAPÍTULO 7	159
Potencialidades, lacunas e impacto do <i>blog paleozoology.com.br</i> como ferramenta de Divulgação Científica digital	159
Resumo	159
Abstract	160
Introdução	161
Metodologia	164
Discussão	173
Considerações finais	174
Referências bibliográficas	176
CONSIDERAÇÕES FINAIS	179
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	183

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

- Figura 1:** Relação entre Pterosauria e Lagerpetidae19
- Figura 2:** Cladograma dos principais grupos de Pterosauria
20
- Figura 3:** Principais diferenças entre não-Pterodactyloidea e Pterodactyloidea
21
- Figura 4:** Variedade anatômica das cristas cranianas em Pterosauria
23
- Figura 5:** Osteologia pós-craniana de *Pteranodon longiceps*
24
- Figura 6:** Vértex e estruturas caudais dos pterossauros
25

CAPÍTULO 2

- Figura 1:** Cladograma de *Rhamphorhynchus longicaudus* em Rhamphorhynchidae
52
- Figura 2:** Cena de caça fossilizada
55
- Figura 3:** Paleoarte: Um rebanho de *Rhamphorhynchus longicaudus* no paleoambiente costeiro do Jurássico Superior da Formação calcária de Solhofen, Alemanha
58

CAPÍTULO 3

- Figura 1:** Publicações sobre *Pteranodon longiceps* por revista entre 1447 até 2024
69
- Figura 2:** Temas principais abordados nos artigos elencados
70
- Figura 3:** Via Marítima Interior Ocidental
71
- Figura 4:** Cladograma de *Pteranodon longiceps* em Pteranodontia
72

Figura 5: Holótipo de <i>Pteranodon longiceps</i>	73
Figura 6: Paleoarte: Os esfoeados	76
Figura 7: Vértebra cervical de <i>Pteranodon longiceps</i>	77
Figura 8: Paleoarte: Encontro de um casal de <i>Pteranodon longiceps</i> ao pôr-do-sol da Formação Niobara	82

CAPÍTULO 4

Figura 1: Mapa da Formação Romualdo, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil, e carta estratigráfica simplificada do Grupo Santana	94
Figura 2: Cladograma simplificado de <i>Anhanguera piscator</i> em Ornithocheiridae	97
Figura 3: Sinapomorfias de <i>Anhanguera piscator</i>	99
Figura 4: Paleoarte de <i>Anhanguera piscator</i> após um longo dia de pesca, sobrevoando nas costas marinhas do mar anóxico da atual Formação Romualdo, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil	103

CAPÍTULO 5

Figura 1: Mapa Geográfico e Geológico dos depósitos lacustres Albianos de <i>Loma del Pterodaustro</i> , na Serra de <i>las Quijadas</i> , Província de San Luis, Argentina	114
Figura 2: Cladograma simplificado de <i>Pterodaustro guinazui</i> em <i>Ctenochasmatidae</i>	115
Figura 3: Geogastrólitos nas cavidades estomacais em dois espécimes de <i>Pterodaustro guinazui</i>	117
Figura 4: Detalhe da porção anterior da mandíbula e dentição do MIC-V263	119

Figura 5: Ovo de <i>Pterodaustro guinazui</i> descrito por Grellet-Tinner et al. (2014)	121
Figura 6: Paleoarte: Representação pictórica de um embrião de <i>Pterodaustro guinazui</i> em um ovo	123
Figura 7: Paleoarte: <i>Pterodaustro guinazui</i> com a peculiar alimentação por filtro ao crepúsculo do Cretáceo Inferior da Argentina	125

CAPÍTULO 6

Figura 1: Localização e enquadramento estratigráfico de <i>Caiuajara dobruskii</i>	136
Figura 2: Cladograma simplificado de <i>Caiuajara dobruskii</i> em Azhdarchoidea	137
Figura 3: Reconstrução do esqueleto de <i>Caiuajara dobruskii</i>	139
Figura 4: Reconstrução muscular de <i>Caiuajara dobruskii</i>	144
Figura 5: Reconstrução dos sacos aéreos de <i>Caiuajara dobruskii</i>	145
Figura 6: Reconstrução do tegumento de <i>Caiuajara dobruskii</i>	148
Figura 7: Esboços para estudo de poses e ontogenia de <i>Caiuajara dobruskii</i>	150
Figura 8: Paleoarte: Fragmento de paleoambiente desértico do Cretáceo Superior do Paraná, Brasil	151

CAPÍTULO 7

Figura 1: Paleta de cores do <i>blog paleoaoology</i>	166
Figura 2: Processo de criação dos <i>posts</i> de divulgação científica digital	167

Figura 3: Personagens em estilo <i>cartoon</i> com base nos pterossauros abordados nos <i>posts</i>	168
Figura 4: Menu inicial do <i>blog paleozoology</i>	169
Figura 5: Acessos do <i>blog paleozoology</i> desde junho de 2023 até junho de 2024	170
Figura 6: Quantia de usuários que acessaram o <i>blog paleozoology</i> de acordo com cada país desde junho de 2023 até junho de 2024	171
Figura 7: Gênero de usuários que acessaram o <i>blog paleozoology</i> desde junho de 2023 até junho de 2024	172
Figura 8: Faixa etária dos usuários que acessaram o <i>blog paleozoology</i> desde junho de 2023 até junho de 2024	172

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 2

Tabela 1: Artigos elencados sobre *Rhamphorhynchus longicaudus* para sustentar a base da reconstrução paleobiológica e paleoartística
47

Tabela 2: Artigos elencados apontando registros de *Rhamphorhynchus*
48

CAPÍTULO 3

Tabela 1: Artigos elencados sobre *Pteranodon longiceps* para sustentar a base da reconstrução paleobiológica e paleoartística
66

CAPÍTULO 4

Tabela 1: Artigos elencados sobre *Anhanguera piscator* para sustentar a base da reconstrução paleobiológica e paleoartística
96

CAPÍTULO 5

Tabela 1. Artigos elencados sobre *Pterodaustro guinazui* para sustentar a base da reconstrução paleobiológica e paleoartística
91

CAPÍTULO 6

Tabela 1. Artigos elencados abordando *Caiuajara dobruskii* para sustentar a base da reconstrução paleobiológica e paleoartística

LISTA DE SIGLAS

CTR: *Click Through Rate* (taxa de cliques)

DC: Divulgação científica

ICZN: *International Commission on Zoological Nomenclature* (Código Internacional de Nomenclatura Zoológica)

INEP: Instituto Nacional de Estudos e Pesquisas Educacionais Anísio Teixeira

MA: Milhões de anos

PCNs: Parâmetros Curriculares Nacionais

SEO: *Search Engine Optimization* (otimização de mecanismos de busca)

TC: Tomografia assistida de computador

TIC: Tecnologia da Informação e Comunicação

VMIO: Via Marítima Interior Ocidental

PUBLICAÇÃO

A presente dissertação é apresentada sob a forma de manuscritos. Para a formatação foram empregadas as normas de publicação de dois periódicos: Capítulo 2 a 6 para a revista *Historical Biology*, enquanto o último se enquadra na vertente de pesquisa do *Evolution: Education and Outreach*.

Deste modo, os capítulos 2 a 6 deste trabalho, obedecem às normas de publicação do periódico *Historical Biology*, fator de impacto 1.942, ISBN 1029-2381, *Qualis* A2, no estrato de 2017 a 2020: Biodiversidade. Já o capítulo 7 segue as normas de publicação da revista *Evolution: Education and Outreach* fator de impacto 1.588, ISSN 1936-6434, *Qualis* A3, no estrato de 2017 a 2020: Biodiversidade. Nesse contexto, as formatações e composição textual aqui apresentadas seguirão o modelo solicitado pelas respectivas revistas.

APRESENTAÇÃO

O presente trabalho está organizado em sete capítulos, dentre os quais visam apresentar a pesquisa realizada no decorrer do Mestrado. O capítulo 1 compreende uma abordagem geral explanatória dos temas que serão apresentados nos manuscritos finais: quem foram os pterossauros, suas origens, anatomia, habitat e peculiaridades. Deste modo, o capítulo 1 divide-se em: história evolutiva e cladística de Pterosauria; anatomia de Pterosauria (esqueleto, musculatura, sacos aéreos e tegumento); e divulgação científica na paleontologia associada a paleoarte. Posteriormente é apresentada a seção justificativa, onde as motivações gerais para a realização deste trabalho são apresentadas, seguida pela metodologia de forma resumida, os objetivos gerais da dissertação, e por fim, a relação de bibliografias utilizadas como fundamentação.

Os capítulos 2 ao 6 compõem os resultados da reconstrução anatômica dos espécimes de Pterosauria abordados neste trabalho, cuja versão textual possui formatação para submissão periódico *Historical Biology*, fator de impacto 1.942, ISBN 1029-2381, Qualis A2, no estrato de 2017 a 2020: Biodiversidade. Deste modo, os receptivos capítulos são estruturados nas seções: introduction; materials and methods; results and discussion (que é subdividido em: previous research and bibliographic survey; brief paleogeographic description; cladistics; paleoenvironmental, paleobiological and natural history aspects; and anatomical reconstruction), final considerations e, por fim, references.

O capítulo 7 segue as normas da revista *Evolution: Education and Outreach*, fator de impacto 1.588, ISSN 1936-6434, Qualis A3, no estrato de 2017 a 2020: Biodiversidade. Este capítulo aborda os resultados da divulgação científica digital realizada pelo *blog poology.com.br*, bem como sua viabilidade e perspectivas futuras de impacto como ferramenta de educação acessível para a sociedade. Assim, sua estrutura divide-se em: introduction; materials and methods; results; discussion; final considerations e, por fim, references.

CAPÍTULO 1

1. Introdução geral

Os Pterossauros (do grego *pteros*, asa, e *sauros*, lagarto, “lagarto de asa”) compõem um clado extinto de répteis voadores da Ordem Pterosauria predominantes do final do Triássico ao fim do Cretáceo (há aproximadamente 228 a 66 milhões de anos) (Witton, 2013). Esses répteis foram os primeiros vertebrados a executar voo ativo motorizado se utilizando de membranas alares sustentadas pelo IV dígito manual bem desenvolvido, associado a fortes músculos e pneumatização óssea (Elgin et al., 2011). O grupo é considerado um clado monofilético, protagonistas da primeira incursão no ambiente aéreo. Além disso, os pterossauros tinham uma variedade de estilos de vida. Tradicionalmente vistos como comedores de peixes, o grupo agora também inclui caçadores de animais terrestres, insetívoros, comedores de frutas e até mesmo predadores de outros pterossauros (Witton, 2013; Ezcurra et al., 2020).

1.1. História Evolutiva e Cladística de Pterosauria

Se a história evolutiva dos pterossauros fosse narrada fielmente em um livro, certamente seu o gênero seria “mistério”. A anatomia desses répteis alados se desenvolveu intrinsicamente associada ao voo, porém, seus predecessores fósseis basais não foram descritos até então (Ezcurra et al, 2020).

A ancestralidade desses animais não é totalmente compreendida, uma vez que os mais antigos pterossauros conhecidos já estavam totalmente adaptados a um estilo de vida voador (Witton, 2013). Um estudo realizado por Ezcurra et al. (2020) propôs que os arcossauros lagerpetídeos eram o clado irmão dos pterosauria, pautando-se em crânios fósseis recentemente descritos e membros anteriores mostrando várias semelhanças anatômicas com pterossauros e reconstruções de cérebros lagerpetídeos e sistemas sensoriais baseados em tomografias computadorizadas também mostrando semelhanças neuroanatômicas com pterossauros (figura 1).

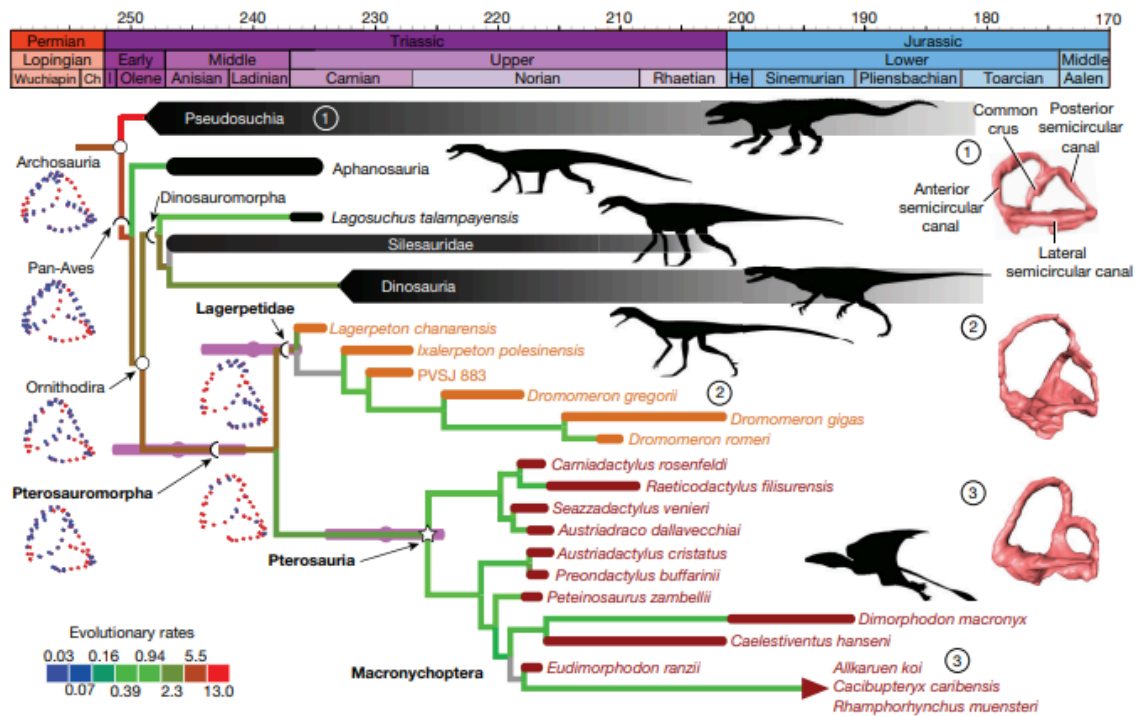


Figura 1. Relação entre Pterosauria e Lagerpetidae. Árvore de consenso estrito reduzida calibrada no tempo focada em Pterosauria e Lagerpetidae. As estruturas pontilhadas vermelhas são otimizações ancestrais do labirinto da orelha interna (linhas azuis são deslocamentos apomórficos). Barras violetas indicam calibração temporal do nó após análise Bayesiana. Círculos de preenchimento branco indicam clados baseados em nós, semicírculos clados baseados em hastes e a estrela um clado baseado em apomorfia. Os labirintos do ouvido interno estão em vista lateral e pertencem a (1) *Arizonasaurus*, (2) *D. gregori* e (3) *Allkaruen*. Mais informações são fornecidas nas Informações Suplementares. Ch, Changhsingian; I, induano; He, hettangiano. Fonte: Modificado de Ezcurra et al., 2020.

A Ordem Pterosauria é dividida em dois grupos principais: os não-pterodactilóides (pterossauros basais ou “Rhamphorhynchoidea”, parafilético) e os Pterodactilóides (monofilético), aos podem ser distinguidos por características osteológicas (figura 2) (Ezcurra et al., 2020). Os não-pterodactilóides apresentam mandíbulas dentadas, côndilo occipital direcionado posteriormente, cauda alongada e dimensões corporais mais reduzidas; e os Pterodactilóides, um grupo monofilético com diversidade anatômica, ecológica e com dimensões maiores, geralmente apresentando confluência entre as fenestras nasais e anterorbitais (resultando na fenestra fusionada nasoantorbital), longos pescoços sustentando um grande crânio, côndilo occipital direcionado

posteroventralmente, metacarpos acentuados, redução do V dígito do membro posterior e cauda curta (Kellner, 2003; Witton, 2013, Pinheiro, 2014) (figura 3).

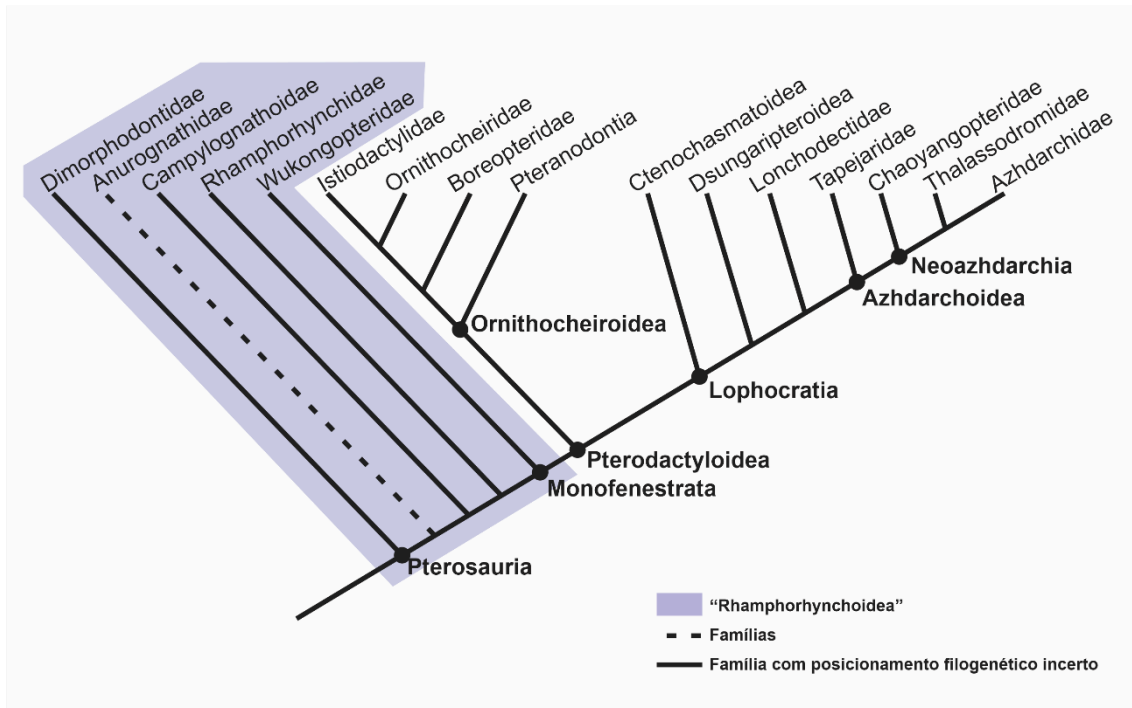


Figura 2. Cladograma dos principais grupos de Pterosauria e suas duas grandes divisões, os não-Pterodactyloidea (ou "Rhamphorhynchoidea") e os Pterodactyloidea. Os não-Pterodactyloidea compõem um grupo parafilético abrangendo os Dimorphodontidae, Anurognathidae, Campylognathoidae, Rhamphorhynchidae e Wukongopteridae. Já Pterodactyloidea abrange um clado monofilético, constituído por Istiodactylidae, Ornithocheiridae, Boreopteridae, Pteranodontia, Ctenochasmatoidea, Dsungaripteroidea, Lonchodectidae, Tapejaridae, Chaoyangopteridae, Thalassodromidae e Azhdarchidae.

Fonte: Elaborado por Beatriz Grigio Bornia.

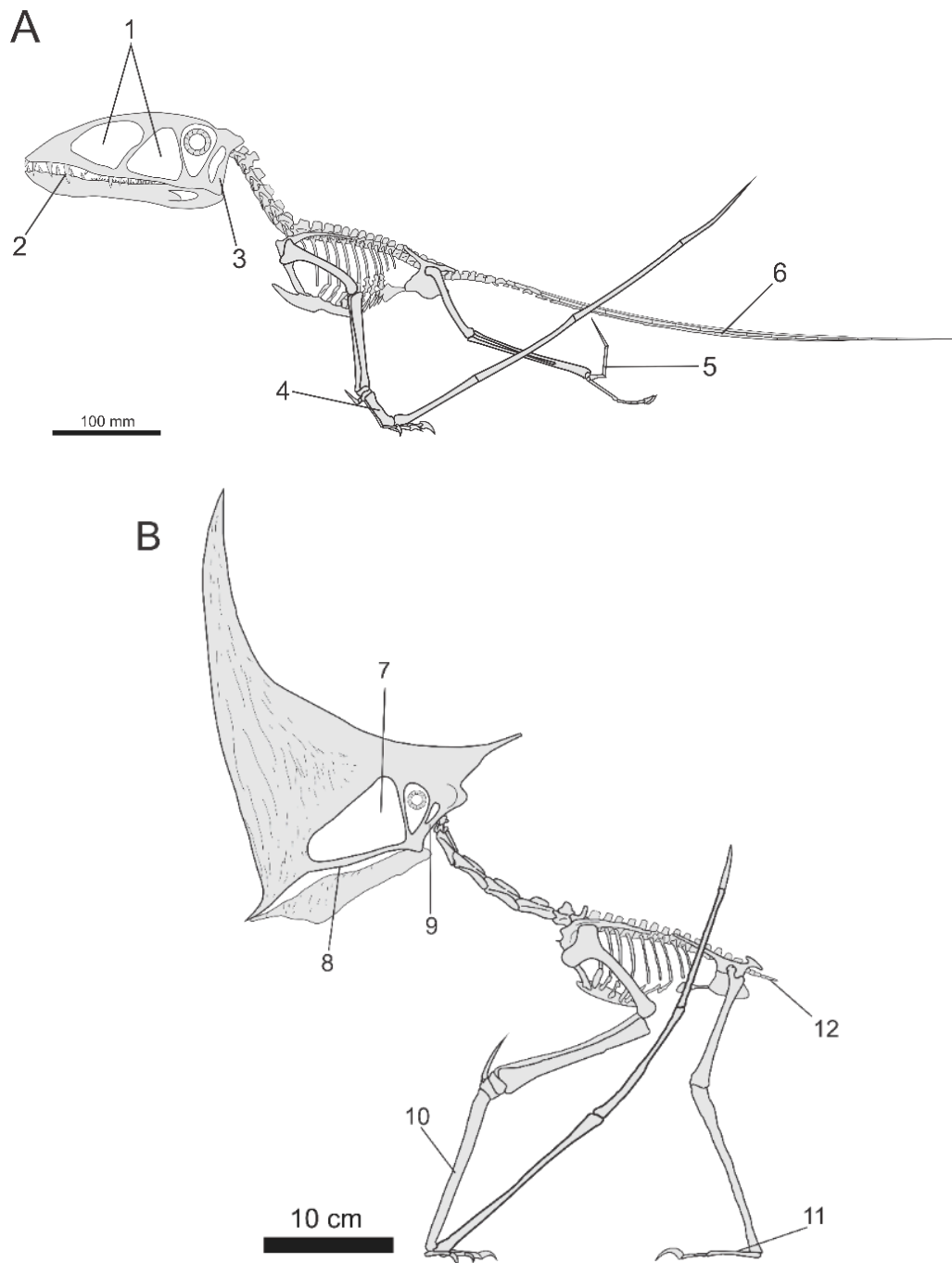


Figura 3. Principais diferenças entre pterossauros não pterodactilóides e Pterodactyloides. **A.** Não-pterodactyloide *Dimorphodon macronix*: 1. Fenestras nasal e antorbital separadas; 2. Presença de dentes ao longo de toda a maxila; 3. Côndilo occipital posicionado posteriormente; 4. Metacarpo curto; 5. V dígito do pé bem-desenvolvido; 6. Cauda longa. **B.** Pterodactyloide *Caiuajara dobruskii*: 7. Fenestra nasal e antorbital fusionada na fenestra nasoantorbital; 8. Bico córneo desprovido de dentes na maioria dos pterodactyloides mais dedrivados; 9. Côndilo occipital posicionado posteroventralmente; 10. Metacarpo longo. 11. V dígito do pé reduzido ou ausente; 12. Cauda curta. Fonte: Elaborado pela autora Beatriz Grigio Bornia.

1.2. Anatomia de Pterosauria

1.2.1. Esqueleto

Nos pterossauros juvenis, as divisões entre cada osso, conhecidas como suturas, são mais claras e fáceis de serem identificadas, enquanto nos adultos as suturas são mais amplamente fusionadas (Bennet, 1992). Ainda se tratando do fusionamento ósseo craniano dos pterossauros, a abertura nasal e fenestra antorbital são fusionadas na fenestra nasoantorbital em muitas espécies em virtude da fixação muscular, principalmente em Pterodactyloides. A órbita possui variadas formas, dentre elas a circular, oval ou de pêra (Kellner, 2004). As cristas também possuem uma diversidade morfológica notável, apresentando ou não tecidos moles e podendo estar situadas posterodorsalmente (como no *Caiuajara dobruskii*) ou rostromandibulares (como no *Anhanguera piscator*) (figura 4).

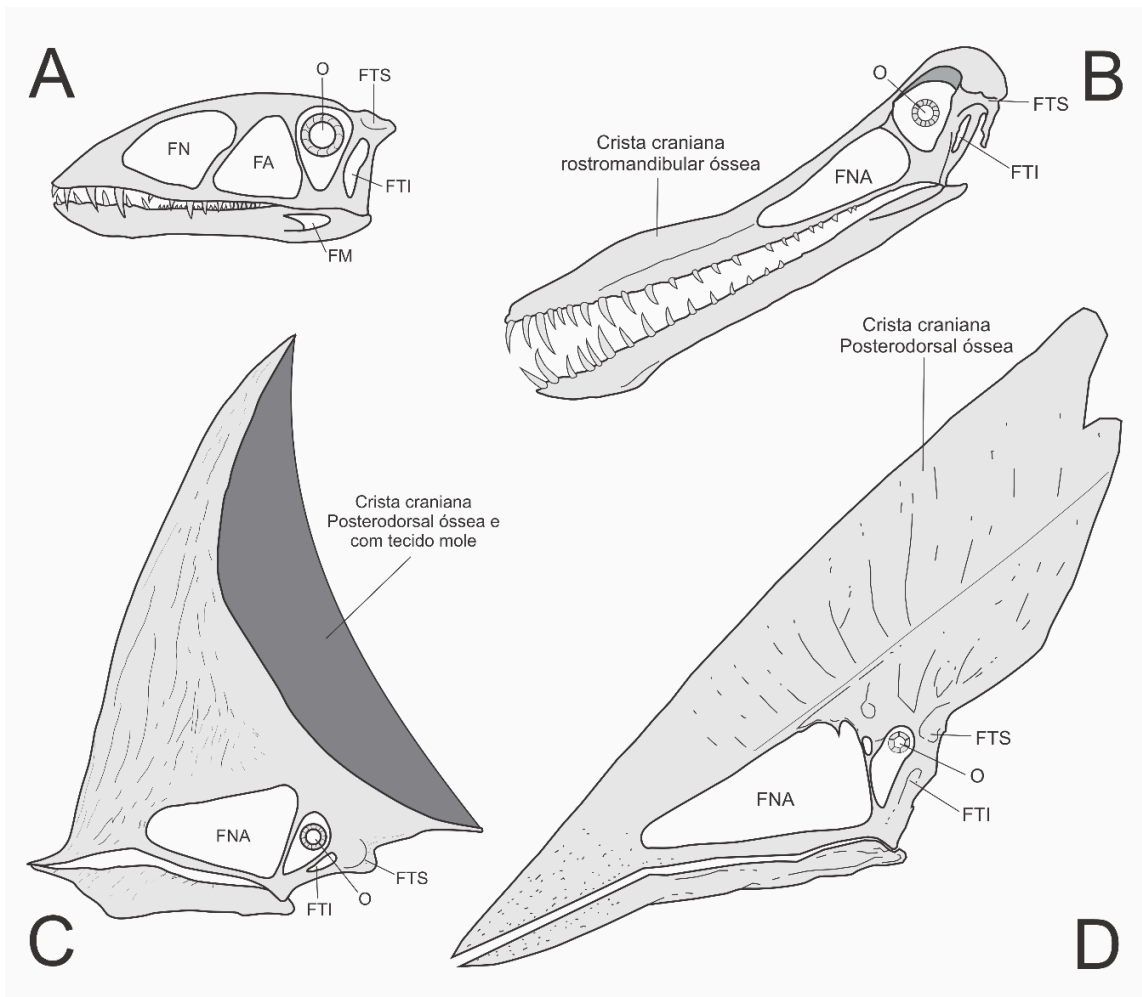


Figura 4. Variedade anatômica das cristas cranianas em Pterosauria. **A.** Crânio ddo rhanphoryncoide *Dimorphodon macronyx*. **B.** Crânio do anhanguerídeo *Anhanguera piscator*. **C.** Crânio do tapejarídeo *Caiujara dobruskii*. **D.** Crânio do talassodromídeo *Thalassodromeus Sethi*. FA. Fenestra antorbital. FN. Fenestra nasal. FAN. Fenestra nasoantorbital. FM. Fenestra mandibular. FTI. Fenestra temporal inferior. FTS. Fenestra temporal superior. O. orbital. Fonte: Elaborado pela autora Beatriz Grigio Bornia.

Dentre os elementos encontrados no esqueleto pós-crâniano de um pterossauro, podemos mencionar: coluna vertebral, costelas, cintura escapular, cintura pélvica membros anteriores e membros posteriores. Iremos descrever cada um desses tópicos logo abaixo.

A **coluna vertebral** de um pterossauro continha 34 a 60 em média. As vértebras na frente da cauda eram "procélicas": o cótilo (anterior ao corpo vertebral) era côncavo e dentro dele cabia uma extensão convexa na parte posterior da vértebra anterior, o côndilo. Os pterossauros avançados são únicos em possuir protuberâncias especiais que se projetam adjacentes ao côndilo e ao cótilo, as exapófises, e o cótilo também pode

possuir um pequeno dente em sua linha média, chamado de hipófise (Bennett, 1994; Witton, 2013).

O pescoço dos pterossauros alongado, fato que provavelmente corrobora com a suposição de que eram musculosos e relativamente grossos (Witton, 2023). Porém, a extensão desse comprimento não é atribuída aumento do número de vértebras, mas ao alongamento das invariáveis sete vértebras cervicais desses animais (figura 5). Comumente, tais elementos se apresentavam mais largas do que altas, implicando em uma melhoria na mobilidade cervical vertical em relação à horizontal. Vale salientar que os pterodactyloidea perderam todas as costelas do pescoço, elementos presentes em não-pterodactyloides (Kellner, 2004).

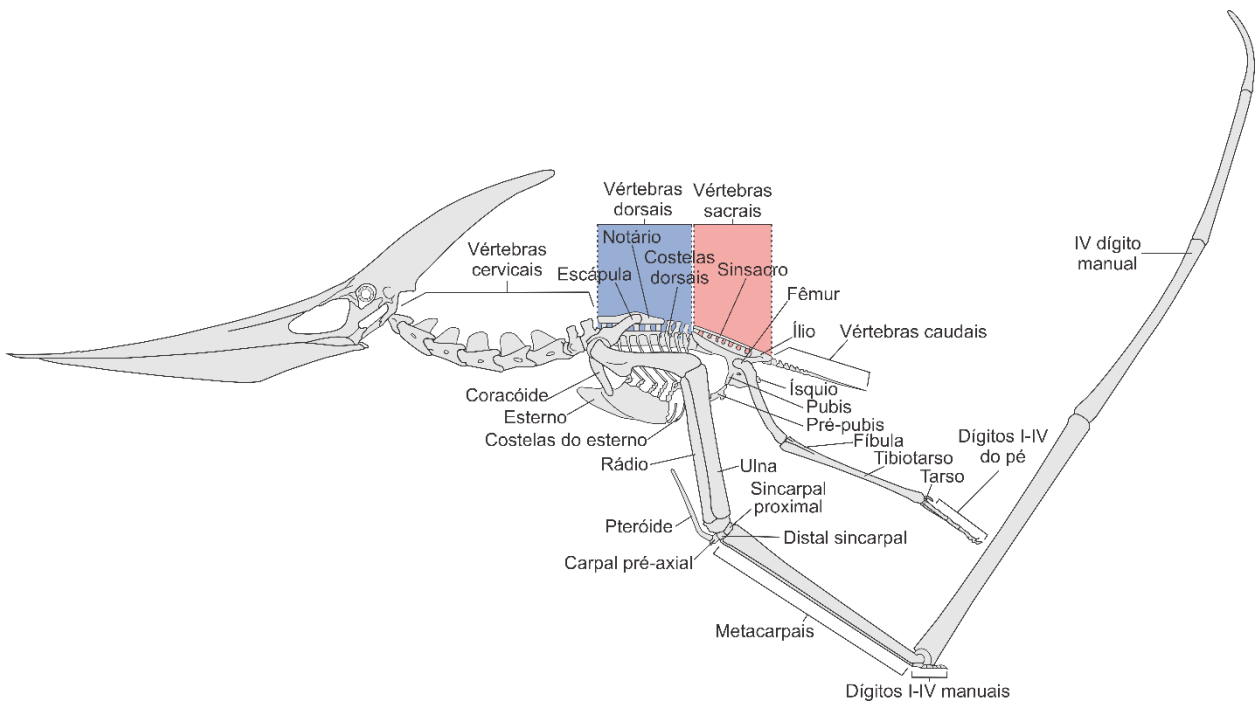


Figura 5. Osteologia pós-crâniana de *Pteranodon longiceps*. Fonte: Elaborado pela autora Beatriz Grigio Bornia.

O dorso, por sua vez, era curto e possuía forma oval, com 18 vértebras em média. Em algumas espécies de Pterodactyloides derivados, nota-se a fusão de algumas vértebras dorsais anteriores em uma estrutura rígida denominada notário (ou *notarium*) similar às aves modernas, uma adaptação associada à elevada força mecânica ocasionada ao bater as asas durante o voo ativo (Wellnhofer, 1991). O notário incluía

cerca de três à sete vértebras, podendo ser conectadas por tendões ou uma fusão de suas espinhas neurais em uma “placa supraneural” (Witton, 2013) (figura 5).

O sacro apresentava entre três e dez vértebras sacrais (figura 5), também podendo haver fusão de placas neurais e formação de um sinsacro (*synsacrum*) (Witton, 2013). As vértebras caudais (figura 5) eram anficélicas e com corpo vertebral côncavo nas extremidades. As espécies mais basais apresentavam caudas longas, contendo até cinquenta vértebras caudais, com as do meio enrijecidas por longos processos de articulação denominados *chevrons*, atuando de forma similar a lemes durante o voo. Já em pterodactyloides as caudas eram reduzidas, desprovidas de *chevrons* e contendo em média 10 vértebras caudais (Wellnhofer, 1991).

As caudas dos pterossauros eram bastante delgadas, uma vez que o músculo retrator caudofemoral, que na maioria dos Archosauria basal fornece a principal força propulsiva para o membro posterior, era relativamente sem importância (Witton, 2013). Além disso, os Rhamphoth=rhynchoidea apresentavam, em sua maioria, extensões laterais rígidas ao longo da cauda, denominadas “chevrons” (figura 6).

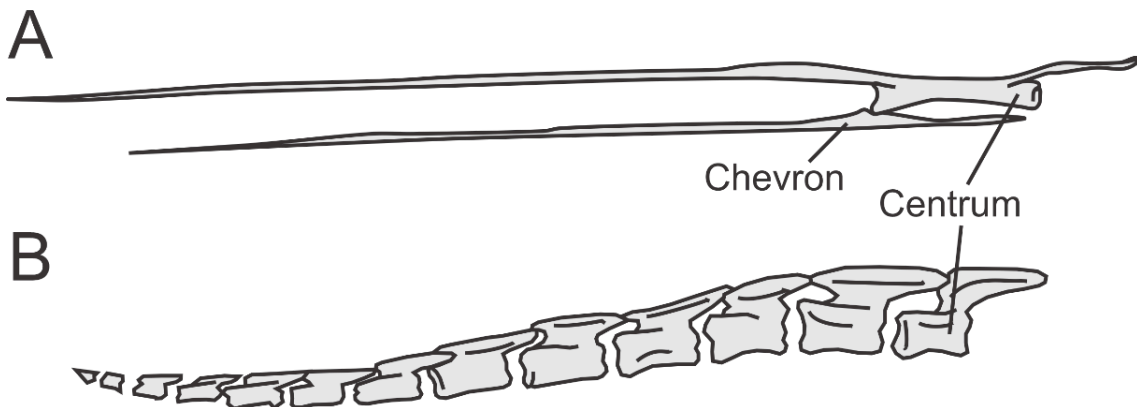


Figura 6. Vértebras e estruturas caudais dos Pterossauros. **A.** Processos articulares enrijecidos e *chevrons* de não-pterodactyloides; **B.** Vértebras caudais de Pterodactyloides. Fonte: Fonte: Elaborado pela autora Beatriz Grigio Bornia.

A **cintura escapular** (figura 5) ancorava fortes músculos torácicos para gerar forças motoras para o voo (Witton, 2013). O osso superior, a omoplata, era uma barra reta. Estava ligado a um osso inferior, o coracoide, que é relativamente longo nos pterossauros. Em espécies avançadas, a omoplata e o coracoide encontram-se fusionados, constituindo o escapulocoracoide, formando um circuito fechado rígido capaz de suportar forças consideráveis (Witton, 2013). Uma peculiaridade era que as

conexões do esterno dos coracóides muitas vezes eram assimétricas, com um coracóide ligado na frente do outro. Em espécies avançadas, a articulação do ombro se moveu da escápula para o coracóide (Witton, 2013). A junta era em forma de sela e permitia um movimento considerável à asa. O esterno é caracteristicamente largo, com um processo frontal projetado obliquamente para frente, a cristoespina (Witton, 2013). A gastrália também era presente (Wellnhofer, 1991).

A **cintura pélvica** (figura 5) dos pterossauros possuía dimensões moderadas em relação ao restante do corpo, sendo composta pelos ossos ílio, púbis e ísquio fundidos. Há uma estrutura articulada única situada anteriormente ao púbis, o pré-púbis, estruturas pareadas que formavam uma cúspide que cobria o ventre posterior, entre a pelve e as costelas do ventre, culminando em uma mobilidade vertical frequentemente associada à respiração para compensar a relativa rigidez da caixa torácica (Witton, 2013).

Os **membros anteriores** (figura 5) compartilhavam de um mecanismo de sustentação para a asa. O úmero é caracteristicamente curto e internamente pneumatizado, porém, reforçado por suportes ósseos e acoplado com uma grande crista deltopeitoral a qual se ligam os principais músculos de voo (como *m. triceps*, *m. deltoies scapulares*, *m. teres major*, *m. latissimus dorsi*, *m. biceps*, *m. scapularis* e *m. scapuloumeralis anterior*) (Witton, 2013; Wellnhofer, 1991).

Um osso exclusivo dos pterossauros, conhecido como pteróide, conectava-se ao pulso e ajudava a sustentar a membrana anterior (o propatágio) entre o pulso e o ombro (Wilkinson et al., 2006). O pulso do pterossauro consiste em dois carpos: o interno (proximal, ao lado dos ossos longos do braço) e quatro externos (distais, ao lado da mão), excluindo o osso pteróide, que pode ser um carpo distal modificado (Witton, 2013). Em algumas espécies derivadas, carpos proximais são fundidos em um "sincarpo proximal", enquanto três dos carpos distais se fundem para formar um sincarpo distal (Wilkinson et al., 2006). O restante do carpo distal (o "medial do carpo", "distal lateral" ou pré-axial do carpo" articula-se em uma face biconvexa verticalmente alongada na superfície anterior do sincarpo distal, além de apresentar uma fôvea côncava profunda que se abre anteriormente, ventralmente e um pouco medialmente, dentro da qual o pteróide se articula (Wilkinson et al., 2006).

Quando em pé, os pterossauros provavelmente repousavam sobre seus metacarpos, com a asa externa dobrada para trás. Nesta posição, os lados "anteriores" dos metacarpos foram rodados para trás. Isso apontaria os dedos menores obliquamente para trás. De acordo com Bennett (2000), isso implicaria que o IV dígito anterior que

sustenta a asa seria capaz de descrever o maior arco de qualquer elemento da asa, até 175°, não foi dobrado por flexão, mas por uma extensão extrema. A asa foi dobrada automaticamente quando o cotovelo foi dobrado (Wilkinson et al., 2006).

Os **membros posteriores** (figura 5) também eram longos em relação ao comprimento do corpo, porém menores que os membros anteriores. O fêmur era reto, com a cabeça compreendendo um pequeno ângulo com a haste, implicando no fato das pernas não serem mantidas verticalmente abaixo do corpo, mas diagonalmente posicionadas em relação a ele (Witton, 2013; Wellnhofer, 1991). A tíbia muitas vezes era fundida com os ossos do tornozelo em um “tibiatarso” mais longo que o fêmur, podendo atingir uma posição vertical ao caminhar (Wellnhofer, 1991). A fíbula geralmente era fina, especialmente na extremidade inferior, a qual não alcançava o tornozelo em muitos pterossauros derivados, atingindo uma redução no comprimento total em até um terço, além de poder ser fundido com a tíbia em algumas espécies (Witton, 2013). O pé era plantígrado, onde o metacarpo se dispunha paralelamente ao solo durante a caminhada. Do primeiro ao quarto dedos eram longos. Eles tinham duas, três, quatro e cinco falanges, respectivamente. Esses dedos tinham garras, embora menores que as garras das mãos (Wellnhofer, 1991).

1.2.2. Musculatura

Para reconstruir a musculatura dos pterossauros aqui elencados, foi utilizado como referência a musculatura de aves e crocodilianos, os representantes vivos mais próximos filogeneticamente dos pterossauros (Witmer, 1995). Estes músculos foram adaptados aos ossos do espécime a ser reconstruído, usando como guia as marcas de fixação e inserção muscular deixados em seus ossos (Bennet, 2003; Ribeiro, 2009). Estas marcas propiciam recompor o volume destes músculos, permitindo uma reconstrução relativamente segura da silhueta do animal (Ribeiro, 2009).

Contudo, os maiores Pterodactyloidea, talvez simplesmente por conta de seu tamanho, apresentam mais cicatrizes musculares do que pterossauros menores (Bennet, 2003). Esse fato também se aplica às mudanças acentuadas na morfologia óssea durante a ontogenia, onde, à medida que o indivíduo cresce, seus processos e tubérculos ossificam (Brinkman, 1988). Assim, neste trabalho, buscamos utilizar espécimes de dimensões maiores, quando possível.

Os pterossauros possuíam três conjuntos básicos de músculos da mandíbula, assim como tipicamente registrados na musculatura craniana de répteis. Segundo esses autores, o menor músculo da mandíbula era o *m. depressor mandibulae*, ligado a um pequeno processo na parte posterior do crânio e na ponta do processo retroarticular (Meijer et al., 2007). Outros músculos da mandíbula eram maiores, pois eram responsáveis pelo exigente movimento de mastigação e fechamento das mandíbulas. Os *músculos adutores externos* (ou *temporalis*) eram os maiores músculos da mandíbula na maioria dos pterossauros, estendendo-se posteriormente à mandíbula até as fenestras temporais, onde esses orifícios possibilitaram que os músculos se projetassem quando contraídos (Pinheiro et al., 2014).

O conjunto de *m. pterigoideus* e *m. adutor mandibulae posterior* se estendiam ao longo da parte inferior da região antorbital antes de descer em direção à mandíbula posterior e envolver o processo retroarticular (Meijer et al., 2007; Henderson, 2017). Esse músculo seria visível, como em pássaros e crocodilos, como uma pequena protuberância na parte de trás da mandíbula e está associado a mordidas particularmente poderosas (Meijer et al., 2007).

As restaurações de vida dos pterossauros normalmente os apresentam com pescoços extremamente finos, talvez porque os pescoços dos pássaros são comparativamente finos em comparação com seus crânios e corpos. No entanto, os prolongamentos e sulcos na face occipital dos crânios dos pterossauros indicam que essa superfície ancorou músculos e ligamentos substanciais responsáveis por elevar e mover a cabeça (como *m. sternocleidomastoideus*, *m. trapezius*), sugerindo que seus pescoços dos eram razoavelmente bem dotados de músculos nessa região (Witton, 2013). Assim, mesmo as longas vértebras tubulares do pescoço em alguns pterossauros provavelmente eram cercadas por blocos de músculos, sugerindo que os artistas precisam colocar muito mais carne nos pescoços dos pterossauros do que nas representações esqueléticas e pouco musculosas como comumente são representadas (Witton, 2013).

Segundo Naish e Witton (2021), as cervicais III, VI, VII e provavelmente VIII possuem espinhas neurais proeminentes, indicando desenvolvimento diferencial da musculatura epaxial (Witton e Naish, 2008). A morfologia tubular frequentemente atribuída às vértebras do pescoço se aplica apenas às cervicais IV e V. Averianov (2013) demonstrou que as articulações cervicais são variáveis ao longo do pescoço, sendo as

das vértebras posteriores menos restritivas do que as das vértebras anteriores e seções intermediárias. Nesses aspectos, os pescoços dos pterossauros, principalmente azhdarchídeos apresentavam ampla ancoragem dessa poderosa musculatura e dos grandes ligamentos na base e na extremidade anterior do pescoço associada à porção posterior da maxila, como no *m. sternohyoid* (Naish e Witton, 2017).

Inúmeros autores (Padian 1983b; Kellner e Tomida 2000; Bennett 2003) sugeriram que o esterno de alguns pterossauros pode ter sustentado uma quilha estendida ventralmente por cartilagem; entretanto, a rugosidade média do NSM-PV 19892 não é o que se esperaria como base de uma quilha cartilaginosa. No espécime de *Pteranodon* YPM 2546, se sugeriu que uma quilha cartilaginosa pode estar presente, a quilha era plana com margens quadradas, muito parecida com a base da quilha cartilaginosa em uma galinha doméstica imatura (*Gallus gallus*), enquanto a crista rugosa do NSMPV 19892 é bastante diferente da condição de *Gallus* e, em vez disso, parece consistir em cicatrizes musculares das margens mediais da origem dos músculos peitorais. No *Pteranodon*, a placa posterior do esterno apresenta algumas pequenas rugosidades adjacentes às articulações costais que foram interpretadas como cicatrizes ligamentares, mas a ampla extensão da placa posterior, como a do NSM-PV 19892, não apresenta nenhuma outra cicatriz muscular (Bennet, 2003).

Essa cintura peitoral robusta e um grande esterno em forma de placa ao qual se ligava o enorme *m. pectoralis*, se assemelham aos vertebrados voadores atuais (pássaros e morcegos) (Tokita, 2014; Witton, 2013). Provavelmente os pterossauros sofreram mudanças regulatórias na expressão gênica que controlam o desenvolvimento musculoesquelético associado ao voo, isto é, dos membros anteriores e da cintura peitoral (Tokita, 2014).

A reconstrução detalhada da musculatura proximal dos membros anteriores dos pterossauros mostra que o braço foi provavelmente levantado por grandes músculos ancorados na escápula e nas costas (*m. latissimus dorsi*, *m. scapulohumeralis anterior*, *m. triceps*, *m. bíceps* e *m. deltoide*), e abaixado por aqueles ligados ao esterno e coracóide (*m. Pectoralis*, *m. rectus abdominis*, *m. obliquus abdominus*) (Tokita, 2014). Ao contrário das aves, onde dois músculos amplamente expandidos são usados principalmente para forçar o voo, parece que os pterossauros usavam vários grupos musculares que efetuavam o batimento das asas (Prondvai e Hone, 2009). A maioria desses músculos se ancora ao redor da porção proximal do úmero e particularmente na

crista deltopeitoral. Como outros tetrápodes voadores, os pterossauros parecem ter concentrado sua massa muscular na região proximal do corpo, enquanto apresentavam músculos relativamente finos em seus antebraços distais (Witton, 2013). Contudo, os músculos responsáveis por abrir e fechar o dedo da asa possivelmente apresentavam aspecto extenso e forte (Witton, 2013).

Todos os pterossauros possuíam escápulas coracóides robustas e fundidas e, em indivíduos Pterodactyloidea derivados e totalmente adultos, as vértebras dorsais anteriores se fundem em um notário rígido, uma adaptação para resistir às forças de flexão e torção do corpo durante manobras aéreas e batimentos de asas (Witton, 2013). Seus esternos são profundos e esculpido com uma grande *cristospina* projetando-se anteriormente, permitindo a ancoragem de grandes músculos envolvidos no movimento descendente do batimento (Bennett, 2003). Em muitos pterossauros, especialmente azhdarchídeos, as expansões laterais dos coracóides são consideravelmente extensas, proporcionando uma origem ampla para *m. coracobrachialis* (Witton e Habib, 2010).

Como pássaros e morcegos, os pterossauros podem ter empregado um sistema de ligamentos para abrir (*m. extensor digitorum longus* e *m. extensor carpi radialis*) e fechar (*m. flexor digitorum longus*) automaticamente suas asas quando o cotovelo era movido (Prondvai e Hone 2009). Especificamente em Pterodactyloidea, os metacarpos comumente são mais longos e mais variáveis em comprimento do que os demais elementos da asa (Manzig et al., 2014; Tokita, 2014), resultando no alongamento dos *m. extensor digitorum brevis*, *m. flexor digitorum brevis* e *m. extensor digitorum quarti brevis*.

A musculatura dos membros posteriores dos pterossauros provavelmente seguiu o mesmo plano muscular básico dos tetrápodes visto no resto de seus corpos (Fastnacht, 2005). De acordo com Witton (2013) os músculos dos membros posteriores da coxa dos pterossauros eram usados para estabilizar as pernas e as asas durante o voo, principalmente contra forças de sustentação que tentam levantar a região posterior da asa. Dentre eles, músculo tríceps femoral é composto por *M. iliotibialis*, *M. ambiens*, *M. femorotibialis* e *M. iliofibularis* (Rocha-Barbosa e Kellner, 2014). *M. iliotibialis* (IT) é um grande músculo superficial em forma de lâmina em Crocodylia e Aves, com três cabeças geralmente numeradas de 1 a 3 de anterior para posterior que se originam das margens dorsolaterais do ílio (Carrano e Hutchinson, 2002). *M. iliotibialis* 1 também é denominado *M. iliotibialis cranialis* (IC) nas Aves, sendo *M. iliotibialis lateralis* (IL) homólogo a *M. iliotibialis* 2+3 (Carrano e Hutchinson, 2002). Estas cabeças, juntamente

com *M. ambiens* e *Mm. femorotibiales*, são responsáveis pela extensão da articulação femorotibial. O tendão extensor do joelho formado por essa convergência insere-se na crista cnemial da tíbia (Carrano e Hutchinson, 2002). Bennett (2001) chama a atenção para o processo pré-acetabular anterior do ílio ser fracamente rugoso ao longo das margens laterais em *Pteranodon* (YPM 1175) provavelmente para a origem de *M. iliofemoralis* e *iliotibialis*. Além disso, associou a área rugosa da crista cnemial na ponta da tíbia proximal à inserção do tríceps femoral, que compreende o *Mm. iliotibiais* 1-3. Fastnacht (2005) também colocou esses músculos como uma unidade única na superfície anterior do processo pré-acetabular do ílio, embora bastante deslocados proximalmente (Rocha-Barbosa e Kellner, 2014).

M. flexor tibial externo (FTE) em *Crocodylia* origina-se do lado pósterolateral do ílio e está inserido na extremidade proximal da tíbia e na cabeça lateral de *M. gastrocnemius* (Dilkes, 2000). O homólogo aviário é *M. flexor cruris lateralis* (FCLP) (Dilkes, 2000; Carrano e Hutchinson, 2002) e sua origem típica, embora altamente variável, está no lado pósterolateral do processo pós-acetabular do ílio e caudais proximais (Dilkes, 2000). Este músculo possui várias inserções em diferentes aves. No entanto, uma pequena porção (*M. accessories semitendinosus*) está ocasionalmente presente e se fixa à região poplíteia do fêmur (Dilkes, 2000).

Contudo, não há evidências da origem do *M. flexor tibialis externus* no ílio de *A. piscator* (Rocha-Barbosa e Kellner, 2014), um dos Pterossauros analisados nesse trabalho e mais bem preservados. A reconstrução, portanto, foi realizada com base nos arcosauros existentes, cuja origem se encontra superfície lateral do processo pós-acetabular do ílio e sua inserção na superfície medial da tíbia, compartilhando um tendão com *M. flexor tibialis internus* 3 (Carrano e Hutchinson, 2002).

Ao contrário dos demais Archosauria, o *m. caudofemoralis longus* (responsável pela retração do membro posterior ancorado no fêmur e nas vértebras caudais) era pequeno e mais delgado que os demais representantes desse grupo (Witton, 2013). Assim, os membros posteriores são representados com essa musculatura delgada, principalmente os músculos da porção distal (*m. tibialis anterior* e *m. gastrocnemius*), assim como nos demais pterossauros.

1.2.3. Sacos aéreos

Ao contrário das reconstruções recentes de pterossauros que tendem a mostrar um esterno horizontal ou mesmo inclinado posterodorsalmente, a margem posterior do esterno do pterossauro inclinava-se posteroventralmente, semelhante aos pássaros (Claessens, 2005). Como resultado, o tronco do pterossauro teria sido mais profundo na região esternal posterior e, devido ao braço de momento mais longo das costelas esternais posteriores, esta região teria sofrido o maior deslocamento durante a ventilação pulmonar (Claessens et al., 2009).

Através de tomografia assistida por computador (TC) de restos de esqueletos de pterossauros e aves e crocodilos atuais, Claessens et al. (2009) descreveu o funcionamento da respiração associada ao esqueleto desses animais. Com base nesses dados, os autores realizaram a reconstrução do sistema de sacos aéreos pulmonares do ornitocheiroide *Anhanguera santanae*, do Cretáceo Inferior (AMNH 22555). Assim, utilizamos essas medidas para adaptar, de forma proporcional, as dimensões dos sacos aéreos nos pterossauros elencados como representado na Fig. 5.

1.2.4. Tegumento

As partes moles raramente são fossilizadas, como tegumento e músculos. Isto é tão evidente que, em alguns grupos de pterossauros, o revestimento cutâneo ainda é desconhecido (Witton, 2013). Mesmo raras, as poucas amostras de pele fossilizada de Tapejaridae fornecem informações suficientes para uma reconstrução relativamente segura (Pinheiro et al., 2019) de elementos como bico, garras e picnofibras. Estas informações são particularmente importantes para a ilustração do tegumento de a qual discorreremos a reconstrução adiante.

Muitos pterossauros apresentavam uma extensão dura e queratinizada em grande parte da mandíbula. Essa estrutura era similar à ranfoteca das aves atuais, apresentando canais de vasos sanguíneos profundos impressos em sua superfície pela existência de uma cobertura dura e córnea (Frey et al., 2003). Impressões de vasos sanguíneos semelhantes também são encontradas em cristas ósseas de pterossauros, sugerindo que elas também podem ter sido cobertas por um material córneo semelhante (Kellner e Campos, 2002).

Para a reconstrução das garras dos membros anteriores e posteriores, foi utilizada a descrição de Frey et al. (2003) e Kellner et al. (2009), aos quais citam que essas

estruturas dos pterossauros eram adornadas com bainhas de garras longas, curvas e finamente afiladas. Além disso, as garras das mãos eram particularmente grandes (Frey et al., 2003).

As pequenas escamas circulares não sobrepostas são encontradas nas solas dos pés dos pterossauros, as quais eram relativamente grandes em torno das almofadas de tecido mole pronunciadas vistas em seus tornozelos e abaixo do final dos metatarsos, presumivelmente atuando no amortecimento dos pés durante a caminhada, corrida e aterrissagem (Frey et al. 2003; Witton, 2013). Portanto, em *C. dobruskii*, a representação de tegumento com escamas foi representada apenas na região dos pés, similar à podoteca das aves (Witton, 2013).

Os corpos dos pterossauros, assim como no espécime estudado, eram adornados com picnofibras, uma espécie de “penugem” curta, afilada e com estruturas flexíveis aparentemente sem nenhum detalhe interno além de um canal central (Kellner et al. 2009). As picnofibras parecem ter coberto os rostos, mas não as mandíbulas (Bakhurina e Unwin, 1995). Os pescoços, corpos e membros proximais também apresentavam essas estruturas, com fibras particularmente longas correndo ao longo da parte de trás do pescoço (Frey e Martill, 1998). Alguns pterossauros incomuns possuíam picnofibras curtas nas bordas distais de suas membranas das asas principais (Kellner et al. 2009), o que pode ter proporcionado vantagens predatórias, aerodinâmicas e talvez, até mesmo termoregulatórias (Kellner et al., 2009; Witton, 2003).

Como aparato de voo, os pterossauros apresentavam três conjuntos de membranas que compunham: um entre o pulso e o ombro (o *propatagium*); a membrana principal de vôo entre o braço, dedo da asa, corpo e membro posterior (*braquiopatagium*); e outro entre as pernas (*uropatagium*). A histologia dessas estruturas era composta de três camadas que a tornava consideravelmente maleável: as actinofibrilas (longas fibras resistentes que irradiam dos ossos da asa em direção às bordas distal e posterior da membrana alar), vastas fibras musculares e uma extensa rede de vasos sanguíneos e fibras musculares (Frey et al. 2003). As actinofibrilas, por se disporem mais superficialmente, são representadas por leves traços horizontais das membranas alares.

2. A divulgação científica na paleontologia associada a paleoarte

A divulgação científica, também denominada popularização da ciência, comumente é definida como o uso de processos e recursos técnicos para a comunicação da informação científica e tecnológica para o público em geral, isto é, busca transmitir a informação de uma linguagem especializada para uma não-especializada, visando alcançar um público mais amplo (Albagli, 1996). Neste contexto, ao partirmos do pressuposto da vigente “era da informação” na qual os conhecimentos podem ser acessados por “todos” a qualquer instante (desde que esteja conectado à *internet*), nota-se a viabilidade da *web* como meio de divulgação científica. Em endereços virtuais, as informações de impacto não se concentram apenas em textos, mas também em imagens inseridas nas postagens em *blogs*, por exemplo (Wilcox et al., 2016).

Na paleontologia, tais imagens podem ser representadas por uma paleoarte. Segundo Ribeiro (2009), “a paleoarte, como é chamada informalmente por seus praticantes, é uma facilitadora fundamental do aprendizado e apreensão do processo de evolução do planeta”. O caráter facilitador da paleoarte encontra-se no fato de converter o conhecimento científico, muitas vezes complexo e abstrato ao público leigo, em elementos visuais que sintetizam toda a informação textual. Os termos utilizados por especialistas na disseminação científica são transmitidos, na divulgação científica, através de esculturas, ilustrações, modelagem 3D, animações, dentre outros (Vidal e Candeiro, 2015; Manucci e Romano, 2022)

Assim, a necessidade de realizar a divulgação científica da paleontologia em mídias digitais, tais como os *blogs*, têm o intuito de levar os conhecimentos e avanços da ciência para além dos muros da academia. Deste modo, ao notar a possibilidade de acesso da sociedade às informações sobre registros fósseis, principalmente de grupos pouco explorados, como é o caso do clado Pterosauria.

Nessa perspectiva, a presente dissertação tem como objetivo a elaboração de reconstrução paleoartística, anatômica e paleobiológica dos pterossauros *Rhamphorhynchus longicaudus* Munster 1839; *Pteranodon longiceps* Marsh 1876; *Anhanguera piscator* Kellner e Tomida 2000; *Pterodaustro guinazui* Bonaparte 1970; e *Caiuajara dobruskii* Manzig et al., 2014. Este material propicia a divulgação científica em veículos digitais (*blogs*) através de recursos visuais, aos quais, em associação com textos informativos, possibilitam aproximar conhecimentos paleontológicos ao público

não-especializado de forma ampla e acessível. Portanto, a finalidade deste projeto é desenvolver um recurso didático-científico digital de divulgação científica baseado na temática Pterosauria a partir da paleoarte, bem como elucidar o impacto e alcance desse tipo de divulgação.

3. Justificativa

Esta pesquisa se justifica pelo caráter inédito proposto, ao buscar viabilizar o acesso do público leigo ao conhecimento científico da Ordem Pterosauria através do meio digital. Pelo fato de muitas informações deste grupo se concentrarem em revistas científicas internacionais e restritas às pessoas alheias a academia, este trabalho irá permitir o livre acesso de pesquisas feitas com o grupo, descritas com uma linguagem acessível. Deste modo, o presente estudo permitirá a divulgação científica da Paleontologia, contribuindo para a disseminação de conhecimentos sobre a paleobiologia de Pterosauria através de um *blog* contendo paleoartes, acompanhado da descrição desses animais e de seu respectivo paleoambiente e paleobiologia.

4. Metodologia

À princípio, foi realizada uma revisão de literatura objetivando delimitar as pesquisas realizadas dos pterossauros *Rhamphorhynchus longicaudus* Munster 1839; *Pteranodon longiceps* Marsh 1876; *Anhanguera piscator* Kellner e Tomida 2000; *Pterodaustro guinazui* Bonaparte 1970; e *Caiuajara dobruskii* Manzig et al., 2014. O critério de seleção para essa espécie foi o estado ótimo de preservação tridimensional desses registros fósseis. Assim, investigamos artigos completos publicados em revistas nacionais e internacionais, elencados posteriormente em uma tabela disposta logo abaixo.

As ferramentas de busca utilizadas abrangeram *Google Scholar*, *Scielo* e *Scopus*. As palavras-chave empregadas consistiram em: “*Rhamphorhynchus longicaudus*”, “*Rhamphorhynchus phylogeny*”, “*Rhamphorhynchus ontogeny*”, “*Rhamphorhynchus paleobiology*” “*Rhamphorhynchus geology*”, “*Pteranodon longiceps*”, “*Pteranodon phylogeny*”, “*Pteranodon ontogeny*”, “*Pteranodon paleobiology*” “*Pteranodon geology*”, “*Anhanguera piscator*”, “*Anhanguera phylogeny*”, “*Anhanguera ontogeny*”, “*Anhanguera paleobiology*” “*Anhanguera geology*”, “*Pterodaustro guinazui*”,

“*Pterodaustro phylogeny*”, “*Pterodaustro ontogeny*”, “*Pterodaustro paleobiology*”
“*Pterodaustro geology*”, “*Caiuajara dobruskii*”, “*Tapejaridae phylogeny*”, “*Caiuajara ontogeny*”, “*Tapejaridae paleobiology*” “*Caiuajara geology*”.

Os programas computacionais utilizados para a geração das imagens deste projeto englobam *Adobe Photoshop* e *Adobe Illustrator*. Todos os esboços, ilustrações e modelagens foram feitos com o uso de uma mesa digitalizadora *Wacom Intuos Pro*.

O *Adobe Photoshop* consiste em um programa para editar e compor imagens, aqui utilizados para projetar *sketchs* e estudos anatômicos (esqueleto, musculatura, tegumento) 2D. Já o *Adobe Illustrator* é um editor de gráficos vetoriais, empregado em nossa pesquisa para elaborar desenhos esquemáticos do esqueleto, bem como a elaboração das partes faltantes por anatomia comparada com seus parentes evolutivamente mais próximos.

Após a coleta de dados, foram feitos os esboços e planos de projeção. Segundo Ghilardi et al. (2007), a reconstrução deve gerar esboços do esqueleto, musculatura, tegumentos e volume corporal em vários ângulos, processo crucial para a reconstrução corporal do animal, do meio interno para externo. De modo complementar, uma reconstrução minuciosa e original baseada no melhor espécime ou composição disponível é essencial para a representação precisa de como o animal poderia ter sido em vida (Paul, 1987).

Através de estudos das peculiaridades anatômicas do esqueleto, é possível observar detalhes da postura e locomoção dos organismos, fundamentando-se para isso em restrições físicas e princípios biomecânicos (Vidal et al. 2020; Manucci e Romano, 2022). Já a reconstituição dos músculos é feita a partir das cicatrizes de inserção destes nos ossos e anatomia muscular comparada, cujo resultado final fornece volume ao indivíduo (Ghilardi et al., 2007).

Em um segundo momento, considerarmos as relações filogenéticas pautadas na taxonomia do organismo, surgem maiores possibilidades da descrição fisiológica, da aparência e comportamento do animal em questão (Ghilardi et al., 2007). Estes aspectos também podem ser recuperados no registro fóssil, ao qual podem exibir detalhes estruturais de tecidos moles, pelos, penas e até mesmo padrões de interação como alimentação, reprodução e disputas por território (Augusta, 2013; Martine e Ricardi-Branco, 2017).

A etapa seguinte envolveu a comparação anatômica do animal a ser reconstruído com seus análogos modernos. A analogia resultante promove a possibilidade de inferir a presença de caracteres e comportamentos no organismo extinto, se utilizando de comparação com parentes vivos ou animais relacionados com função ecológica similar.

Segundo Guilardi et al., 2017 ao reconstruir um organismo fóssil, é essencial considerar o contexto ecológico de toda a assembléia fossilífera associada, isto é, os demais fósseis registrados e datados no mesmo local. Elementos paleoambientais (clima, vegetação, estrutura trófica) são igualmente essenciais na composição da reconstrução paleoecológica, dado que contextualizam visualmente a interação entre ambiente e biota.

A partir dos dados obtidos, nós utilizamos o *blog paleozoology.com.br* como instrumento para divulgação científica, estruturado através da ferramenta *OpenSource Wordpress* para realizar uma postagem de divulgação científica sobre os pterossauros aqui elencados.

5. Objetivos

Objetivo Principal

Desenvolver um recurso didático-científico digital baseado na temática Pterosauria a partir da paleoarte.

Objetivos específicos

a) Analisar os fatores que devem ser sempre considerados e pesquisados por um paleoartista visando a representação pictórica da Ordem Pterosauria, sua anatomia e paleobiologia.

b) Realizar inferências sobre a divulgação científica do grupo a partir de registros em ótimo estado de preservação de Pterosauria.

c) Expor as paleoartes de Pterosauria, acompanhada de textos informativos do grupo, em um *blog* de divulgação científica.

6. Referências bibliográficas

Albagli, S., 1996. Divulgação científica: informação científica para a cidadania? *Ciência da Informação*. 25 (3): 396-404.

Augusta, BG, 2013. Revisão sistemática e ontogenética dos materiais cranianos atribuídos ao gênero *Mariliasuchus* (Crocodyliformes, Notosuchia) e suas implicações taxonômicas e paleobiológicas. Dissertação (Mestrado) – Programa de Pós-graduação em Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, 303 p.

Averianov, AO. 2013. Reconstruction of the neck of *Azhdarcho lancicollis* and lifestyle of azhdarchids (Pterosauria, Azhdarchidae). *Paleontological Journal*, 47: 203–209.

Bakhurina, NN., Unwin, DM. 1995. The evidence for 'hair' in *Sordes* and other pterosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 15: 17 - 17.

Bennet, SC. 1991. Morphology of the Late Cretaceous Pterosaur *Pteranodon* and Systematics of the Pterodactyloidea. [Volumes I & II]. Ph.D. thesis, University of Kansas, University Microfilms International/ProQuest.

Bennett, SC. 1994. The Pterosaurs of the Niobrara Chalk. *The Earth Scientist*. 11 (1): 22–25.

Bennett, SC. 2000. Pterosaur flight: the role of actinofibrils in wing function. *Historical Biology*. 14, 4: 255–84.

Bennett, SC. 2001. The osteology and functional morphology of the Late Cretaceous pterosaur *Pteranodon*. Part I. General description of osteology. *Palaeontographica Abteilung A*, 260:1-112.

Bennett, SC. 2003. Morphological evolution of the pectoral girdle in pterosaurs: myology and function. In: Buffetaut E, Mazin JM, editors. *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*. *Geological Society Special Publication*, 217: 191–215.

Bonaparte, JF. 1970. *Pterodaustro guinazui* gen. et sp. nov. Pterosaurio de la Formacion Lagarcito, Provincia de San Luis, Argentina y su significado en la geologia regional (Pterodactylidae). *Acta Geologica Lilloana*. 10: 209-225.

- Brinkman, D. 1988. Size-independent criteria for estimating relative age in *Ophiacodon* and *Dimetrodon* (Reptilia, Pelycosauria) from the Admiral and Lower Belle Plains Formations of west-central Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 8:172-180.
- Carrano, MT., Hutchinson, JR. 2002. The pelvic and hindlimb musculature of *Tyrannosaurus rex* (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Morphology*, 253:207-228.
- Claessens, LPAM., O'Connor, PM., Unwin, DM. 2009. Respiratory evolution facilitated the origin of pterosaur flight and aerial gigantism. *PLoS ONE*. 4 (2): e4497. <http://www.plosone.org/article/info:doi/10.1371/journal.pone.0004497>.
- Dilkes, DW. 2000. The Early Triassic rhynchosaur *Mesosuchus browni* and the interrelationships of basal archosauromorph reptiles. *Philosophical Transactions*
- Elgin, RA., Hone, DWE., Frey, E. 2011. The extent of the pterosaur flight membrane. *Acta Paleontológica Polonica*. 56 (1): 1-13.
- Ezcurra MD., Nesbitt, SJ., Bronzati, M., Vecchia, FMD., Agnolin, FL., Benson, RBJ., Egli, FB., Cabreira, SF., Evers, SW., Gentil, AR., Irmis, RB., Martinelli, AG., Novas, FE., Silva, LR., Smith, ND., Stocker, MR., Turner, AH., Langer, MC. 2020. Enigmatic dinosaur precursors bridge the gap to the origin of Pterosauria. *Nature*. 588: 445-449.
- Fastnacht, M. 2005. The first dsungaripterid pterosaur from the Kimmeridgian of Germany and the biomechanics of pterosaur long bones. *Acta Palaeontologica Polonica*. 50 (2): 273–288.
- Frey, E., Tischlinger, H., Buchy, MC., Martill, D. 2003. New specimens of Pterosauria (Reptilia) with soft parts with implication for pterosaurian anatomy and locomotion. *Geological Society London*. Special Publications. 217 (1): 233-266.
- Ghilardi RP., Ribeiro, RNS., Elias, FA. 2007. Paleodesign: uma nova proposta metodológica e terminológica aplicada à reconstituição em vida de espécies fósseis.
- Kelner AWA. 2003. Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group. *Geological Society*. 217 (1): 105-137.

- Kellner AWA. 2004. Chapter 2: The Ankle Structure of Two Pterodactyloid Pterosaurs from the Santana Formation (Lower Cretaceous), Brazil, *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 285: 25-35,
- Kellner, AWA, Caldwell, MW., Holgado, B., Vecchia, FMD., Nohra, R., Sayão, JM., Currie, PJ. 2019. First complete pterosaur from the Afro-Arabian continent: insight into pterodactyloid diversity. *Scientific Reports*. 9 (1): 17875.
- Kellner, AWA., Campos, DA. 2002. The function of the cranial crest and jaws of a unique pterosaur from the Early Cretaceous of Brazil. *Science*. 297 (5580): 389-392.
- Kellner AWA., Campos DA. 2007. Short note on the ingroup relationships of the Tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea). *Boletim do Museu Nacional, Nova Série, Rio de Janeiro-Brasil. Geologia* 75: 1-14.
- Kellner AWA, Tomida, Y. 2000. Description of a new species of Anhangueridae (Pterodactyloidea) with comments on the pterosaur fauna from the Santana Formation (Aptian-Albian), northeastern Brazil. *National Science Museum Monographs*, 17: 1-135.
- Kellner, AWA., Weinschütz, LC., Holgado, B., Bantim, RAM., Sayão, JM. 2019. A new toothless pterosaur (Pterodactyloidea) from Southern Brazil with insights into the paleoecology of a Cretaceous desert. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 91 (2).
- Manzig, PC., Kellner, AWA., Weinschütz, LC., Fragoso, CE., Vega, CS., Guimarães, GB., Godoy, LC., Liccardo, A, Ricetti, JHC., Moura, CC. 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.
- Manucci, F., Romano, M. 2023. Reviewing the iconography and the central role of ‘paleoart’: four centuries of geo-palaeontological art. *Historical Biology*. 35, 1: 1-48.
- Marsh, OC. 1876. Notice of a new sub-order of Pterosauria. *American Journal of Science*, 3 (11): 507 - 509.

- Martine, AM., Ricardi-Branco, F. 2017. Descrição dos métodos paleoartísticos para reconstruções de animais e vegetais fósseis. *Terrae Didatica*. 13 (2): 101–112.
- Meijer, HJM., Van Der Meij, MME., Van Waveren, I., Weldmeijer, AJ. 2007. Linking skull morphology to feeding in Tapejaridae: adaptations to frugivory in Tapejara wellnhoferi. In *3rd International Meeting on Pterosaurs*, Bavaria State Collection for Palaeontology, Munich.
- Münster, G. 1839. Ueber einige neue Versteinerungen in der lithographischen Schiefer von Baiern. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*. 1839: 676–682.
- Naish, D., Witton, M. P., Martin-Silverstone, E. 2021. Powered flight in hatchling pterosaurs: evidence from wing form and bone strength. *Science Reports*, 11, 13130.
- Padian, K. 1983. A functional analysis of flying and walking in pterosaurs. *Paleobiology*, 9:218-239.
- Paul, G. S. 1987. The science and art of restoring the life appearance of dinosaurs and their relatives-a rigorous how to guide. In Czerkas, S. J. & Olson, E. C. (eds) *Dinosaurs Past and Present Vol. II*. Natural History Museum of Los Angeles County/University of Washington Press (Seattle and London), 4-49 p.
- Pinheiro, F. L., Liparini, A., Schultz, C. 2014. Was *Tapejara wellnhoferi* (Pterosauria: Pterodactyloidea) Really Frugivorous? *Journal of Paleontology*. Program and Abstracts 205.
- Prondvai, E., Hone, DWE. 2008. New models for the wing extension in pterosaurs. *Historical Biology*, 20 (4): 237-254.
- Ribeiro, RNS. 2009. A intervenção do design na paleontologia. Projeto de Conclusão de Curso de Desenho Industrial com habilitação em Programação Visual, do Campus de Bauru - UNESP.

- Rocha-Barbosa, F., Kellner, AWA. 2014. Myological Reconstruction Of The Pelvic Girdle Of *Anhanguera piscator* (Pterosauria: Pterodactyloidea) Using Threedimensional Virtual Animation. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 17(1):11-21.
- Tokita, M. 2015. How the pterosaur got its wings. *Biological Reviews*. 40(9): 1163-1178.
- Vidal, LS., Candeiro, CRA. 2015. Ciência e arte: uma análise do uso da comunicação visual como meio de divulgação científica. *Geographia Opportuno Tempore*, Londrina, 2 (1): 114-128.
- Vidal, LS, Pereira, PVLGC., Tavares, S., Brusatte, SL., Bergqvist, LP., Candeiro, CRA. 2020. Investigating the enigmatic Aeolosaurini clade: the caudal biomechanics of *Aeolosaurus maximus* (Aeolosaurini/Sauropoda) using the neutral pose method and the first case of protonic tail condition in Sauropoda. *Historical Biology*, 33, 9: 1836-1856.
- Wellnhofer, P. 1991a. The Illustrated Encyclopedia of Pterosaurs. *New York: Barnes and Noble Books*. p. 132. ISBN 0-7607-0154-7.
- Wellnhofer, P. 1991b. Weitere pterosaurierfunde aus der Santana Formation (Apt) der Chapada do Araripe, Brasilien [Additional pterosaur remains from the Santana Formation (Aptian) of the Chapada do Araripe, Brazil]. *Palaeontographica Abteilung*. 215: 43–101.
- Wilcox C, Brookshire B, Goldman JG. Science blogging: the essential guide. **New Haven, CT: Yale University Press**. 2016; 288 p.
- Wilkinson, MT., Unwin, DM., Ellington, CP. 2006. High lift function of the pteroid bone and forewing of pterosaurs. *Biological Sciences*. 273 (1582): 119–126.
- Witmer, LM., Chatterjee, S., Franzosa, J, Rowe, T. 2003. Neuroanatomy of flying reptiles and implications for flight, posture and behaviour. *Nature*, 425: 950–953.
- Witton, MP. 2008. A new approach to determining pterosaur body mass and its implications for pterosaur flight. *Zitteliana*, B28: 143–159.

Witton, MP. 2010. *Pteranodon* and beyond: The history of giant pterosaurs from 1870 onwards. *Geological Society London*, 343 (1): 313-323.

Witton, MP. 2013. Pterosaurs: Natural History, Evolution, Anatomy. *Princeton University Press*, 291 p. ISBN 0691150613.

Witton, MP., Habib, MB. 2010. On the Size and Flight Diversity of Giant Pterosaurs, the Use of Birds as Pterosaur Analogues and Comments on Pterosaur Flightlessness. *PLOS ONE*, 5 (11).

CAPÍTULO 2

Histórico descritivo, taxonômico e paleobiogeográfico de *Rhamphorhynchus longicaudus*

Beatriz Grigio Bornia^{1,2}, Carlos Roberto dos Anjos Candeiro^{2,3}, Bernardo Javier Gonzales Riga⁴, Rogério Pereira Bastos⁵

Mestranda do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, Universidade Federal de Goiás, Instituto de Ciências Biológicas, *Campus* Samambaia, Goiânia, GO, Brasil.

² Laboratório de Paleontologia e Evolução, Curso de Geologia, *Campus* Aparecida de Goiânia, GO, Brasil.

³ Professor Associado IV, Universidade Federal de Goiás, Curso de Geologia, *Campus* Aparecida de Goiânia, GO, Brasil.

⁴ Professor Adjunto, Universidade Federal de Goiás, Laboratório de Herpetologia, Programa de Pós-graduação em Biodiversidade Animal, *Campus* Samambaia, Goiânia, GO, Brasil

⁵ Professor Adjunto, Laboratorio y Museo de Dinosaurios de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza, Argentina

Resumo

O gênero *Rhamphorhynchus* consiste em um grupo de Pterosauria não-Pterodactyloidea com registros fósseis encontrados em diversas localidades, incluindo Alemanha, Hungria, Reino Unido, Portugal e Tanzânia. Apesar de diversos registros, esses espécimes ainda abordam conflitos taxonômicos no decorrer de sua história descritiva. Deste modo, o presente trabalho objetiva compilar os dados de descrição de espécimes de *Rhamphorhynchus* e sua respectiva taxonomia, a fim de elucidar a filogenia do grupo. Inicialmente, 14 espécies nominais foram descritas com base em diferenças morfológicas, mas posteriormente foram agrupadas em cinco espécies principais por Wellnhofer (1975). Contudo, Bennett (1995) sugeriu que a variação de tamanho entre os espécimes pode ser atribuída a diferentes estágios ontogenéticos de uma única espécie, *R. muensteri*, propondo que o crescimento de *Rhamphorhynchus* era mais lento comparado a outros pterossauros. A taxonomia do gênero passou por várias revisões ao longo do tempo, com von Meyer em 1846 elevando *Rhamphorhynchus* a um gênero completo. Subsequentemente, estudos anatômicos de Witmer em 2003 usando tomografias computadorizadas dos endocrânios de *Rhamphorhynchus* ajudaram a compreender a orientação da cabeça durante o voo e a coordenação muscular das asas. A análise de Schmitz e Motani (2011) dos anéis esclerais de *Rhamphorhynchus* sugere que este pterossauro pode ter sido noturno,

semelhante a aves marinhas noturnas modernas, e que dividia nichos ecológicos com pterossauros contemporâneos diurnos. Além disso, evidências de fósseis indicam que *Rhamphorhynchus* era piscívoro, com restos de peixes encontrados em suas vísceras. Um estudo de Frey e Tischlinger (2012) documentou um fóssil que captura a interação fatal entre um *Rhamphorhynchus* e um peixe *Aspidorhynchus*. Anatomicamente, *Rhamphorhynchus* apresentava características adaptadas ao voo, incluindo asas alongadas e estreitas adequadas para voos prolongados e um esterno pouco desenvolvido, sugerindo uma frequência baixa de batimentos das asas, similar a algumas aves planadoras modernas. Suas vértebras cervicais e dorsais, bem como a cintura escapular e o esterno, eram altamente pneumatizadas, contribuindo para a leveza do esqueleto. Os tecidos moles dos *Rhamphorhynchus* são relativamente bem conhecidos, especialmente as estruturas cranianas e as palhetas da cauda, que variam de um formato de diamante em juvenis para um perfil triangular em adultos, presumivelmente orientadas verticalmente para otimizar a dinâmica do voo. Neste contexto, o estudo anatômico e paleoecológico do gênero *Rhamphorhynchus* revela uma complexa história taxonômica e adaptações especializadas para o voo e alimentação no ambiente mesozoico.

Palavras-chave: Pterosauria. Paleobiogeografia. História Natural. *Rhamphorhynchus*.

Abstract

The genus *Rhamphorhynchus* consists of a group of non-Pterodactyloidea Pterosauria with fossil records found in several localities, including Germany, Hungary, United Kingdom, Portugal and Tanzania. Despite several records, these specimens still address taxonomic conflicts throughout their descriptive history. Therefore, the present work aims to compile description data on *Rhamphorhynchus* specimens and their respective taxonomy, in order to elucidate the phylogeny of the group. Initially, 14 nominal species were described based on morphological differences, but were later grouped into five main species by Wellnhofer (1975). However, Bennett (1995) suggested that the size variation between specimens could be attributed to different ontogenetic stages of a single species, *R. muensteri*, proposing that the growth of *Rhamphorhynchus* was slower compared to other pterosaurs. The taxonomy of the genus has undergone several revisions over time, with von Meyer in 1846 elevating

Rhamphorhynchus to a full genus. Subsequently, anatomical studies by Witmer in 2003 using CT scans of *Rhamphorhynchus* endocraniums helped to understand the orientation of the head during flight and the muscular coordination of the wings. Schmitz and Motani's (2011) analysis of the scleral rings of *Rhamphorhynchus* suggests that this pterosaur may have been nocturnal, similar to modern nocturnal seabirds, and that it shared ecological niches with contemporary diurnal pterosaurs. Additionally, fossil evidence indicates that *Rhamphorhynchus* was piscivorous, with fish remains found in its guts. A study by Frey and Tischlinger (2012) documented a fossil capturing the fatal interaction between a *Rhamphorhynchus* and an *Aspidorhynchus* fish. Anatomically, *Rhamphorhynchus* displayed characteristics adapted for flight, including elongated and narrow wings suitable for prolonged flights and a poorly developed sternum, suggesting a low wingbeat frequency, similar to some modern gliding birds. Its cervical and dorsal vertebrae, as well as the shoulder girdle and sternum, were highly pneumatized, contributing to the lightness of the skeleton. The soft tissues of *Rhamphorhynchus* are relatively well known, especially the cranial structures and tail vanes, which vary from a diamond shape in juveniles to a triangular profile in adults, presumably oriented vertically to optimize flight dynamics. In this context, the anatomical and paleoecological study of the genus *Rhamphorhynchus* reveals a complex taxonomic history and specialized adaptations for flight and feeding in the Mesozoic environment.

Keywords: Pterosauria. Paleobiogeography. Natural history. *Rhamphorhynchus*.

Introdução

Rhamphorhynchus, do grego antigo *rhamphos*, que significa "bico" e *rhynchus*, que significa "focinho", consiste em um gênero de pterossauros de cauda longa, datados do período Jurássico (há aproximadamente 163,5 e 145 MA) (Kellner, 2003). O seu posicionamento basal em Pterosauria é reconhecido a partir de características típicas de não-Pterodactyloides, como: mandíbulas dentadas; côndilo occipital direcionado posteriormente; metacarpo curto; V dígito do membro posterior alongado; e uma cauda longa enrijecida com ligamentos e porção posterior em tecido mole (Kellner, 2003; Witton, 2013; Pinheiro, 2014).

A boca de *Rhamphorhynchus* abrigava dentes em forma de agulha, com inclinação anterior acentuada terminando em uma ponta curva, afiada e sem dentes (Wellnhofer, 1975). Essa morfologia indica uma dieta predominantemente piscívora, corroborada por

restos de peixes e cefalópodes frequentemente encontrados no conteúdo abdominal dos pterossauros do gênero, bem como nos seus coprólitos (Wellnhofer, 1975; Frey e Tischlinger, 2012).

Embora restos fósseis fragmentários possivelmente pertencentes a *Rhamphorhynchus* tenham sido encontrados no Reino Unido (Bennett, 1995; O'Sullivan e Martill, 2015), Hungria (Osi e Prondvai, 2009), Portugal (Malafaia et al., 2010) e Tanzânia (Reck, 1931), os espécimes mais bem preservados provêm do calcário Solnhofen da Baviera, Alemanha (Dietl e Schweigert, 2003). Muitos desses fósseis preservam não apenas os ossos, mas também impressões de tecidos moles, como as membranas das asas. Em contrapartida, apesar dos amplos registros descritos, o conflito da quantia de espécies pertencentes ao gênero é conflituoso, perdurando desde os primeiros estudos do grupo (Bennet, 1995; Witton, 2013).

Nesse contexto, o presente artigo objetiva elucidar o cenário paleogeográfico de registros e histórico da descrição e posicionamento taxonômico do gênero *Rhamphorhynchus*. Deste modo, será possível resumir o cenário evolutivo e, de forma complementar, os estudos em voga a respeito do grupo.

Metodologia

À princípio, foi realizada uma revisão de literatura objetivando delimitar as pesquisas realizadas acerca do gênero de pterossauro não-Pterodactyloidea *Rhamphorhynchus* von Meyer, 1847. O critério de seleção para esse gênero foi o atual conflito de relações taxonômicas e descritivas a respeito das espécies inclusas nesse grupo, bem como o estado ótimo de preservação tridimensional desses registros fósseis.

As ferramentas de busca utilizadas abrangeram *Google Scholar*, *Scielo* e *Scopus*. As palavras-chave empregadas consistiram em: “*Rhamphorhynchus*”, “*Rhamphorhynchus phylogeny*”, “*Rhamphorhynchus ontogeny*”, “*Rhamphorhynchus paleobiology*” “*Rhamphorhynchus geology*”.

A fim de elucidar o atual cenário de conhecimento a respeito do gênero, foram elencados os seguintes dados para discussão: paleogeografia/localidade dos registros fósseis, histórico de descrição do gênero e suas respectivas lacunas, e aspectos paleobiológicos e história natural. Deste modo, investigamos publicações completas a respeito do tema, elencadas posteriormente em uma tabela disposta logo abaixo.

Pesquisas anteriores e levantamento bibliográfico

Os artigos compilados a respeito de *Rhamphorhynchus longicaudus* foram dispostos na tabela 1. Com base nesses dados, foi possível delimitar a anatomia do animal, o paleoambiente a qual estava inserido e sua paleoecologia.

Tabela 1. Artigos elencados sobre *Rhamphorhynchus longicaudus* para sustentar a base da reconstrução paleobiológica e paleoartística.

Título	Autor (es) e ano	Revista
Nachtrag zu der Abhandlung des Professor Goldfuss über den Ornithocephalus Münsteri	Münster e Graf, 1830	Bayreuth
Beiträge zur Kenntnis verschiedener Reptilien der Vorwelt	Goldfuss, 1831	Nova Acta Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Germanicae Naturae Curiosorum
Ueber einige neue Versteinerungen in der lithographischen Schiefer von Baiern.	Münster, 1839	Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie
<i>Homeosaurus maximiliani</i> und <i>Rhamphorhynchus (Pterodactylus) longicaudus</i> , zwei fossile Reptilien aus der Kalkschiefer von Solenhofen	von Meyer, 1847	Frankfurt
Die deutschostafrikanischen Flugsaurier (The German East African pterosaurs).	Reck, 1931	Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Abteilung B: Geologie und Paläontologie
Untersuchungen über die Gattung <i>Rhamphorhynchus</i> . Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Palaeontologie	Koh, 1937	Beilage-Band
Die <i>Rhamphorhynchoidea</i> (Pterosauria) der Oberjura Plattenkalke Süddeutschlands	Wellnhofer, 1975	Palaeontographica
A statistical study of <i>Rhamphorhynchus</i> from the Solnhofen Limestone of Germany: Year-classes of a single large species	Bennett, 1995	Journal of Paleontology

Fonte: Elaborado pela autora.

Breve descrição

Registros fósseis do gênero *Rhamphorhynchus* foram resgatados da Alemanha (Dietl e Schweigert, 2003), Hungria (Osi e Prondvai, 2009) Reino Unido (Bennett, 1995; O'Sullivan e Martill, 2015), Portugal (Malafaia et al., 2010) e Tanzânia (Reck, 1931). Deste modo, o compilado de artigos elencados tratando-se dessas localidades encontram-se na tabela 2.

Tabela 2. Artigos elencados apontando registros de *Rhamphorhynchus*.

Título	Autor(es) e ano	País	Formação geológica	Revista
Die deutschostafrikanischen Flugsaurier (The German East African pterosaurs)	Reck, 1931	Tanzânia	Tendaguru	Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Abteilung B: Geologie und Paläontologie
The Nusplingen Lithographic Limestone - A "Fossil Lagerstaette" of Late Kimmeridgian age from the Swabian Alb (Germany)	Dietl e Schweigert, 2003	Alemanha	Nusplingen Limestone	Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia
Forgotten pterosaurs in Hungarian collections: First description of <i>Rhamphorhynchus</i> and <i>Pterodactylus</i> specimens	Ósi e Prondvai, 2009	Hungria	Solnhofen	Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen
Evidence for the presence of <i>Rhamphorhynchus</i> (Pterosauria: Rhamphorhynchinae) in the Kimmeridge Clay of the UK.	O'Sullivan e Martill, 2015	Reino Unido	Kimmeridge Clay	Proceedings of the Geologists' Association

Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History), Cromwell Road, S.W.	Lydekker, 1888	Reino Unido	Oxford Clay	Containing the orders – Ornithosauria, Crocodilia, Dinosauria, Squamata, Rhynchocephalia, and Proterosauria.
Catalogue of the fossil Amphibia and Reptilia in the British Museum (Natural History)	Lydekker, 1890	Reino Unido	Oxford Clay	Trustees of the BM (NH).

Fonte: Elaborado pela autora.

A Formação Tendaguru do Jurássico Superior de Mtwara, na Tanzânia, apresenta registros vários pterossauros de espécies indeterminadas (Unwin e Heinrich, 1999), tais como rádio e ulna distal direito incompletos (MB.R. 2845) identificados como a nova espécie, *Rhamphorhynchus tendagurensis* Reck, 1931. Este espécime foi reavaliado por Unwin e Heinrich (1999), aos concluíram que, apesar dos ossos terem sido identificados como um pterossauro não-Pterodactiloidea com base na morfologia da articulação distal do rádio e ulna, este espécime diferia da condição observada de *Rhamphorhynchus* e não possui características diagnósticas do gênero. Unwin e Heinrich (1999) concluíram que era um não-Pterodactiloidea indeterminado e trataram *R. tendagurensis* como um *nomen dubium*. Barrett et al. (2008) referem o espécime a *Rhamphorhynchus* sp. enquanto Padian (2008) acredita que seja um peixe. Colbert (1969) discutiu um relato anônimo de possível material de *Rhamphorhynchus* da “Ásia Soviética” sem mencionar a natureza dos restos mortais. Malafaia et al. (2010) descreveram dentes de pterossauro de Pombal, Portugal, que são semelhantes aos de *Rhamphorhynchus*, embora atualmente sejam descritos como indeterminados mediante a falta de caracteres diagnósticos (O’Sullivan e Martill, 2015).

O Reino Unido é o local mais rico da Europa se tratando de registros de pterossauros jurássicos (O’Sullivan e Martill, 2015), dentre os quais diversos espécimes foram realocados para o gênero *Rhamphorhynchus* nos últimos 200 anos. Huxley (1859) descreveu 3 mandíbulas na atual Formação Calcária Taynton, em Oxfordshire, que ele identificou como representando duas novas espécies, *Rhamphorhynchus bucklandi*

Huxley, 1859 e *Rhamphorhynchus depressirostris* Huxley, 1859. Posteriormente, Seeley (1880) descreveu o novo táxon de Stonesfield *Rhamphocephalus prestwichi* Seeley, 1880 e sugeriu que todo o material de pterossauro da Formação Taynton poderia ser colocado em *Rhamphocephalus*. Lydekker (1888) formalizou esta sugestão, atribuindo *R. depressirostris* e *R. bucklandi* a *Rhamphocephalus*, mantendo os nomes das espécies individuais. Contudo, von Arthaber (1922) sugeriu que *Rhamphocephalus* era um sinônimo júnior de *Rhamphorhynchus*, mas autores subsequentes não aceitaram esta recomendação. Lydekker (1890) descreveu vários elementos de pterossauros da Formação Oxford Clay (Callovian-Oxfordiana), do distrito Huntingdonshire, consistindo na região glenoidal da pelve, um fêmur quebrado e vértebras desarticuladas. Ele identificou os restos mortais como uma nova espécie, *Rhamphorhynchus jessoni* Lydekker, 1890, por considerar a pelve diagnóstica para o gênero. Este espécime está atualmente em revisão, mas resultados preliminares sugerem que faltam características autapomórficas de *Rhamphorhynchus* (Lydekker, 1890).

Cladística

O gênero *Rhamphorhynchus* é representado por mais de 100 espécimes do calcário Solnhofen, incluindo muitos esqueletos praticamente completos com variação de tamanho e proporções. Grande parte dos primeiros trabalhos sobre *Rhamphorhynchus* era taxonômica e 14 espécies nominais foram nomeadas com base em diferenças morfológicas ou proporcionais entre pequenos números de espécimes (Wellnhofer, 1975). As numerosas espécies descritas dentro desse gênero, no entanto, culminaram em confusões filogenéticas que geraram discussões acaloradas na academia desde a era vitoriana.

O primeiro espécime nomeado de *Rhamphorhynchus* foi levado ao conhecimento de Samuel Thomas von Sömmerring pelo colecionador Georg Graf zu e Münster em 1825, aos quais concluíram que o referido espécime pertencia a um pássaro antigo (Münster e Graf, 1830). Quando uma preparação adicional revelou os dentes, Münster enviou um molde ao professor Georg August Goldfuss, que o reconheceu como um pterossauro (Goldfuss, 1831). Como a maioria dos pterossauros descritos em meados do século XIX, *Rhamphorhynchus* foi originalmente considerado uma espécie de *Pterodactylus*. Porém, na época, muitos cientistas consideraram incorretamente *Ornithocephalus* como o nome válido para *Pterodactylus*. Este espécime de

Rhamphorhynchus foi, portanto, originalmente denominado *Ornithocephalus Münsteri* (Goldfuss, 1831). No entanto, a descrição que torna o nome válido foi dada por Goldfuss em uma continuação de 1831 ao breve artigo de Münster. O Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN) posteriormente decidiu que caracteres latinos não padronizados, como *ü*, não seriam permitidos em nomes científicos, e a grafia *münsteri* foi alterada para *muensteri* por Richard Lydekker em 1888 (Bennet, 1995).

Em 1839, Münster descreveu outro espécime que considerou pertencer a *Ornithocephalus*, porém com uma cauda longa como característica distinta. Ele o chamou de *Ornithocephalus longicaudus*, que significa "cauda longa", para diferenciá-lo dos exemplares com cauda curta (os verdadeiros exemplares de *Pterodactylus*) (Münster, 1839).

Em 1845, Hermann von Meyer alterou oficialmente a espécie original *Ornithocephalus münsteri* para *Pterodactylus münsteri*, uma vez que o nome *Pterodactylus* já havia sido reconhecido como tendo prioridade sobre *Ornithocephalus* (von Meyer, 1849). Em um artigo subsequente de 1846 descrevendo uma nova espécie de *Pterodactylus* de cauda longa, von Meyer decidiu que as formas de cauda longa de *Pterodactylus* eram diferentes o suficiente das formas de cauda curta para garantir a colocação em um subgênero, e ele nomeou sua nova espécie *Pterodactylus (Rhamphorhynchus) gemmingi* em homenagem a um espécime de propriedade do colecionador Carl Eming von Gemming, que mais tarde foi vendido por von Gemming ao Museu Teylers em Haarlem (von Meyer, 1849; Witton, 2013). Somente em 1847 von Meyer elevou *Rhamphorhynchus* a um gênero completo e incluiu nele oficialmente ambas as espécies de *Pterodactylus* de cauda longa conhecidas na época, *R. longicaudus* (a espécie original preservando uma cauda longa) e *R. gemmingi*. Por ser o primeiro fóssil encontrado do gênero, a espécie-tipo de *Rhamphorhynchus* é *R. longicaudus*, cujo holótipo também foi vendido ao Museu Teylers, onde ainda reside como TM 6924 (von Meyer, 1849; Witton, 2013).

Anos depois, Koh (1937) foi o primeiro a estudar uma grande amostra de espécimes, incluindo 40 espécimes referentes a *R. gemmingi*. Ele examinou as proporções relativas do esqueleto usando índices baseados no comprimento dos elementos em relação ao comprimento do crânio ou do úmero. Koh separou seus espécimes em duas espécies, *R. gemmingi* e *R. muensteri*, e separou ainda *R. muensteri* em dois grupos que ele sugeriu que poderiam ser formas sexuais. O autor descreveu que

as duas formas diferiam nos comprimentos relativos do crânio, úmero, ulna, sínfise mandibular e ponta edêntula dos pré-maxilares, e na relativa robustez do crânio (Koh, 1937).

Wellnhofer (1975) em uma redescrição completa e revisão taxonômica de todos os espécimes de *Rhamphorhynchus* concluiu que havia cinco espécies (*R. longicaudus*, *R. intermedius*, *R. muensteri*, *R. gemmingi* e *R. longiceps*), as quais diferiam em tamanho, morfologia craniana, fusão das cinturas peitoral e pélvica, formato da “palheta” caudal, proporções do úmero, dedo alar (IV dígito manual) e membro posterior (tabela 1). Ele rejeitou a possibilidade de que as espécies menores (*R. longicaudus* e *R. intermedius*) fossem juvenis das espécies maiores (*R. muensteri* e *R. gemmingi*), como afirmou Bennet (1995) posteriormente, devido à acentuada descontinuidade de tamanho entre as espécies. Contudo, artigo de Bennett não cobriu as espécies britânicas e africanas, embora tenha sugerido que estas deveriam ser consideradas membros indeterminados da família Rhamphorhynchidae e não necessariamente espécies do gênero *Rhamphorhynchus* (figura 7) (Bennet, 1995). Apesar da redução do gênero a uma única espécie, a espécie-tipo continua a ser *R. longicaudus* (Bennet, 1995; Witton, 2013).

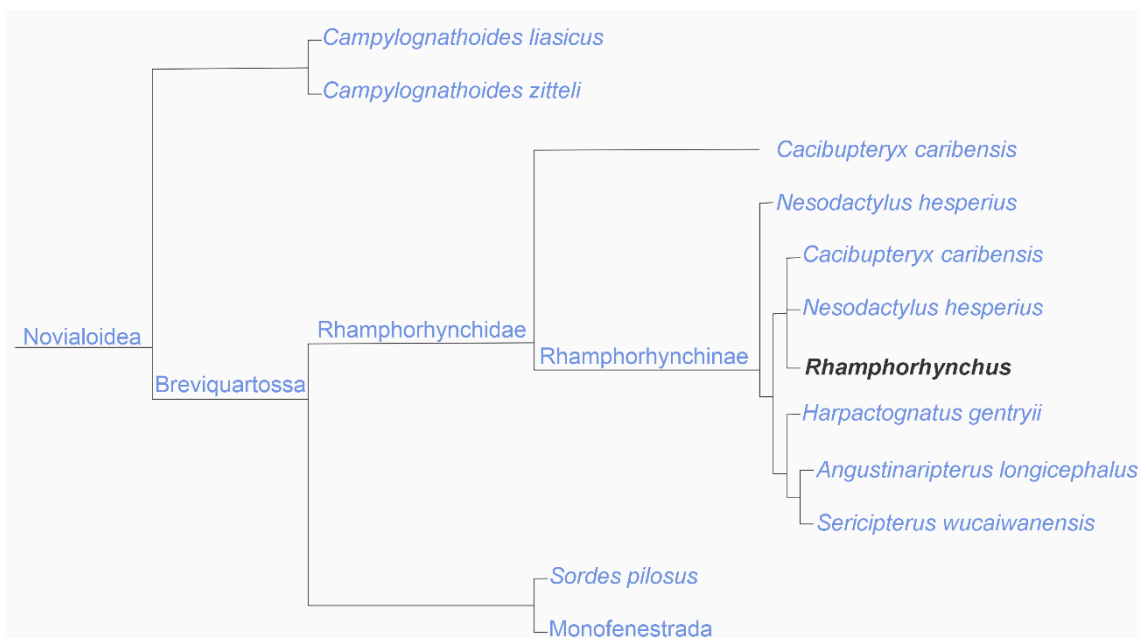


Figura 1. Cladograma simplificado de *Rhamphorhynchus longicaudus* em Rhamphorhynchidae.

Fonte: Modificado de Bennet (1995).

Rhamphorhynchidae Seeley, 1870
Rhamphorhynchinae Seeley, 1870
Rhamphorhynchus von Meyer, 1847
Rhamphorhynchus longicaudus Münster, 1839

Deste modo, no presente trabalho, realizamos a reconstrução anatômica da espécie-tipo *R. longicaudus*. Porém, devido ao debate filogenético e suas definições ainda incertas, buscamos compilar os dados de todos os trabalhos encontrados do gênero *Rhamphorhynchus* a fim de resgatar, na paleoarte, seus possíveis hábitos ecológicos compartilhados pelo gênero.

Aspectos paleoambientais, paleobiológicos e história natural

Segundo a hipótese de Bennet (1995), a grande variação de dimensões entre os espécimes de *Rhamphorhynchus* na verdade se trataria de distintos estágios ontogenéticos de uma mesma espécie, *R. muensteri*. Partindo-se desse pressuposto, Bennet (1995) estimou a taxa de crescimento durante um ano comparando o tamanho dos espécimes de um ano com os espécimes de dois anos. Ele descreveu que a taxa média de crescimento durante o primeiro ano de vida de *R. muensteri* era de 130% a 173%, um pouco mais rápida que a taxa de crescimento dos jacarés atuais. Esse crescimento provavelmente desacelerou consideravelmente após a maturidade sexual, de modo que demoraria mais de três anos para atingir o tamanho adulto máximo (Bennet, 1995).

Esta taxa de crescimento é muito mais lenta nos Pterodactyloidea, como o *Pteranodon*, que atingia o tamanho próximo ao adulto no primeiro ano de vida (Bennet, 1995; Witton, 2013). As suposições anteriores sobre a rápida taxa de crescimento dos não-Pterodactyloidea baseavam-se na suposição de que eles precisavam ter sangue quente para sustentar o voo ativo. Animais de sangue quente, como pássaros e morcegos modernos, normalmente apresentam crescimento rápido até o tamanho adulto e crescimento determinado. Como não há evidências de nenhum *Rhamphorhynchus*, Bennett considerou suas hipóteses ontogenéticas consistentes com um metabolismo ectotérmico, embora tenha recomendado que mais estudos fossem necessários. O *Rhamphorhynchus* “de sangue frio”, sugeriu Bennett (1995), pode ter se aquecido ao sol ou trabalhado seus músculos para acumular energia suficiente para os períodos de voo, e

resfriado até a temperatura ambiente quando não estava ativo para economizar energia, assim como observado nos répteis modernos.

Em um estudo conduzido por Schmitz e Motani (2011), comparações entre os anéis esclerais de *Rhamphorhynchus* e as aves e répteis modernos sugerem que pode ter sido noturno, e pode ter tido padrões de atividade semelhantes aos das aves marinhas noturnas modernas. Isto também pode indicar a divisão de nicho com pterossauros contemporâneos inferidos como diurnos, como *Scaphognathus* e *Pterodactylus* (Schmitz e Motani, 2011).

Está bem estabelecido que *Rhamphorhynchus* era piscívoro graças aos restos de peixes nas vísceras e regiões da garganta de dois espécimes (Wellnhofer, 1975; Frey e Tischlinger, 2012). Infelizmente, os hábitos de forrageamento de *Rhamphorhynchus* não são tão claramente ditados por seus fósseis (Witton, 2013). Alguns pesquisadores propuseram uma dieta piscívora ou insetívora para esses animais (Wellnhofer, 1991; Osi 2009), enquanto Bakker (1986) propôs que eles apregoariam outros pterossauros no céu como um raptor. O forrageamento aéreo parece improvável porque eles não possuem asas e anatomia dos ombros adequadas para voar regularmente sobre a água ou perseguir presas aéreas (Witton, 2013).

Embora muito se saiba sobre a anatomia do esqueleto e dos tecidos moles dos pterossauros, as evidências de sua posição nas cadeias alimentares mesozoicas são extremamente escassas no registro fóssil. Em um trabalho conduzido por Frey e Tischlinger (2012), cinco espécimes de *Rhamphorhynchus* foram registrados na Formação calcárica de Solnhofen, Jurássico Superior (Baviera, sul da Alemanha). Destes, o espécime WDC CSG 255 se destaca, uma vez que foi encontrado firmemente emaranhados na porção frontal do crânio de um grande *Aspidorhynchus*, a qual acredita-se estar vivo quando foi capturado. Esse fóssil aparentemente retrata a cena de um *Rhamphorhynchus* que tinha acabado de pegar um peixe leptolepidídeo e estava prestes a engoli-lo, quando o *Aspidorhynchus* atacou (figura 8).

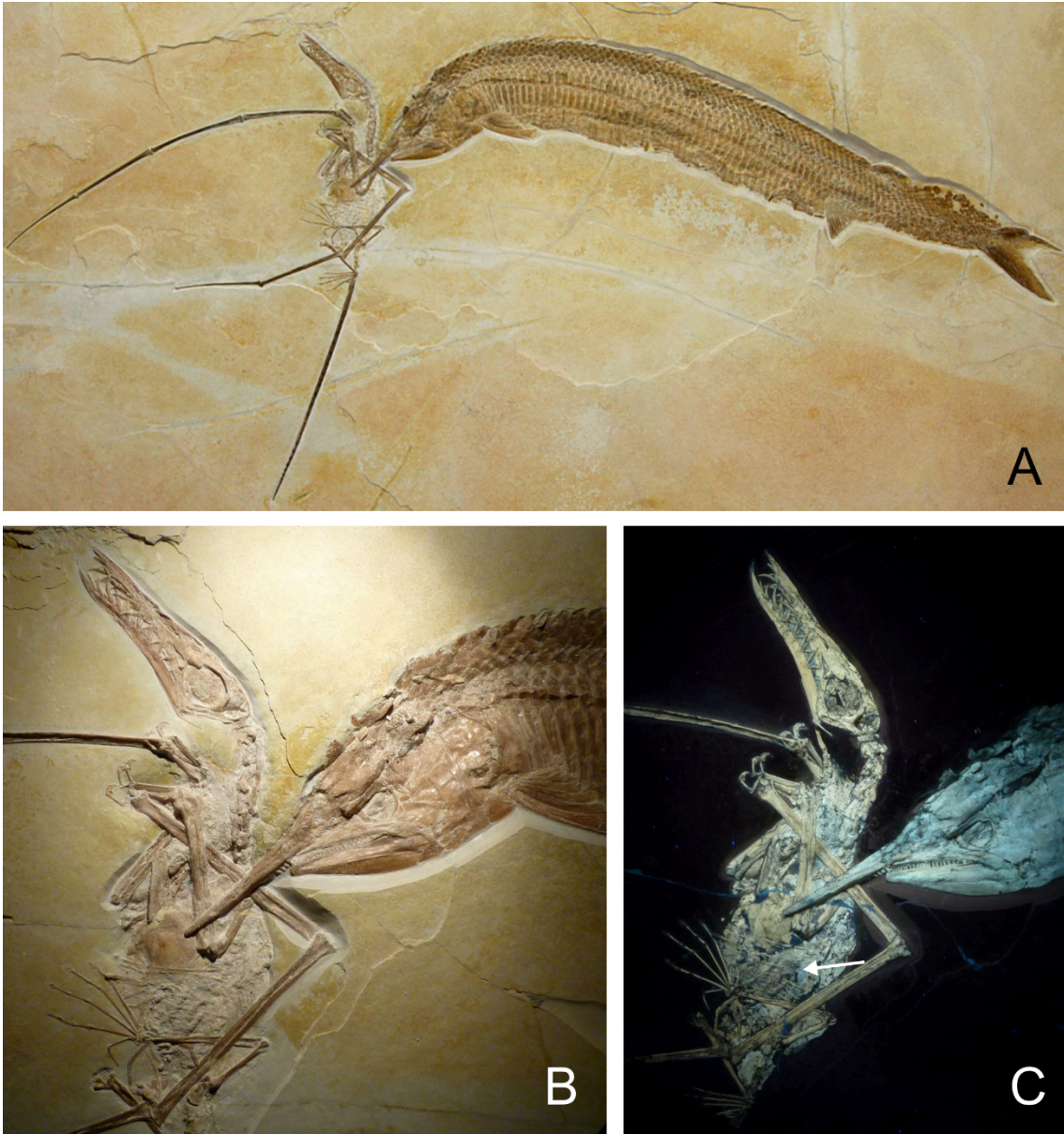


Figura 2. Cena de caça fossilizada. **A.** espécime WDC CSG 255: um *Aspidorhynchus* e um *Rhamphorhynchus* em encontro fatal, **B.** corte do espécime mostrando a forma como os dois animais estão emaranhados. **C.** Uma seção semelhante sob luz UV, a seta marca o conteúdo intestinal composto por restos de peixe digeridos. Fonte: Frey e Tischlinger, 2012. Fonte: Modificado de Frey e Tischlinger (2012).

A cauda do peixe ainda estava presa na região faríngea da garganta, bem como a excelente preservação do leptolepidídeo sem qualquer vestígio de digestão (Frey e Tischlinger, 2012). Essas evidências sugerem que a deglutição não foi completada, além do fato de que *Rhamphorhynchus* estava vivo no ar durante o ataque (figura 9). Embora *Rhamphorhynchus* não pertencesse ao espectro de presas de *Aspidorhynchus*, o tecido

fibroso da membrana da asa ficou emaranhado nos dentes rostrais, de modo que o peixe não conseguiu se livrar do pterossauro (Frey e Tischlinger, 2012). Esse encontro resultou na morte de ambos os indivíduos, provavelmente porque os dois animais afundaram em uma camada anóxica do corpo d'água, privando os peixes de oxigênio (Frey e Tischlinger, 2012).

Reconstrução anatômica

Os dentes de *Rhamphorhynchus* são de estrutura muito simples e em baixo número, com não mais do que 11 pares de dentes encontrados em seus maxilares superiores (Unwin 2003). Suas cristas deltopeitorais são tipicamente comprimidas nas bases, mas têm terminações expandidas, além de falanges dobradas em seus quintos dedos, que são suavemente curvados ou em forma de bumerangue (Witton, 2013).

Os crânios de *Rhamphorhynchus* são baixos e delgados, com pequenas aberturas nasais em forma de fenda e fenestras antorbitais. As pontas da mandíbula são pronas ósseas proeminentes que se estendem muito além dos dentes anteriores e, na mandíbula inferior, representam extensões de uma sínfise mandibular curta. Os seus dentes são geralmente procumbentes e particularmente na parte frontal da boca, onde formam um aparelho de preensão de aparência eriçada quando a mandíbula se fecha.

Witmer et al. (2003) estudaram a anatomia cerebral de diversas espécies de pterossauros, incluindo um espécime do gênero *Rhamphorhynchus*. Através de tomografias computadorizadas dos endocrânios desse material, foi possível estimar vários atributos físicos dos pterossauros, incluindo a orientação relativa da cabeça durante o voo e a coordenação dos músculos da membrana alar. Deste modo, os referidos pesquisadores descobriram que *Rhamphorhynchus* mantinha a cabeça paralela ao chão devido à orientação do labirinto ósseo do ouvido interno, estrutura que auxiliava os animais na detecção do equilíbrio. Em contraste, os pterossauros Pterodactyloidea, como o *Anhanguera santanae* abordado no estudo, parecem ter mantido a cabeça em um ângulo para baixo, tanto em voo quanto no solo.

As vértebras cervicais de *Rhamphorhynchus* têm espinhas neurais pontiagudas e incomumente altas e, em alguns táxons, as cervicais anteriores são um tanto aumentadas (Wellnhofer, 1975). Essas vértebras, juntamente com as dorsais anteriores, cintura escapular e esterno, são extensivamente pneumatizadas (Bonde e Christiansen, 2003). Seus torsos são leves e compactos e mantêm a condição primitiva dos pterossauros de

serem mais longos que seus crânios. Suas caudas são longas e rígidas e contêm 40 vértebras caudais, um número consideravelmente elevado para pterossauros (Colbert, 1969; Wellnhofer, 1991; Hone, et al., 2012). Suas cinturas peitorais são relativamente delgadas e suas glenóides possuem uma superfície articular abreviada que parece ter restringido o movimento ventral do membro anterior. Seus esternos são geralmente grandes com cristoespínhos proeminentes.

Dois aspectos do *bauplan* de *Rhamphorhynchus* podem ser atribuídos a adaptações para o voo: (1) Asas alongadas e estreitas adequadas para voos de longa duração, cujo estilo de voo que corrobora com a abundância de registros desse pterossauro em sedimentos marinhos e costeiros, semelhantes às gaivotas atuais (Wellnhofer, 1975; Chatterjee e Templin, 2004; Witton, 2008); (2) esterno fracamente desenvolvido em relação a outros pterossauros basais, sugerindo que a sua musculatura escapular era comparativamente pequena, resultando em um bater de asas de baixa frequência. A reduzida taxa de batimentos contínuos da asa pode ser vista em algumas aves planadoras modernas (por exemplo, albatrozes, fragatas) também possuem esterno reduzido devido ao seu bater de asas pouco frequente, o que dá alguma credibilidade a esta ideia (Wellnhofer, 1975; Witton, 2013).

Provavelmente temos mais dados sobre os tecidos moles dos Rhamphynchoidea do que sobre qualquer outro grupo de pterossauros, e particularmente sobre os *Rhamphorhynchus* em que seus tecidos moles cranianos são muito conhecidos, com bicos, cristas e cérebros representados em diferentes espécies e espécimes (Witton, 2013). Entretanto, as palhetas da cauda, característica supostamente presente nos pterossauros de cauda longa, estão mal representadas no registro fóssil dos pterossauros (Unwin, 2003). A morfologia dessa estrutura em *Rhamphorhynchus* se modificava ao longo do crescimento, passando de um formato de diamante em juvenis para um perfil ligeiramente triangular em adultos (Bennet, 1995). Como essas palhetas não são simétricas, presume-se que elas foram orientadas verticalmente na cauda para manter uma dinâmica de voo eficiente (Unwin, 2003; Bennet, 1995).



Figura 3. Paleoarte. Um rebanho de *Rhamphorhynchus longicaudus* no paleoambiente costeiro do Jurássico Superior da Formação calcárica de Solhofen, Alemanha. Fonte: Elaborado pela autora.

Considerações finais

A complexa história taxonômica e anatômica de *Rhamphorhynchus* reflete a evolução do conhecimento paleontológico sobre este gênero de pterossauros. Desde as primeiras descrições equivocadas até as reavaliações modernas, a compreensão de *Rhamphorhynchus* evoluiu significativamente, com importantes contribuições de diversos pesquisadores ao longo dos séculos. As análises taxonômicas detalhadas e os estudos anatômicos aprofundados demonstram a diversidade morfológica e as adaptações especializadas destes pterossauros, destacando a importância dos fósseis de *Rhamphorhynchus* para a paleontologia de vertebrados.

As revisões taxonômicas e os avanços nas técnicas de imagem, como as tomografias computadorizadas, permitiram uma melhor compreensão da morfologia craniana, das estruturas de voo e das possíveis adaptações ecológicas de *Rhamphorhynchus*. As descobertas sobre a variação ontogenética, a dieta piscívora e as adaptações noturnas oferecem insights valiosos sobre a paleobiologia e o comportamento desses pterossauros. Além disso, os fósseis bem preservados de Solnhofen fornecem um registro detalhado da anatomia esquelética e dos tecidos moles, permitindo reconstruções precisas de sua aparência e modos de vida.

O gênero *Rhamphorhynchus* é representado por mais de 100 espécimes do calcário Solnhofen, com variação significativa de tamanho e proporções. Originalmente descrito a partir de um espécime identificado como um pássaro antigo em 1825, foi posteriormente reconhecido como um pterossauro e nomeado *Ornithocephalus muensteri*. A confusão taxonômica continuou até que, em 1845, Hermann von Meyer renomeou a espécie para *Pterodactylus muensteri* e, em 1847, elevou *Rhamphorhynchus* a um gênero completo, incluindo espécies de cauda longa como *R. longicaudus* e *R. gemmingi*. No século XX, Koh (1937) e Wellnhofer (1975) realizaram estudos detalhados, identificando diferenças morfológicas e proporções esqueléticas que levaram à descrição de várias espécies dentro do gênero. No entanto, Bennett (1995) argumentou que muitas dessas espécies poderiam representar variações ontogenéticas ou sexuais, propondo que *Rhamphorhynchus* deveria ser reduzido a uma única espécie, com *R. longicaudus* como a espécie-tipo. A complexa história taxonômica de *Rhamphorhynchus* reflete a evolução do entendimento sobre a diversidade e a classificação dos pterossauros ao longo dos anos.

Em suma, *Rhamphorhynchus* é um gênero crucial para entender a evolução dos pterossauros e suas adaptações ao ambiente mesozoico. As contínuas pesquisas e reavaliações desses fósseis contribuem para o refinamento das hipóteses sobre a diversidade e a ecologia dos pterossauros. O estudo de *Rhamphorhynchus* exemplifica como a integração de métodos modernos e o reexame de materiais históricos podem levar a novas compreensões sobre a vida no passado, enfatizando a importância de um enfoque multidisciplinar na paleontologia.

Referências Bibliográficas

- Bakker, RT. 1986. The Dinosaur Heresies. New York, *Citadel Press*, 481 p.
- Barret, PM., Butler, RJ., Edwards NP., Milner, A. 2008. Pterosaur distribution in time and space: An atlas. *Zitteliana Reihe B: Abhandlungen der Bayerischen Staatssammlung für Palaontologie und Geologie*, 28 (28): 61-107.
- Bennett, SC. 1995. A statistical study of *Rhamphorhynchus* from the Solnhofen Limestone of Germany: Year-classes of a single large species. *Journal of Paleontology*, 69 (3): 569–580.
- Bonde, N., Christiansen, P. 2003. The detailed anatomy of *Rhamphorhynchus*: Axial pneumaticity and its implications. *Geological Society London Special Publications*, 217 (1): 217-232
- Chatterjee, S., Templin, RJ. 2004. Posture, Locomotion, and Paleoecology of Pterosaurs. *Geological Society of America*, 376: 1-64.
- Colbert, EH. 1969. A Jurassic pterosaur from Cuba. *American Museum Novitates*, 2370: 1–26.
- Frey, E., Tischlinger, H., Buchy, MC., Martill, D. 2003. New specimens of Pterosauria (Reptilia) with soft parts with implication for pterosaurian anatomy and locomotion. *Geological Society London, Special Publications*, 217 (1): 233-266.
- Goldfuss, GA., 1831. Beiträge zur Kenntnis verschiedener Reptilien der Vorwelt. *Nova Acta Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Germanicae Naturae Curiosorum*, 15: 61–128.
- Hone, DWE., Tischlinger H., Frey, E., Röper, M. 2012. A New Non-Pterodactyloid Pterosaur from the Late Jurassic of Southern Germany. *PLOS ONE*, 7 (7): e39312.
- Huxley, FRS. 1859. On *Rhamphorhynchus Bucklandi*, a Pterosaurian from the Stonesfield Slate. *Quarterly Journal of the Geological Society*, 15: 658-670.
- Koh, TP. 1937. Untersuchungen über die Gattung *Rhamphorhynchus*. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Palaeontologie, Beilage-Band*, 77: 455-506.

Lydekker, R. 1888. Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History), Cromwell Road, S.W. Part 1. Containing the orders – Ornithosauria, Crocodilia, Dinosauria, Squamata, *Rhynchocephalia*, and *Proterosauria*. London, pp. 309.

Lydekker, R. 1890. Catalogue of the fossil Amphibia and Reptilia in the British Museum (Natural History), Part 4. *Trustees of the BM (NH)*. London, pp. 295.

Malafaia, E., Ortega, F., Escaso, F., Dantas, P., Pimentel, N., Gasulla, JM., Ribeiro, B., Barriga, F., Sanz JL. 2010. Vertebrate fauna at the Allosaurus fossil-site of Andrés (Upper Jurassic), Pombal, Portugal. *Journal of Iberian Geology*, 36 (2): 193–204.

Münster, G. 1839. Ueber einige neue Versteinerungen in der lithographischen Schiefer von Baiern. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*. 1839: 676–682.

Münster, G., Graf, Zu. 1830. Nachtrag zu der Abhandlung des Professor Goldfuss über den *Ornithocephalus Münsteri* (Goldf.). *Bayreuth*, 1, 1-8.

O’Sullivan, M., Martill, D. M. 2015. Evidence for the presence of *Rhamphorhynchus* (Pterosauria: Rhamphorhynchinae) in the Kimmeridge Clay of the UK. *Proceedings of the Geologists’ Association*, 126, 3, 390–401.

Reck, H. 1931. Die deutschostafrikanischen Flugsaurier (The German East African pterosaurs). *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Abteilung B: Geologie und Paläontologie*, 7:321-336.

Padian, K., 2008. The Early Jurassic pterosaur *Campylognathoides* Strand, 1928. *Special Papers in Palaeontology*, 80, 65–107.

Seeley, H. G. 1870. The Orithosauria: An Elementary Study of the Bones of Pterodactyles. *Cambridge*, 135 p.

Schmitz, L., Motani, R. 2011. Nocturnality in dinosaurs inferred from scleral ring and orbit morphology. *Science*, 332 (6030): 705–708.

Unwin, DM., Heinrich, WD. 1999. On a pterosaur jaw from the Upper Jurassic of Tendaguru (Tanzania). *Fossil Record*, 2 (1): 121-134.

Unwin, DM. 2003. On the phylogeny and evolutionary history of pterosaurs. *Geological Society*, London, Special Publications, 217: 139–190.

von Arthaber, G. 1922. Über Entwicklung, Ausbildung und Absterben der Flugsaurier. *Palaeontologische Zeitschrift*, 4: 1-47.

von Meyer, H. V. 1847. *Homeosaurus maximiliani* und *Rhamphorhynchus (Pterodactylus) longicaudus*, zwei fossile Reptilien aus der Kalkschiefer von Solenhofen. *Frankfurt*, 4, 1-22.

Wellnhofer, P. 1975. Die Rhamphorhynchoidea (Pterosauria) der Oberjura Plattenkalke Süddeutschlands. *Palaeontographica*, A148:1-33, 148: 132-186, 149:1-30.

Wellnhofer, P. 1991a. The Illustrated Encyclopedia of Pterosaurs. *New York: Barnes and Noble Books*. p. 132. ISBN 0-7607-0154-7.

Witmer, LM., Chatterjee, S., Franzosa, J., Rowe, T. 2003. Neuroanatomy of flying reptiles and implications for flight, posture and behaviour. *Nature*. 425: 950–953.

Witton, MP. 2008. A new approach to determining pterosaur body mass and its implications for pterosaur flight. *Zitteliana*, B28: 143–159.

Witton, MP. 2013. Pterosaurs: Natural History, Evolution, Anatomy. *Princeton University Press*, 291 p. ISBN 0691150613.

CAPÍTULO 3

Reconstrução anatômica e paleobiológica de *Pteranodon longiceps* (Pterosauria, Pterodactyloidea) baseado em estudos prévios de sua história natural

Beatriz Grigio Bornia^{1,2}, Carlos Roberto dos Anjos Candeiro^{2,3}, Bernardo Javier Gonzales Riga⁴, Rogério Pereira Bastos⁵

Mestranda do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, Universidade Federal de Goiás, Instituto de Ciências Biológicas, *Campus* Samambaia, Goiânia, GO, Brasil.

² Laboratório de Paleontologia e Evolução, Curso de Geologia, *Campus* Aparecida de Goiânia, GO, Brasil.

³ Professor Associado IV, Universidade Federal de Goiás, Curso de Geologia, *Campus* Aparecida de Goiânia, GO, Brasil.

⁴ Professor Adjunto, Universidade Federal de Goiás, Laboratório de Herpetologia, Programa de Pós-graduação em Biodiversidade Animal, *Campus* Samambaia, Goiânia, GO, Brasil

⁵ Professor Adjunto, Laboratorio y Museo de Dinosaurios de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza, Argentina

Resumo

Pteranodon longiceps, um pterossauro Pterodactyloidea, habitou a América do Norte durante o Cretáceo Superior, Santoniano, com fósseis encontrados principalmente nas formações Smoky Hill Chalk e Pierre Shale. Devido os amplos registros de fósseis de *P. longiceps*, diversas pesquisas empregando essa espécie foram realizadas, focando em dimorfismo sexual, ontogenia e preservação tridimensional dos fósseis. Deste modo, o presente trabalho objetiva elucidar o atual cenário de conhecimento a respeito da espécie, elencando os seguintes dados para discussão: Pesquisas anteriores e levantamento bibliográfico; paleogeologia; sistemática filogenética; Anatomia e morfologia; e aspectos paleobiológicos e história natural. Assim, investigamos publicações completas a respeito do tema, elencadas posteriormente em uma tabela disposta logo abaixo, a fim de realizar sua reconstrução anatômica e paleobiológica com base nos dados obtidos. As pesquisas revelam que os espécimes adultos voavam sobre o Mar Interior Ocidental, sugerindo que juvenis ocupavam diferentes nichos ecológicos. *P. longiceps* tinha uma crista craniana, variando em tamanho e forma entre indivíduos menores (possivelmente fêmeas) e maiores (machos), indicando dimorfismo sexual. Estudos comparativos mostraram que *P. longiceps* se assemelhava ao albatroz moderno em termos de voo, utilizando o *dynamic soaring* para longas distâncias. No entanto, o estudo mais recente sugere o uso de *thermal soaring*. Análises morfológicas indicam

que *P. longiceps* era piscívoro, possivelmente utilizando sacos de garganta para capturar peixes. Estudos de marcas de mordida sugerem que tubarões, como *Squalicorax*, predavam *P. longiceps*. Estudos de voo sugerem que este pterossauro poderia realizar voos vigorosos, desafiando a ideia de que só planava. Nesse contexto, a extensa quantidade de fósseis e seu estado ótimo de preservação permitiu detalhar a anatomia e paleobiologia de *P. longiceps*, elucidando aspectos como voo, dieta e reprodução, além de contribuir significativamente para o entendimento dos pterossauros em geral.

Palavras-chave: Pterosauria. Paleobiologia. História Natural. *Pteranodon longiceps*.

Abstract

Pteranodon longiceps, a Pterodactyloidea pterosaur, inhabited North America during the Late Cretaceous, Santonian, with fossils found mainly in the Smoky Hill Chalk and Pierre Shale formations. Due to the extensive fossil records of *P. longiceps*, several studies using this species have been carried out, focusing on sexual dimorphism, ontogeny and three-dimensional preservation of fossils. Therefore, the present work aims to elucidate the current knowledge scenario regarding the species, listing the following data for discussion: Previous research and bibliographical survey; paleogeology; phylogenetic systematics; Anatomy and morphology; and paleobiological aspects and natural history. Therefore, we investigated complete publications on the topic, listed later in a table below, in order to carry out anatomical and paleobiological reconstruction based on the data obtained. Research reveals that adult specimens flew over the Western Inland Sea, suggesting that juveniles occupied different ecological niches. *P. longiceps* had a cranial crest, varying in size and shape between smaller (possibly female) and larger (male) individuals, indicating sexual dimorphism. Comparative studies showed that *P. longiceps* resembled the modern albatross in terms of flight, using dynamic soaring over long distances. However, the most recent study suggests the use of thermal soaring. Morphological analyzes indicate that *P. longiceps* was piscivorous, possibly using throat sacs to capture fish. Bite mark studies suggest that sharks, such as *Squalicorax*, preyed on *P. longiceps*. Flight studies suggest that this pterosaur could perform vigorous flights, challenging the idea that it only glided. In this context, the extensive number of fossils and their optimal state of preservation allowed

the anatomy and paleobiology of *P. longiceps* to be detailed, elucidating aspects such as flight, diet and reproduction, in addition to contributing significantly to the understanding of pterosaurs in general.

Keywords: Pterosauria. Paleobiology. Natural history. *Pteranodon longiceps*.

Introdução

Pteranodon longiceps Marsh, 1876, do grego πτερόν (pteron, “asa”) e ἀνόδων (anódico, “desdentado”) foi um pterossauro Pterodactyloidea que habitou os céus do Cretáceo Superior da América do Norte, nos atuais Kansas, Nebraska, Wyoming, Dakota do Sul e Alabama (Ehret, 2018). É um dos répteis voadores do Mesozoico atualmente mais conhecidos, além de apresentar milhares de fósseis, dentre eles registros quase completos a restos extremamente fragmentados e isolados.

Othniel Charles Marsh (1831-1899) foi o pioneiro na descrição dos pterossauros norte-americanos, publicando diversos artigos curtos e nomeando sete espécies, sendo *P. longiceps* a primeira descrita (Marsh 1876). Infelizmente, em muitos casos, ele não forneceu detalhes suficientes sobre os materiais, incluindo os holótipos, o que gerou confusões subsequentes (Bennett 1994).

Diante de amplas pesquisas a respeito de *P. longiceps*, o presente trabalho objetiva compilar os estudos já realizados, as tendências e lacunas sobre o tema, bem como retratar aspectos paleobiológicos e anatômicos desse pterossauro.

Metodologia

À princípio, foi realizada uma revisão de literatura objetivando delimitar as pesquisas realizadas acerca do pterossauro Pterodactyloidea *P. longiceps*. O critério de seleção para esse gênero foi a ampla quantidade de registros fósseis desse grupo (Bennet, 2016) apresentando evidências de dimorfismo sexual, ontogenia e estado ótimo de preservação tridimensional desses registros fósseis. As ferramentas de busca utilizadas abrangeram *Google Scholar*, *Scielo* e *Scopus*. As palavras-chave empregadas consistiram em: “*Pteranodon longiceps*”, “*Pteranodon phylogeny*”, “*Pteranodon*

ontogeny”, “*Pteranodon paleobiology*” “Paleobiota da Formação Niobrara” e “Paleobiota da Formação *Pierre Shale*”.

A fim de elucidar o atual cenário de conhecimento a respeito da espécie, foram elencados os seguintes dados para discussão: Pesquisas anteriores e levantamento bibliográfico; paleogeologia; sistemática filogenética; Anatomia e morfologia; e aspectos paleobiológicos e história natural. Deste modo, investigamos publicações completas a respeito do tema, elencadas posteriormente em uma tabela disposta logo abaixo, a fim de realizar sua reconstrução anatômica e paleobiológica com base nos dados obtidos.

Pesquisas anteriores e levantamento bibliográfico

Os artigos compilados a respeito de *Pteranodon longiceps* Marsh, 1976, foram dispostos na tabela 1. Com base nesses dados, foi possível delimitar a anatomia do animal, o paleoambiente a qual estava inserido e sua paleoecologia.

Tabela 1. Artigos elencados sobre *Pteranodon longiceps* para sustentar a base da reconstrução paleobiológica e paleoartística.

	Título	Autor(es) e ano	Revista
1	Note on a new and gigantic species of Pterodactyle	Marsh, 1871	American Journal of Science
2	Discovery of additional remains of Pterosauria with description of two new species	Marsh, 1872	American Journal of Science
3	Notice of a new sub-order of Pterosauria	Marsh, 1876	American Journal of Science
4	Principal characters of American pterodactyls	Marsh, 1876	American Journal of Science
5	Note on American pterodactyls	Marsh, 1881	American Journal of Science
6	Principal characters of American	Marsh, 1884	American Journal of

	Cretaceous pterodactyls		Science
7	Osteology of Pteranodon	Eaton, 1910	Academy of Arts and Sciences
8	The Taxonomy of the Pteranodon Species from Kansas	Miller, 1971	Transactions of the Kansas Academy of Science
9	A Skull of Pteranodon (<i>Longicepia</i>) longiceps Marsh Associated with Wing and Body Bones	Miller, 1971	Transactions of the Kansas Academy of Science
10	Biomechanics of <i>Pteranodon</i>	Bramwell e Whitfield, 1974	Philosophical Transactions of the Royal Society of London
11	A functional analysis of flying and walking in pterosaurs	Padian, 1983	Paleobiology
12	A large pterodactyloid pterosaur from the Two Medicine Formation (Campanian) of Montana	Padian, 1984	Journal of Vertebrate Paleontology
13	Morphology of the Late Cretaceous Pterosaur Pteranodon and Systematics of the Pterodactyloidea	Bennet, 1991	Tese de PH.D
14	Sexual dimorphism of <i>Pteranodon</i> and other pterosaurs, with comments on cranial crests	Bennet, 1992	Journal of Vertebrate Paleontology
15	Flight Characteristics of Triassic and Jurassic Pterosauria: An Appraisal Based on Wing Shape	Hazlehurst e Rayner, 1992	Paleobiology
16	The ontogeny of <i>Pteranodon</i> and other pterosaurs	Bennet, 1993	Paleobiology

17	The Pterosaurs of the Niobrara Chalk	Bennet, 1994	The Earth Scientist
18	Pterosaur tracks and the terrestrial ability of pterosaurs	Unwin, 1997	Lethaia
19	Pterosaur flight: the role of actinofibrils in wing function	Bennett, 2000	Historical Biology
20	The osteology and functional morphology of the Late Cretaceous pterosaur Pteranodon	Bennett, 2001	Palaeontographica
21	Morphological evolution of the pectoral girdle in pterosaurs: myology and function	Bennett, 2003	Geological Society
22	Vertebrate Biostratigraphy of the Smoky Hill Chalk (Niobrara Formation) and the Sharon Springs Member (Pierre Shale)	Carpenter, 2003	Topics in Geobiology
23	<i>Pteranodon</i> (Reptilia: Pterosauria): Stratigraphic distribution and taphonomy in the lower Pierre Schale Group (Campanian), western South Dakota and eastern Wyoming	Hargrave, 2007	Geological Society of America Papers
24	The extent of the pterosaur flight membrane	Elgin, Hone e Frey, 2008	Acta Paleontologica Polonica
25	Pterosaur dietary hypotheses: a review of ideas and approaches	Bestwick, Unwin, Butler, Henderson, Purnell, 2018	Biological Reviews
26	Aerodynamic Characteristics of the Crest with Membrane Attachment on Cretaceous Pterodactyloid <i>Nyctosaurus</i>	Xing, Wu, Yi e Lu, 2009	Acta Geologica Sinica

27	Pteranodon and beyond: The history of giant pterosaurs from 1870 onwards	Witton, 2010	Geological Society London
28	The ontogeny of Pteranodon and other pterosaurs	Bennet, 2016	Paleobiology
29	New smallest specimen of the pterosaur <i>Pteranodon</i> and ontogenetic niches in pterosaurs	Bennet, 2017	Journal of Paleontology
30	How did extinct giant birds and pterosaurs fly? A comprehensive modeling approach to evaluate soaring performance	Goto, Yoda, Weimerskirch e Sato, 2022	PNAS Nexus

Fonte: Elaborado pela autora.

P. longiceps apresenta inúmeros fósseis descritos e tombados (Bennet, 2016), fato que possibilita o emprego de múltiplos estudos a fim de elucidar a história natural dos pterossauros em geral. O presente levantamento bibliográfico encontrou 30 artigos após a descrição de *P. longiceps*, em 1871, como delimitado na figura 1. A maior parte das publicações abordou o tema se concentraram no periódico *American Journal of Science*, o mesmo ao qual Marsh publicou a descrição de *P. longiceps* em 1871. Além disso, todas as pesquisas feitas nesse periódico abordando *P. longiceps* foram desenvolvidas por Marsh.

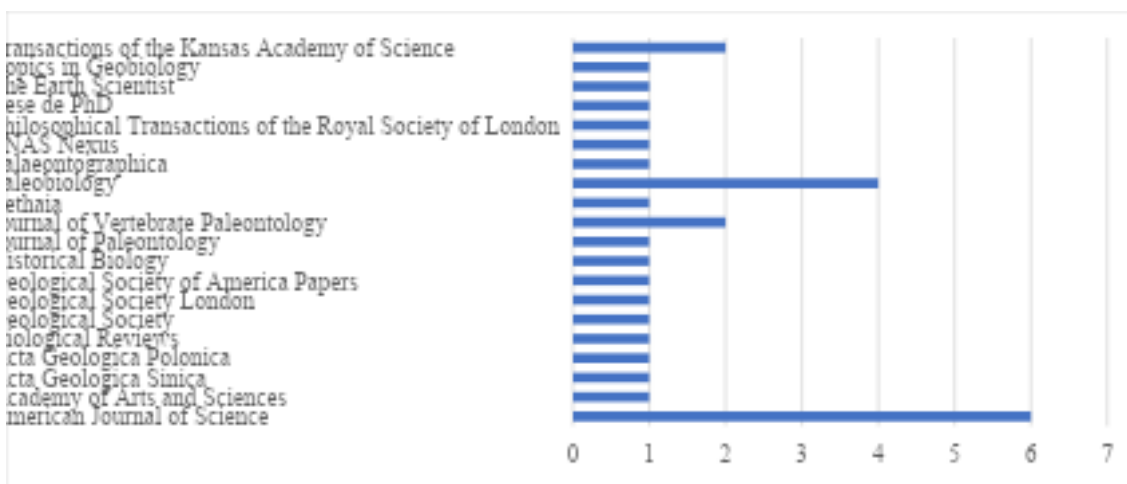


Figura 1. Perspectiva quantitativa de publicações por revista abordando *Pteranodon longiceps* após a sua descrição em 1774, até o período atual (2024). Fonte: Elaborado pela autora.

Já a revista *Paleobiology* concentra o segundo periódico com mais pesquisas, com 4 publicações sobre o tema, seguido da *Paleobiology*, com 4 pesquisas, *Topics em Geobiology* e *Journal of Vertebrate Paleontology*, ambas com 2 estudos. As demais apresentaram apenas 1 publicação abordando *P. longiceps*. De forma complementar, os temas principais trabalhados nas pesquisas concentram-se na paleobiologia e ecologia (10), anatomia e morfologia (10), seguido de biomecânica (4), ontogenia (3) e geologia (3), como disposto na figura 2.

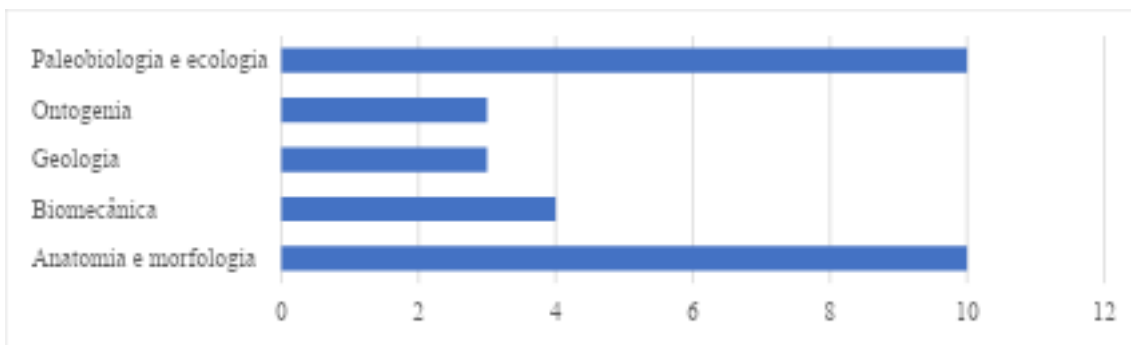


Figura 2. Temas principais abordados sobre *Pteranodon longiceps* nos artigos previamente elencados.

Fonte: Elaborado pela autora.

Nota-se, portanto, que a maior parte das pesquisas abordaram estudos a respeito da paleobiologia de *P. longiceps*, corroborado principalmente pelo estado ótimo de preservação fóssil desses espécimes e, conseqüentemente, contribuindo de forma significativa para elucidar a história natural dos pterossauros como um todo.

Breve descrição

Desde o Cretáceo Superior (100 MA) até o início do Paleógeno (66 m.a.), a América do Norte foi dividida pela Via Marítima Interior Ocidental (VMIO) em duas grandes massas de terra, a Laramidia a Oeste e Appalachia a leste (Carpenter, 2003). A VMIO ligava o Golfo do México ao Oceano Ártico, criando ambientes isolados para animais terrestres e plantas (Weimer, 1984: figura 3A).

A paleobiota presente nas regiões de VMIO, Laramidia e Appalachia era diversa, incluindo diversos espécimes atribuídos a *P. longiceps*. Estes registros foram reportados para os depósitos *Smoky Hill Chalk*, da Formação Niobrara, além dos depósitos ligeiramente mais jovens de *Sharon Springs*, da Formação *Pierre Shale*, ambas com datação do Cretáceo Superior, Idade Santoniano (86,3 a 83,6 m. a.) (Bennet, 1994). Famosas pelos fósseis coletados desde 1870, essas formações se estendem desde o extremo sul do Kansas, nos Estados Unidos, até Manitoba, no Canadá (Bennet, 1994) (Figura 3).

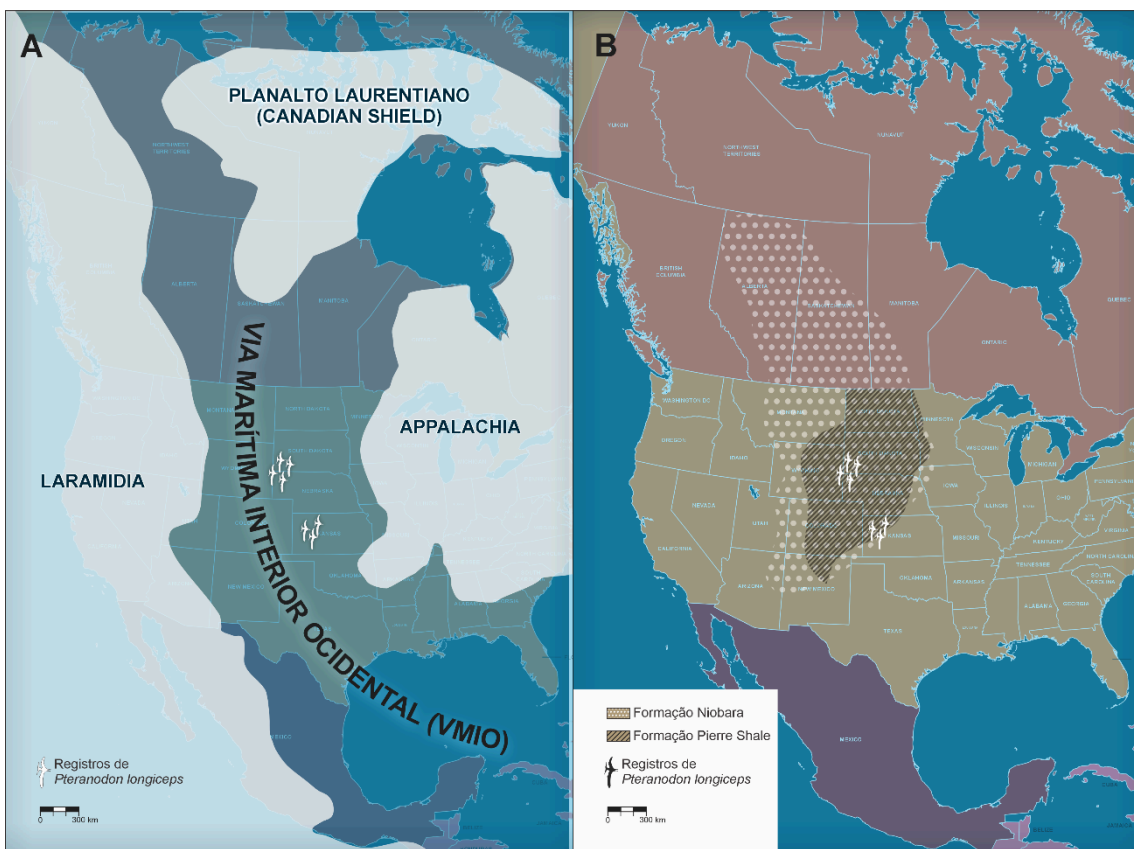


Figura 3. Via Marítima Interior Ocidental. A. Mapa da América do Norte com a Via Marítima Interior Ocidental durante o Cretáceo Superior, Santoniano. B. Extensão das Formações Geológicas de Niobrara e *Pierre Shale*, em associação com seus respectivos registros de *Pteranodon longiceps*. Fonte: Elaborado pela autora. Modificado de Sampson et al. (2010) e St-Onge (2017).

No entanto, espécimes de *Pteranodon* só foram encontrados na metade sul da formação, no Kansas, Wyoming, e Dakota do Sul (Carpenter, 2003). Apesar de numerosos fósseis terem sido encontrados nas partes contemporâneas da formação no Canadá, nenhum espécime de pterossauro foi reportado para este local, fato que indica a

distribuição geográfica natural restrita do *Pteranodon* apenas a parte sul do Niobrara, não se estendendo mais ao norte do que Dakota do Sul (Bennet, 1994).

Alguns fósseis muito fragmentários atribuídos a *P. longiceps* também foram encontrados na Costa do Golfo e na Costa Leste dos Estados Unidos (Carpenter, 2003). Por exemplo, alguns fragmentos ósseos da Formação Mooreville do Alabama e da Formação Merchantville de Delaware podem ser atribuídos a *P. longiceps*, embora sejam demasiados incompletos para fazer uma identificação definitiva (Bennett, 1994). Alguns vestígios do Japão também foram provisoriamente atribuídos ao *Pteranodon*, embora a distância do seu habitat conhecido no VMIO torne esta identificação improvável (Carpenter, 2003).

Cladística

P. longiceps pertence a Pteranodontia, linhagem particularmente derivada de ornitocheiroides do Cretáceo Superior, a qual compreende dois grupos relativamente pequenos: Pteranodontidae e Nyctosauridae (Lü, Unwin, et al. 2010; Lü, Unwin, et al. 2011) (Figura 4). Ambos os clados estão unidos pelas seguintes sinapomorfias: (1) ausência de dentes; (2) ramos mandibulares significativamente profundos; (3) alongamento dos metacarpos (Unwin, 2003).

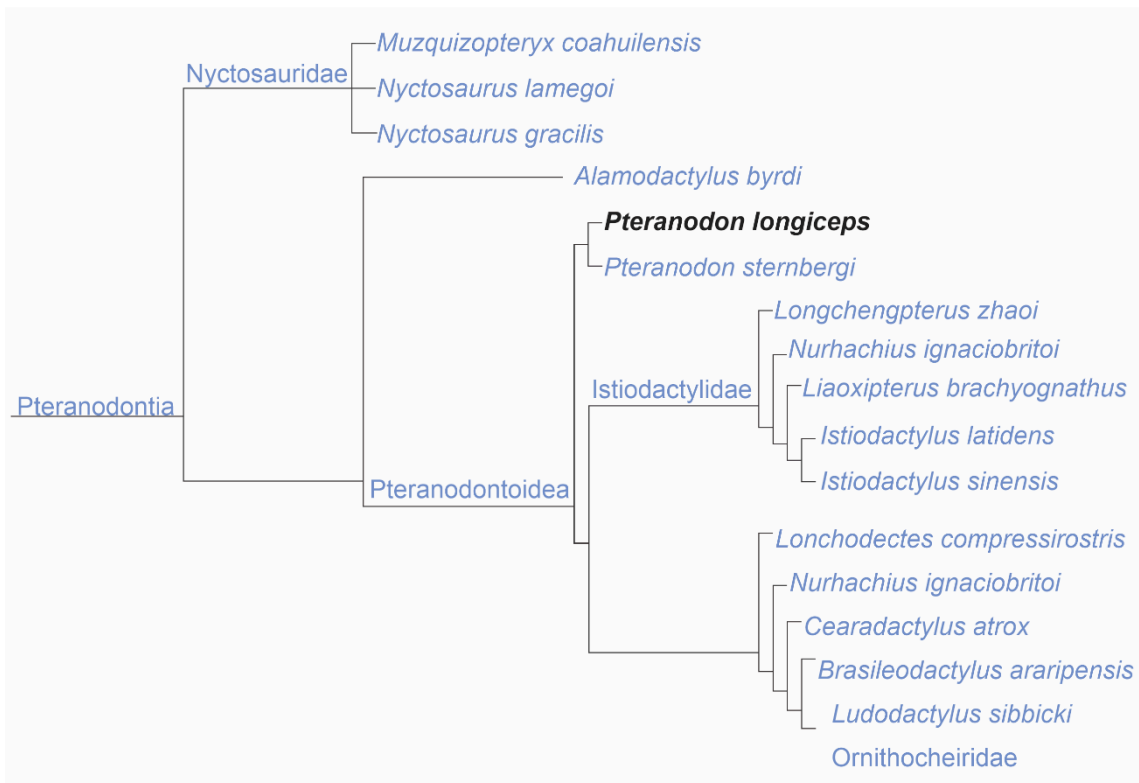


Figura 4. Cladograma simplificado de *Pteranodon longiceps* em Pteranodontia. Fonte: Modificado de Bennet (1995).

Duas espécies de *Pteranodon* são tradicionalmente reconhecidas como válidas: *Pteranodon longiceps* Marsh, 1876, a espécie-tipo, e *Pteranodon sternbergi* Harksen, 1966. As espécies diferem apenas no formato da crista nos machos adultos (descrita acima) e possivelmente no ângulo de certos ossos do crânio (Bennet, 1994).

Distinto de *P. sternbergi* (baseado no holótipo KUV 2216), o crânio do *P. longiceps* (baseado no holótipo YPM1177), era relativamente mais curto, com a margem dorsal côncava anterior à fenestra antorbital (Figura 5). A porção mais alta da fenestra antorbital estava na borda posterior. Em relação à linha da mandíbula, a margem anterior da órbita inclinava-se posteriormente. O processo escamoso do pós-orbital era mais curto. A fenestra temporal superior era aberta posteriormente. A crista se estendia até a órbita anterior. A mandíbula era mais profunda que o rostro.

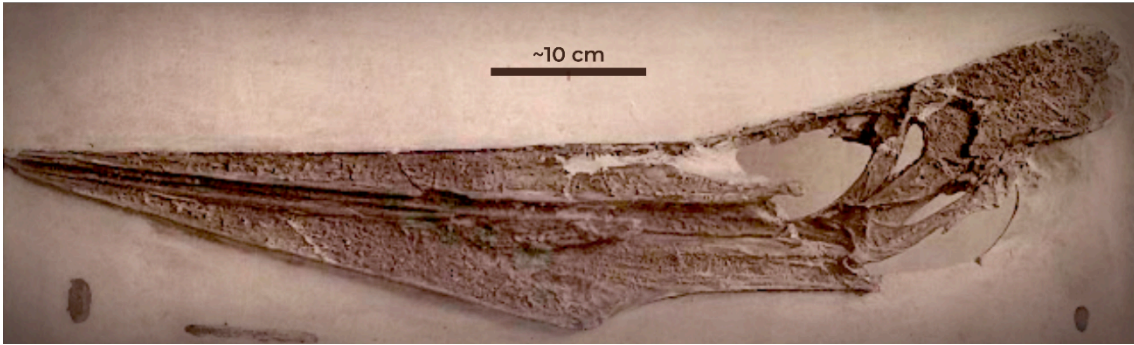


Figura 5. Holótipo de *Pteranodon longiceps*, a espécime-tipo do gênero *Pteranodon*. Este crânio é de uma forma pequena (supostamente feminina). Crânio quase completo (sem parte da crista craniana), raio parcial, extremidade proximal da segunda falange da asa e outros fragmentos alojados no Museu Peabody de História Natural da Universidade de Yale, New Haven, Connecticut, Estados Unidos da América (YPM 1177, fundido MN 6953-V). Ocorrência: O holótipo foi coletado perto do rio Smoky Hill, condado de Gove, Kansas (ver Bennett 1994). Faixa temporal e estratigráfica registrada: Santoniano Superior-Início da Campânia (Cretáceo Superior); parte superior do membro Smoky Hill Chalk da Formação Niobrara (Bennett 1994). Fonte: Elaborado pela autora. Modificado de Eaton (1910).

Pterosauria Kaup, 1834

Pterodactyloidea, Plieninger, 1901

Pteranodontidae Marsh, 1876

Pteranodontinae Marsh, 1876

Pteranodon Marsh, 1876

Pteranodon longiceps Marsh, 1876

Aspectos paleoambientais, paleobiológicos e história natural

Devido a grande quantidade de espécimes de *P. longiceps* conhecidos, detalhes a respeito de sua paleobiologia e paleoecologia foram exploradas abundantemente, também elucidando estilos de vida de outros pterossauros, particularmente no que diz respeito aos seus mecanismos reprodutivos (Bennet, 1992) e estratégias de crescimento, embora seus indivíduos descritos sejam em maioria já adultos (Bennet, 1993).

Com todos esses espécimes também ocorrendo em depósitos marinhos, isso talvez sugira que apenas os indivíduos adultos de *P. longiceps* voavam sobre o do Mar Interior Ocidental (Padian, 1984). Não está claro onde estavam os indivíduos juvenis, embora Unwin (2005) aborde a possível distinção de nichos de acordo com a faixa

etária, onde adultos e juvenis viviam em ambientes separados e talvez preenchendo diferentes nichos ecológicos.

A morfologia do *brachiopatagium* de *Pteranodon* sugere que seu voo se assemelhava ao de um albatroz moderno, uma vez que ambos apresentam extensas envergaduras (9:1 para *Pteranodon*, 8:1 para o albatroz) (Padian, 1983). Ainda seguindo essa linha de pensamento, os albatrozes passam longos períodos pescando sobre o mar utilizando um padrão de voo específico, a *Dynamic soaring* (subida dinâmica). Esse comportamento permite a exploração do gradiente vertical da velocidade do vento próximo à superfície do oceano, ideal para viajar longas distâncias sem bater as asas (Padian, 1983).

Contudo, assim como nas aves marinhas atuais de asas longas, a *Dynamic soaring* exigiria elevado metabolismo no curto período da decolagem, onde a força das asas de *P. longiceps* atuam contra a massa de seu próprio corpo. Esse padrão indica que eles eram capazes de voos agitados substanciais, ao contrário de algumas sugestões anteriores de que eram tão grandes que só podiam planar (Witton, 2010). No entanto, Goto et al. (2022) sugere *P. longiceps* se baseou na *thermal soaring* (subida térmica), ao contrário das aves marinhas modernas, porém muito similar com as aves continentais modernas e o extinto *Pelagornis miocaenus* Lartet, 1857.

Assim como ocorreu em outros pterossauros, *P. longiceps* provavelmente decolava a partir de uma posição quadrúpede, se utilizando de seus longos membros anteriores como uma alavanca para saltar no ar rapidamente, com a maior parte da energia oriunda dos seus membros anteriores. Deste modo, o movimento ascendente das asas teria ocorrido quando o animal saiu do solo, seguido por um movimento rápido para baixo para gerar sustentação adicional e completar o lançamento no ar (Witton, 2010; Witton, 2013).

A ideia outrora popular de pteranodontídeos usando suas cristas cranianas como lemes ou freios aerodinâmicos durante o voo caiu em desuso nos tempos modernos após experimentos digitais com modelos de Pteranodontia com crista, aos quais revelaram que essas estruturas tinham níveis insignificantes efeitos aerodinâmicos desse grupo (Elgin et al. 2008; Xing et al. 2009).

A piscivoria de *P. longiceps* é sustentada por diversos registros fósseis (Hargrave, 2007), associações, anatomia comparativa e morfologia funcional (Bestwick et al., 2018). Descobertas adicionais de possível conteúdo intestinal de *Pteranodon* sp. pertencem a dois espécimes (SDSM 45719 e SDSM 69040) associados a vértebras de

peixes *Enchodus* do Campanian Pierre Shale (Hargrave, 2007). Já as interpretações da durofagia em *P. longiceps* são baseadas no conteúdo dos fósseis, onde alguns restos (discutidos) de crustáceos foram encontrados onde supostamente seria o estômago de um de *Pteranodon* (Brown, 1943; Bennett, 2001).

As articulações em forma de espiral entre o quadrado e o articular na mandíbula inferior foram interpretadas como pontos de fixação para sacos de garganta para pegar peixes (Eaton, 1910). Além disso, *P. longiceps* sofreu tensões relativamente baixas durante o fechamento da mandíbula, indicando que ele poderia realizar efetivamente um fechamento rápido após capturar uma presa (Fastnacht, 2005). No entanto, as vértebras cervicais do gênero *Pteranodon* posteriormente foram consideradas pequenas demais para executar movimentos de *skimming* (voos sob a superfície d'água, com a mandíbula inferior roçando a água em busca de alimento) em busca de peixes (Witton, 2013). Esta comparação foi inicialmente proposta entre *P. longiceps* e as modernas aves *skimmers* (*Rhynchops* spp.), ambos apresentando mandíbulas igualmente estreitas (Marsh, 1876; Eaton, 1910).

Bramwell e Whittfield (1974) realizaram análises morfológicas funcionais testaram a viabilidade da piscivora em *P. longiceps*, inserindo réplicas na escala de seu esqueleto em túneis de vento. Os referidos pesquisadores inferiram voos lentos e velocidades de deslizamento propícios para uma dieta baseada na captura de peixes. Em contraste, Hazlehurst e Rayner (1992) descreveram que os perfis de voo desse pterossauro eram mais adequados para alimentação *skimming*, embora as suas massas corporais tenham sido extrapoladas a partir de aves marinhas modernas. Modelagens posteriores de gasto de energia, contudo, relataram que a captura organismos aquáticos nas asas de *P. longiceps* ou enquanto descansavam em superfícies de água eram comportamentos viáveis (Habib, 2013).

Contudo, *P. longiceps* não estava isento de predadores. Diversos fósseis apresentam marcas de dentes características feitas pelos dentes serrilhados de *Squalicorax* e os dentes deste tubarão são frequentemente encontrados ao lado de espécimes de *Pteranodon* (Witton, 2017). Ehret et al. (2015) descreveram dois ossos alares de *Pteranodon longiceps* da Formação Mooreville Chalk (RMM 3274 e ALMNH 2014.1.200) com marcas de mordidas serrilhadas provavelmente atribuíveis ao tubarão *Squalicorax kaupi* (Figura 6).



Figura 6. Paleoarte: Os esfomeados. Descrição: Tubarão *Squalicorax kaupi* lançando um *Pteranodon longiceps* que, coincidentemente, também estava em busca do seu almoço. Cretáceo Superior (Santoniano), Formação Mooreville Chalk. Baseado nos espécimes RMM 3274 e ALMNH 2014.1.200.
Fonte: Ilustração/paleoarte digital por Beatriz Grigio Borna.

O espécime ALMNH2014.1.200 também apresenta marcas de mordidas de um segundo peixe, supostamente um saurodontídeo como *Saurocephalus* (Ehret et al. 2015). A vértebra cervical anterior do espécime de *Pteranodon* LACM 50926, da Formação Niobrara, é preservada com um dente de *Cretoxyrhina mantelli* preso entre os processos vertebrais (figura 7), fornecendo evidências de que este grande tubarão lamiforme também comia pterossauros.

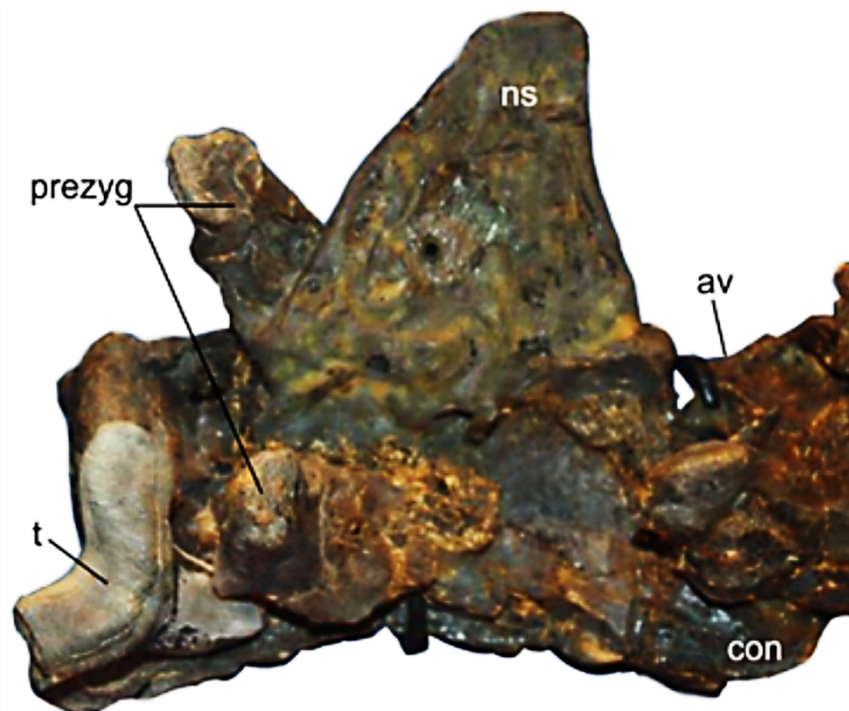


Figura 7. Vértebra cervical de *Pteranodon* sp. com dente *Cretoxyrhina mantelli* intimamente associado (LACM 50926, Formação Niobrara, EUA, Cretáceo Superior). **Abreviações:** av. vértebra anterior; con. cômulo; prezyg. pré-zigapófise; t. dente; ns. espinha neural. Modificado de Witton, 2017.

A análise de Bennet (1992) demonstra que existem duas classes de tamanho de *P. longiceps* com ocorrências no Membro de Smoky Hill Chalk, Formação Niobrara. Esses espécimes não diferem significativamente em proporções de tamanho, além de não terem estágios de crescimento distintos, uma vez que há maturação óssea e poucas fissuras (Bennet, 1992). Neste caso, a comparação de espécimes das classes de tamanho pequeno e grande sugere a presença de dimorfismo sexual nessa população, ao invés de serem espécies distintas.

Além disso, *P. longiceps* não era o único Pterossauro a dominar os céus da VMIO. O pterossauro de crista gigante *Nyctosaurus* também estava presente, embora seus registros fósseis sejam raros, constituindo apenas 3% dos fósseis de Pterosauria da formação (Carpenter, 2003).

Todos os indivíduos de *P. longiceps* tinham uma crista craniana formada pelos frontais e estendendo-se para cima e/ou para trás a partir da extremidade posterior do crânio. A crista craniana é relativamente curta em indivíduos pequenos e relativamente longa em indivíduos grandes. Em espécimes pequenos, a crista é aproximadamente triangular e pode ser direcionada posteriormente (KUVP 2122, USNM 12167) ou para

cima (USNM 13868). A base da crista é relativamente curta anteroposteriormente e a extremidade anterior da base não se estende anteriormente à órbita. A crista mais longa em um crânio pequeno é a do KUVP 2122, que tem comprimento igual a 3,1 diâmetros de órbita. Em crânios grandes, a crista é longa e pode arquear para trás como uma lâmina óssea bastante estreita (YPM 2473,2594, DMNH 1732) ou pode se estender para cima e ser muito mais larga anteroposteriormente (por exemplo, FHSM VP 33). Em indivíduos grandes, a base da crista é relativamente mais longa anteroposteriormente e a extremidade anterior da base é anterior à órbita. Com exceção do crânio imaturo do FHSM VP 221, no qual o comprimento da crista é igual a 2,4 diâmetros de órbita, o comprimento da crista de indivíduos grandes é igual a pelo menos 4 diâmetros de órbita. Porém, no FHSM VP 221 a crista, embora curta, tem uma base larga que se estende anterior à órbita como a de outros crânios grandes.

Além disso, ao contrário do que se poderia esperar, a classe de tamanho menor tinha ossos pélvicos desproporcionalmente grandes e largos. Bennett (1992) interpretou isso como uma indicação de um canal de parto mais espaçoso, através do qual os ovos passariam. Ele concluiu que a classe de tamanho pequeno com cristas triangulares pequenas representa as fêmeas, e os espécimes maiores e com cristas grandes representam os machos (Bennet, 1992).

Assim como acontece com outros animais políginos (nos quais os machos competem pela associação com haréns de fêmeas), é provável que *P. longiceps* vivesse principalmente em colônias marítimas, onde podiam nidificar longe de predadores terrestres e alimentar-se longe da costa; a maioria dos fósseis de *P. longiceps* são encontrados em locais que, no Santoniano, se situavam a centenas de quilômetros da costa (Bennet, 1992).

Reconstrução anatômica

Os espécimes de *Pteranodon* estão amplamente bem representados no registro fóssil, com mais de 1.000 espécimes resgatados permitindo descrições detalhadas de sua anatomia e análise de sua história de vida (Bennet, 1994), embora menos da metade estejam completos o suficiente para fornecer aos pesquisadores boas informações anatômicas (Bennet, 2001). Ainda assim, trata-se de mais material fóssil do que se conhece para qualquer outro pterossauro e inclui espécimes masculinos e femininos de várias faixas etárias e possivelmente espécies (Bennet, 2001).

Esqueleto craniano

Os crânios de Pteranodontidae são caracterizados por mandíbulas alongadas, comumente afiladas e desprovidas de dentes (Bennet, 2003; Unwin, 2003). A mandíbula superior era nitidamente mais alongada que a inferior, característica mais proeminente em machos do que em fêmeas (Unwin, 2003). De modo complementar, a porção anterior do bico de *P. longiceps* supostamente macho apresenta margens dorsais e ventrais subparalelas que culminam no ápice anterior da mandíbula superior relativamente robusta, além de apresentar a fusão dos ramos mandibulares como porção notoriamente mais profunda de todo o comprimento da mandíbula (Witton, 2013).

Em todos os pteranodontídeos, a sínfise mandibular é longa e ocupa pelo menos 75% do comprimento da mandíbula, assim como as órbitas grandes e situadas posterodorsalmente no crânio. Em contraste, suas fenestras nasoantorbitais e temporais são relativamente pequenas (Bennet, 2003). As cristas supraoccipitais de *P. longiceps* apresentam bases que se estendem da região posterodorsal do crânio até a região anterior de suas órbitas, estrutura mais desenvolvida em espécimes possivelmente machos que em fêmeas (Bennet, 1992). Todas as supostas fêmeas de *P. longiceps* têm cristas curtas direcionadas posterodorsalmente com margens arredondadas, enquanto os machos têm cristas estreitas e projetadas posterodorsalmente que podem quase dobrar o comprimento do crânio (Bennett, 2001).

Esqueleto pós-craniano

A pneumaticidade está presente extensivamente no esqueleto pós-craniano de Pteranodontia, embora seus membros posteriores apresentem poucos traços de pneumatização (Claessens et al. 2009). As sete cervicais anteriores de Pteranodontia geralmente são similares às dos demais ornithocheiroides, se tratando de estruturas relativamente complexas e robustas com espinhas neurais triangulares altas (Witton, 2013). Segundo Bennet (2001), a preservação de algumas vértebras cervicais articuladas de *P. longiceps* sugere um pescoço relativamente estreito. As duas cervicais posteriores, assim como nos demais integrantes de Pterosauria, são “dorsalizadas” e ficam na frente de seus notários fundidos, que por sua vez são compostos por seis dorsais anteriores (Witton, 2013).

Aproximadamente seis vértebras dorsais posteriores ao *notarium* não são fundidas na maioria dos indivíduos *P. longiceps*, e suas contagens vertebrais sacrais são

em número semelhante (Bennet, 2001). O *sinsacrum* é composto de 10 vértebras caudais “sacralizadas”, enquanto as 11 vértebras caudais livres do são muito distintas, graças aos elementos distais formando centros fundidos e alongados (Bennet, 2001; Witton, 2013).

Os registros da cintura escapular de *P. longiceps* delimitam uma morfologia do escapulocoracóide larga e robusta, se articulando com seu *notarium*, além do esterno grande e abaulado (Witton, 2013). Já os metacarpos eram relativamente longos, com cerca de duas vezes a proporção do úmero (Unwin, 2003).

Os dígitos anteriores eram longos, ocupando mais de 60% da envergadura da asa (Witton, 2013). O primeiro, segundo e terceiro metacarpos do gênero *Pteranodon* perderam contato com o carpo, mas ainda sustentam três dedos minúsculos em suas extremidades distais.

Músculos

Alguns espécimes do gênero *Pteranodon* exibem cicatrizes musculares na superfície ventral do centro cervical que provavelmente são de músculos hipaxiais (Bennet, 2001; Bennet, 2003). As espinhas neurais são estreitas anteroposteriormente, mas há uma placa supraneural formada por ligamentos interespinhosos ossificados que poderiam fornecer grandes áreas para a origem dos músculos. Segundo Bennett (2003), há cicatriz muscular rugosa observada na primeira costela do *notarium* percorrendo toda a margem posterior da costela, além de margens da cristoespina também rugosas, presumivelmente para a fixação muscular. No esterno de alguns espécimes de *Pteranodon* é possível observar uma crista mediana baixa na metade anterior da porção anterior do esterno, similar a uma quilha. Em alguns espécimes de *Pteranodon* há uma crista mediana baixa com 2-3 mm de largura e aproximadamente 3 mm de altura na metade anterior da placa posterior do esterno, que provavelmente pode ser chamada de quilha (Bennet, 2003). O tubérculo do bíceps está presente em *Pteranodon*, onde é dividido em duas partes por um sulco transversal, e alguns espécimes apresentam cicatrizes musculares fracas ao redor do tubérculo do bíceps. Há também uma crista rugosa na face posterior da extremidade proximal da ulna (Bennet, 2003).

Vários espécimes de *Pteranodon* apresentam uma cicatriz rugosa proeminente na superfície anterior da escápula proximal (Bennet, 2003), além de KUV 968 ter registros de possíveis ligamentos ou tendões ossificados associados essa mesma cicatriz rugosa (Bennet, 2001). No coracóide de YPM 1175 e 2373, há registros de um sulco

rugoso longo e raso que se estende sobre sua superfície anterolateral, uma depressão rugosa curva logo acima da porção posterior da fossa glenóide e um tubérculo da superfície póstero-lateral representado por uma extensa cicatriz rugosa (Bennet, 2003).

Não obstante, é possível distinguir tubérculos rugosos na margem do acetábulo dos espécimes YPM 1175, 2456, 2535. O primeiro tubérculo se situa próximo a margem anterior do acetábulo, na base da lâmina anterior do ílio, o segundo é posterior a ele e projetado em área áspera adjacente, enquanto um terceiro tubérculo se encontra mais ventralmente (Bennet, 2001). O primeiro tubérculo está associado à origem do *M. ambiens*, e os demais não estão relacionados especificamente a nenhum músculo (Bennet, 2003).

Tegumento

Apesar do amplo registro fóssil de *P. longiceps*, não foi reportado nenhum registro de tegumento para este gênero até o momento. Deste modo, a representação paleoartística da coloração das picnofibras e demais acessórios da pele pautaram-se em inferências. A coloração críptica de albatrozes, por exemplo, foi empregada devido à similaridade comportamental entre *P. longiceps* e essas aves planadoras modernas (Wellnhofer, 1975; Padian, 1983). Em contraste, a representação da crista com cores aposemáticas listradas foi feita partindo-se do uso dessa estrutura para fins reprodutivos e *fitness* populacional (figura 8).

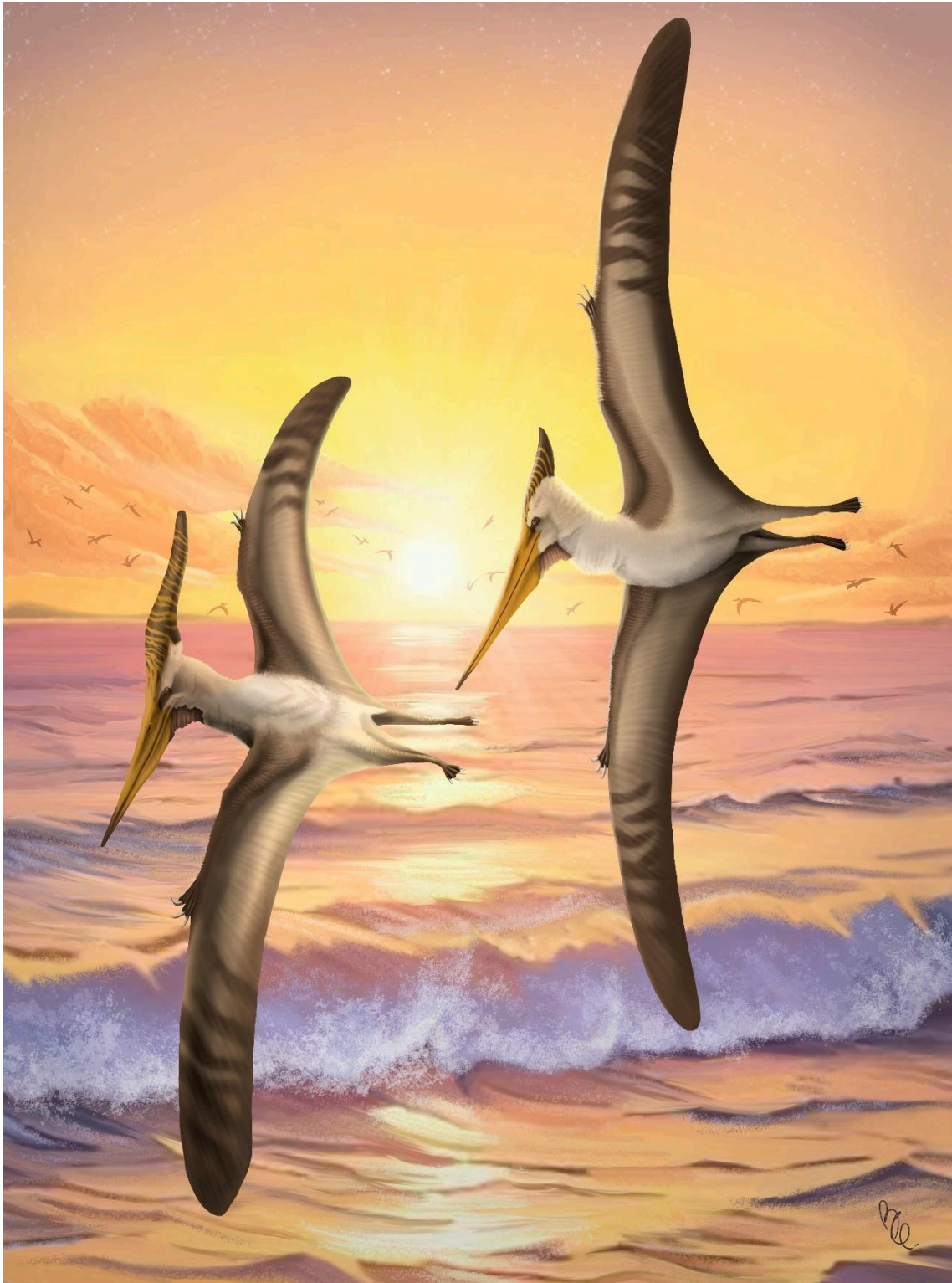


Figura 8. Paleoarte: Encontro de um casal de *Pteranodon longiceps* ao pôr-do-sol da Formação Niobara.

Para que um Cruzeiro quando se pode voar? Cretáceo Superior (Santoniano), Formação Niobara, depósitos de *Smoky Hill Chalk*. Baseado nos espécimes YPM1177 (possivelmente espécime fêmea de *P. longiceps*, o holótipo feminino mais empoderado dos pterossauros) e KUVF 2122. Fonte:

Ilustração/paleoarte digital por Beatriz Grigio Borna.

Considerações finais

Pteranodon longiceps uma das espécies mais emblemáticas de pterossauros do Cretáceo Superior, continua a fascinar os pesquisadores devido à sua ampla distribuição e preservação fóssil excepcional. Encontrados principalmente em estados como Kansas, Nebraska, e Dakota do Sul, os fósseis de *P. longiceps* fornecem uma janela detalhada para o passado, permitindo um estudo profundo de sua anatomia, morfologia e aspectos paleobiológicos. Este trabalho revisou a literatura existente, destacando os principais achados relacionados a essa espécie, incluindo evidências de dimorfismo sexual, ontogenia e estado de preservação.

A pesquisa bibliográfica revelou um interesse contínuo na paleobiologia e ecologia de *P. longiceps*, com uma concentração significativa de estudos publicados no *American Journal of Science*. Desde a primeira descrição de Marsh em 1876, *P. longiceps* tem sido objeto de numerosos estudos, particularmente sobre sua paleobiologia e ecologia, refletindo a qualidade e quantidade dos registros fósseis disponíveis. Estes estudos têm sido fundamentais para entender não apenas a biologia do próprio *P. longiceps*, mas também para inferir aspectos mais amplos da vida dos pterossauros como um todo.

A distribuição geográfica dos fósseis de *P. longiceps* sugere que essa espécie habitava principalmente áreas ao sul da Formação Niobrara, evitando regiões mais ao norte como o Canadá. As descobertas em depósitos marinhos indicam que os adultos voavam sobre o Mar Interior Ocidental, enquanto os juvenis possivelmente ocupavam nichos ecológicos diferentes. Essa separação de nichos por faixa etária é suportada por estudos que sugerem que os juvenis viviam em ambientes diferentes dos adultos, o que pode ter implicações importantes para a compreensão da dinâmica populacional e comportamental desses pterossauros.

A morfologia de *P. longiceps*, incluindo suas longas asas e cristas cranianas, sugere adaptações para um estilo de vida piscívoro semelhante ao dos albatrozes modernos. Estudos indicam que *P. longiceps* utilizava uma técnica de voo eficiente, similar ao *dynamic soaring* dos albatrozes, para percorrer longas distâncias sobre o mar. A análise de conteúdo intestinal fossilizado e marcas de mordida de predadores como *Squalicorax* fornece evidências adicionais sobre sua dieta e interações ecológicas. Estas características anatômicas e comportamentais não apenas destacam a especialização de *P. longiceps*, mas também sua posição ecológica como um predador marinho eficiente.

Apesar da ausência de registros diretos de tegumento, as inferências baseadas em comparações com aves planadoras modernas sugerem que *P. longiceps* possuía colorações crípticas, com cristas possivelmente exibindo cores vivas para fins de exibição sexual. A ampla gama de fósseis disponíveis, incluindo indivíduos de diferentes tamanhos e sexos, tem permitido uma compreensão detalhada de seu dimorfismo sexual e estratégias reprodutivas. A combinação de análises morfológicas e estudos de campo contínuos continua a revelar novos insights sobre este fascinante pterossauro, destacando sua importância no estudo da evolução e ecologia dos pterossauros.

Referências bibliográficas

Bennett, SC. 1993. The Ontogeny of Pteranodon and Other Pterosaurs. *Paleobiology*. 19, 1: 92-106.

Bennett SC 1991. Morphology of the Late Cretaceous Pterosaur Pteranodon and Systematics of the Pterodactyloidea. [Volumes I & II]. Ph.D. thesis, University of Kansas, University Microfilms International/ProQuest.

Bennet, SC. 1992. Sexual dimorphism of *Pteranodon* and other pterosaurs, with comments on cranial crests. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 12 (4): 422-434.

Bennett, SC. 1993. The ontogeny of *Pteranodon* and other pterosaurs. *Paleobiology*, 19 (01): 92–106.

Bennett, SC. 1994. The Pterosaurs of the Niobrara Chalk. *The Earth Scientist*. 11 (1): 22–25.

Bennett, SC. 1995. A statistical study of *Rhamphorhynchus* from the Solnhofen Limestone of Germany: Year-classes of a single large species. *Journal of Paleontology*, 69, 3: 569–580.

Bennett, SC. 2000. Pterosaur flight: the role of actinofibrils in wing function. *Historical Biology*. 14, 4: 255–84.

- Bennett, SC. 2001. The osteology and functional morphology of the Late Cretaceous pterosaur *Pteranodon*. Part I. General description of osteology. *Palaeontographica Abteilung A*, 260:1-112.
- Bennett, SC. 2003. Morphological evolution of the pectoral girdle in pterosaurs: myology and function. In: Buffetaut E, Mazin JM, editors. Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs. *Geological Society Special Publication*, 217: 191–215.
- Bennet, SC. 2017. New smallest specimen of the pterosaur *Pteranodon* and ontogenetic niches in pterosaurs. *Journal of Paleontology*, 92 (2): 254-271.
- Bestwick, J., Unwin, DM., Butler, RJ., Henderson DM., Purnell MA. 2018. Pterosaur dietary hypotheses: a review of ideas and approaches. *Biological Reviews*, 93: 2021-2048
- Bonaparte, JF. 1970. *Pterodaustro guinazui* gen. et sp. nov. Pterosaurio de la Formacion Lagarcito, Provincia de San Luis, Argentina y su significado en la geologia regional (Pterodactylidae). *Acta Geologica Lilloana*. 10: 209-225.
- Bramwell, CD., Whitfield, GR. 1974. Biomechanics of Pteranodon. *Royal Society of London, Philosophical Transactions*, 267: 503-581.
- Brown, B. 1943. Flying reptiles. *Natural History*, 52: 104- 111.
- Carpenter, K. 2003. Vertebrate Biostratigraphy of the Smoky Hill Chalk (Niobrara Formation) and the Sharon Springs Member (Pierre Shale). High-Resolution Approaches in Stratigraphic Paleontology. *Topics in Geobiology*, 21: 421–437.
- Claessens, LPAM., O'Connor, PM., Unwin, DM. 2009. Respiratory evolution facilitated the origin of pterosaur flight and aerial gigantism. *PLoS ONE*. 4 (2): e4497.
- Ehret, DJ., Harrell Jr, TL., Ebersole, J. 2015. Feeding traces on *Pteranodon longiceps* (Reptilia: Pterosauria) bones from the Late Cretaceous (Campanian) Mooreville Chalk in Alabama, USA. *Society of Vertebrate Paleontology*. 4 (15): 6-15.
- Elgin, RA., Hone, DWE., Frey, E. 2011. The extent of the pterosaur flight membrane. *Acta Paleontológica Polonica*. 56 (1): 1-13.

- Eaton, GF. 1910. Osteology of *Pteranodon*. Memoirs of the Connecticut. *Academy of Arts and Sciences*, 2 (1): 1-38.
- Goto, Y., Yoda, K., Weimerskirch, H., Sato, K. 2022. How did extinct giant birds and pterosaurs fly? A comprehensive modeling approach to evaluate soaring performance. *PNAS Nexus*, 1 (1): pgac023.
- Habib, M. 2013. Constraining the air giants: limits on size in flying animals as an example of constraint-based biomechanical theories of form. *Biological Theory*, 8 (3): 245-252.
- Hargrave, JE. 2007. *Pteranodon* (Reptilia: Pterosauria): Stratigraphic distribution and taphonomy in the lower Pierre Shale Group (Campanian), western South Dakota and eastern Wyoming. *Geological Society of America Special Papers*. 427:215-225.
- Hazlehurst, GA., Rayner, MV. 1992. Flight Characteristics of Triassic and Jurassic Pterosauria: An Appraisal Based on Wing Shape. *Paleobiology*, 18 (4): 447-463.
- Lartet E 1857. Note sur un humérus fossile d'oiseau, attribue a un tres-grand palmipede de la section des Longipennes. *Comptes rendus hebdomadaires des Seances de l'Academie des Sciences (Paris)*, 44:736-741.
- Lu, J., Unwin, DM., Jin, X., Liu, Y., Ji, Q. 2010. Evidence for modular evolution in a long-tailed pterosaur with a pterodactyloid skull. *Proceedings of the Royal Society B*, 277: 383-389.
- Lü, J., Unwin, DM., Deeming, DC., Jin, X., Liu, Y., Ji, Q. 2011. An egg-adult association, gender, and reproduction in pterosaurs. *Science*, 331 (6015): 321-324.
- Marsh, OC. 1876. Notice of a new sub-order of Pterosauria. *American Journal of Science*, 3 (11): 507 - 509.
- Marsh, OC. 1871. Note on a new and gigantic species of Pterodactyle. *American Journal of Science*, 1, 472.
- Marsh, OC. 1872. Discovery of additional remains of Pterosauria with description of two new species. *American Journal of Science*, 3: 1 - 9.

- Marsh, OC. 1876a. Notice of a new sub-order of Pterosauria. *American Journal of Science*, 11: 507–509.
- Marsh, O. C. 1876b. Principal characters of American pterodactyls. *American Journal of Science*, 12, 479–480.
- Marsh, OC. 1881. Note on American pterodactyls. *American Journal of Science*, 21, 342–343.
- Marsh, OC. 1884. Principal characters of American Cretaceous pterodactyls. Part I. The skull of *Pteranodon*. *American Journal of Science*, 27, 422–426.
- Padian, K. 1983. A functional analysis of flying and walking in pterosaurs. *Paleobiology*, 9:218-239.
- Padian, K. 1984. A large pterodactyloid pterosaur from the Two Medicine Formation (Campanian) of Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4, 516–524.
- Unwin, DM. 2003. On the phylogeny and evolutionary history of pterosaurs. *Geological Society*, London, Special Publications 217: 139–190.
- Unwin, DM. 2005. The Pterosaurs, from Deep Time. *Pi Press, New York*, 347 pp.
- Xing, L., Wu, J., Yi, L., Lu, J. 2009. Aerodynamic Characteristics of the Crest with Membrane Attachment on Cretaceous Pterodactyloid *Nyctosaurus*. *Acta Geologica Sinica*, 83 (1): 25-32.
- Weimer, RJ. 1984. Relation of unconformities, tectonics, and sea-level changes, Cretaceous of Western Interior, USA. *Memoir of the American Association of Petroleum Geologists*, 36: 7–35.
- Wellnhofer, P. 1975. Die Rhamphorhynchoidea (Pterosauria) der Oberjura Plattenkalke Süddeutschlands. *Palaeontographica*, A148:1-33, 148: 132-186, 149:1-30.
- Witton, MP. 2008. A new approach to determining pterosaur body mass and its implications for pterosaur flight. *Zitteliana*, B28: 143–159.

Witton, MP. 2010. *Pteranodon* and beyond: The history of giant pterosaurs from 1870 onwards. *Geological Society London*, 343 (1): 313-323.

Witton, MP. 2013. Pterosaurs: Natural History, Evolution, Anatomy. *Princeton University Press*, 291 p. ISBN 0691150613.

CAPÍTULO 4

Reconstrução anatômica e paleobiológica de *Anhanguera piscator* (Anhangueridae, Pterodactyloidea, Pterosauria)

Beatriz Grigio Bornia^{1,2}, Carlos Roberto dos Anjos Candeiro^{2,3}, Bernardo Javier Gonzales Riga⁴, Rogério Pereira Bastos⁵

Mestranda do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, Universidade Federal de Goiás, Instituto de Ciências Biológicas, *Campus* Samambaia, Goiânia, GO, Brasil.

² Laboratório de Paleontologia e Evolução, Curso de Geologia, *Campus* Aparecida de Goiânia, GO, Brasil.

³ Professor Associado IV, Universidade Federal de Goiás, Curso de Geologia, *Campus* Aparecida de Goiânia, GO, Brasil.

⁴ Professor Adjunto, Universidade Federal de Goiás, Laboratório de Herpetologia, Programa de Pós-graduação em Biodiversidade Animal, *Campus* Samambaia, Goiânia, GO, Brasil

⁵ Professor Adjunto, Laboratorio y Museo de Dinosaurios de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza, Argentina

Resumo

Os Anhangueridae compreendem um grupo de pterossauros Pterodactyloidea conhecidos por seus pré-maxilares expandidos e cristas dentárias e pré-maxilares sagitais conspícuas. Eles são comumente encontrados na Formação Romualdo, do Cretáceo Inferior, na Bacia do Araripe, nordeste do Brasil, datados do Aptiano-Albiano do Cretáceo Inferior, cerca de 112 milhões de anos atrás. Apesar dessa diversidade, alguns estudos sugerem que ela pode ser superestimada devido a diagnósticos baseados em diferenças sutis nas cristas pré-maxilares, que podem variar com a idade ou sexo dos indivíduos. O *Anhanguera piscator*, descrito por Kellner e Tomida em 2000, é um exemplo notável desse grupo. Proveniente da Formação Romualdo, seu holótipo (NSM-PV 19892) inclui um crânio, mandíbula e vários ossos pós-cranianos, indicando que, apesar de sua grande envergadura de aproximadamente 5 metros, o indivíduo era juvenil. Nesse contexto, o presente trabalho objetiva compilar e elucidar os estudos vigentes abordando *A. piscator*, bem como realizar sua reconstrução anatômica e paleobiológica com base nesses estudos prévios. A diagnose de *A. piscator* baseia-se em características como uma crista sagital pré-maxilar alongada e baixa, espinhas neurais das vértebras caudais médias bem desenvolvidas e características patológicas, como costelas quebradas e possíveis infecções no crânio. Essas características diagnósticas ajudam a diferenciar *A. piscator* de outras espécies, apesar das dificuldades em atribuir

novo material a táxons existentes devido às características diagnósticas discretas e ambíguas. Em termos de paleobiologia, *A. piscator* provavelmente se alimentava empurrando a ponta da mandíbula inferior na água para capturar presas, um método apoiado por sua anatomia craniana e dental. Com esses dados, foi possível reconstruir a anatomia de *A. piscator* e associá-la ao paleoambiente costeiro em que vivia, contribuindo significativamente para a compreensão da paleobiologia dos pterossauros.

Palavras-chave: Pterosauria. Paleobiologia. História Natural. *Anhanguera piscator*.

Abstract

The Anhangueridae comprise a group of Pterodactyloidea pterosaurs known for their expanded premaxillae and conspicuous dental crests and sagittal premaxillae. They are commonly found in the Early Cretaceous Romualdo Formation in the Araripe Basin, northeastern Brazil, dating to the Early Cretaceous Aptian-Albian, about 112 million years ago. Despite this diversity, some studies suggest that it may be overestimated due to diagnoses based on subtle differences in the premaxillary ridges, which may vary with the age or sex of the individuals. *Anhanguera piscator*, described by Kellner and Tomida in 2000, is a notable example of this group. Coming from the Romualdo Formation, its holotype (NSM-PV 19892) includes a skull, jaw and several postcranial bones, indicating that, despite its large wingspan of approximately 5 meters, the individual was juvenile. In this context, the present work aims to compile and elucidate current studies addressing *A. piscator*, as well as carry out its anatomical and paleobiological reconstruction based on these previous studies. The diagnosis of *A. piscator* is based on characteristics such as an elongated and low premaxillary sagittal crest, well-developed neural spines of the middle caudal vertebrae, and pathological features such as broken ribs and possible infections in the skull. These diagnostic features help differentiate *A. piscator* from other species, despite difficulties in assigning new material to existing taxa due to discrete and ambiguous diagnostic features. In terms of paleobiology, *A. piscator* likely fed by pushing the tip of its lower jaw into the water to capture prey, a method supported by its cranial and dental anatomy. With these data, it was possible to reconstruct the anatomy of *A. piscator* and associate it with the coastal paleoenvironment in which it lived, contributing significantly to the understanding of the paleobiology of pterosaurs.

Keywords: Pterosauria. Paleobiology. Natural history. *Anhanguera piscator*.

Introdução

Os Anhangueridae compõem um clado de pterossauros Pterodactyloidea dentados, conhecidos por seus característicos pré-maxilares expandidos anteriormente e cristas dentárias e pré-maxilares sagitais rostrais conspícuas (Costa, Rocha-Barbosa e Kellner, 2013). Os anhanguerídeos mais conhecidos vêm da Formação Romualdo do Cretáceo Inferior, na Bacia do Araripe, no nordeste do Brasil (Kellner e Tomida, 2000). Com quatro gêneros atualmente válidos e vários exemplares referidos ao clado, os anhanguerídeos constituem o grupo de tetrápodes mais abundante e diversificado da Formação Romualdo (Costa, Rocha-Barbosa e Kellner, 2013). No entanto, alguns estudos sugerem que esta diversidade pode ser superestimada, já que muitos táxons foram diagnosticados com base em diferenças sutis em suas cristas pré-maxilares, uma estrutura considerada ontogeneticamente variável ou sexualmente dimórfica (Costa, Rocha-Barbosa e Kellner, 2013).

Anhanguera piscator Kellner e Tomida, 2000, é um pterossauro Anhanguerídeo oriundo da Formação Romualdo (Cretáceo Superior, Albiano). Seu holótipo (NSM-PV 19892) é composto por crânio, mandíbula e diversos elementos pós-cranianos (Kellner e Tomida, 2000). Os ossos parcialmente não-fusionados indicam que, apesar de suas grandes dimensões (envergadura de aproximadamente 5m), trata-se de um indivíduo juvenil (Kellner e Tomida, 2000; Costa, Rocha-Barbosa e Kellner, 2013).

Diante dos elementos pós-cranianos descritos para os espécimes de *A. piscator*, o presente trabalho objetiva compilar, elucidar e reconstruir aspectos anatômicos e paleobiológicos dessa espécie. Deste modo, foi realizado de um levantamento bibliográfico de estudos prévios a fim de descrever seu impacto na compreensão da paleobiologia de Pterosauria.

Metodologia

Uma revisão de literatura foi realizada objetivando delimitar as pesquisas realizadas acerca do gênero de pterossauro Pterodactyloidea *A. piscator*. O critério de seleção para esse gênero foi o atual conflito de relações taxonômicas e descritivas a

respeito das espécies inclusas nesse grupo, bem como o estado ótimo de preservação tridimensional desses registros fósseis.

As ferramentas de busca utilizadas abrangeram *Google Scholar*, *Scielo* e *Scopus*. As palavras-chave empregadas consistiram em: “*Ananguera piscator*”, “*Anangueridae phylogeny*”, “*Ananguera paleobiology*” e “*Ananguera geology*”.

A fim de elucidar o atual cenário de conhecimento a respeito do gênero, foram elencados os seguintes dados para discussão: paleogeografia/localidade dos registros fósseis, histórico de descrição do gênero e suas respectivas lacunas, e aspectos paleobiológicos e história natural. Deste modo, investigamos publicações completas a respeito do tema, elencadas posteriormente em uma tabela disposta logo abaixo.

Pesquisas anteriores

Os artigos compilados a respeito de *Ananguera piscator* foram dispostos na tabela 1. Com base nesses dados, foi possível delimitar a anatomia do animal, o paleoambiente a qual estava inserido e sua paleoecologia.

Tabela 1. Artigos elencados sobre *Ananguera piscator* para sustentar a base da reconstrução paleobiológica e paleoartística.

Título	Autor(es) e ano	Revista
Description of a new species of Anangueridae (Pterodactyloidea) with comments on the pterosaur fauna from the Santana Formation (Aptian-Albian), northeastern Brazil	Kellner e Tomida, 2000	National Science Museum Monographs
Chapter 2: The Ankle Structure of Two Pterodactyloid Pterosaurs from the Santana Formation (Lower Cretaceous), Brazil	Kellner, 2004	Bulletin of the American Museum of Natural History
Description of <i>Coloborhynchus spielbergi</i> sp. nov. (Pterodactyloidea) from the Albian (Lower Cretaceous) of Brazil	Veldmeijer, 2003	Scripta Geologica
An unusual pterosaur specimen	Pinheiro e Schultz, 2012	<i>PLOS ONE</i>

(Pterodactyloidea, Azhdarchoidea) from the Early Cretaceous Romualdo Formation of Brazil, and the evolution of the pterodactyloid palate		
Lone Star Pterosaurs	Andrés e Myers, 2012	Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh
A biomechanical approach on the optimal stance of <i>Anhanguera piscator</i> (Pterodactyloidea) and its implications for pterosaur gait on land	Costa, Rocha-Barbosa e Kellner, 2013	Historical Biology
Taxonomic review of the <i>Ornithocheirus</i> complex (Pterosauria) from the Cretaceous of England	Rodrigues e Kellner, 2013	Zookeys
Myological reconstruction of the pelvic girdle of <i>Anhanguera piscator</i> (Pterosauria: Pterodactyloidea) using threedimensional virtual animation	Costa, Rocha-Barbosa e Kellner, 2014	Revista Brasileira de Paleontologia
The pterodactyloid pterosaur from the Lower Cretaceous of Brazil at the CosmoCaixa Science Museum (Barcelona, Spain)	Vecchia, Bosch, Fortuny, Galobart, 2015	An International Journal of Paleobiology
<i>Anhanguera</i> taxonomy revisited: is our understanding of Santana Group pterosaur diversity biased by poor biological and stratigraphic control?	Pinheiro e Rodrigues, 2017	PeerJ
Quantification of skeletal pneumaticity in the pterosaur <i>Anhanguera piscator</i> and comparison with the avian condition.	Wakui e Tsuihiji, 2017	The Geological Society of Korea
The ontogenetic growth of <i>Anhangueridae</i> (Pterosauria, Pterodactyloidea)	Pinheiro e Duque, 2022	Journal of Vertebrate Paleontology

premaxillary crests as revealed by a
crestless *Anhanguera* specimen

Fonte: Elaborado pela autora.

Breve descrição paleogeológica

O clado Anhangueridae compreende pterossauros cosmopolitas, com registros no Brasil, Estados Unidos, Marrocos, China e Inglaterra (Rodrigues e Kellner, 2013). O gênero *Anhanguera*, no entanto, apresenta todos os seus exemplares provenientes do *Lagerstätten* da Formação Romualdo (Cretáceo Inferior, Albiano) situada na Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil, onde os estados de Pernambuco, Piauí e Ceará se unem (Pinheiro e Schultz, 2012). Essa formação geológica, anteriormente designada como Membro Romualdo da Formação Santana, em homenagem ao povoado de Santana do Cariri, situa-se na base do Planalto do Araripe e foi descrita por Johann Baptist von Spix em 1819 (Assine, 2007; Vila Nova et al., 2011) (figura 1).

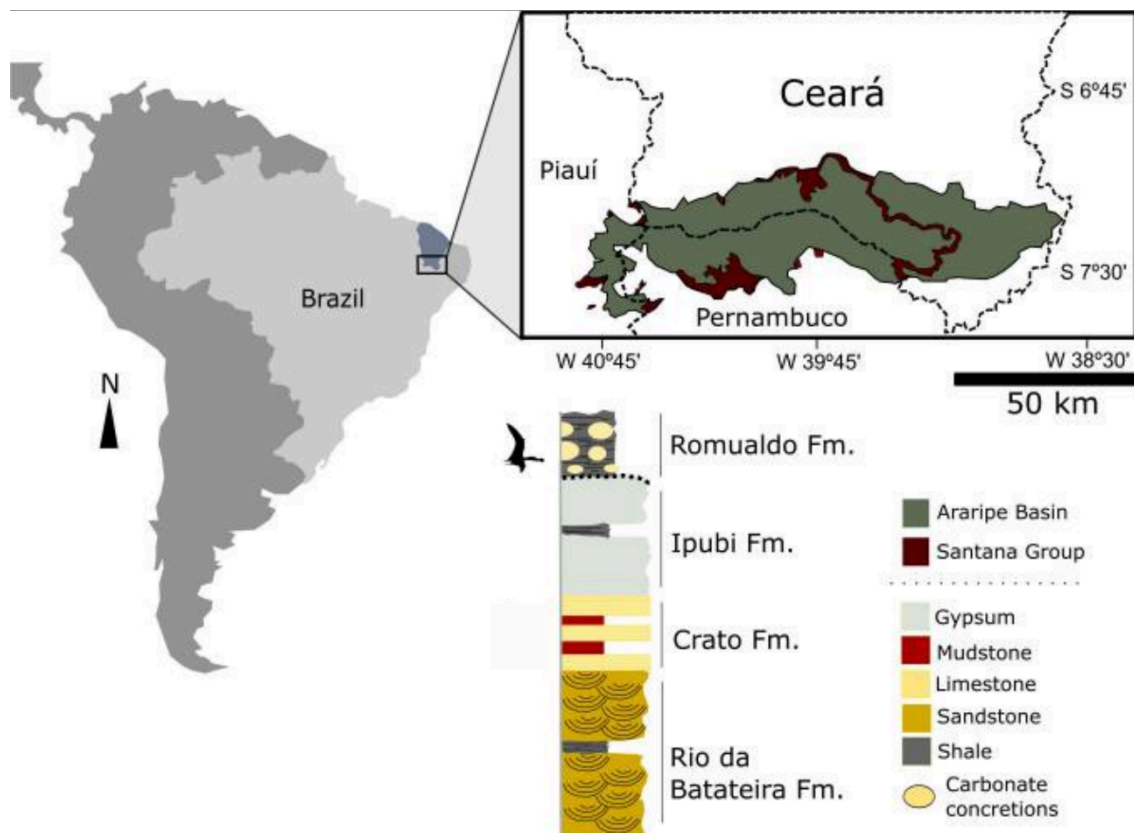


Figura 1. Mapa de localização da Formação Romualdo, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil e carta estratigráfica simplificada do Grupo Santana. Os níveis de registro de *Anhanguera piscator* estão indicados. Fonte: Modificado de Pinheiro e Schultz (2012).

A idade da Formação Romualdo, anteriormente conhecida como Membro Romualdo da Formação Santana, tem sido controversa, embora o consenso atual concorde que ela abrange os períodos Aptiano - Albiano do Cretáceo Inferior, cerca de 112 milhões de anos atrás (Assine, 2007; Vila Nova et al., 2011). No entanto, uma era Cenomaniana não pode ser descartada (Fara et al., 2005; Saraiva et al., 2007; Vila Nova et al., 2011).

A Formação Romualdo caracteriza-se por conglomerados de arenito sobrepostos por uma sequência transgressiva de folhetos verdes e pretos (Assine, 2007). Dentro dos xistos negros, há diversas camadas ricas em concreções carbonáticas e com continuidade lateral ao longo de toda bacia (Fara et al., 2005; Saraiva et al., 2007; Vila Nova et al., 2011). Essas camadas são oriundas de eventos de mortalidade em massa seguidos da formação de concreções diagenéticas precoces, as quais aprisionam diversos elementos de sua paleobiota em uma bacia de rifte lacustre com incursões marinhas rasas do proto-Atlântico, onde o Atlântico Sul se abria em um mar extenso, estreito e raso (Assine, 2007; Vila Nova et al., 2011).

Cladística

Anhangueridae é uma família de Pterossauros Ornithocheiroideos do clado Lanceodontia, a qual inclui três subfamílias: Tropeognathinae, Coloborhynchinae e Anhanguerinae (Andrés e Myers, 2012). Anhanguerinae compreende espécimes de pterossauros preservados tridimensionalmente recuperados da Formação Romualdo e, embora sejam particularmente diversos nessa unidade sedimentar, esses dados podem ser superestimados (Kellner e Tomida, 2000). Este conflito se justifica pela diagnose dos espécimes, aos quais foram descritas com diferenças sutis baseadas principalmente na posição e morfologia da crista craniana anterorostral (Kellner e Tomida, 2000; Andrés e Myers, 2012; Pinheiro e Rodrigues, 2017).

Anhanguerinae, por sua vez, contém o gênero *Anhanguera*, que apresenta três espécies válidas atualmente (tabela 5): *A. blittersdorfi*, a espécie-tipo; *A. piscator*, o

pterossauro abordado nesse trabalho e; *A. spielbergi*. O primeiro, *A. blittersdorffi*, é baseado em um crânio completo das concreções calcárias da Formação Romualdo (Grupo Santana) dos estados do Ceará e Pernambuco do Brasil (Pinheiro e Rodrigues, 2017; Pinheiro e Schultz, 2012). Já a espécie *A. piscator* é conhecida por um esqueleto quase completo, a qual foi inicialmente proposto como pertencente ao gênero *Coloborhynchus* (Kellner e Tomida, 2000), embora atualmente tenha sido realocado para o gênero *Anhanguera* por Andrés e Myers (2012). Também conhecido a partir de um esqueleto completo é *A. spielbergi*, que também foi originalmente considerado uma espécie de *Coloborhynchus* (Veldmeijer, 2003), mas atualmente é considerado válido como *A. spielbergi* Pinheiro e Rodrigues (2017).

Tabela 2. Síntese taxonômica de *Anhanguera* registrados até o momento.

Espécie	Status taxonômico presente no trabalho	Espécimes conhecidos	Diagnóstico
<i>Anhanguera blittersdorffi</i> Campos e Kellner, 1985	Espécie-tipo	MN 4805-V (holótipo) Pz-DBAV UERJ 40	De Campos e Kellner (1985): Grande número (52) de alvéolos na mandíbula superior
<i>Anhanguera araripensis</i> (Wellnhofer, 1985)	<i>Nomen dubium</i>	SNSB-BSPG 1982 I 89 (holótipo)	Não diagnóstico
<i>Anhanguera santanae</i> (Wellnhofer, 1985)	<i>Nomen dubium</i>	SNSB-BSPG 1982 I 90 (holótipo)	Não diagnóstico
<i>Anhanguera robustus</i> (Wellnhofer, 1987)	<i>Nomen dubium</i>	SNSB-BSPG 1987 I 47 (holótipo)	Não diagnóstico
<i>Anhanguera piscator</i> Kellner e Tomida, 2000	Válido	NMS-PV 19892 (holótipo)	De Kellner e Tomida (2000): parte média do basefenóide apresenta constrição; a espinha neural do eixo forma um ângulo de 45°; a articulação distal da ulna apresenta uma crista ventral acentuada; a haste da escápula está contraída; o coracóide possui um pequeno processo craniano; as vértebras

			caudais são alongadas; as espinhas neurais das vértebras caudais médias alcançam a vértebra anterior; as espinhas neurais das vértebras caudais médias têm um processo ventral bem desenvolvido.
<i>Anhanguera Spielbergi</i> (Veldmeijer, 2003)	Válido	RGM 401 880 (holótipo)	De Veldmeijer (2003): o sulco mandibular não se estende até a expansão lateral distal da mandíbula; placa esternal triangular e tão longa quanto larga.

Fonte: Modificado de Pinheiro et al. (2017).

Pelo fato das características supostamente diagnósticas de espécies do gênero *Anhanguera* (descritas no tópico 5.5) serem tão discretas e ambíguas, se torna virtualmente impossível atribuir novo material a qualquer um dos táxons existentes propostos com qualquer nível de certeza, o que também indica uma provável inflação artificial da diversidade de espécies dentro do gênero (Pinheiro e Rodrigues, 2017). Esta questão se deve ao entendimento relativamente pobre da variação intraespecífica em *Anhanguera* e de quais caracteres podem variar de acordo com diferenças de sexo e ontogenia. Neste contexto, organizamos um cladograma simplificado de *Anhanguera piscator* em Anhangueridae, baseado apenas em táxons atualmente validados (figura 2).

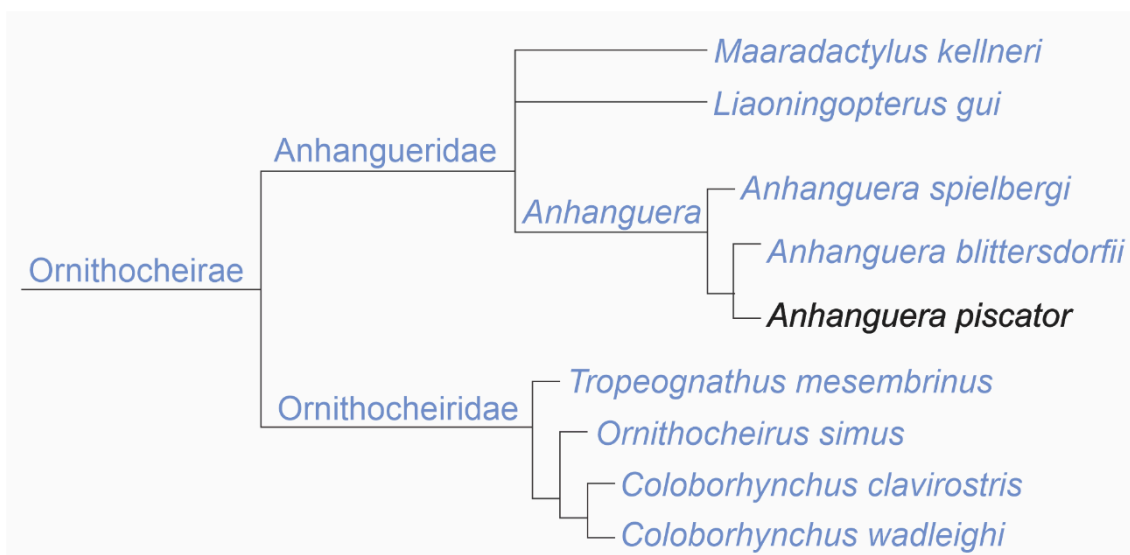


Figura 2. Cladograma simplificado de *Anhanguera piscator* em Ornithocheiridae. Modificado de Andrés e Myers (2012).

†Pterosauria Kaup, 1834
†Pterodactyloidea Plieninger, 1901
†Ornithocheirae Seeley, 1870
†Anhangueridae Campos e Kellner, 1985
†Anhanguerinae Campos e Kellner, 1985
†*Anhanguera* Campos e Kellner, 1985
†*Anhanguera piscator* Kellner e Tomida, 2000

Aspectos paleoambientais, paleobiológicos e história natural

Dado que os ornitoqueirídeos parecem adequados para voar sobre ambientes marinhos, não é surpreendente que também se considere que jantavam no mar (Witton, 2013). A maneira como caçavam suas presas não foi abordada na literatura científica com detalhes, embora atualmente sejam discutidas duas hipóteses principais: (1) empurravam a ponta da mandíbula inferior na água para abocanhar a comida até o momento de encontro (Nessov, 1984), ou; (2) recolhiam a comida da superfície da água como algumas andorinhas-do-mar e fragatas (Wellnhofer 1991a; Unwin 1988a, 2005; Veldmeijer et al. 2006).

A hipótese da alimentação por empurro (1) foi descartada em avaliações recentes da alimentação dos pterossauros (Humphries et al. 2007; Witton 2008), mas a alimentação por imersão (2) é apoiada por uma série de características anatômicas. Seu crânio alongado é ideal para entrar na água e capturar animais nadadores, assim como os dentes que revestem suas mandíbulas (Witton, 2013). De forma complementar, Wellnhofer (1991a) e Veldmeijer et al. (2006) sugeriram que as cristas sagitais pré-maxilares antero-posteriores dos ornitoqueirídeos funcionariam bem como estabilizadores para as pontas das mandíbulas mergulhadas na água em busca de alimento.

Um pescoço de considerável comprimento, força e flexibilidade, entretanto, parece crítico para este método de alimentação, e todos esses caracteres se enquadram na série cervical dos ornitoqueirídeos (Wellnhofer 1991b). Na verdade, as vértebras

anteriores do pescoço de *Anhanguera* são mais robustas do que as posteriores, sugerindo que os músculos que ancoram a cabeça (e, portanto, aqueles que lutam contra a resistência da água durante a alimentação por imersão) e eram proporcionalmente grandes e adequados para esta função (Witton 2008). Olhos grandes voltados para a frente também são ideais para alimentação por imersão, permitindo a localização eficaz das presas e a distinção das distâncias ao atacar os referidos alimentos (Wellnhofer 1991b). Assim, parece provável que pelo menos alguns ornitoqueirídeos, incluindo *Anhanguera*, fossem eficientes alimentadores de imersão, embora não possamos descartar a possibilidade de que métodos de forrageamento (alcançar o alimento enquanto pousavam na superfície da água ou mergulhos superficiais rasos) também tenham sido usados (Witton, 2013).

Reconstrução anatômica

Sobre o diagnóstico do gênero *Anhanguera*, Kellner (2003) listou as seguintes sinapomorfias: (1) a presença de um processo nasal alongado e localizado medialmente, (2) um forame no processo nasal, (3) uma diferença de tamanho característica nos dentes rostrais (em que o 5º e 6º pares de dentes são menores que o 4º e 7º) (4) comprimento das escápulas com, no máximo 80%, do comprimento dos coracóides, (5) superfície de articulação coracoidal com o esterno oval e com expansão posterior e (6) forame pneumático na superfície dorsal proximal do úmero (figura 3).

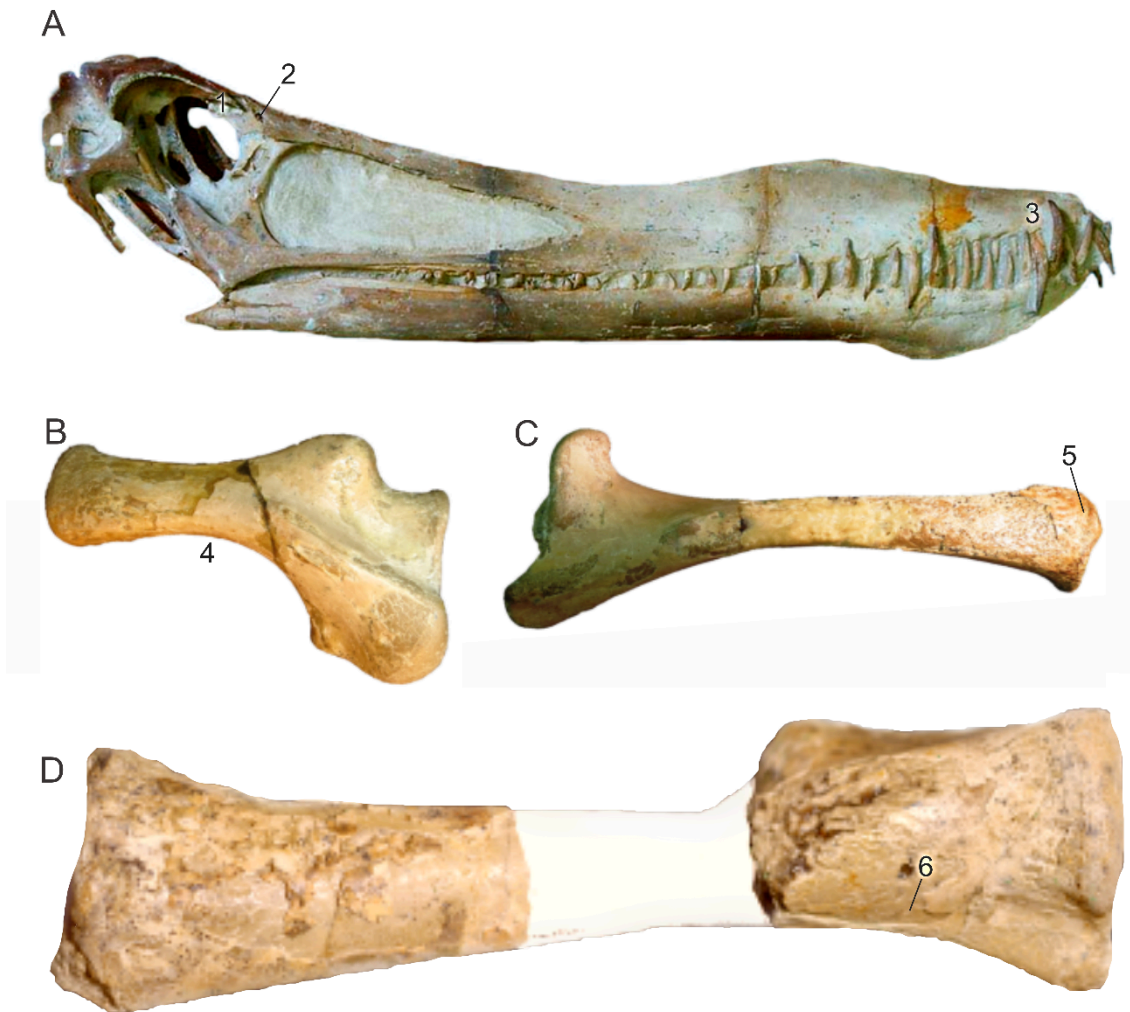


Figura 3. Sinapomorfias de *Anhanguera*. **A** representa as sinapomorfias cranianas, aqui presentes em em *A. piscator* (NSM-PV 19892); **B**, **C** e **D** representam sinapomorfias pós-cranianas, respectivamente presentes na escápula, coracoide e úmero do espécime *Anhanguera* sp. (AMNH 22555). **1**. Processo nasal alongado e localizado medialmente; **2**. Forame no processo nasal; **3**. Diferença de tamanho característica nos dentes rostrais (em que o 5° e 6° pares de dentes são menores que o 4° e 7°); **4**. comprimento das escápulas com, no máximo, 80% do comprimento dos coracoides; **5**. superfície de articulação coracoidal com o esterno oval e com expansão posterior e; **6**. forame pneumático na superfície dorsal proximal do úmero. Fonte: Modificado de Kellner e Tomida (2000) e Pinheiro e Rodrigues (2017).

Entretanto, espécimes recentemente descritos desafiam algumas dessas características, evidenciando que estas estão mais difundidas entre os pterossauros dsungaripterídeos. Os caracteres (1) e (2) estão presentes em *Ludodactylus sibbicki* da Formação Crato (Frey et al., 2003), e os caracteres (4), (5) e (6) também são encontrados em *Brasileodactylus* sp. (SNSB-BSPG 1991 I 27) (Veldmeijer, Meijer e Signore, 2009) e em *Istiodactylus* (Andres e Ji, 2006). Portanto, destes, apenas o caractere (3) seria inequivocamente sinapomórfico para *Anhanguera*.

Entre as suas características diagnósticas, *Anhanguera piscator* apresenta como características diagnósticas: (1) crista sagital pré-maxilar antero-posteriormente alongada, porém baixa dorsoventralmente (2) espinha neural formando um ângulo de 45° em relação ao eixo sagital; (3) articulação distal da ulna apresenta uma crista ventral acentuada; (4) haste da escápula está contraída; (5) o coracóide possui um pequeno processo craniano; a configuração das vértebras caudais alongadas se destaca entre os Pterodactyloidea; (6) as espinhas neurais das vértebras caudais médias alcançam a vértebra anterior; (7) as espinhas neurais das vértebras caudais médias têm um processo ventral bem desenvolvido (Kellner e Tomida, 2000). Além disso, o exemplar NSM-PV 19892 também apresenta feições patológicas, as quais consistem de duas costelas quebradas e possíveis infecções no lado esquerdo do crânio (Kellner e Tomida, 2000; Pinheiro e Rodrigues, 2017).

As vértebras cervicais e dorsais possuem espinhas neurais proeminentes, que nos tetrápodes existentes fornecem áreas para a origem e inserção de vários músculos. O espécime de *A. piscator* NSM-PV 19892 e espécimes de *Pteranodon* apresentam cicatrizes musculares nas espinhas neurais de algumas vértebras cervicais que provavelmente estavam associadas a músculos intervertebrais (Bennet, 2003).

No espécime AMNH 22555, no entanto, as espinhas neurais das vértebras do *notarium* se expandem anteroposteriormente, ao passo que entram em contato umas com as outras. Essas estruturas presumivelmente se fusionaram em espécimes maduros a fim de formar uma placa supraneural que fornecia grandes áreas para a origem dos músculos (Wellnhofer, 1991a).

A rugosidade média do esterno de NSM-PV 19892 parece consistir em cicatrizes musculares das margens mediais da origem dos músculos peitorais (Padian, 1983b; Kellner e Tomida, 2000; Bennett, 2003). AMNH 22555 não preserva o esterno, mas NSM-PV 19892 mostra bem a morfologia. A cristoespina presente em NSM-PV 19892 é grande, presumivelmente para fixação de músculos. Sua placa posterior do esterno é larga e lisa, e não apresenta cicatrizes musculares além de uma rugosidade mediana, de 5 a 8 mm de largura, que corre posteriormente a partir da extremidade posterior da margem inferior da cristoespina. Kellner e Tomida (2000) chamaram a rugosidade de “quilha”, mas embora o esterno seja quilhado no sentido de que as duas metades da placa posterior se encontram em um ângulo na linha média, ele não é quilhado da mesma forma que o esterno de aves carinadas. Além disso, ampla extensão

da placa posterior do esterno de NSM-PV 19892 não apresenta nenhuma outra cicatriz muscular.

Já se tratando do escapulocoracóide, no anhanguerídeo AMNH 22555, nota-se uma área levemente elevada na superfície anterior da escápula proximal (1). Há também um processo arredondado proeminente (3) superior e anterior à fossa glenóide, cuja superfície é texturizada semelhante à da fossa glenóide e a expansão terminal da crista deltopeitoral (Bennet, 2003). No entanto, essa projeção era claramente não articular, pois a superfície se estende até sua superfície anterior.

Já o tubérculo do bíceps é um processo alongado anterior à fossa glenóide, separado do corpo do coracóide por um sulco com forame pneumático na parte inferior. Em AMNH 22555, sua porção proximal é suavemente arredondada e texturizada, estendendo-se levemente pelas superfícies lateral e posterior. NSM-PV 19892 tem um tubérculo do bíceps um pouco mais baixo, direcionado mais lateralmente, com um sulco mais raso do que no AMNH 22555 (Pinheiro e Rodrigues, 2017).

AMNH 22555 tem um sulco rugoso longo e raso (5) que se estende ao longo da superfície anterolateral do coracóide. AMNH 22555 apresenta uma série de três cicatrizes musculares na superfície dorsal da escápula, a uma curta distância da fossa glenóide. Estes incluem uma elevação oval baixa (7), uma depressão rugosa longa e afilada (8) adjacente a ela, e uma depressão rugosa curva (11) logo acima da parte posterior da fossa glenóide. Há um tubérculo posterior proeminente (10) na margem posterior da escápula, que em AMNH 22555 e NSM-PV 19892 apresentam uma textura distinta que envolve as superfícies posterior e ventral do tubérculo. AMNH 22555 possui uma cicatriz oval baixa (14) na face posterior da extremidade ventral do coracóide.

Há um tubérculo do bíceps proeminente na face anterior da ulna, a uma curta distância distal ao cotovelo em AMNH 22522 e BSP 1980 1 122. A crista rugosa na face posterior da extremidade proximal da ulna está presente no AMNH 22552 e em outros exemplares da Formação Santana, mas nesses exemplares não é visivelmente rugosa (Bennet, 2003).

Não foi possível determinar a origem do M. tríceps em *A. piscator*, pois a maior parte do processo acetabular de ambos os ílios está rompida, impossibilitando o reconhecimento de cicatrizes e marcas nessa região (Rocha-Barbosa e Kellner, 2014). No entanto, podemos estimar pela porção proximal preservada que esse processo era longo e delgado, mas de construção maciça (Kellner e Tomida, 2000), o que poderia ter

funcionado como um local de fixação à musculatura pélvica. Além disso, *A. piscator*, possui uma crista cnemial relativamente bem desenvolvida que poderia ter funcionado como ponto de inserção deste músculo (Rocha-Barbosa e Kellner, 2014). Assim, infere-se que *M. iliotibialis* para *A. piscator* tenha sua origem ao longo da margem lateral do processo pré-acetabular do ílio, com *M. iliotibialis* 1 colocado mais anteriormente (na borda do processo), *M. iliotibialis* 2 entre *Mm. iliotibiais* 1 e 3, na porção mediana do processo, e *M. iliotibialis* 3 localizados mais posteriormente, e todos inseridos na crista cnemial da tíbia (Rocha-Barbosa e Kellner, 2014).

A divisão de *M. femorotibialis internus* em Aves (*M. femorotibialis medialis e intermedius*) não pode ser avaliada em *A. piscator* devido à ausência do tubérculo púbico previamente nos exemplares existentes e, portanto, esta condição permanece desconhecida. Portanto, considera-se que *A. piscator* apresenta a mesma condição que em Crocodylia (com *M. femorotibialis* compreendendo duas cabeças, FMI e FME). Além disso, não há sinais de linhas intermusculares que possam auxiliar no posicionamento das cabeças de *M. femorotibialis*, o que nos leva a situar ambas as cabeças quanto ao seu posicionamento em Crocodylia (metade distal da diáfise femoral), estando inseridas na crista cnemial da tíbia (Rocha-Barbosa e Kellner, 2014).

Com os referidos dados anatômicos em mãos, realizamos a reconstrução de *A. piscator*. Assim, foi possível associar essa reconstrução com o paleoambiente costeiro a qual este pterossauro viveu, resultando assim na paleoarte figura 4.



Figura 4. Paleoarte de *Anhanguera piscator* após um longo dia de pesca, sobrevoando nas costas marinhas do mar anóxico da atual Formação Romualdo, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil.

Fonte: Ilustração/paleoarte digital por Beatriz Grigio Borna.

Considerações finais

Os Anhangueridae são um grupo de pterossauros Pterodactyloidea com dentes proeminentes, conhecidos por suas cristas e pré-maxilares expandidos. Eles são especialmente diversificados na Formação Romualdo, do Cretáceo Inferior, na Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. Este grupo de pterossauros é o mais abundante e diversificado da Formação Romualdo, embora alguns estudos sugiram que essa diversidade pode ser superestimada devido a diagnósticos baseados em diferenças sutis nas cristas pré-maxilares, que podem variar com a idade ou sexo dos indivíduos.

Anhanguera piscator, descrito por Kellner e Tomida em 2000, é um exemplo notável desse grupo. A diagnose de *A. piscator* baseia-se em características como uma crista sagital pré-maxilar alongada e baixa, espinhas neurais das vértebras caudais bem desenvolvidas e características patológicas, como costelas quebradas e possíveis infecções no crânio. Apesar das dificuldades em atribuir novo material a táxons existentes devido às características diagnósticas discretas e ambíguas, essas características ajudam a diferenciar *A. piscator* de outras espécies.

Em termos de paleobiologia, *A. piscator* provavelmente se alimentava empurrando a ponta da mandíbula inferior na água para capturar presas, apoiado por sua anatomia craniana e dental. Seu pescoço longo e flexível, juntamente com olhos grandes voltados para frente, sugere que era um eficiente alimentador por imersão. Estudos detalhados das cicatrizes musculares nas vértebras e esterno, bem como a análise do escapulocoracóide, revelam adaptações anatômicas que sustentam essa hipótese de alimentação. Esses dados permitiram reconstruir a anatomia de *A. piscator* e associá-la ao paleoambiente costeiro em que vivia, contribuindo significativamente para a compreensão da paleobiologia dos pterossauros.

Referências bibliográficas

Andres, B., Ji, Q. 2006. A new species of *Istiodactylus* (Pterosauria, Pterodactyloidea) from the Lower Cretaceous of Liaoning, China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26: 70–78.

Andres, B., Myers, TS. 2012. Lone Star Pterosaurs. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*. 103(3–4): 383–398.

- Assine, ML. 2007. Bacia do Araripe. *Boletim de Geociências da Petrobrás*. 15 :371–389.
- Bennett, SC. 2003. Morphological evolution of the pectoral girdle in pterosaurs: myology and function. In: Buffetaut E, Mazin JM, editors. *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*. *Geological Society*, 217: 191–215.
- Costa, FR., Rocha Barbosa, O., Kellner, AWA. 2013. A biomechanical approach on the optimal stance of *Anhanguera piscator* (Pterodactyloidea) and its implications for pterosaur gait on land. *Historical Biology*, 26 (5): 582-590.
- Fara, E., Saraiva, AAF., Campos, DA., Moreira, JKR., Siebra, DC., Kellner, AWA. 2005. Escavações controladas no Membro Romualdo da Formação Santana (Cretáceo Inferior, Bacia do Araripe, nordeste do Brasil): implicações estratigráficas, paleoambientais e paleoecológicas. *Paleogeografia, Paleoclimatologia, Paleoecologia*. 218 :145–160.
- Frey, E., Tischlinger, H., Buchy, MC., Martill, D. 2003. New specimens of Pterosauria (Reptilia) with soft parts with implication for pterosaurian anatomy and locomotion. *Geological Society London, Special Publications*, 217 (1): 233-266.
- Humphries, JD., Wang, P., Streuli, C., Geiger, B., Humphries, MJ., Ballestrin, C. 2007. Vinculin controls focal adhesion formation by direct interactions with talin and actin. *Journal of cell biology*, 179 (5): 1043–1057.
- Kellner AWA. 2003. Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group. *Geological Society*. 217 (1): 105-137.
- Kellner AWA, Tomida, Y. 2000. Description of a new species of Anhangueridae (Pterodactyloidea) with comments on the pterosaur fauna from the Santana Formation (Aptian-Albian), northeastern Brazil. *National Science Museum Monographs*, 17: 1-135.
- Nessov, LA. 1984. Pterosaurs and birds of the Late Cretaceous of Central Asia. *Paläontologische Zeitschrift*, 1: 47–57.

- Padian, K. 1983. A functional analysis of flying and walking in pterosaurs. *Paleobiology*, 9:218-239.
- Pinheiro, FL., Rodrigues, 2017. Anhanguera taxonomy revisited: is our understanding of Santana Group pterosaur diversity biased by poor biological and stratigraphic control? *PeerJ*, 5: 1–29.
- Pinheiro, FL., Schultz, CL. 2012. An unusual pterosaur specimen (Pterodactyloidea, Azhdarchoidea) from the Early Cretaceous Romualdo Formation of Brazil, and the evolution of the pterodactyloid palate. *PLOS ONE*, 7 (11):e50088.
- Rodrigues T, Kellner AWA. 2013. Taxonomic review of the Ornithocheirus complex (Pterosauria) from the Cretaceous of England. *Zookeys*, 308:1–112.
- Saraiva, AAF, Hessel, MH, Guerra, NC, Fara, E. 2007. Concreções calcárias da Formação Santana, Bacia do Araripe: Uma proposta de classificação. *Estudos Geológicos*, 17 :40–57.
- Rocha-Barbosa, F., Kellner, AWA. 2014. Myological Reconstruction Of The Pelvic Girdle Of *Anhanguera piscator* (Pterosauria: Pterodactyloidea) Using Threedimensional Virtual Animation. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 17 (1):11-21.
- Unwin, DM. 1988. New pterosaurs from Brazil. *Nature*, 332: 398– 399.
- Veldmeijer, AJ., Meijer, HJM., Signore, M. 2009. Description of pterosaurian (Pterodactyloidea: Anhangueridae, *Brasileodactylus*) remains from the Lower Cretaceous of Brazil. *Deinsea*, 13: 9–40.
- Veldmeijer, AJ, Signore, M., Bucci, E. 2006. Predatorprey interaction of Brazilian Cretaceous toothed pterosaurs: A case example. In *Predation in Organisms – A Distinct Phenomenon*, edited by A.M.T. Elewa, 295–308.
- Vila Nova, BC., Saraiva, AAF., Moreira, JKR., Sayão, JM. 2011. Controlled excavations in the Romualdo Formation *Lagerstätte* (Araripe Basin, Brazil) and pterosaur diversity: remarks based on new findings. *Palaios*. 2011; 26 :173–179.
- Wellnhofer, P. 1991b. Weitere pterosaurierfunde aus der Santana Formation (Apt) der Chapada do Araripe, Brasilien [Additional pterosaur remains from the Santana

Formation (Aptian) of the Chapada do Araripe, Brazil]. *Palaeontographica Abteilung*. 215: 43–101.

Witton, MP. 2008. A new approach to determining pterosaur body mass and its implications for pterosaur flight. *Zitteliana*, B28: 143–159.

Witton, MP. 2013. Pterosaurs: Natural History, Evolution, Anatomy. *Princeton University Press*, 291 p. ISBN 0691150613.

CAPÍTULO 5

Reconstrução anatômica e paleobiológica de *Pterodaustro guinazui* (Pterosauria, Pterodactyloidea, Ctenochamastidae)

Beatriz Grigio Bornia^{1,2}, Carlos Roberto dos Anjos Candeiro^{2,3}, Bernardo Javier Gonzales Riga⁴, Rogério Pereira Bastos⁵

Mestranda do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, Universidade Federal de Goiás, Instituto de Ciências Biológicas, *Campus* Samambaia, Goiânia, GO, Brasil.

² Laboratório de Paleontologia e Evolução, Curso de Geologia, *Campus* Aparecida de Goiânia, GO, Brasil.

³ Professor Associado IV, Universidade Federal de Goiás, Curso de Geologia, *Campus* Aparecida de Goiânia, GO, Brasil.

⁴ Professor Adjunto, Universidade Federal de Goiás, Laboratório de Herpetologia, Programa de Pós-graduação em Biodiversidade Animal, *Campus* Samambaia, Goiânia, GO, Brasil

⁵ Professor Adjunto, Laboratorio y Museo de Dinosaurios de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza, Argentina

Resumo

Os primeiros fósseis do pterossauro *Pterodaustro guinazui*, incluindo o holótipo PVL 2571, foram descobertos por José Bonaparte na década de 1960 na Formação Lagarcito, em San Luis, Argentina, datando do Cretáceo Inferior, Albiano. A Formação Lagarcito revelou uma grande quantidade de fósseis de *P. guinazui*, com mais de 750 espécimes registrados, dos quais 288 foram catalogados até 2008. Esses fósseis abrangem todas as fases de crescimento, desde embriões até adultos, permitindo estudos detalhados sobre a ontogenia desse pterossauro. Deste modo, o presente trabalho objetiva elucidar o atual cenário de conhecimento a respeito da espécie, elencando os seguintes dados para discussão: Pesquisas anteriores e levantamento bibliográfico; paleogeologia; sistemática filogenética; anatomia e morfologia; e aspectos paleobiológicos e história natural. Assim, investigamos publicações completas a respeito do tema, elencadas posteriormente em uma tabela, a fim de realizar sua reconstrução anatômica e paleobiológica com base nos dados obtidos. Os fósseis indicam que *P. guinazui* usava gastrólitos, pedras ingeridas para ajudar na digestão de alimentos duros, similar ao comportamento observado em aves como os flamingos, além de habitar lagos rasos em ambientes semiáridos. A análise dos fósseis mostrou um crescimento rápido nos primeiros dois anos de vida, com os juvenis atingindo maturidade sexual e cerca de 53% do tamanho adulto nesse período. A capacidade de

voo possivelmente se desenvolvia logo após a eclosão, permitindo que os filhotes fossem independentes rapidamente, embora o cuidado parental não possa ser descartado. A descoberta de ovos de *P. guinazui* na Formação Lagarcito, alguns tridimensionalmente preservados, revelou que esses ovos tinham casca calcítica, semelhante aos ovos de alguns répteis modernos. A presença de ovos com cascas duras e moles sugere uma diversidade reprodutiva similar à dos geckonídeos modernos. O esqueleto e a musculatura de *P. guinazui* sugerem dificuldades no lançamento de voo, necessitando de áreas abertas para decolagens. Comparações com anéis esclerais de aves e répteis modernos sugerem que *P. guinazui* pode ter tido hábitos alimentares noturnos, embora essa hipótese seja contestada por falta de evidências concretas sobre a capacidade visual. Portanto, *Pterodaustro guinazui* é um dos pterossauros mais bem documentados, com fósseis que fornecem uma visão abrangente de sua ontogenia, ecologia e comportamento alimentar. A riqueza dos fósseis da Formação Lagarcito tem sido crucial para entender melhor esses pterossauros e suas adaptações ao ambiente semiárido do Cretáceo Inferior.

Palavras-chave: Pterosauria. Paleobiologia. História Natural. *Pterodaustro guinazui*.

Abstract

The first fossils of the pterosaur *Pterodaustro guinazui*, including the holotype PVL 2571, were discovered by José Bonaparte in the 1960s in the Lagarcito Formation, in San Luis, Argentina, dating from the Early Cretaceous, Albian. The Lagarcito Formation revealed a large quantity of *P. guinazui* fossils, with more than 750 recorded specimens, of which 288 were cataloged by 2008. These fossils cover all growth phases, from embryos to adults, allowing detailed studies on the ontogeny of this species. pterosaur. Therefore, the present work aims to elucidate the current knowledge scenario regarding the species, listing the following data for discussion: Previous research and bibliographical survey; paleogeology; phylogenetic systematics; anatomy and morphology; and paleobiological aspects and natural history. Therefore, we investigated complete publications on the topic, listed later in a table, in order to carry out anatomical and paleobiological reconstruction based on the data obtained. Fossils indicate that *P. guinazui* used gastroliths, stones ingested to help digest hard foods, similar to the behavior observed in birds such as flamingos, in addition to inhabiting

shallow lakes in semi-arid environments. Fossil analysis showed rapid growth in the first two years of life, with juveniles reaching sexual maturity and about 53% of adult size during this period. The ability to fly possibly developed soon after hatching, allowing the young to be independent quickly, although parental care cannot be ruled out. The discovery of *P. guinazui* eggs in the Lagarcito Formation, some three-dimensionally preserved, revealed that these eggs had calcitic shells, similar to the eggs of some modern reptiles. The presence of eggs with hard and soft shells suggests a reproductive diversity similar to that of modern geckonids. The skeleton and musculature of *P. guinazui* suggest difficulties in launching flights, requiring open areas for takeoffs. Comparisons with scleral rings from modern birds and reptiles suggest that *P. guinazui* may have had nocturnal feeding habits, although this hypothesis is disputed due to a lack of concrete evidence regarding visual ability. Therefore, *P. guinazui* is one of the best-documented pterosaurs, with fossils that provide a comprehensive view of its ontogeny, ecology and feeding behavior. The richness of fossils from the Lagarcito Formation has been crucial to better understanding these pterosaurs and their adaptations to the semi-arid environment of the Early Cretaceous.

Keywords: Pterosauria. Paleobiology. Natural history. *Pterodaustro guinazui*.

Introdução

Os fósseis de *Pterodaustro guinazui* Bonaparte 1970, oriundos da Formação Lagarcito, província de San Luis, Argentina, proporcionaram uma compreensão profunda sobre a diversidade e o comportamento dos pterossauros do Cretáceo Inferior. Este achado, que incluiu o holótipo PVL 2571 e outros espécimes notavelmente bem preservados, revelou uma abundância de informações sobre a ontogenia, alimentação e ecologia desses répteis voadores. A Formação Lagarcito, especialmente o sítio *Loma del Pterodaustro*, se destacou por seu potencial paleontológico, registrando mais de 750 indivíduos de *P. guinazui*, tornando essa espécie uma das mais bem documentadas entre os pterossauros.

O estudo detalhado dos fósseis de *P. guinazui* permitiu identificar uma série de características anatômicas e comportamentais únicas. A alimentação por filtro, similar à dos flamingos modernos, é uma das adaptações mais notáveis, sugerida pela presença de geogastrólitos e dentes filamentosos que permitiam a filtração de pequenos

crustáceos aquáticos (Unwin e Deeming, 1991). A análise de ovos e embriões encontrados na mesma formação revelou aspectos importantes sobre a reprodução e o desenvolvimento dos pterossauros, evidenciando estratégias reprodutivas complexas e adaptadas ao ambiente semiárido de lagos rasos onde viviam (Ji et al., 2004; Grellet-Tinner et al., 2014).

Além disso, a reconstrução do ambiente paleoecológico da Formação Lagarcito mostrou como *P. guinazui* estava adaptado a uma vida em ecossistemas aquáticos, com hábitos possivelmente noturnos e habilidades de natação e voo bem desenvolvidas (Chiappe et al., 2000). A combinação de fósseis articulados e tridimensionais com estudos histológicos aprofundados permitiu traçar um panorama abrangente da biologia e ecologia deste pterossauro, destacando sua importância não só para a paleontologia argentina, mas também para a compreensão da evolução e diversidade dos pterossauros em escala global (Wings, 2007).

Nesse contexto, diante dos diversos elementos cranianos e pós-cranianos descritos para os espécimes de *P. guinazui*, o presente trabalho objetiva compilar, elucidar e reconstruir aspectos anatômicos e paleobiológicos dessa espécie. Deste modo, foi realizado de um levantamento bibliográfico de estudos prévios a fim de descrever seu impacto na compreensão da paleobiologia de Pterosauria.

Metodologia

Revisão de literatura que auxiliou a delimitar as pesquisas realizadas acerca do gênero de pterossauro Pterodactyloidea *P. guinazui*. O critério de seleção para esse gênero foi o atual conflito de relações taxonômicas e descritivas a respeito das espécies inclusas nesse grupo, bem como o estado ótimo de preservação tridimensional desses registros fósseis.

As ferramentas de busca utilizadas abrangeram *Google Scholar*, *Scielo* e *Scopus*. As palavras-chave empregadas consistiram em: “*Pterodaustro guinazui*”, “*Ctenochasmatidae phylogeny*”, “*Pterodaustro ontogeny*”, “*Ctenochasmatidae paleobiology*” “*Pterodaustro geology*”.

A fim de elucidar o atual cenário de conhecimento a respeito do gênero, foram elencados os seguintes dados para discussão: paleogeografia/localidade dos registros fósseis, histórico de descrição do gênero e suas respectivas lacunas, e aspectos

paleobiológicos e história natural. Deste modo, investigamos publicações completas a respeito do tema, elencadas posteriormente em uma tabela disposta logo abaixo.

Pesquisas anteriores e levantamento bibliográfico

Os artigos compilados a respeito de *Pterodaustro guinazui* foram dispostos na tabela 1. Com base nesses dados, foi possível delimitar a anatomia do animal, o paleoambiente a qual estava inserido e sua paleoecologia.

Tabela 1. Artigos elencados sobre *Pterodaustro guinazui* para sustentar a base da reconstrução paleobiológica e paleoartística.

Título	Autor(es) e ano	Revista
<i>Pterodaustro guinazui</i> gen. et sp. nov. Pterosaurio de la Formacion Lagarcito, Provincia de San Luis, Argentina y su significado en la geologia regional (Pterodactylidae)	Bonaparte, 1970	Acta Geologica Lilloana
Pterosaur eggshell structure and its implications for pterosaur reproductive biology	Unwin e Deeming, 1991	Zitteliana
Biotic association and paleoenvironmental reconstruction of the “Loma del Pterodaustro” fossil site (Lagarcito Formation, Early Cretaceous, San Luis, Argentina	Chiappe, Rivarola, Cione, Fregenal-Martínez, Sozzi, Buatois, Gallego, Laza, Romero, López-Arbarello, Buscalioni, Marsicano, Adamonis, Ortega e McGehee, Di, 1998	Geobios
Recent advances in the paleontology of the Lower Cretaceous Lagarcito Formation (Parque Nacional Sierra de Las Quijadas, San Luis; Argentina).	Chiappe, Rivarola, Romero, Dávila e Codorniú, 1998	New Mexico Museum of Natural History and Science
Chiappe, L., Dingus L., Jackson F. D.,	Chiappe, Dingus, Jackson	First International

Grellet-Tinner, G. 2000. Sauropod Eggs and Embryos from the Late Cretaceous of Patagonia.	e Grellet-Tinner, 2000	Symposium on Dinosaur Eggs and Babies
Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group	Kellner, 2003	Geological Society
Pterosaur egg with a leathery shell	Ji, Ji, Cheng, You, Lü, Liu e Yuan, 2004	Nature
Argentinian unhatched pterosaur fossil	Chiappe, Codorníu, Grellet-Tinner e Rivarola, 2004	Nature
Early juvenile pterosaurs (Pterodactyloidea: <i>Pterodaustro guinazui</i>) from the Lower Cretaceous of central Argentina	Codorníu e Chiappe, 2004	Canadian Journal of Earth Sciences
Ctenochasmatid pterosaurs from Early Cretaceous deposits in Chile	Martill, Frey, Bell e Diaz, 2006	Elsevier – Cretaceous Research
Preliminary results of a phylogenetic analysis of the pterosaurs from western Liaoning and surrounding areas	Jun-Chang Lü, Qiang Ji.	Journal of the Paleontological Society of Korea
A review of gastrolith function with implications for fossil vertebrates and a revised classification	Wings, 2007	Acta Palaeontologica Polonica
Developmental growth patterns of the filter-feeder pterosaur, <i>Pterodaustro guinazui</i>	Chinsamy, Codorníu e Chiappe, 2008	The Royal Society
The Illustrated Encyclopedia of Pterosaurs	Wellnhofer, 2008	New York: Barnes and Noble Books
Palaeobiological Implications of the Bone Histology of <i>Pterodaustro guinazui</i>	Chinsamy, Codorníu e Chiappe, 2009	Paleobiology
Pterosaur body mass estimates from three-dimensional mathematical slicing	Henderson, 2010	Journal of Vertebrate Paleontology

Nocturnality in Dinosaurs Inferred from Scleral Ring and Orbit Morphology	Schmitz e Motani, 2011	Science
Comment on “Nocturnality in Dinosaurs Inferred from Scleral Ring and Orbit Morphology”	Hall,Kirk, Kamilar e Carrano, 2011	Science
First occurrence of stomach stones in pterosaurs	Codorníu, Chiappe e Cid, 2013	Journal of Vertebrate Paleontology
The first pterosaur 3-D egg: Implications for <i>Pterodaustro guinazui</i> nesting strategies, an Albian filter feeder pterosaur from central Argentina	Grellet-Tinner, Thompson, Fiorelli, Argañaraz, Codorníu e Hechenleitner, 2014	Geoscience Frontiers
Braincase anatomy of <i>Pterodaustro guinazui</i> , pterodactyloid pterosaur from the Lower Cretaceous of Argentina	Codorníu, Paulina-Carabajal e Gianechini, 2016	Journal of Vertebrate Paleontology
Correction: Late Maastrichtian pterosaurs from North Africa and mass extinction of Pterosauria at the Cretaceous-Paleogene boundary	Longrich, Martill e Andrés, 2018	PLOS Biology
Palaeobiological Implications of the Bone Histology of <i>Pterodaustro guinazui</i>	Chinsamy, Codorníu e Chiappe, 2021	The Anatomical Record Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology
Powered flight in hatchling pterosaurs: evidence from wing form and bone strength	Naish, Witton e Martin-Silverstone, 2021	Nature
Palaeohistology reveals an unusual periodontium and tooth implantation in a filter-feeding pterodactyloid pterosaur, <i>Pterodaustro guinazui</i> , from the Lower Cretaceous of Argentina	Cerda e Codorníu, 2023	Journal of Anatomy

Fonte: Elaborado pela autora.

Breve descrição

Os primeiros fósseis de *Pterodaustro guinazui*, entre eles o holótipo PVL 2571, um osso da coxa, foram descobertos durante o final da década de 1960 por José Bonaparte na Formação Lagarcito, situada na província de San Luis, Argentina, datando do Cretáceo Inferior, idade Albiano (Chiappe et al., 1998a, Chiappe et al., 1998b).

A Formação Lagarcito da Argentina central que produziu uma assembléia monoespecífica do pterossauro *Pterodaustro guinazui*. O grande Lagerstätten "Loma del Pterodaustro" (figura 1), de apenas 50m², surpreendentemente registrou mais de 750 espécimes de *P. guinazui*, dos quais 288 foram catalogados até 2008, fazendo da espécie um dos pterossauros mais conhecidos (Codorniú, Chiappe e Cid 2013). Os registros também manifestam uma ampla variedade de fósseis que beneficiam o estudo de sua ontogenia, variando em todas as fases de crescimento, desde embriões dentro de ovos a indivíduos já sexualmente maduros (Chiappe et al., 2004; Grellet-Tinner et al., 2014).

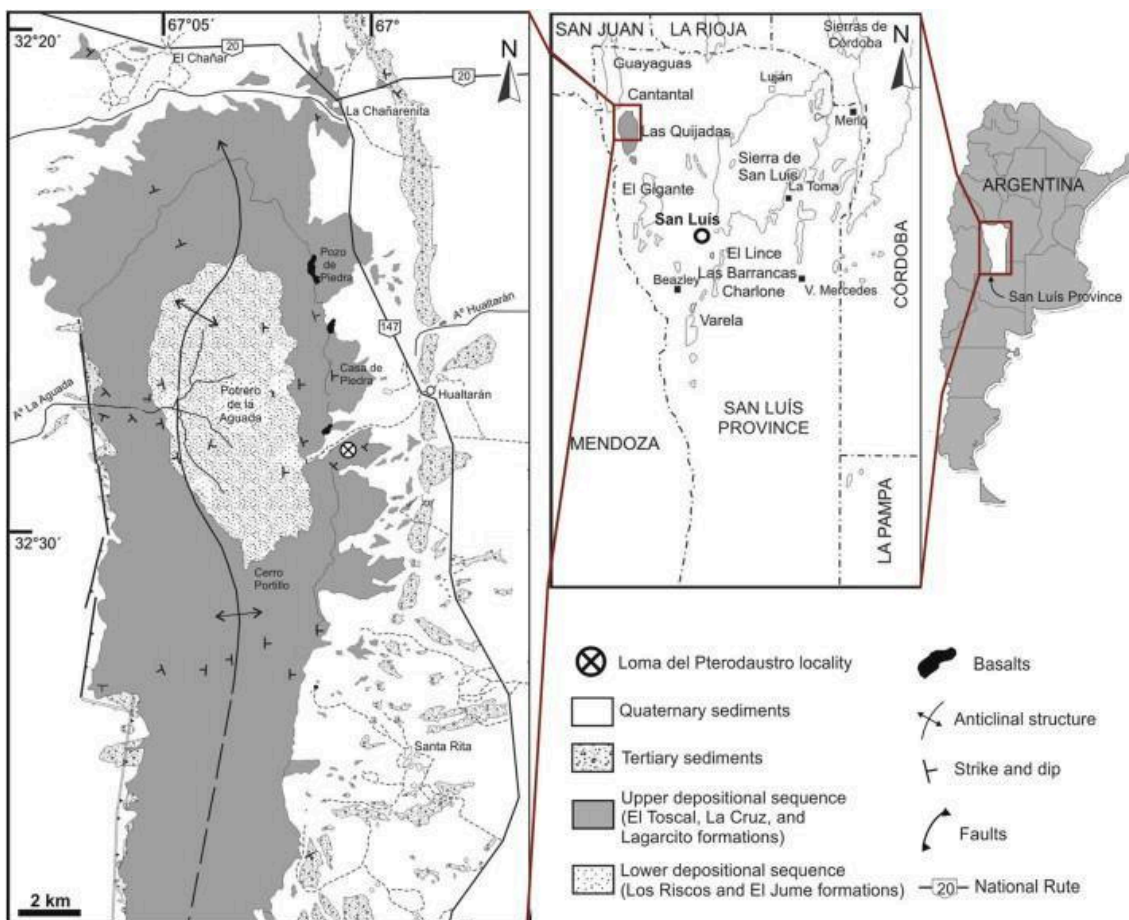


Figura 1. Mapa geográfico e geológico dos depósitos lacustres albianos de *Loma del Pterodaustro*. na serra de *las Quijadas*, província de *San Luis*, Argentina. Fonte: Modificado de Grellet-Tinner et al. (2014).

A assembléia monoespecífica do pterossauro *Pterodaustro guinazui* apresenta sedimentos de granulação fina, como siltitos médios a argilosos, aos quais são interpretados como tendo sido formados dentro de um lago raso e perene desenvolvido em uma planície de inundação sob condições climáticas semiáridas durante o Albiano. (Chiappe et al., 1998a, Chiappe et al., 1998b).

Cladística

O gênero foi nomeado em 1969 por José Bonaparte como um *nomen nudum* ainda não descrito. A primeira descrição ocorreu em 1970, tornando o nome válido, sendo a espécie-tipo *Pterodaustro guinazui*. O nome genérico é derivado do grego *pteron*, "asa" e do latim *auster*, "sul (vento)". Esses elementos genéricos, quando combinados, significam "asa do sul". Já nome específico homenageia o paleontólogo Román Guinazú. O epíteto específico foi alterado em 1978 por Peter Wellnhofer para *guinazui*, pois sinais diacríticos como o *til* (~) não são permitidos em nomes específicos.

Bonaparte (1970) atribuiu *Pterodaustro* aos Pterodactyloidea. Posteriormente, Kellner (2003) conduziu um estudo cladístico com parcimônias onde mostraram que *P. guinazui* pertencia à Família Ctenochasmatidae, juntamente com outros pterossauros filtradores. Em 2018, Longrich, Martill e Andres inseriram *P. guinazui* em outro grupo dentro de Ctenochasmatidae, chamado Pterodaustrini (figura 2), em uma posição mais basal que *Beipiaopterus* e *Gegepterus*.

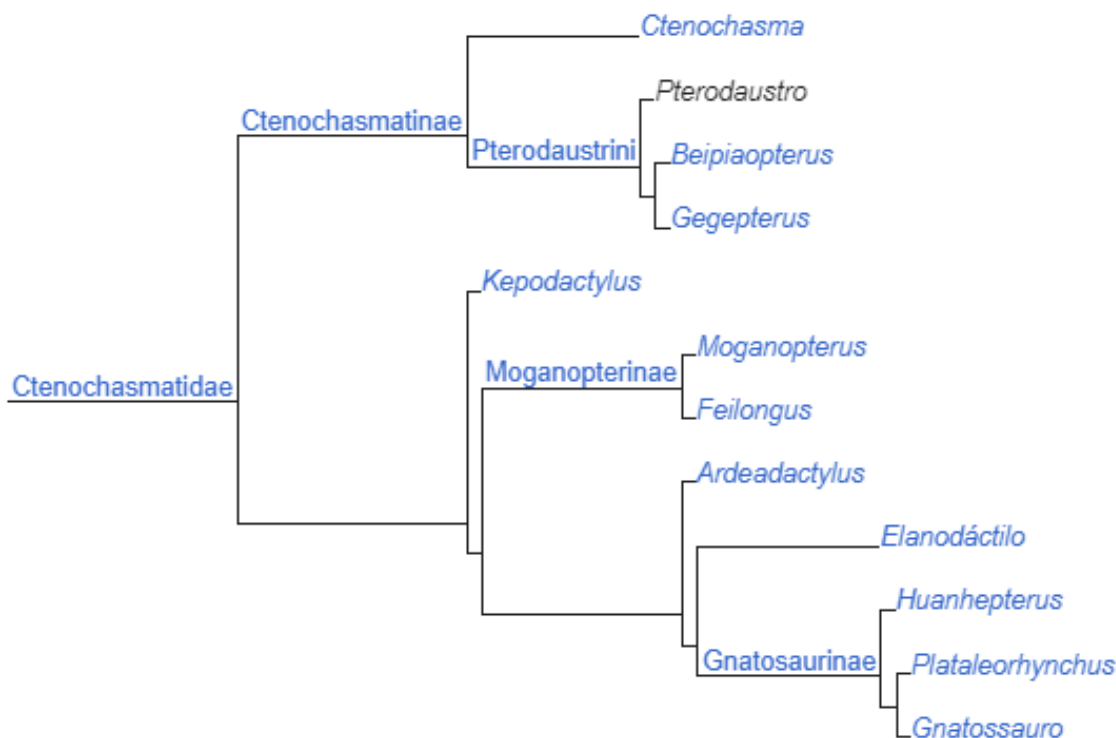


Figura 2. Cladograma simplificado de *Pterodaustro guinazui* em Ctenochasmatidae. Fonte: Modificado de Longrich, Martill e Andres (2018).

Pterosauria Kaup, 1834
 Pterodactyloidea Plieninger, 1901
 Ctenochamastidae Kellner, 2003
 Ctenochamastinae, Kellner, 2003
 Pterodaustrini Longrich, Martill e Andres 2018
Pterodaustro guinazui Bonaparte, 1970

Aspectos paleoambientais, paleobiológicos e história natural

Dois espécimes de *P. guinazui*, MIC V263 (figura 3 A e B) e MIC V243 (figura 25 C e D), apresentam registros de gastrólitos na cavidade estomacal, possivelmente associada a alimentação por filtro de pequenos crustáceos aquáticos de casca rígida nos corpos d'água rasos daquele paleoambiente (Codorniu et al., 2013). Esses registros também apoiam a hipótese de que esses aglomerados de pequenas rochas com bordas angulares eram fonte de suprimento mineral, manutenção de uma flora microbiana, eliminação de parasitas, apaziguamento da fome e, mais comumente, como elementos

de auxílio da trituração na digestão de alimentos duros (Unwin, 2005; Codorníu *et al.*, 2013).

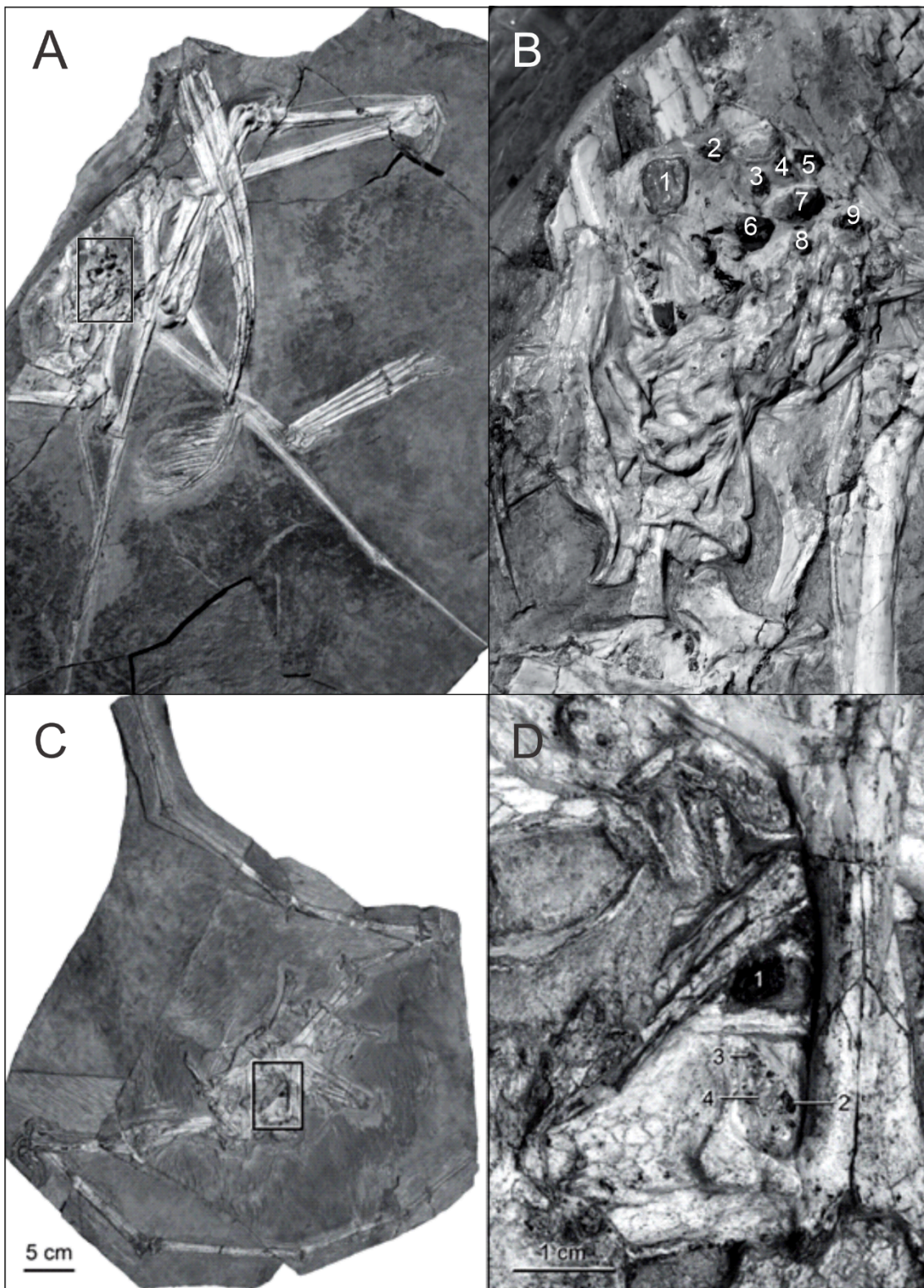


Figura 3. Geogastrólitos nas cavidades estomacais em dois espécimes de *Pterodaustro. guinazui*. Os geogastrólitos foram enumerados. A e B. MIC V263. C e D. MIC V243. Modificado de Codorniú, Chiappe e Cid, 2013.

Assim como acontece com as aves, os geogastrólitos de *P. guinazui* provavelmente foram substituídos regularmente, também percorrendo o trato gastrointestinal, onde as rochas menores teriam sido as mais frequentemente excretadas (Codorniú, Chiappe e Cid, 2013). De forma complementar, que muitas aves vivas (granívoras, herbívoras, carnívoras e/ou insetívoras) ingerem cascalho ou rochas de tamanhos variados (Gionfriddo e Best, 1999; Best e Stafford, 2002; Gurd, 2006; Wings, 2007). Este comportamento foi bem documentado em aves filtradoras, como os flamingos (Suarez e Urios, 1999), com base em: (I) filogenia (as aves são os parentes vivos mais próximos dos pterossauros), (II) dieta (especializações em alimentação por filtração e dietas similares possivelmente resultando na tonalidade rosada das picnofibras) e (III) tamanho (a envergadura dos flamingos está dentro da faixa conhecida para espécimes de *P. guinazui*). Deste modo, os flamingos atuais são considerados análogos modernos adequados para *P. guinazui* (Wellhnofer, 1991; Unwin, 2005; Wings, 2007).

Contudo, ainda não há um consenso a respeito do processo de ingestão de geogastrólitos por *P. guinazui*. Codorniú, Chiappe e Cid (2013) destacam que provavelmente a morfologia incomum da porção mais anterior da mandíbula do MIC-V263 (figura 4) nos permite propor uma possível solução para este problema. Os primeiros sete dentes deste espécime têm uma morfologia distintamente diferente dos dentes semelhantes a filamentos que caracterizam a parte principal da dentição na mandíbula deste pterossauro (Chiappe et al., 2000). Os dentes mais anteriores são mais grossos e estão inseridos em alvéolos individuais. Enquanto os dois primeiros dentes são quase retos e direcionados anteriormente, os cinco dentes seguintes são mais longos e fortemente curvados para trás, formando coletivamente uma estrutura procumbente em forma de pá, assim resultando na ingestão desses elementos rochosos (Chiappe et al., 2000; Codorniú, Chiappe e Cid, 2013).

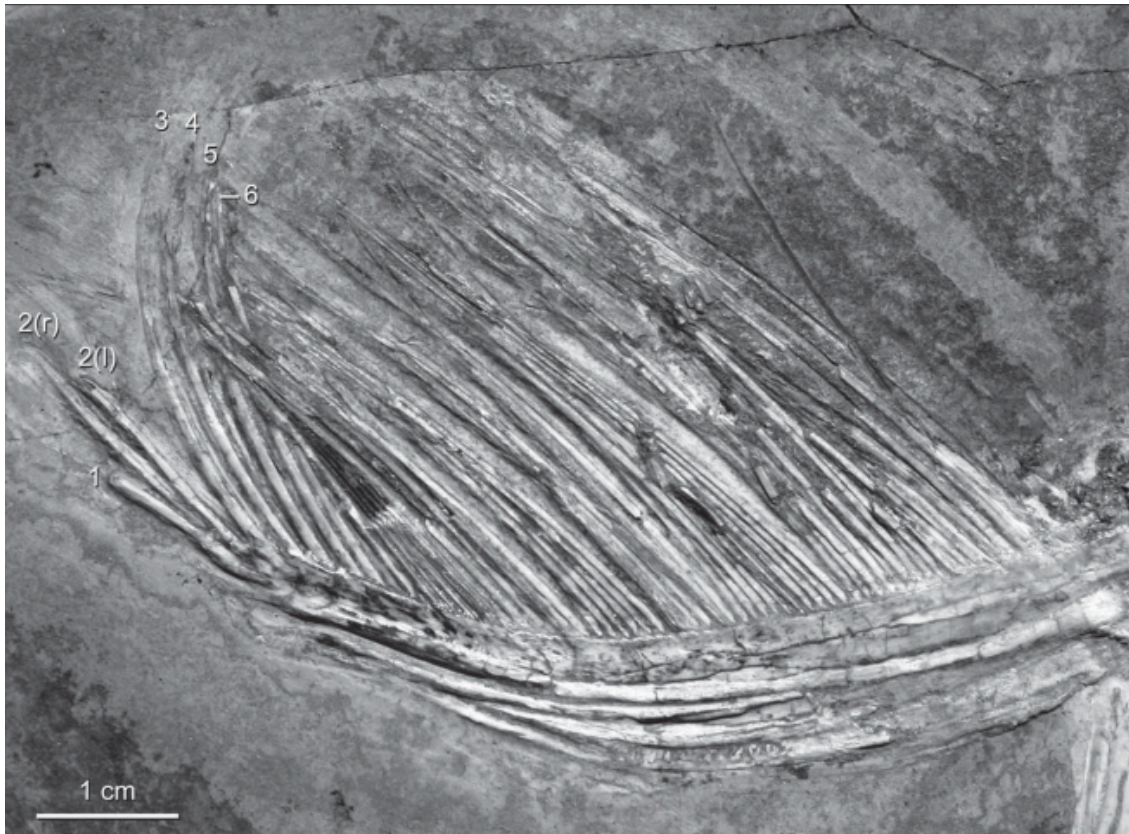


Figura 4. Detalhe da porção anterior da mandíbula e denteição do MIC-V263. Os números indicam do primeiro ao sexto dentes dentários; (r) e (l) referem-se ao lado direito (right) e esquerdo (left), respectivamente. Aqueles dentes cujo lado não está indicado pertencem ao dentário esquerdo. Fonte: Codorniú, Chiappe e Cid, 2013.

Os diversos registros de ontogenia em *P. guinazui* na Formação Lagarcito propiciaram o desenvolvimento de pesquisas que elucidassem como ocorria o crescimento dos pterossauros ao longo de cada etapa da vida. De acordo com Chinsamy, Codorniú e Chiappe (2021), os juvenis de *P. guinazui* cresceram relativamente rápido nos primeiros dois anos, atingindo cerca de 53% do tamanho corporal adulto, idade em que atingiam a maturidade sexual. Após esse rápido desenvolvimento, o crescimento sucedia em ritmo mais lento por 4 a 5 anos, cessando assim o aumento do tamanho corporal.

A afirmação precisa de quando os pterossauros recém-nascidos começaram a voar é difícil, dado que fatores atualmente desconhecidos (possíveis comportamentos parentais, coordenação dos filhotes, desenvolvimento de última hora dos tecidos moles, a natureza dos ambientes de nidificação e assim por diante) provavelmente influenciaram isso, como é o que acontece em megapodos vivos (Heij, Rompas e

Moeliker, 1997). Contudo, Naish, Witton e Martin-Silverstone (2021) afirmaram que os pterossauros estavam prontos para voar desde o momento em que eclodiram. Os autores destacaram o fato de que a maioria dos pterossauros recém-nascidos têm grandes cristas deltopeitorais, indicando o potencial de grandes músculos de voo para operarem seus esqueletos de asas, e a recuperação de fósseis de membranas de voo com espécimes embrionários (Unwin, 2005) como mais uma evidência de tecidos moles de filhotes.

Esse crescimento corporal relativamente rápido se deve, possivelmente, a necessidade de voo logo no início da vida desses animais. Segundo um estudo realizado por Naish, Witton e Martin-Silverstone (2021), os filhotes de *P. guinazui* possuem evidências altamente precoces para voo e potencialmente capazes de viver independentemente de seus pais. No entanto, os mesmos autores afirmam que esse crescimento precoce não se correlaciona necessariamente com a ausência de parentalidade, uma vez que muitas espécies de tetrápodes precoces (incluindo espécies de mamíferos, paleognatos, galiformes e crocodilianos) recebem cuidados parentais pós-eclosão/pós-nascimento, incluindo mesmo alimentação parental direta ou assistida (Grig e Kirshner, 2015). Nessas espécies, a precocialidade significa que os juvenis podem seguir e acompanhar seus pais e outros membros da mesma espécie; eles não vivem independentemente deles.

Embora comportamentos e ambientes de nidificação dos pterossauros ainda sejam pouco compreendidos (Grellet-Tinner et al., 2007), em 2004, foi relatado um embrião de *P. guinazui* em um ovo (MHIN-UNSL-GEO-V246) nos depósitos de Loma del Pterodaustro, Formação Lagarcito, Argentina Central, datado do Cretáceo Inferior, Albiano (Chiappe et al., 2004). O ovo era alongado, com 6 centímetros de comprimento e 22 milímetros de diâmetro, com casca flexível coberta por uma fina camada de calcita de 3 milímetros de espessura (Chiappe et al., 2004). Posteriormente, em 2014, foram encontrados mais ovos de *P. guinazui* na mesma localidade, porém tridimensionalmente preservados (Grellet-Tinner et al., 2014) (figura 5).

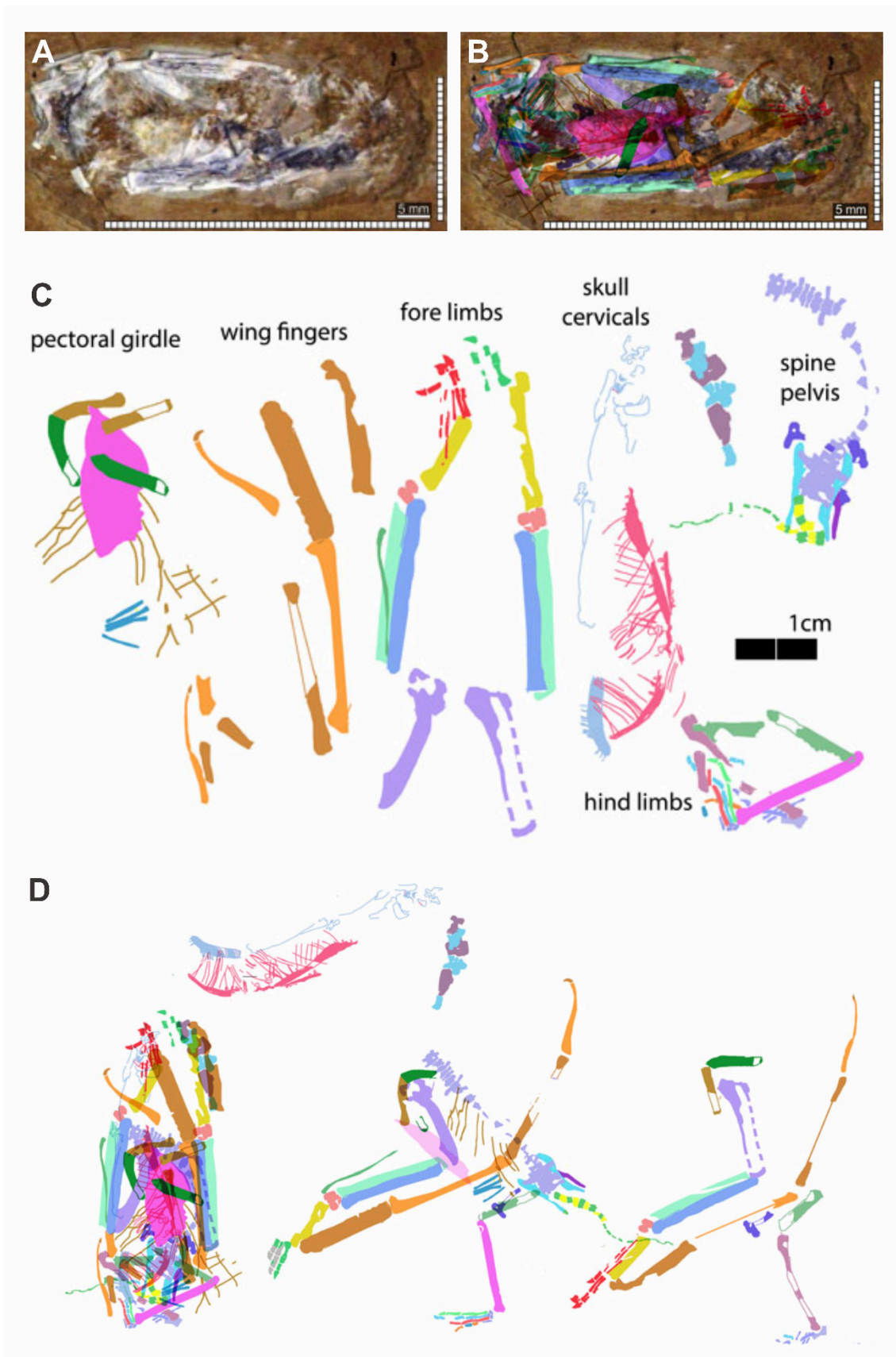


Figura 5. Ovo de *Pterodaustro guinazui* descrito por Grellet-Tinner et al. (2014), o rastreamento de elementos revela um embrião completo de *P. guinazui* com um crânio pequeno e rostro longo. Grellet-Tinner et al. identificou este ovo não pelo seu conteúdo, mas pela sua proximidade com o

elemento esquelético do *P. guinazui* e pela sua semelhança com o ovo de Chiappe et al. (2004).

Modificado de Grellet-Tinner et al. (2014).

A composição dos ovos dos pterossauros, entretanto, ainda permanece incerta, pois as composições das cascas dos únicos ovos de pterossauro com embriões registrados são distintas. Enquanto os ovos da Formação Yixian na China têm casca mole (Ji et al., 2004, Unwin e Deeming, 2008), os da Argentina apresentam uma casca calcítica bem mineralizada (Chiappe et al., 2004; Grellet-Tinner et al., 2014). Embora os embriões de pterossauro chinês e *P. guinazui* pertençam a clados relacionados (Lü e Ji, 2006), a presença de ovos de pterossauro de casca mole e dura na China e na Argentina, respectivamente, é intrigante. No entanto, este enigma pode refletir uma estratégia reprodutiva específica da espécie semelhante observada nos geckonídeos modernos (Andrews et al., 2013), que põem ovos de casca dura e mole.

A análise do ovo tridimensional de *P. guinazui* MIC-V 778 (figura 6) e a estimativa das suas propriedades de condutância, combinadas com observações taxonômicas, geológicas e ambientais, sugerem fortemente que o modo de reprodução do *P. guinazui* era comparável aos atuais representantes Phoenicopteriformes (Grellet-Tinner et al., 2014). Essas aves, que habitam ambientes palustres, depositam seus ovos em um abrigo flutuante revestido por uma frágil “moldura” lenhosa, assim como, possivelmente, os *P. guinazui* analogamente nidificavam (Grellet-Tinner et al., 2014).

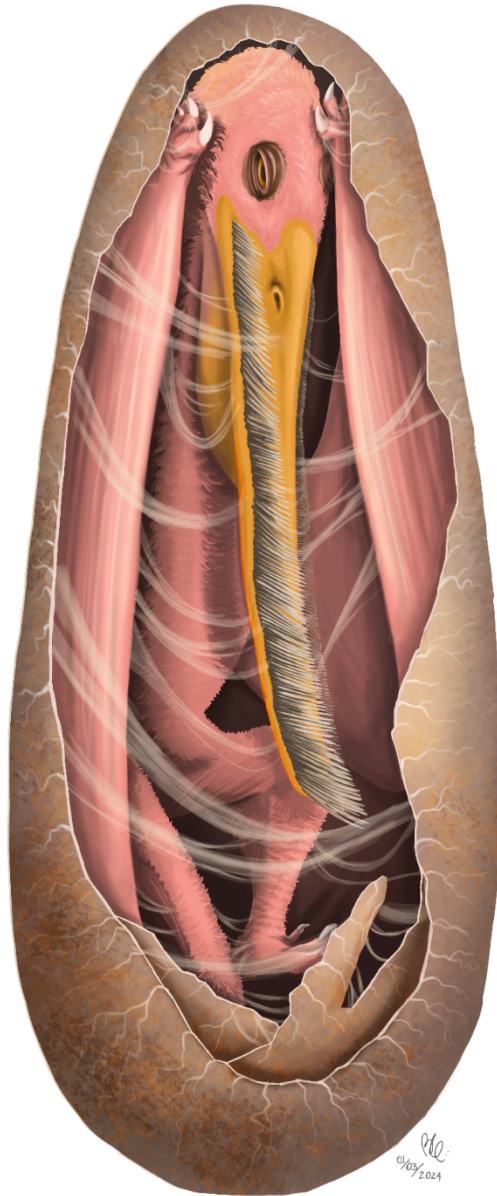


Figura 6. Representação pictórica de um embrião de *Pterodaustro guinazui* em um ovo. Fonte: ilustração/paleoarte digital por Beatriz Grigio Bornia.

Reconstrução anatômica

Os restos de *P. guinazui* foram recuperados do Cretáceo Inferior (Albiano) da Formação Lagarcito, na localidade Loma del Pterodaustro, Província de San Luis, Argentina Central (Chiappe et al., 1998a). Estes fósseis são representados por exemplares tridimensionais bem preservados, bem como por um maior número de ossos não articulados em xisto finamente laminado (Chinsamy, Codorniú e Chiappe, 2009).

O comportamento de “alimentação por filtro”, praticada por flamingos modernos, provavelmente também era executado por *P. guinazui* utilizando seu “pente de dente” (Cerde e Codorniú, 2023). Após levar o alimento à cavidade interior do bico, esse pterossauro possivelmente esmagava esses elementos através de pequenos dentes globulares presentes em sua mandíbula superior (Codorniú, Chiappe e Cid, 2013; Cerde e Codorniú, 2023). Além disso, uma análise histológica do maxilar inferior e dos seus dentes filamentosos de 40mm cada, verificou que a geometria da implantação corresponde a uma condição aulacodonte (ou seja, os dentes estão inseridos num sulco sem separação interdental) (Chinsamy, Codorniú e Chiappe, 2009). Este padrão diverge daquele registrado em outros arcossauros, estando possivelmente também presente em outros pterossauros não intimamente relacionados (Cerde e Codorniú, 2023).

Pelo fato de *P. guinazui* apresentar esqueleto e musculatura do torso e pescoço longos e pernas comparativamente curtas, esse pterossauro apresentava dificuldades de lançamento (Naish, Witton e Martin-Silverstone, 2021). Apesar do mecanismo de lançamento quadrúpede dos pterossauros, seriam necessárias decolagens frenéticas e em ângulos razoavelmente baixos, possíveis apenas em áreas abertas, como os gansos e cisnes modernos (Cerde e Codorniú, 2023).

Assim como em outros Ctenochasmatoidea, *P. guinazui* apresentava tronco longo e patas traseiras proporcionalmente massivas e abertas, adaptações típicas de natação (Naish, Witton e Martin-Silverstone, 2021; Cerde e Codorniú, 2023). Além disso, comparações entre os anéis esclerais de *P. guinazui* e pássaros e répteis modernos sugerem que ele pode ter apresentado hábitos noturnos (escotópicos) com similaridades em padrões de atividade aos pássaros anseriformes modernos que se alimentam à noite (Schmitz e Motani, 2011). Hall et al. (2011), no entanto, questionam essa hipótese, visto que Schmitz e Motani (2011) se pautaram exclusivamente na análise morfológica dos referidos espécimes. Para interpretar as capacidades visuais de um olho, são necessárias duas medidas mínimas: o diâmetro da córnea, correlacionado com a quantidade de luz que pode entrar no olho, e o comprimento axial, correlacionado com a distância focal (Hall, 2008). Nenhum dos fósseis de arcossauros incluía características osteológicas preservadas que permitissem uma inferência confiável do diâmetro axial do olho (Hall et al., 2011). Devido a essa incerteza, retratamos *P. guinazui* realizando sua alimentação por filtro no crepúsculo, momento de baixa incidência solar, porém ainda não totalmente noite (figura 7).



Figura 7. *Pterodaustro guinazui* com sua peculiar alimentação por filtro ao crepúsculo do Cretáceo Inferior da Argentina. Fonte: Ilustração/paleoarte digital por Beatriz Grigio Bornia.

Considerações finais

A descoberta e estudo de *Pterodaustro guinazui* na Formação Lagarcito, Argentina, representam um marco significativo na paleontologia, fornecendo uma visão detalhada sobre a vida e ecologia de pterossauros do Cretáceo Inferior. Os fósseis encontrados, abrangendo desde embriões até indivíduos adultos, permitiram uma análise aprofundada da ontogenia e comportamento desses animais, tornando *P. guinazui* um dos pterossauros mais bem compreendidos. A estrutura dentária e a presença de geogastrólitos sugerem que *P. guinazui* tinha um modo de alimentação por filtração semelhante ao dos flamingos modernos, o que implica em adaptações especializadas

para viver em ambientes aquáticos rasos. Esses fósseis mostram que esse pterossauro utilizava pequenos dentes filamentosos para filtrar alimentos, corroborando a hipótese de um comportamento alimentar similar ao de aves filtradoras atuais.

A rápida taxa de crescimento nos primeiros anos de vida e a evidência de voo precoce indicam que *P. guinazui* desenvolveu estratégias para sobreviver em um ambiente potencialmente competitivo e perigoso. A capacidade de voo logo após a eclosão sugere uma alta adaptabilidade e independência dos juvenis, embora não se possa descartar completamente a possibilidade de cuidado parental. A descoberta de ovos com cascas calcíicas e bem preservados adiciona uma camada extra de compreensão sobre as estratégias reprodutivas de *P. guinazui*, que parecem variar entre ovos de casca dura e mole. Esta diversidade reprodutiva é comparável à observada em alguns répteis modernos, destacando a complexidade das adaptações evolutivas desses pterossauros.

Neste contexto, *Pterodaustro guinazui* oferece uma janela única para o estudo dos pterossauros e suas adaptações ecológicas e reprodutivas. A riqueza dos fósseis encontrados na Formação Lagarcito não apenas enriquece nosso conhecimento sobre esta espécie específica, mas também contribui para uma compreensão mais ampla dos pterossauros e sua evolução durante o Cretáceo Inferior.

Referências bibliográficas

Andrews, RM., Thompson, MB., Greene, VW. 2013. Does Low Gas Permeability of Rigid-Shelled Gekkotan Eggs Affect Embryonic Development? *Journal of Experimental Zoology*, 319 (5): 259-267.

Best, LB., Stanford, TR. 2002. Influence of daily grit consumption rate and diet on gizzard grit counts. *The Journal of Wildlife Management*, 66: 381-391.

Chiappe, L., Dingus L., Jackson F. D., Grellet-Tinner, G. 2000. Sauropod Eggs and Embryos from the Late Cretaceous of Patagonia. *First International Symposium on Dinosaur Eggs and Babies*. Catalonia, Spain, 1: 23-29.

Chiappe, L., Codorniú, L., Grellet-Tinner, G. 2004. Argentinian unhatched pterosaur fossil. *Nature*, 432, 571–572.

- Chiappe, L. M., Rivarola, D., Cione, L., Fregenal, M., Sozzi, H., Buatois, L., Gallego, O., Laza, J. H., Romero, E., Lopez, A., Buscalioni, A., Marsicano, C., Adamonis, S., Ortega, P., Mc Gehee, S., Di Iorio, O. 1998a. Biotic association and paleoenvironmental reconstruction of the “Loma del Pterodaustro” fossil site (Lagarcito Formation, Early Cretaceous, San Luis, Argentina). *Geobios*, 31(3): 349–369.
- Chiappe, L.M., Rivarola, D., Romero, E., Dávila, S., Codorniú, L.S. 1998b. Recent advances in the paleontology of the Lower Cretaceous Lagarcito Formation (Parque Nacional Sierra de Las Quijadas, San Luis; Argentina). 1998b. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 14: 187–192.
- Chinsamy, A. Codorniu, L., Chiappe, L. 2009. Palaeobiological Implications of the Bone Histology of *Pterodaustro guinazui*. *The Anatomical Record*, 292:1462–1477.
- Chinsamy, A. Codorniu, L., Chiappe, L. 2021. Palaeobiological Implications of the Bone Histology of *Pterodaustro guinazui*. *The Anatomical Record Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*, 292 (9):1462-77.
- Codorniú L, Chiappe LM e Cid FD 2013. Primeira ocorrência de cálculos estomacais em pterossauros. *Jornal de Paleontologia de Vertebrados* 33:647-654.
- Gionfriddo, JP., Best, LB. 1999. Grit use by birds, a review. *Current Ornithology*. 15, 89 - 148.
- Grig, GC., Kirshner, DS. 2015. *Biology and Evolution of Crocodylians*. *CSIRO and Cornell University Press*. ISBN: 9781486300679. 672 pp.
- Gurd, DB. 2006. Filter-feeding dabbling ducks (*Anas* spp.) can actively select particles by size. *Journal of Zoology*. 109: 120–126.
- Hall, MI., 2008. The anatomical relationships between the avian eye, orbit and sclerotic ring: implications for inferring activity patterns in extinct birds. *Journal of Anatomy*. 212 (6): 781 - 794.
- Hall, MI., Kirk, EC., Kamilar, Jason M., Carrano, M. T. 2011. Comment on “Nocturnality in Dinosaurs Inferred from Scleral Ring and Orbit Morphology”. *Science*, 334, 1641-1641.

- Heij, C.J., Rompas, CFE., Moeliker, CW. 1997. The biology of the Mollucan megapode *Eulipoa wallacei* (Aves, Galliformes, Megapodiidae) on Haruku and other Mollucan Islands; *Deinsea*, 3 (2), 1–120.
- Ji, Q., Ji, SA., Cheng, YN., You, HL., Lü, JC., Liu, YQ., Yuan, CX. 2004. Pterosaur egg with a leathery shell. *Nature*, 432, 572.
- Longrich, NR., Martill, DM., Andres, B. 2018. Late Maastrichtian pterosaurs from North Africa and mass extinction of Pterosauria at the Cretaceous-Paleogene boundary. *PLoS Biology*. 16 (3): e2001663.
- Lü J., Jin X., Unwin DM., Zhao L., Azuma Y., Ji Q. 2006. A new species of *Huaxiapterus* (Pterosauria: Pterodactyloidea) from the Lower Cretaceous of Western Liaoning, China with comments on the Systematics of Tapejarid Pterosaurs. *Acta Geologica Sinica* 80: 315–326.
- Kellner AWA. 2003. Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group. *Geological Society*. 217 (1): 105-137.
- Naish, D., Witton, M. P., Martin-Silverstone, E. 2021. Powered flight in hatchling pterosaurs: evidence from wing form and bone strength. *Science Reports*, 11, 13130.
- Schmitz, L., Motani, R. 2011. Nocturnality in dinosaurs inferred from scleral ring and orbit morphology. *Science*, 332 (6030): 705–708.
- Suarez, C., Urios, V. 1999. La contaminación por saturnismo en las aves acuáticas del Parque Natural de El Hondo y su relación con los hábitos alimenticios. *Sede para el estudio de los Humedales Mediterráneos*. Humedales Mediterráneos. 1: 83–90.
- Unwin, DM. 2005. The Pterosaurs, from Deep Time. *Pi Press, New York*, 347 pp.
- Unwin, DM., Deeming, D. C. 2008. Pterosaur eggshell structure and its implications for pterosaur reproductive biology. *Zitteliana*, 28, 199-207.
- Wellnhofer, P. 1991. The Illustrated Encyclopedia of Pterosaurs. *New York: Barnes and Noble Books*. p. 132. ISBN 0-7607-0154-7.

Wings, O. 2007. A review of gastrolith function with implications for fossil vertebrates and a revised classification. *Acta Palaeontologica Polonica*, 52: 1–16.

Witton, MP. 2013. Pterosaurs: Natural History, Evolution, Anatomy. *Princeton University Press*, 291 p. ISBN 0691150613.

CAPÍTULO 6

Revisão integrativa da paleobiologia e ontogenia de *Caiuajara dobruskii* (Pterosauria, Pterodactyloidea, Tapejaridae) como ferramenta de reconstrução anatômica paleoartística

Beatriz Grigio Bornia^{1,2}, Carlos Roberto dos Anjos Candeiro^{2,3}, Bernardo Javier Gonzales Riga⁴, Rogério Pereira Bastos⁵

Mestranda do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, Universidade Federal de Goiás, Instituto de Ciências Biológicas, *Campus* Samambaia, Goiânia, GO, Brasil.

² Laboratório de Paleontologia e Evolução, Curso de Geologia, *Campus* Aparecida de Goiânia, GO, Brasil.

³ Professor Associado IV, Universidade Federal de Goiás, Curso de Geologia, *Campus* Aparecida de Goiânia, GO, Brasil.

⁴ Professor Adjunto, Universidade Federal de Goiás, Laboratório de Herpetologia, Programa de Pós-graduação em Biodiversidade Animal, *Campus* Samambaia, Goiânia, GO, Brasil

⁵ Professor Adjunto, Laboratorio y Museo de Dinosaurios de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza, Argentina

Resumo

O pterossauro Tapejaridae *Caiuajara dobruskii* foi descrito em 2014, embora seus registros tenham sido encontrados em 1971, na área municipal de Cruzeiro do Oeste, Paraná, Brasil. Os fósseis foram localizados em uma unidade geológica do Grupo Caiuá, na Formação Goio-Êre. A idade da formação é incerta, com estimativas variando do Cretáceo Inferior ao Superior. Deste modo, o presente trabalho objetiva elucidar o atual cenário de conhecimento a respeito da espécie, elencando os seguintes dados para discussão: Pesquisas anteriores e levantamento bibliográfico; paleogeologia; sistemática filogenética; anatomia e morfologia; e aspectos paleobiológicos e história natural. Assim, investigamos publicações completas a respeito do tema, elencadas posteriormente em uma tabela, a fim de realizar sua reconstrução anatômica e paleobiológica com base nos dados obtidos. *Caiuajara dobruskii* pertence à família Tapejaridae, um grupo de pterossauros edêntulos do Cretáceo, conhecidos por suas cristas pré-maxilares exuberantes. Esses pterossauros têm registros em várias partes do mundo, indicando uma distribuição global. Análises filogenéticas posicionaram *C. dobruskii* como um membro do grupo Tapejarini, próximo a gêneros como *Europejara*, *Tapejara* e *Tupandactylus*. Este pterossauro é o mais meridional já encontrado e um dos mais recentes tapejarídeos conhecidos. Anatomicamente, os Tapejaridae têm

características específicas, como uma grande fenestra nasoantorbital, uma crista mediana proeminente e pequenas órbitas em forma de pêra. *C. dobruskii* foi descrito com base em crânios de diferentes estágios ontogenéticos. Seus esqueletos pneumáticos e sacos aéreos indicam uma adaptação eficiente para o voo ativo, similar ao sistema respiratório das aves atuais. A musculatura foi reconstruída usando como referência aves e crocodilianos, os parentes vivos mais próximos dos pterossauros. A coluna vertebral tinha vértebras cervicais longas e adaptadas para suportar um pescoço musculoso, essencial para sustentar e mover a cabeça. As estruturas de voo incluíam um esterno robusto e uma cintura peitoral forte, com músculos grandes e variados, responsáveis pelo movimento das asas. As asas possuíam actinofibrilas que ajudavam na flexibilidade e resistência durante o voo. Por fim, a reconstrução paleoartística de *C. dobruskii* baseou-se em dados fósseis e comparações com espécies vivas e pesquisas prévias envolvendo os registros fósseis desta espécie. O ambiente desértico, onde os fósseis foram encontrados, foi retratado com cores variadas de areia e interações paleoecológicas. A maioria dos fósseis estava desarticulada, sugerindo que os pterossauros morreram perto de um oásis, com seus esqueletos dispersos por eventos de alta energia, como tempestades no deserto.

Palavras-chave: Pterosauria. Paleobiologia. História Natural. *Caiuajara dobruskii*.

Abstract

In 1971, workers found pterosaur fossils near Cruzeiro do Oeste, Paraná, Brazil. In 2014, the type species *Caiuajara dobruskii* was named and described. The fossils were located in a geological unit of the Caiuá Group, in the Goio-Êre Formation. The age of the formation is uncertain, with estimates ranging from Early to Late Cretaceous. Therefore, the present work aims to elucidate the current knowledge scenario regarding the species, listing the following data for discussion: Previous research and bibliographical survey; paleogeology; phylogenetic systematics; anatomy and morphology; and paleobiological aspects and natural history. Therefore, we investigated complete publications on the topic, listed later in a table, in order to carry out anatomical and paleobiological reconstruction based on the data obtained. *Caiuajara dobruskii* belongs to the Tapejaridae family, a group of edentulous Cretaceous pterosaurs known for their exuberant premaxillary crests. These pterosaurs have been

recorded in various parts of the world, indicating a global distribution. Phylogenetic analyzes have positioned *C. dobruskii* as a member of the Tapejarini group, close to genera such as *Europejara*, *Tapejara* and *Tupandactylus*. This pterosaur is the southernmost ever found and one of the most recent tapejarids known. Anatomically, the Tapejaridae have specific features such as a large nasoantorbital fenestra, a prominent median ridge, and small pear-shaped orbits. *C. dobruskii* was described based on skulls from different ontogenetic stages. Their pneumatic skeletons and air sacs indicate an efficient adaptation for active flight, similar to the respiratory system of modern birds. The musculature was reconstructed using birds and crocodylians, the closest living relatives of pterosaurs, as references. The spine had long cervical vertebrae adapted to support a muscular neck, essential for supporting and moving the head. Flight structures included a robust sternum and a strong pectoral girdle, with large and varied muscles responsible for wing movement. The wings had actinofibrils that helped with flexibility and resistance during flight. Finally, the paleoartistic reconstruction of *C. dobruskii* was based on fossil data and comparisons with living species and previous research involving the fossil records of this species. The desert environment, where the fossils were found, was portrayed with varying sand colors and paleoecological interactions. Most of the fossils were disarticulated, suggesting that the pterosaurs died near an oasis, with their skeletons dispersed by high-energy events such as desert storms.

Keywords: Pterosauria. Paleobiology. Natural history. *Caiuajara dobruskii*.

Introdução

Em 1971, uma descoberta marcante ocorreu em um campo próximo a Cruzeiro do Oeste, no estado do Paraná, sul do Brasil. Os trabalhadores Alexandre Dobruski e seu filho João Gustavo Dobruski encontraram fósseis de pterossauros, que apenas em 2011 chegaram ao conhecimento dos paleontólogos Paulo C. Manzig e Luiz C. Weinschütz. Esta descoberta culminou na nomeação e descrição, em 2014, da nova espécie *Caiuajara dobruskii*, um tapejarídeo que expandiu significativamente nosso entendimento sobre a distribuição e diversidade desses répteis voadores no Cretáceo.

Os fósseis de *C. dobruskii* foram encontrados em afloramentos localizados no sítio paleontológico de Cruzeiro do Oeste, inseridos na Formação Goio-Erê, parte do

Grupo Caiuá. Este grupo geológico, pertencente à Supersequência Cretácea Bauru, é composto principalmente por arenitos finos ricos em quartzo, com variações de coloração que vão do marrom-avermelhado ao cinza-arroxeadado. A datação da Formação Goio-Erê é objeto de debate entre os especialistas, com propostas variando do Cretáceo Inferior ao Superior. Independentemente da idade exata, a presença de *C. dobruskii* nesse contexto geológico é um indicativo importante da diversidade e adaptação dos tapejarídeos no ambiente cretácico.

Os Tapejaridae, clado ao qual *C. dobruskii* pertence, são conhecidos por suas características distintivas, como cristas exuberantes e rostros curtos voltados para baixo. Esses pterossauros edêntulos têm registros concentrados em várias partes do mundo, incluindo Brasil, Marrocos, Europa e China. A análise filogenética situou *C. dobruskii* dentro do grupo Tapejarini, próximo a gêneros como *Europejara*, *Tapejara* e *Tupandactylus*. Estudos detalhados sobre a morfologia e a anatomia desses pterossauros revelam adaptações notáveis para o voo, com estruturas ósseas e musculares que possibilitavam uma vida ativa e eficiente nos céus do Cretáceo. A reconstrução paleoartística de *C. dobruskii*, baseada em dados anatômicos e osteológicos, oferece uma visão fascinante de como esses animais poderiam ter vivido e interagido em seu ambiente desértico.

Diante dos diversos elementos cranianos e pós-cranianos descritos para os espécimes de *C. dobruskii*, o presente trabalho objetiva compilar, elucidar e reconstruir aspectos anatômicos e paleobiológicos dessa espécie. Deste modo, foi realizado de um levantamento bibliográfico de estudos prévios a fim de descrever seu impacto na compreensão da paleobiologia de Pterosauria.

Metodologia

Revisão de literatura objetivando delimitar as pesquisas realizadas acerca do gênero de pterossauro Pterodactyloidea *C. dobruskii*. O critério de seleção para esse gênero foi o atual conflito de relações taxonômicas e descritivas a respeito das espécies inclusas nesse grupo, bem como o estado ótimo de preservação tridimensional desses registros fósseis.

As ferramentas de busca utilizadas abrangeram *Google Scholar*, *Scielo* e *Scopus*. As palavras-chave empregadas consistiram em: “*C. dobruskii*”, “Tapejaridae

phylogeny”, “Tapejaridae ontogeny”, “Tapejaridae paleobiology” “Tapejaridae geology”.

A fim de elucidar o atual cenário de conhecimento a respeito do gênero, foram elencados os seguintes dados para discussão: paleogeografia/localidade dos registros fósseis, histórico de descrição do gênero e suas respectivas lacunas, e aspectos paleobiológicos e história natural. Deste modo, investigamos publicações completas a respeito do tema, elencadas posteriormente em uma tabela disposta logo abaixo.

Pesquisas anteriores

A princípio, os artigos completos encontrados que discorrem a respeito do pterossauro *Caiuajara dobruskii* foram elencados na tabela abaixo (tabela 1). Com base nesses dados, foi possível delimitar a anatomia do animal, o paleoambiente a qual estava inserido e sua paleoecologia.

Tabela 1. Artigos elencados abordando *Caiuajara dobruskii* como material de estudo. Essa compilação de dados atua como base fundamental para a reconstrução paleoartística.

Título	Autor (es) e ano	Revista
Discovery of a Rare Pterosaur <i>Bone Bed</i> in a Cretaceous Desert with Insights on Ontogeny and Behavior of Flying Reptiles	Paulo C. Manzig, Alexander W. A. Kellner, Luiz C. Weinschutz, Carlos E. Fragoso, Cristina S. Vega, Gilson B. Guimarães, Luiz C. Godoy, Antonio Liccardo, João H. Z. Ricetti, Camila C. de Moura, 2014	<i>PlosOne</i>
Coleta e preparação de exemplares fósseis de <i>Caiuajara dobruskii</i> do Cretáceo da Bacia Sedimentar do Paraná	Marlon William Nizer, Luiz Carlos Weinschutz, 2014	Publicatio UEPG: Ciências Biológicas e da Saúde
Análise da transportabilidade de restos esqueléticos do <i>Bone Bed</i> de Pterossauros de Cruzeiro do Oeste, Grupo Caiuá, Cretáceo da	Morgana Denk Wantowsky, Luiz Carlos Weinschütz, 2018	Saúde & Meio Ambiente

Bacia Sedimentar do Paraná		
Aspectos Históricos dos achados do Bone Bed de Pterossauros do Grupo Caiuá, NeoCretáceo da Bacia Bauru, em Cruzeiro do Oeste – Paraná	Everton Fernando Alves, Vinícius Silva Guizzellini, Ana Paula Vidotti, 2019	Geomae
Osteohistological characterization and ontogeny of <i>Caiuajara dobruskii</i> (Pterosauria, Pterodactyloidea, Tapejaridae)	Esaú Victor de Araújo, Renan Alfredo Machado Bantim, Borja Holgado, Juliana Manso Sayão, Luiz C. Weinschutz, Alexander W. A. Kellner, 2023	Historical Biology
Novel information on the cranial anatomy of the tapejarine pterosaur <i>Caiuajara dobruskii</i>	Lucas Canejo, Borja Holgado, Luiz C. Weinchutz, João H. Z. Ricetti, Everton Wilner, Alexander W. A. Kellner, 2023	PlosOne

Fonte: Elaborado pela autora.

Breve descrição paleogeológica

Em 1971, os trabalhadores Alexandre Dobruski e seu filho João Gustavo Dobruski encontraram fósseis de pterossauros em um campo próximo a Cruzeiro do Oeste, no sul do Brasil, no estado do Paraná (53° 03' 53,4" W; 23° 45' 34,5" S) (Manzig et al., 2014; Kellner et al., 2019). Os achados foram em 2011 levados ao conhecimento dos paleontólogos Paulo C. Manzig e Luiz C. Weinschütz. Em 2014, a espécie-tipo *Caiuajara dobruskii* foi nomeada e descrita. Os afloramentos estão localizados no sítio paleontológico de Cruzeiro do Oeste, em uma estrada rural na periferia do município de Cruzeiro do Oeste, situados em uma unidade geológica do Grupo Caiuá, correspondente à Formação Goio-Êre. Esta unidade litológica pertence a Supersequência Cretácea Bauru, localizada na porção centro-sul da plataforma Sul-americana (Kellner, 1994; Menegazzo et al., 2016).

A Formação Goio-Êre é composta por arenitos finos (muitas vezes médios) ricos em quartzo e cuja coloração varia do marrom-avermelhado ao cinza-arroxeadado (Kellner et al., 2019). Estas rochas são supermaturas em contexto mineralógico, formando

estratos tabulares com estratificação cruzada, por vezes com laminação plana paralela, além de depósitos que correspondem a interdunas úmidas (Fernandes e Coimbra, 2000).

A idade da Formação Goio-Erê é controversa. Basilici et al. (2012) sugeriu as idades Turoniana-Campaniana do Cretáceo Superior, apesar de incluir os limites inferiores sendo considerados como Coniacianos por Milani et al. (2007). Já Batezelli e Ladeira (2016) defendem uma idade Cretácea inferior (Aptiano-Albiano). Contudo, não há nenhuma conclusão definida até o momento, particularmente em relação ao local do sítio paleontológico de Cruzeiro do Oeste (figura 1) (Kellner et al., 2019), porém, deve-se considerar que a presença do pterossauro tapejarídeo *C. dobruskii* não impediria uma idade Cretácica inferior para esses depósitos.

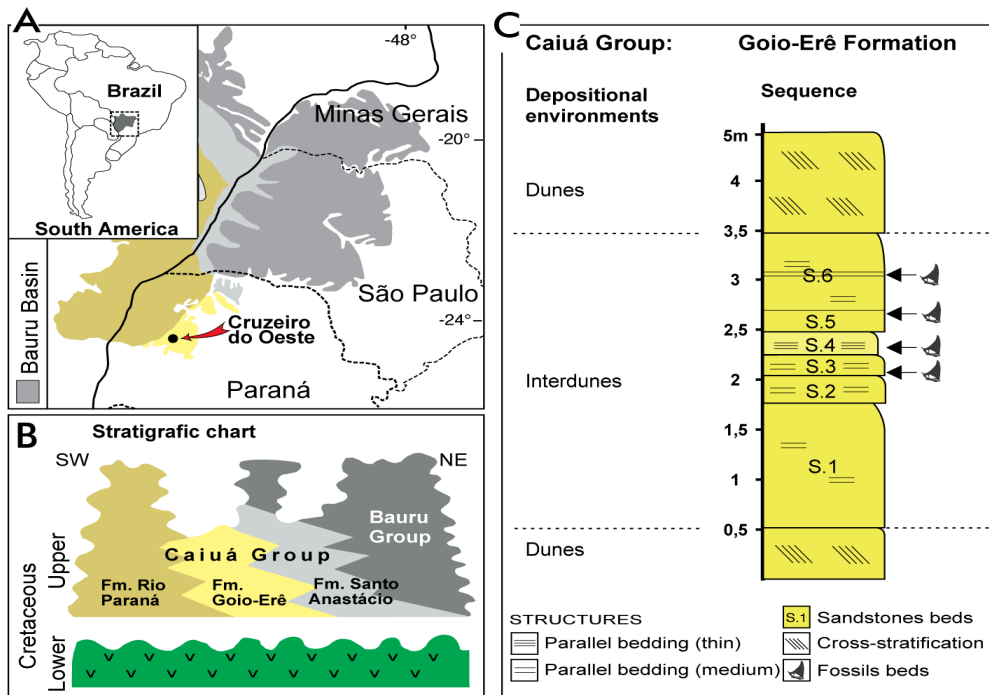


Figura 1. Localização e enquadramento estratigráfico dos fósseis de *Caiujara dobruskii*. (A) Mapa da América do Sul e posição geográfica de Cruzeiro do Oeste no Sul do Brasil. (B) Carta estratigráfica mostrando a relação entre as distintas unidades estratigráficas do Grupo Caiuá (Bacia Bauru), incluindo a subjacente Formação Serra Geral (verde) (C) Seção estratigráfica detalhada dos leitos lavrados da Formação Goio-Erê, mostrando o local onde os fósseis foram recuperados. Fonte: Mazing et al., 2014.

Em síntese, Tapejaridae consiste em um clado de pterossauros pterodactilóides sustentado por cinco sinapomorfias: (1) fenestra nasoantorbital comparativamente grande (compreendendo aproximadamente 45% ou mais do comprimento do crânio); (2) longa crista mediana, composta principalmente pela pré-maxila, surgindo no término rostral do crânio e estendendo-se posteriormente; (3) fino processo lacrimal subvertical do jugal; (4) pequena órbita reversa em forma de pêra; e (5) um tubérculo amplo e bem desenvolvido na margem ventroposterior do coracoide (Kellner, 2004). Embora a monofilia de Tapejaridae *sensu* Kellner (2004) ser recentemente questionada (Unwin e Lü 1997; Unwin, 2003; Martill e Naish, 2006; Lu et al. 2006), abordaremos essa análise filogenética (Kellner, 2004) neste trabalho, a fim de sustentar a comparação anatômica craniana do grupo, uma vez que os esqueletos pós-cranianos desses pterossauros são raros (Aires et al., 2013).

Pterosauria Kaup, 1834

Pterodactyloidea Plieninger, 1901

Azhdarchoidea Nessov, 1984

Tapejaridae Kellner, 1989

Tapejarinae Kellner, 1989

Tapejarini Kellner, 1929

Caiuajara Manzig et al., 2014

Caiuajara dobruskii Manzig et al., 2014

Esqueleto

C. dobruskii foi descrito a partir a estrutura craniana (figura 3) de indivíduos de diversos estágios ontogenéticos (Manzig et al., 2014; Araújo et al., 2023), embora desarticulados. A reconstrução esquelética é possível utilizando-se dados da sua descrição anatômica e osteológica (Mazing et al., 2014; Canejo et al., 2022; Araújo et al., 2023).

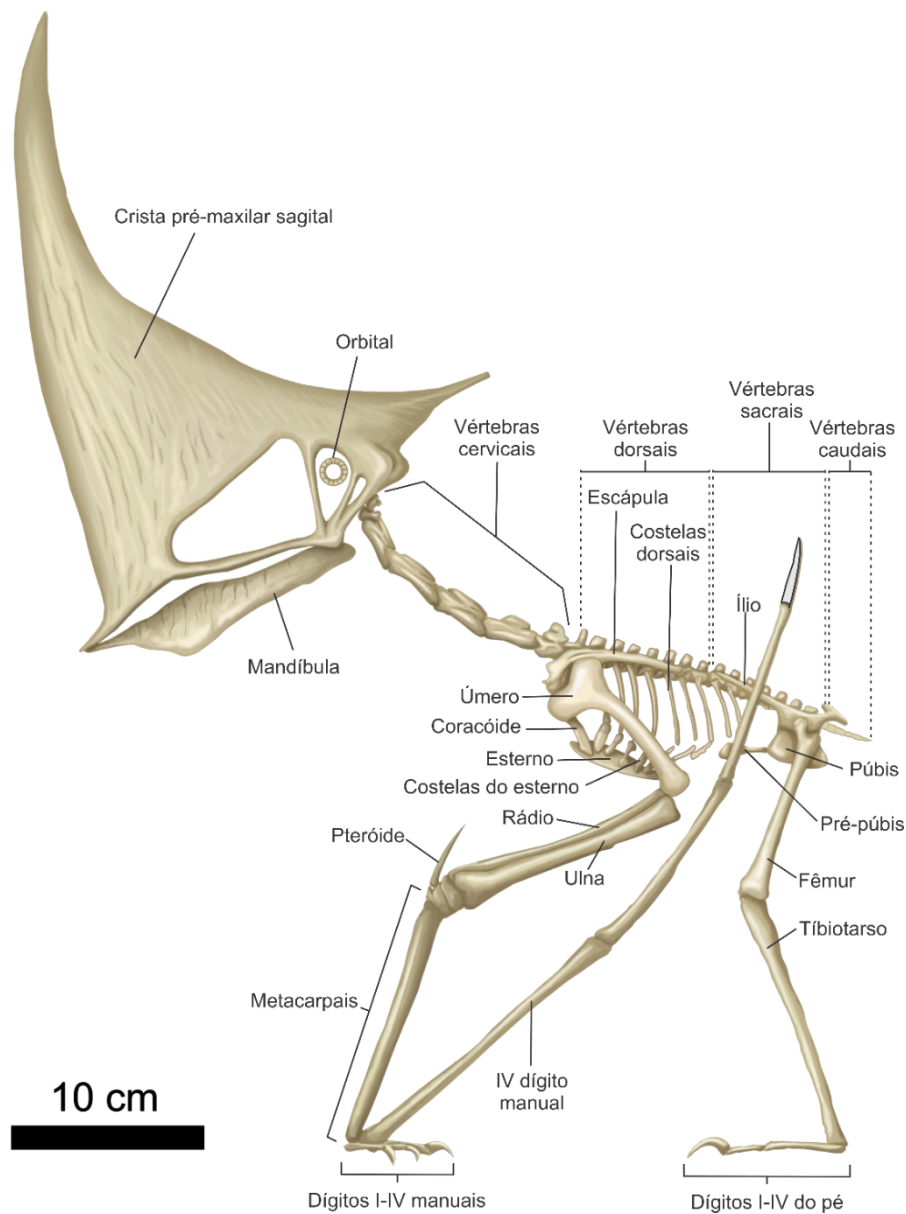


Figura 3. Reconstrução do esqueleto de *Caiuajara dobruskii*. Fonte: Ilustração digital/paleoarte por Beatriz Grigio Bornia.

De um modo geral, os esqueletos de pterossauros eram pneumáticos, com o VI dedo do membro anterior alongado e plano corpóreo totalmente adaptado para o voo ativo. Também apresentavam sacos aéreos, estruturas que são observadas como parte do sistema respiratório de aves atuais (Witton, 2013; Pinheiro, 2014). Os sacos aéreos auxiliariam na ventilação pulmonar unidirecional, de maneira semelhante às aves, suprimindo as necessidades respiratórias e metabólicas e fornecendo um potencial para voos ativos (Pinheiro, 2014). Essas estruturas são essenciais na composição volumétrica

de um pterossauro, a qual empregamos no processo de reconstrução paleoartística de *C. dobruskii*.

Todos os pterossauros têm crânios proporcionalmente grandes com relação ao corpo, e aumentam cada vez mais ao longo de sua história evolutiva. Alguns podem apresentar cristas cranianas tais como a presente no *C. dobruskii*, a qual apresentava uma acentuada inclinação na crista sagital pré-maxilar (Manzig et al., 2014). Alguns pterossauros apresentavam dentes no maxilar, porém, *C. dobruskii* é edêntulo, característica típica de Tapejaridae e às vezes associada a uma dieta herbívora ou frugívora (Henderson et al., 2017).

Assim como todos os répteis, os pterossauros dispõem de quatro tipos vertebrais na coluna vertebral: vértebras cervicais, dorsais, sacrais e caudais (Wellhofer, 1991; Bennett, 1993; Witton, 2013). As vértebras cervicais comumente possuem maiores dimensões que as demais vértebras, sendo nove no total, aos quais as sete anteriores são “livres” e as duas mais posteriores são “dorsalizadas”, isto é, incorporadas à coluna axial.

Como características osteológicas de *C. dobruskii*, podemos destacar (Manzig et al., 2014): vértebras cervicais são ligeiramente mais alongadas do que na maioria dos pteranodontóides; espinha neural similar a uma lâmina e perfurada centro-lateralmente por pequenos forames pneumáticos; abertura pneumática lateral em cada lado do canal neural na superfície da articulação anterior; ausência de notário; sacro constituído de cinco vértebras sacrais; escápula mais longa que o coracóide e, quando completo, o coracóide possui um tubérculo desenvolvido na superfície anterior; esterno de forma semicircular; úmero com crista deltopeitoral retangular alongada e ligeiramente curvada medialmente; rádio ligeiramente mais fino que a ulna; pteróide articulado com a série proximal do carpo; fêmur arqueado e com tamanho similar ao do úmero.

Músculos

Para reconstruir a musculatura de *C. dobruskii* uma hipótese é usar como referência a musculatura de aves e crocodilianos, os representantes vivos mais próximos filogeneticamente dos pterossauros (Witmer, 1995). Estes músculos devem ser adaptados aos ossos de *C. dobruskii* usando como guia as marcas de fixação e inserção muscular deixados em seus ossos. Estas marcas propiciam recompor o volume destes

músculos, permitindo uma reconstrução relativamente segura da silhueta do animal (Ribeiro, 2009).

Os pterossauros possuíam três conjuntos básicos de músculos da mandíbula, assim como tipicamente registrados na musculatura craniana de répteis. Em *C. dobruskii*, essa região foi reconstruída pautando-se também em estudos prévios da biomecânica muscular do seu táxon irmão, *Tapejara* (Meijer et al., 2007; Pinheiro et al., 2014; Henderson, 2017), além das descrições de Witton (2013). Segundo esses autores, o menor músculo da mandíbula era o *m. depressor mandibulae*, ligado a um pequeno processo na parte posterior do crânio e na ponta do processo retroarticular (Meijer et al., 2007). Outros músculos da mandíbula eram maiores, pois eram responsáveis pelo exigente movimento de mastigação e fechamento das mandíbulas. Os *músculos adutores externos* (ou *temporalis*) eram os maiores músculos da mandíbula na maioria dos pterossauros, estendendo-se posteriormente à mandíbula até as fenestras temporais, onde esses orifícios possibilitaram que os músculos se projetassem quando contraídos (Pinheiro et al., 2014). O conjunto de *m. pterigoideus* e *m. adutor mandibulae posterior* se estendiam ao longo da parte inferior da região antorbital antes de descer em direção à mandíbula posterior e envolver o processo retroarticular (Meijer et al., 2007; Henderson, 2017). Esse músculo seria visível, como em pássaros e crocodilos, como uma pequena protuberância na parte de trás da mandíbula e está associado a mordidas particularmente poderosas (Meijer et al., 2007).

As restaurações de vida dos pterossauros normalmente os apresentam com pescoços extremamente finos, talvez porque os pescoços dos pássaros são comparativamente finos em comparação com seus crânios e corpos. No entanto, os prolongamentos e sulcos na face occipital dos crânios dos pterossauros indicam que essa superfície ancorou músculos e ligamentos substanciais responsáveis por elevar e mover a cabeça (como *m. sternocleidomastoideus*, *m. trapezius*), sugerindo que seus pescoços dos eram razoavelmente bem dotados de músculos nessa região (Witton, 2013). Assim, mesmo as longas vértebras tubulares do pescoço em alguns pterossauros provavelmente eram cercadas por blocos de músculos, sugerindo que os artistas precisam colocar muito mais carne nos pescoços dos pterossauros do que nas representações esqueléticas e pouco musculosas como comumente são representadas (Witton, 2013).

Segundo Naish e Witton (2017), as cervicais III, VI, VII e provavelmente VIII possuem espinhas neurais proeminentes, indicando desenvolvimento diferencial da musculatura epaxial (Witton e Naish, 2008). A morfologia tubular frequentemente atribuída às vértebras do pescoço se aplica apenas às cervicais IV e V. Averianov (2013) demonstrou que as articulações cervicais são variáveis ao longo do pescoço, sendo as das vértebras posteriores menos restritivas do que as das vértebras anteriores e seções intermediárias. Nesses aspectos, os pescoços dos azhdarchideos, incluindo os Tapejaridae (grupo ao qual *C. dobruskii* pertence) apresentavam ampla ancoragem da poderosa musculatura do pescoço e dos grandes ligamentos na base e na extremidade anterior do pescoço associada à porção posterior da maxila, como no *m. sternohyoid* (Naish e Witton, 2017).

Os pterossauros tinham uma cintura peitoral robusta e um grande esterno em forma de placa ao qual se ligava o enorme *m. pectoralis*, semelhante aos outros vertebrados voadores atuais (pássaros e morcegos) (Tokita, 2014; Witton, 2013). Provavelmente os pterossauros sofreram mudanças regulatórias na expressão gênica que controlam o desenvolvimento musculoesquelético associado ao voo, isto é, dos membros anteriores e da cintura peitoral (Tokita, 2014).

A reconstrução detalhada da musculatura proximal dos membros anteriores dos pterossauros mostra que o braço foi provavelmente levantado por grandes músculos ancorados na escápula e nas costas (*m. latissimus dorsi*, *m. scapulohumeralis anterior*, *m. triceps*, *m. bíceps* e *m. deltoide*), e abaixado por aqueles ligados ao esterno e coracóide (*m. Pectoralis*, *m. rectus abdominis*, *m. obliquus abdominus*) (Tokita, 2014). Ao contrário das aves, onde dois músculos amplamente expandidos são usados principalmente para forçar o vôo, parece que os pterossauros usavam vários grupos musculares que efetuavam o batimento das asas (Prondvai e Hone, 2009). A maioria desses músculos se ancora ao redor da porção proximal do úmero e particularmente na crista deltopeitoral. Como outros tetrápodes voadores, os pterossauros parecem ter concentrado sua massa muscular na região proximal do corpo, enquanto apresentavam músculos relativamente finos em seus antebraços distais (Witton, 2013). Contudo, os músculos responsáveis por abrir e fechar o dedo da asa possivelmente apresentavam aspecto extenso e forte (Witton, 2013).

Todos os pterossauros possuíam escápulas coracóides robustas e fundidas e, em indivíduos Pterodactyloidea derivados e totalmente adultos, as vértebras dorsais anteriores se fundem em um notário rígido, uma adaptação para resistir às forças de flexão e torção do corpo durante manobras aéreas e batimentos de asas (Witton, 2013). Seus esternos são profundos e esculpido com uma grande *crispina* projetando-se anteriormente, permitindo a ancoragem de grandes músculos envolvidos no movimento descendente do batimento (Bennet, 2003). Em muitos pterossauros, especialmente azhdarchídeos, as expansões laterais dos coracóides são consideravelmente extensas, proporcionando uma origem ampla para *m. coracobrachialis* (Witton e Habib, 2010).

Como pássaros e morcegos, os pterossauros podem ter empregado um sistema de ligamentos para abrir (*m. extensor digitorum longus* e *m. extensor carpi radialis*) e fechar (*m. flexor digitorum longus*) automaticamente suas asas quando o cotovelo era movido (Prondvai e Hone 2009). Especificamente em Pterodactyloidea, os metacarpos comumente são mais longos e mais variáveis em comprimento do que os demais elementos da asa (Manzig et al., 2014; Tokita, 2014), resultando no alongamento dos *m. extensor digitorum brevis*, *m. flexor digitorum brevis* e *m. extensor digitorum quarti brevis*.

A musculatura dos membros posteriores dos pterossauros provavelmente seguiu o mesmo plano muscular básico dos tetrápodes visto no resto de seus corpos (Fastnacht, 2005). De acordo com Witton (2013) os músculos dos membros posteriores da coxa dos pterossauros (*m. tibialis externus*, *m. iliofemoralis*, e *m. iliotibialis*) eram usados para estabilizar as pernas e as asas durante o voo, principalmente contra forças de sustentação que tentam levantar a região posterior da asa. Ao contrário dos demais Archosauria, o *m. caudofemoralis longus* (responsável pela retração do membro posterior ancorado no fêmur e nas vértebras caudais) era pequeno e mais delgado que os demais representantes desse grupo (Witton, 2013). Assim, os membros posteriores de *C. dobruskii* são representados com essa musculatura delgada, principalmente os músculos da porção distal (*m. tibialis anterior* e *m. gastrocnemius*), assim como nos demais pterossauros.

Nesse contexto, apresentamos na figura 33 todos os músculos apresentados nos resultados acima. Cada músculo foi reconstruído de acordo com sua respectiva descrição, utilizando como base a reconstrução do esqueleto de *C. dobruskii* explorada no tópico anterior.

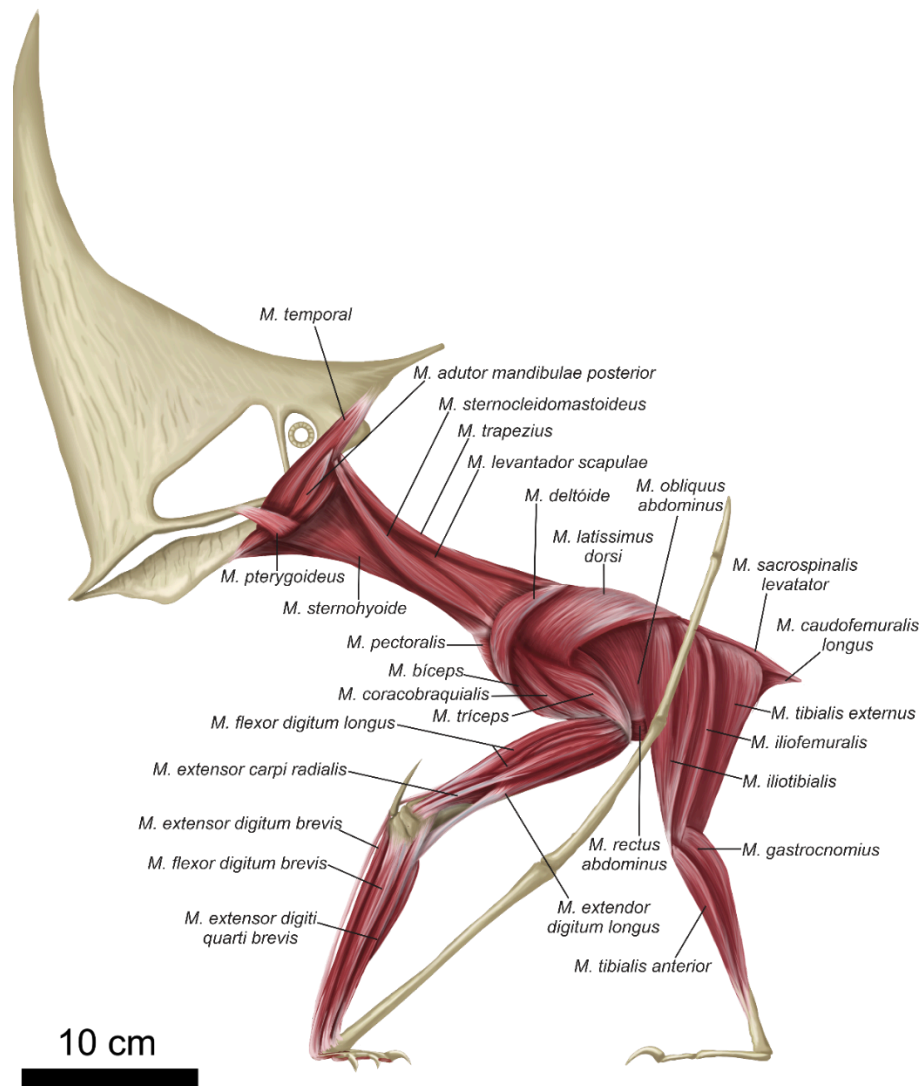


Figura 4. Reconstrução muscular de *Caiuajara dobruskii*. Fonte: Ilustração digital/paleoarte por Beatriz Grigio Bornia.

Sacos aéreos

Ao contrário das reconstruções recentes de pterossauros que tendem a mostrar um esterno horizontal ou mesmo inclinado posterodorsalmente, a margem posterior do esterno do pterossauro inclinava-se posteroventralmente, semelhante aos pássaros (Claessens, 2005). Como resultado, o tronco do pterossauro teria sido mais profundo na região esternal posterior e, devido ao braço de momento mais longo das costelas esternais posteriores, esta região teria sofrido o maior deslocamento durante a ventilação pulmonar (Claessens et al., 2009).

Através de tomografia assistida por computador (TC) de restos de esqueletos de pterossauros e aves e crocodilos atuais, Claessens et al. (2009) descreveu o

funcionamento da respiração associada ao esqueleto desses animais. Com base nesses dados, os autores realizaram a reconstrução do sistema de sacos aéreos pulmonares do ornitocheiro *Anhangera santanae*, do Cretáceo Inferior (AMNH 22555). Assim, utilizamos essas medidas para adaptar, de forma proporcional, as dimensões dos sacos aéreos em *C. dobruskii*, como representado na figura 4.

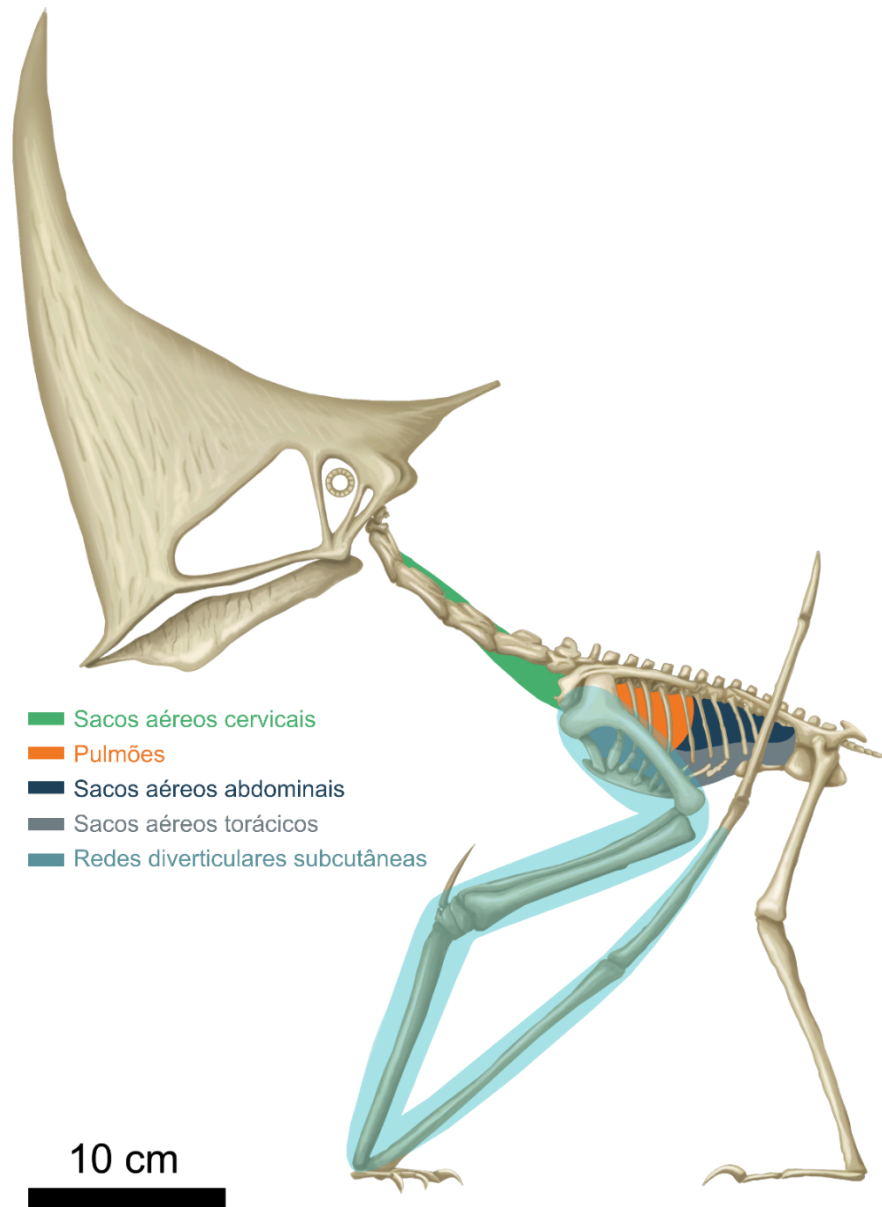


Figura 4. Sacos aéreos de *Caiuajara dobruskii*. Vista lateral esquerda mostrando a posição inferida dos pulmões (laranja), sacos aéreos cervicais (verde) e abdominais (azul), conforme previsto com base na pneumaticidade esquelética pós-craniana. É provável que também estejam presentes sacos aéreos torácicos (mostrados em cinza), mas geralmente não deixam vestígios osteológicos distintos. A posição

inferida das redes diverticulares subcutâneas (azul claro) está situada distalmente ao longo da asa. Escala de 10cm. Fonte: Ilustração digital/paleoarte por Beatriz Grigio Borna.

Tegumento

As partes moles raramente são fossilizadas, como tegumento e músculos. Isto é tão evidente que, em alguns grupos de pterossauros, o revestimento cutâneo ainda é desconhecido (Witton, 2013). Mesmo raras, as poucas amostras de pele fossilizada de Tapejaridae fornecem informações suficientes para uma reconstrução relativamente segura (Pinheiro et al., 2019) de elementos como bico, garras e picnofibras. Estas informações são particularmente importantes para a ilustração do tegumento de *C. dobruskii*, a qual discorreremos a reconstrução adiante.

Muitos pterossauros, assim como *C. dobruskii*, apresentavam uma extensão dura e queratinizada em grande parte da mandíbula. Essa estrutura era similar à ranfoteca das aves atuais, apresentando canais de vasos sanguíneos profundos impressos em sua superfície pela existência de uma cobertura dura e córnea (Frey, Martill e Buchy 2003). Impressões de vasos sanguíneos semelhantes também são encontradas em cristas ósseas de pterossauros, sugerindo que elas também podem ter sido cobertas por um material córneo semelhante (Kellner e Campos, 2002).

Para a reconstrução das garras dos membros anteriores e posteriores, foi utilizada a descrição de Frey et al. (2003) e Kellner et al. (2009), aos quais citam que essas estruturas dos pterossauros eram adornadas com bainhas de garras longas, curvas e finamente afiladas. Além disso, as garras das mãos eram particularmente grandes (Frey et al., 2003).

As pequenas escamas circulares não sobrepostas são encontradas nas solas dos pés dos pterossauros, as quais eram relativamente grandes em torno das almofadas de tecido mole pronunciadas vistas em seus tornozelos e abaixo do final dos metatarsos, presumivelmente atuando no amortecimento dos pés durante a caminhada, corrida e aterrissagem (Frey et al. 2003; Witton, 2013). Portanto, em *C. dobruskii*, a representação de tegumento com escamas foi representada apenas na região dos pés, similar à podoteca das aves (Witton, 2013).

Os corpos dos pterossauros, assim como no espécime estudado, eram adornados com picnofibras, uma espécie de “penugem” curta, afilada e com estruturas flexíveis

aparentemente sem nenhum detalhe interno além de um canal central (Kellner et al. 2009). As picnofibras parecem ter coberto os rostos, mas não as mandíbulas (Bakhurina e Unwin 1995). Os pescoços, corpos e membros proximais também apresentavam essas estruturas, com fibras particularmente longas correndo ao longo da parte de trás do pescoço (Frey e Martill, 1998). Alguns pterossauros incomuns possuíam picnofibras curtas nas bordas distais de suas membranas das asas principais (Kellner et al. 2009), o que pode ter proporcionado vantagens predatórias, aerodinâmicas e talvez, até mesmo termoregulatórias (Kellner et al., 2009; Witton, 2003).

Os inúmeros pterossauros que apresentavam cristas cranianas, tal como a crista sagital pré-mandibular de *C. dobruskii*. Para evidenciar a coloração dessa estrutura, nos pautamos na pesquisa de Pinheiro et al. (2019), a qual se constatou que a base da crista de um táxon irmão de *C. dobruskii*, *Tupandactylus imperator*, apresentava eumelaninas preservadas em seu registro fóssil. Portanto, a base da crista desse pterossauro era escura, com tonalidades que variam do preto ao marrom escuro, a qual adotamos em nossa representação da base anterior da crista de *C. dobruskii* por razões de parentesco evolutivo (Manzig et al., 2014; Pinheiro et al., 2019; Pêgas, Holgado e Leal, 2019). Além disso, as porções de crista óssea eram vascularizadas, como mencionado por Pegas et al. (2018).

Alguns registros de *C. dobruskii* indicam que houve competitividade interespecífica com outras espécies, como marcas de predação (Araujo et al., 2019), embora ainda não se saiba de qual espécie a mordida é proveniente. Nesse contexto, para fins de prováveis adaptações de sobrevivência, representamos *C. dobruskii* com uma coloração críptica, a qual resume a provável camuflagem do pterossauro no deserto a fim de evitar possíveis predadores. As tonalidades empregadas, portanto, assemelham-se a areia presente nesse deserto, que segundo Kellner et al. (2019) variam do marrom-avermelhado ao cinza-arroxeadado.

Os pterossauros, assim como no espécime estudado, apresentaram três conjuntos de membranas que compunham: um entre o pulso e o ombro (o *propatagium*); a membrana principal de vôo entre o braço, dedo da asa, corpo e membro posterior (*braquiopatagium*); e outro entre as pernas (*uropatagium*). A histologia dessas estruturas era composta de três camadas que a tornava consideravelmente maleável: as actinofibrilas (longas fibras resistentes que irradiam dos ossos da asa em direção às

bordas distal e posterior da membrana alar), vastas fibras musculares e uma extensa rede de extensa rede de vasos sanguíneos e fibras musculares (Frey et al. 2003). As actinofibrilas, por se disporem mais superficialmente, foram representadas na reconstrução de *C. dobruskii* por leves traços horizontais das membranas alares (figura 35).



Figura 5. Reconstrução do tegumento de *C. dobruskii*. Fonte: Ilustração digital/paleoarte por Beatriz Grigio Bornia.

Aspectos paleoambientais, paleobiológicos e história natural

A representação do paleoambiente desértico ao qual *C. dobruskii* foi registrado consiste na última etapa da elaboração da paleoarte, acompanhada das suas interações paleoecológicas. Nesse contexto, o ambiente foi descrito por Manzig et al., 2014 como uma zona úmida interdunal, cuja areia teria tonalidades que variam do marrom-avermelhado ao cinza-arroxeadado (Kellner et al., 2019; Alves, Guizellini e Vidotti, 2019), e assim retratado na paleoarte desenvolvida por este trabalho.

A maioria dos fósseis registrados no sítio paleontológico de Cruzeiro do Oeste foi encontrada isolada, muito poucos podem ser atribuídos ao mesmo indivíduo (Manzig et al., 2014; Simões et al., 2015). Em termos de interpretações paleoecológicas, o estado desarticulado do material sugere que pterossauros e dinossauros morreram em torno de um oásis, com seu esqueleto exposto por algum tempo que levou à desarticulação, e depois se acumulou devido a eventos episódicos de alta energia, como tempestades no deserto (Kellner et al. 2019).

Os fósseis encontrados nesses leitões ósseos demonstram estreita relação (Simões et al., 2015). Contudo, os registros de *Keresdrakon vilsoni* e *Berthasaura leopoldinae* são os mais raros entre as espécies (Kellner et al. 2019). Referir ossos isolados a um táxon específico pode ser difícil, assim como distinguir características diagnósticas de características ontogenéticas, o que é um problema não restrito aos pterossauros (Kellner et al., 2019). Devido à semelhança morfológica dos elementos pós-cranianos dos grupos de pterossauros em geral, é possível que surjam dificuldades na separação de indivíduos maiores (sub-adultos) de *Caiuajara dobruskii* dos menores (juvenis) de *Keresdrakon vilsoni* (Kellner et al., 2019). Por esse motivo, representamos apenas *C. dobruskii*, *Torukjara bandeirae*, *Vespersaurus paranaensis* e *Gueragama sulamericana* na paleoarte, visto que há maiores evidências de sua coexistência na referida paleobiota (Manzig et al., 2023; Langer et al., 2019; Kellner et al., 2019).

Quando consideramos os registros de plantas, o oásis Goio-Erê provavelmente abrigou alguma vida vegetal, embora fósseis de plantas ainda sejam desconhecidos (Simões et al., 2015). Nesse contexto, buscamos representar uma vegetação similar àquelas apresentadas tipicamente em locais áridos, tomando como exemplo referencial a planta perene sul-americana *Festuca orthophylla* Pilger, 1898 (paja brava) e a gimnosperma do deserto da Namíbia *Welwitschia mirabilis* Hokker 1959.

Após a coleta dos dados anatômicos, paleobiológicos, paleoambientais e história natural de *C. dobruskii*, foram feitos esboços no *Photoshop* para o estudo das poses do pterossauro, seguindo a anatomia aqui previamente estudadas (figura 6). Assim, foi possível escolher quais representações seriam mais didáticas de se apresentar na paleoarte, além de facilitar a composição de posicionamento da obra.

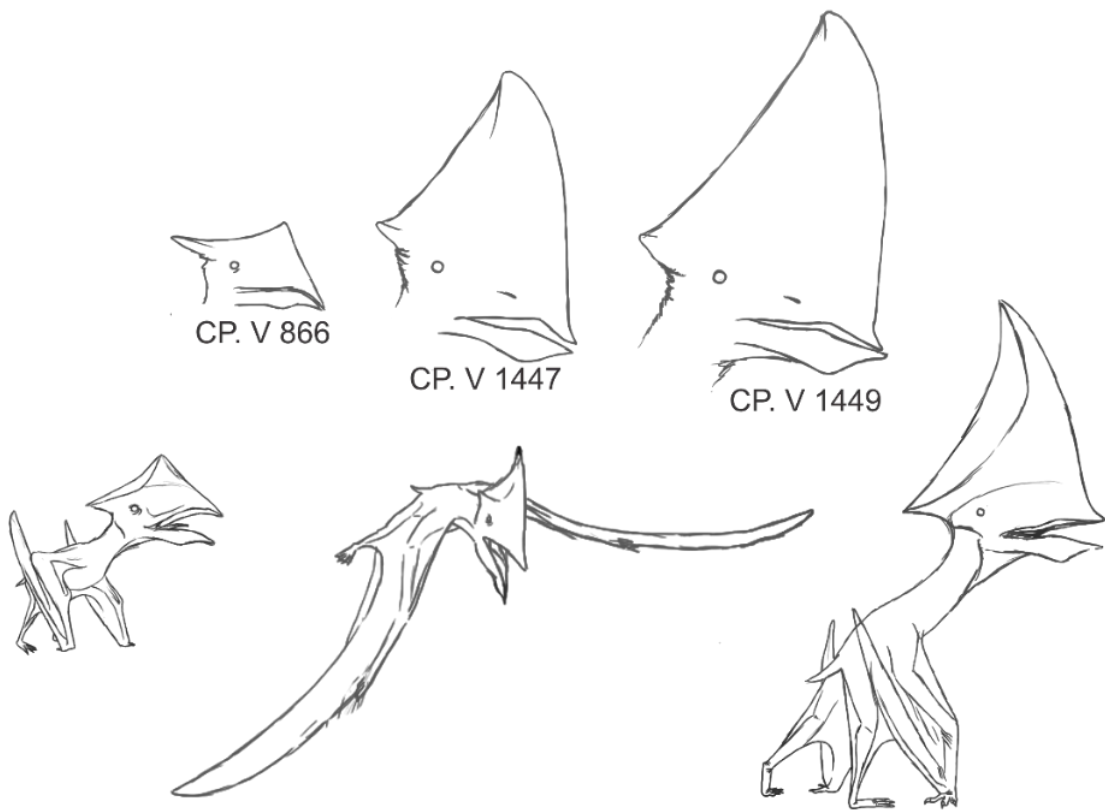


Figura 6. Esboços para estudo de poses e ontogenia de *Caiuajara dobruskii*. Fonte: Ilustração digital/paleoarte por Beatriz Grigio Borna.

Após a etapa de esboços, os espécimes representados foram posicionados em um fragmento do paleoambiente anteriormente descrito. Posteriormente, foi realizada a pintura, bem como o emprego de luz, sombra e profundidade, concluindo o processo de elaboração da paleoarte (figura 7).



Figura 7. Fragmento de paleoambiente desértico do Cretáceo Superior do Paraná. Aqui, é representando a coexistência das espécies *Caiuajara dobruskii*, *Vespersaurus paranaensis* e *Gueragama sulamericana*.

Fonte: Ilustração digital/paleoarte por Beatriz Grigio Borna.

Considerações finais

A descoberta do *Caiuajara dobruskii* em Cruzeiro do Oeste representa um marco significativo na paleontologia brasileira e mundial. Este achado não só enriquece a biodiversidade dos pterossauros conhecida no Brasil, mas também fornece *insights* valiosos sobre a distribuição geográfica e a ecologia desses répteis voadores durante o Cretáceo. A identificação de uma nova espécie de tapejarídeo em território brasileiro sublinha a importância das formações geológicas locais na compreensão da história evolutiva dos pterossauros.

A análise dos fósseis de *C. dobruskii* revelou detalhes impressionantes sobre a anatomia e o comportamento desses animais. Suas cristas proeminentes e rostros curtos indicam adaptações específicas que provavelmente estavam ligadas à comunicação visual, seleção sexual e forrageamento. Essas características distintivas destacam a complexidade e a diversidade morfológica dentro dos Tapejaridae, sugerindo que a evolução dos pterossauros foi influenciada por uma variedade de pressões ambientais e ecológicas.

Além disso, a localização dos fósseis na Formação Goio-Erê sugere que os tapejarídeos ocupavam uma variedade de habitats, incluindo áreas desérticas. Este ambiente particular, com suas condições áridas, oferece um contexto único para estudar como esses pterossauros adaptaram suas estratégias de sobrevivência e reprodução. A paleoecologia de *C. dobruskii*, portanto, não apenas amplia nosso conhecimento sobre os pterossauros, mas também sobre os ecossistemas do Cretáceo no sul do Brasil.

A reconstrução paleoartística de *C. dobruskii*, baseada em evidências anatômicas de seus registros, traz à vida um retrato vívido desses antigos habitantes dos céus do Mesozoico Sulamericano. Essas representações são ferramentas valiosas tanto para a ciência quanto para a educação, ajudando a comunicar descobertas científicas ao público de maneira visual e acessível. Ao imaginar esses pterossauros em seu ambiente natural, o público não-especializado se encontra diante da oportunidade de adquirir uma compreensão mais profunda de sua biologia e de seu papel nos ecossistemas pré-históricos.

Em suma, a descoberta e a descrição do *Caiuajara dobruskii* são testemunhos da riqueza paleontológica do Brasil e da importância contínua da pesquisa em paleontologia. Cada novo fóssil encontrado contribui para a construção de um quadro mais completo da vida no passado, revelando a complexidade e a beleza da evolução biológica.

Referências bibliográficas

- Aires, ASS., Kellner, AWA., Müller, RT., Da Silva, LR., Pacheco, CP., Dias-Da-Silva, S. 2013. New postcranial elements of the Thalassodrominae (Pterodactyloidea, Tapejaridae) from the Romualdo Formation (Aptian–Albian), Santana Group, Araripe Basin, Brazil. *Paleontology*. 57 (2): 343-355.
- Alves, EF, Guizellini, VS., Vidotti, AP. 2019. Aspectos históricos dos achados do Bone bed de pterossauros do Grupo Caiuá, Neocretáceo da bacia Bauru, em Cruzeiro do Oeste - Paraná. *Geomae*, Campo Mourão. 10(2): 49-62.
- Andres, B., Ji, Q. 2006. A new species of *Istiodactylus* (Pterosauria, Pterodactyloidea) from the Lower Cretaceous of Liaoning, China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26: 70–78.
- Andres, B., Langston, W. 2021. Morphology and taxonomy of *Quetzalcoatlus* Lawson 1975 (Pterodactyloidea: Azhdarchoidea). *Journal of Vertebrate Paleontology*. 41 (1): 46-202.
- Andres, B., Myers, TS. 2012. Lone Star Pterosaurs. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*. 103(3–4): 383–398.
- Araújo, EV., Bantim, RAM., Holgado, B., Sayão, JM., Weinschütz, LC., Kellner, AWA. 2023. Osteohistological characterization and ontogeny of *Caiuajara dobruskii* (Pterosauria, Pterodactyloidea, Tapejaridae). *Historical Biology*, 1-16.
- Averianov, AO. 2013. Reconstruction of the neck of *Azhdarcho lancicollis* and lifestyle of azhdarchids (Pterosauria, Azhdarchidae). *Paleontological Journal*, 47: 203–209.
- Bakhurina, NN., Unwin, DM. 1995. The evidence for 'hair' in *Sordes* and other pterosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 15: 17 - 17.
- Basilici, G., Sgarbi GN., Dal’bó PFF. 2012. A Sub-bacia Bauru: um sistema continental entre deserto e cerrado. In: Hasui Y, Carneiro CDR, Almeida FFM, Bartorelli A, editors. *Geologia do Brasil*. São Paulo: Beca; Portuguese, 520–543.

- Batezelli, A., Ladeira FSB. 2016. Stratigraphic framework and evolution of the cretaceous continental sequences of the bauru, sanfranciscana, and parecis basins, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*. 65: 1–24.
- Bennett, SC. 2003. Morphological evolution of the pectoral girdle in pterosaurs: myology and function. In: Buffetaut E, Mazin JM, editors. Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs. *Geological Society Special Publication*, 217: 191–215.
- Canejo, L., Holgado, B., Weinschütz, LC., Ricetti, JHZ., Wilner, E., Kellner, AWA. 2022. Novel information on the cranial anatomy of the tapejarine pterosaur *Caiuajara dobruskii*. *PLOS ONE*. 17(12): e0277780.
- Claessens, LPAM., O'Connor, PM., Unwin, DM. 2009. Respiratory evolution facilitated the origin of pterosaur flight and aerial gigantism. *PLoS ONE*. 4 (2): e4497. <http://www.plosone.org/article/info:doi/10.1371/journal.pone.0004497>.
- Claessens LPAM. 2005. The evolution of breathing mechanisms in the Archosauria [Ph.D. thesis]. Cambridge: Harvard University.
- Fastnacht, M. 2005. The first dsungaripterid pterosaur from the Kimmeridgian of Germany and the biomechanics of pterosaur long bones. *Acta Palaeontologica Polonica*. 50 (2): 273–288.
- Fernandes, LA., Coimbra, AM. 2000. Revisão estratigráfica da parte oriental da Bacia Bauru (Neocretáceo). *Revista brasileira de Geociências*. 30: 4, 717–728.
- Frey, E., Martill, DM., 1998. Soft tissue preservation in a specimen of *Pterodactylus kochi* (Wagner) from the Upper Jurassic of Germany. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Abhandlungen Band*. 210(3): 421–441
- Frey, E., Tischlinger, H., Buchy, MC., Martill, D. 2003. New specimens of Pterosauria (Reptilia) with soft parts with implication for pterosaurian anatomy and locomotion. *Geological Society London. Special Publications*. 217 (1): 233-266.
- Ghilardi RP., Ribeiro, RNS., Elias, FA. 2007. Paleodesign: uma nova proposta metodológica e terminológica aplicada à reconstituição em vida de espécies fósseis.

Paleontologia: Cenários de vida. In *XX Congresso Brasileiro de Paleontologia*. 2, 61-70.

Henderson, DM. 2017. Using three-dimensional, digital models of pterosaur skulls for the investigation of their relative bite forces and feeding styles. *Geological Society*. London, Special Publications. 455 (1): 25–44.

Kellner AWA. 1994. Remarks on pterosaur taphonomy and paleoecology. *Acta Geologica Leopoldensia*. 39 (1):175–189.

Kellner AWA. 2003. Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group. *Geological Society*. 217 (1): 105-137.

Kellner AWA. 2004. Chapter 2: The Ankle Structure of Two Pterodactyloid Pterosaurs from the Santana Formation (Lower Cretaceous), Brazil, *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 285: 25-35.

Kellner, AWA. 2013. New information on the Tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea) and discussion of the relationships of this clade. *Ameghiniana*, 41 (4): 521-534.

Kellner, AWA, Caldwell, MW., Holgado, B., Vecchia, FMD., Nohra, R., Sayão, JM., Currie, PJ. 2019. First complete pterosaur from the Afro-Arabian continent: insight into pterodactyloid diversity. *Scientific Reports*. 9 (1): 17875.

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

Kellner AWA., Campos DA. 2007. Short note on the ingroup relationships of the Tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea). *Boletim do Museu Nacional, Nova Série, Rio de Janeiro-Brasil*. 75: 1-14.

Kellner, AWA., Weinschütz, LC., Holgado, B., Bantim, RAM., Sayão, JM. 2019. A new toothless pterosaur (Pterodactyloidea) from Southern Brazil with insights into the paleoecology of a Cretaceous desert. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 91 (2).

Langer, MC., de Oliveira Martins, N.; Manzig, PC., de Souza Ferreira, G.; de Almeida Marsola, JC., Fortes, E.; Lima, R., Sant'ana, LCF., da Silva Vidal, L., da Silva

- Lorençato, RH.; Ezcurra, MDE. 2019. A new desert-dwelling dinosaur (Theropoda, Noasaurinae) from the Cretaceous of south Brazil. *Scientific Reports*. 9 (1): 9379.
- Manzig, PC., Kellner, AWA., Weinschütz, LC., Fragoso, CE., Vega, CS., Guimarães, GB., Godoy, LC., Liccardo, A, Ricetti, JHC., Moura, CC. 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.
- Martill DM., Naish D. 2006. Cranial crest development in the azhdarchoid pterosaur *Tupuxuara*, with review of the genus and tapejarid monophyly. *Palaeontology*, 49: 925-941.
- Meijer, HJM., Van Der Meij, MME., Van Waveren, I., Weldmeijer, AJ. 2007. Linking skull morphology to feeding in Tapejaridae: adaptations to frugivory in Tapejara wellnhoferi. In *3rd International Meeting on Pterosaurs*, Bavaria State Collection for Palaeontology, Munich.
- Menegazzo, MC., Catuneanu, O., Chang, HK. 2016. The South American retroarc foreland system: the development of the Bauru Basin in the back-bulge province. *Marine and Petroleum Geology*. 73: 131 - 156.
- Naish, D., Witton, M. P., Martin-Silverstone, E. 2021. Powered flight in hatchling pterosaurs: evidence from wing form and bone strength. *Science Reports*, 11, 13130.
- Osi, A., Weishampel, DB., Jianu, CM. 2005. First evidence of azhdarchid pterosaurs from the Late Cretaceous of Hungary. *Acta Palaeontologica Polonica*. 50 (4): 777-787.
- Pêgas RV., Holgado B., Leal MEC. 2019. On *Targaryendraco wiedenrothi* gen. nov. (Pterodactyloidea, Pteranodontoidea, Lanceodontia) and recognition of a new cosmopolitan lineage of Cretaceous toothed pterodactyloids. *Historical Biology*. 33 (8): 1266-1280. doi: 10.1080/08912963.2019.1690482.
- Pêgas RV., Leal MEC., Kellner AWA. 2016. A basal tapejarine (Pterosauria; Pterodactyloidea; Tapejaridae) from the Crato Formation, Early Cretaceous of Brazil. *PLOS ONE*. 11 (9): e0162692. doi: 10.1371/journal.pone.0162692.

- Pêgas RV., Costa, FR., Kellner, AWA. 2018. New information on the osteology and a taxonomic revision of the genus *Thalassodromeus* (Pterodactyloidea, Tapejaridae, Thalassodrominae). *Journal of Vertebrate Paleontology*. 38(2):e1443273.
- Pêgas RV, Holgado B, Leal MEC. 2019. On *Targaryendraco wiedenrothigen*. nov. (Pterodactyloidea, Pteranodontoidea, Lanceodontia) and recognition of a new cosmopolitan lineage of Cretaceous toothed pterodactyloids. *Historical Biology*, 33(8):1266–1280.
- Pêgas, RV., Leal, MEC., Kellner, AWA. 2016. A basal tapejarine (Pterosauria; Pterodactyloidea; Tapejaridae) from the cratoformation, Early Cretaceous of Brazil. *PLOS ONE*, 11 (9): e0162692.
- Pinheiro, F. L., Liparini, A., Schultz, C. 2014. Was *Tapejara wellnhoferi* (Pterosauria: Pterodactyloidea) Really Frugivorous? *Journal of Paleontology*. Program and Abstracts 205.
- Prondvai, E., Hone, DWE. 2008. New models for the wing extension in pterosaurs. *Historical Biology*, 20 (4): 237-254.
- Ribeiro, RNS. 2009. A intervenção do design na paleontologia. Projeto de Conclusão de Curso de Desenho Industrial com habilitação em Programação Visual, do Campus de Bauru - UNESP.
- Simões, T. R., Wilner, E., Caldwell, M. W., Weinschütz, L. C., Kellner, A. W. A. 2015. A stem acrodontan lizard in the Cretaceous of Brazil revises early lizard evolution in Gondwana. *Nature Communications*, 6: 8149.
- Tokita, M. 2015. How the pterosaur got its wings. *Biological Reviews*. 40(9): 1163-1178.
- Unwin, DM. 2003. On the phylogeny and evolutionary history of pterosaurs. *Geological Society*, London, Special Publications 217: 139–190.
- Unwin, DM., Lü, J. 1997. On *Zhejiangopterus* and the relationships of pterodactyloid pterosaurs. *Historical Biology*. 12: 199–210.

Wellnhofer, P. 1991a. The Illustrated Encyclopedia of Pterosaurs. *New York: Barnes and Noble Books*. p. 132. ISBN 0-7607-0154-7.

Witmer, LM., Chatterjee, S., Franzosa, J, Rowe, T. 2003. Neuroanatomy of flying reptiles and implications for flight, posture and behaviour. *Nature*, 425: 950–953.

Witton, MP. 2008. A new approach to determining pterosaur body mass and its implications for pterosaur flight. *Zitteliana*, B28: 143–159.

Witton, MP. 2010. *Pteranodon* and beyond: The history of giant pterosaurs from 1870 onwards. *Geological Society London*, 343 (1): 313-323.

Witton, MP. 2013. Pterosaurs: Natural History, Evolution, Anatomy. *Princeton University Press*, 291 p. ISBN 0691150613.

Witton, MP., Habib, MB. 2010. On the Size and Flight Diversity of Giant Pterosaurs, the Use of Birds as Pterosaur Analogues and Comments on Pterosaur Flightlessness. *PLOS ONE*, 5 (11).

CAPÍTULO 7

Potencialidades, lacunas e impacto do *blog paleozoology.com.br* como ferramenta de Divulgação Científica digital

Beatriz Grigio Bornia^{1,2}, Carlos Roberto dos Anjos Candeiro^{2,3}, Bernardo Javier Gonzales Riga⁴, Rogério Pereira Bastos⁵

Mestranda do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, Universidade Federal de Goiás, Instituto de Ciências Biológicas, *Campus* Samambaia, Goiânia, GO, Brasil.

² Laboratório de Paleontologia e Evolução, Curso de Geologia, *Campus* Aparecida de Goiânia, GO, Brasil.

³ Professor Associado IV, Universidade Federal de Goiás, Curso de Geologia, *Campus* Aparecida de Goiânia, GO, Brasil.

⁴ Professor Adjunto, Universidade Federal de Goiás, Laboratório de Herpetologia, Programa de Pós-graduação em Biodiversidade Animal, *Campus* Samambaia, Goiânia, GO, Brasil

⁵ Professor Adjunto, Laboratorio y Museo de Dinosaurios de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza, Argentina

Resumo

A compreensão de temas científicos ainda é deficiente para uma parcela significativa da população, em grande parte devido ao uso excessivo de terminologia especializada, pouco familiar ao público geral. A abordagem predominantemente técnica, em detrimento da explicativa, impede a assimilação adequada dos conteúdos científicos. Uma estratégia empregada para mitigar essa dificuldade é a Divulgação Científica, que visa apresentar temas científicos utilizando uma linguagem simplificada. Nesse contexto, o presente trabalho objetiva elucidar temas da paleontologia para o público não especializado através do *blog paleozoology.com.br*, implementado ao Laboratório de Paleontologia e Evolução (Labpaleoevo) da Universidade Federal de Goiás (UFG). Os *posts* integrados ao *blog* são compostos de textos explicativos, objetivos e informativos, além de serem acompanhados de paleoartes que compilam essas informações através da linguagem visual. Os *posts* abordados no *blog* foram classificados da seguinte forma: “Paleontologia” e “Espécies”. Em “Paleontologia”, foram abordados temas de curiosidade geral, como “O que é Paleontologia?”, “Paleontologia x Arqueologia: Qual a diferença?” e “Desbravando os céus: Quem foram os Pterossauros?”. Já em “Espécies”, foram discutidas as espécies de Pterosauria: *Rhamphorhynchus longicaudus* Munster 1839; *Pteranodon longiceps* Marsh 1876; *Anhanguera piscator* Kellner e Tomida 2000; *Pterodaustro guinazui* Bonaparte 1970; e

Caiuajara dobruskii Manzig *et al.*, 2014. Os dados de acesso foram posteriormente analisados através do *plugin GoogleAnalytics*. O critério de seleção para essa espécie foi o estado ótimo de preservação tridimensional desses registros fósseis. O alcance obtido após um ano do desenvolvimento do *blog* e das postagens envolveu o público-alvo previamente proposto, isto é, jovens brasileiros, além da maior parte dos usuários com gêneros especificados pelo perfil do *Google* serem femininos. As taxas de cliques obtidas destacaram, assim como levantado na hipótese inicial, que o *blog* atua como uma boa ferramenta de divulgação científica, principalmente por ser gratuito e livre do crivo das grandes mídias, o que permite que qualquer um possa criá-lo e discordar sobre quaisquer assuntos que julgue pertinentes. Desta forma, a divulgação científica da paleontologia através de um veículo digital torna acessível o conhecimento desenvolvido por essa ciência, como parte de uma cultura social.

Palavras-chave: Paleontologia, Divulgação científica, Pterosauria, Fósseis.

Abstract

Understanding of scientific topics is still deficient for a significant portion of the population, largely due to the excessive use of specialized terminology that is unfamiliar to the general public. The predominantly technical approach, to the detriment of the explanatory one, prevents the adequate assimilation of scientific content. One strategy used to mitigate this difficulty is Scientific Dissemination (SC), which aims to present scientific topics using simplified language. In this context, the present work aims to elucidate themes of paleontology for the non-specialized public through the *blog paleozoology.com.br*, implemented at the Laboratory of Paleontology and Evolution (Labpaleoevo) at the Federal University of Goiás (UFG). The posts integrated into the *blog* are made up of explanatory, objective and informative texts, in addition to being accompanied by paleoarts that compile this information through visual language. The posts covered on the *blog* were classified as follows: “Paleontology” and “Species”. In “Paleontology”, topics of general curiosity were covered, such as “What is Paleontology?”, “Paleontology x Archeology: What’s the difference?” and “Braving the skies: Who were the Pterosaurs?”. In “Species”, the species of Pterosauria were discussed: *Rhamphorhynchus longicaudus* Munster 1839; *Pteranodon longiceps* Marsh

1876; *Anhanguera pescator* Kellner and Tomida 2000; *Pterodaustro guinazui* Bonaparte 1970; and *Caiuajara dobruskii* Manzig et al., 2014. The access data was subsequently analyzed using the GoogleAnalytics plugin. The selection criterion for this species was the optimal state of three-dimensional preservation of these fossil records. The reach obtained after one year of developing the blog and posts involved the previously proposed target audience, that is, young Brazilians, in addition to the majority of users with genders specified by the Google profile being female. The CTR rates obtained highlighted, as raised in the initial hypothesis, that the blog acts as a good scientific dissemination tool, mainly because it is free and free from the scrutiny of large media, which allows anyone to create it and disagree. on any matters it deems pertinent. In this way, the scientific dissemination of paleontology through a digital vehicle makes the knowledge developed by this science accessible, as part of a social culture.

Keywords: Paleontology, Scientific dissemination, Pterosauria, Fossils.

Introdução

A ciência é considerada um dos pilares fundamentais diante da sociedade globalizada e gradualmente mais tecnológica atualmente, sendo essencial para a formação de cidadãos informados sobre os eventos mundiais (Santos, 2013). O conhecimento científico pode ser visto como uma acumulação de saberes que gera um "produto", onde esse conhecimento se manifesta tanto no processo, que envolve a experiência, quanto no produto final, a qual consiste na organização lógica do saber adquirido (Caregnato e Sousa, 2010). A sedimentação do conhecimento científico, ou seja, o saber científico, é crucial para o desenvolvimento individual. Assim, o letramento científico tornou-se um termo importante, pois capacita os indivíduos a analisarem diversos temas, interagir com a cultura científica e participar de suas questões (Coccia, 2008).

Pesquisas do Programa Internacional de Avaliação de Alunos (PISA) e da UNESCO indicam que o Brasil tem um desempenho insatisfatório na disseminação do conhecimento científico, especialmente na educação básica. Este é um problema grave, pois a presença de indivíduos com letramento científico é vital para o desenvolvimento

da sociedade brasileira (Silva Neto, 2018). O ensino de ciências, com seus métodos, linguagens e conteúdo específicos, visa formar cidadãos completos, críticos, ativos e responsáveis socialmente. Desde os primeiros anos de escolarização, as crianças estão em constante formação cidadã, por meio de suas interações sociais e com o ambiente em que vivem (Albagli, 1996).

A Divulgação Científica (DC) é um recurso alternativo ao ensino de ciências, utilizado principalmente para contextualizar e disseminar as atualizações dos processos de pesquisa e seus resultados. Sua relevância reside no fato de que os aspectos científicos impactam diversas camadas da sociedade e refletem no progresso comunitário. Portanto, a ciência não deve ser vista como uma construção isolada, mas como um conjunto de esforços com impacto sociocultural (Lordêlo e Porto, 2012).

Embora a DC possa não ser considerada parte inerente do processo científico, ela é fundamental para a inclusão social, ao tornar a produção científica acessível a um público não especializado (Lordêlo e Porto, 2012). A DC simplifica conceitos científicos, facilitando sua compreensão pela sociedade. A divulgação científica envolve a tradução de uma linguagem especializada para alcançar um público mais amplo (Albagli, 1996). Dessa forma, entende-se que os temas científicos são importantes para a população em geral e devem ser apresentados de forma compreensível para garantir a integração desse conhecimento na sociedade. Nesse contexto, o acesso à informação é um elemento de poder, pois a sua ausência tende a manter os indivíduos em uma condição de ignorância, favorecendo grupos dominantes na sociedade (Caregnato e Sousa, 2010). Essa situação pode restringir as ações do indivíduo, impedindo-o de combater desigualdades e exercer plenamente seus direitos em uma sociedade democrática. A ciência, portanto, tem um papel crucial em promover o progresso e apoiar a luta de grupos oprimidos (Albagli, 1996), embora isso não ocorra sem desafios.

Historicamente, há uma negligência em relação a determinados grupos desfavorecidos, inclusive na ciência, a exemplo do reconhecimento e incentivo da participação feminina na ciência, por muito tempo negligenciada (Caseira e Magalhães, 2019). Assim, a DC pode ser uma base para fornecer conhecimento aos indivíduos, capacitando-os para tomar decisões informadas. O contato com o contexto científico e seus conhecimentos pode tornar o indivíduo mais criticamente informado e consciente do impacto de suas escolhas (Lordêlo e Porto, 2012).

Entender o papel da ciência na sociedade pode influenciar o exercício de direitos fundamentais, como o voto. A relação entre ciência e política ocorre porque, ao compreender a importância da ciência e seu impacto no cotidiano, o indivíduo pode reavaliar suas escolhas eleitorais. A falta de informação também contribui para o crescimento de movimentos anti-ciência, pois, ao não compreender conceitos científicos, muitos ignoram os fatos e os consideram inventados, o que também influencia os resultados eleitorais (Caseira e Magalhães, 2019).

Reconhecendo a importância da ciência na sociedade, é essencial que conhecimentos específicos sejam discutidos com o público em geral, e não apenas em ambientes acadêmicos. Isso pode ser realizado através de meios de comunicação, como a *internet*. Os meios digitais abriram novos caminhos para a aquisição de informações, potencializando sua difusão em escala global (Wilcox et al., 2016). O uso de dispositivos acessíveis, como celulares, promove a democratização da informação, permitindo a obtenção de conteúdos educacionais fora do ambiente escolar (Wilkins, 2008).

Discutir Divulgação Científica no século XXI sem mencionar a internet é ignorar uma ferramenta crucial, visto que a ciência foi inserida nesse espaço para ser disseminada (Batts et al., 2008). Atualmente, existem formas de divulgar ciência que não eram possíveis até recentemente, quando as pesquisas eram restritas a laboratórios e periódicos especializados. O cenário científico mudou drasticamente com o advento da internet e das tecnologias da informação e comunicação (TIC). Hoje, cientistas e suas pesquisas podem buscar *feedback* e colaborações online, algo antes difícil de encontrar (Wilcox et al., 2016).

Os *blogs*, como um meio eletrônico que comunica informações ao público, tornaram-se uma ferramenta popular para que cientistas divulguem suas pesquisas em diversas áreas (Flores e Gomes, 2013). Com eles, os pesquisadores não dependem mais exclusivamente de jornalistas científicos ou da assessoria de suas universidades, podendo ser responsáveis pela divulgação de suas pesquisas para o público leigo. Para se expressar em um blog de DC, não é necessária uma extensa carreira científica, uma vez que esses papéis comumente são ocupados por iniciantes no meio acadêmico, culminando em uma via de conhecimento de mão dupla, a primeira para o divulgador científico, e a segunda para o público não-especializado. Além disso, qualquer pessoa,

seja cientista ou não, pode ler e comentar no *blog*, o que dissolve a hierarquia típica do meio científico, onde a ciência é compartilhada de forma horizontal. Isso transforma o *blog* em um espaço de reflexão e subjetividade para os estudantes (Flores e Gomes, 2013). Como afirmam Caregnato e Souza (2010), com base nos resultados de sua pesquisa:

Os dados obtidos permitem, ainda, inferir que apropriações dos blogs como meios de comunicação científica vêm sendo feitas não apenas por indivíduos vinculados à academia. Isto indica atmosfera de interesse da sociedade por questões que dizem respeito às práticas científicas, o que é corroborado pelo elevado índice de blogs de leigos encontrados nas áreas analisadas [...].

Os *blogs* podem ter sido fundamentais para o movimento atual de Divulgação Científica (DC) no Brasil (Caregnato e Sousa, 2010). O ambiente virtual, o uso de recursos visuais nos conteúdos e a obtenção de conhecimento através do entretenimento são grandes aliados educacionais, pois promovem um processo de ensino-aprendizagem mais envolvente (Wilcox et al., 2016). Considerando o contexto do ensino de ciências e a importância da DC para a sociedade, este trabalho teve como objetivo avaliar a eficácia do *blog paleozoology.com.br* como meio de divulgação científica digital, além de entender os motivos e a frequência com que o público geral busca esses conteúdos na *internet*.

Metodologia

1. Reconstrução paleoartística

Os *softwares* utilizados para a geração das imagens deste projeto englobam *Adobe Photoshop* e *Adobe Illustrator*. Todos os esboços, ilustrações e modelagens foram feitos com o uso de uma mesa digitalizadora *Wacom Intuos Pro*.

O *Adobe Photoshop* consiste em um programa para editar e compor imagens, aqui utilizados para projetar *sketchs* e estudos anatômicos (esqueleto, musculatura, tegumento) 2D. Já o *Adobe Illustrator* é um editor de gráficos vetoriais, empregado em nossa pesquisa para elaborar desenhos esquemáticos do esqueleto, bem como a elaboração das partes faltantes por anatomia comparada com seus parentes evolutivamente mais próximos.

As paleoartes utilizadas no *blog* foram confeccionadas através da reconstrução anatômica e paleobiológica proposta por Ghilardi et al. (2007), a qual deve, em um primeiro momento, gerar esboços do esqueleto, musculatura, tegumentos e volume corporal em vários ângulos, do meio interno para externo. A reconstrução deve ser minuciosa e pautada no(s) melhor(es) espécime(es) ou composição(ões) disponível(veís), assim propiciando representar o animal quando em vida de forma mais verossímil possível (Paul, 1987).

Através de estudos das peculiaridades anatômicas do esqueleto, é possível observar detalhes da postura e locomoção dos organismos, fundamentando-se para isso em restrições físicas e princípios biomecânicos (Vidal et al. 2020; Manucci e Romano, 2022). Já a reconstituição dos músculos é feita a partir das cicatrizes de inserção destes nos ossos e anatomia muscular comparada, cujo resultado final fornece volume ao indivíduo (Guilardi et al., 2007).

Em um segundo momento, considerarmos as relações filogenéticas pautadas na taxonomia do organismo, surgem maiores possibilidades da descrição fisiológica, da aparência e comportamento do animal em questão (Guilardi et al., 2007). Estes aspectos também podem ser recuperados no registro fóssil, ao qual podem exibir detalhes estruturais de tecidos moles, pelos, penas e até mesmo padrões de interação como alimentação, reprodução e disputas por território (Augusta, 2013; Martine e Ricardi-Branco, 2017).

A etapa seguinte envolve a comparação anatômica do animal a ser reconstruído com seus análogos modernos. A analogia resultante promove a possibilidade de inferir a presença de caracteres e comportamentos no organismo extinto, se utilizando de comparação com parentes vivos ou animais relacionados com função ecológica similar.

Segundo Guilardi et al., 2017 ao reconstruir um organismo fóssil, é essencial considerar o contexto ecológico de toda a assembléia fossilífera associada, isto é, os demais fósseis registrados e datados no mesmo local. Elementos paleoambientais (clima, vegetação, estrutura trófica) são igualmente essenciais na composição da reconstrução paleoecológica, dado que contextualizam visualmente a interação entre ambiente e biota.

Nesse contexto, obtém-se um resultado embasado e suficientemente verossímil às descrições paleontológicas, bem como visualmente informativas ao público não-especializado. Assim, a paleoarte se torna uma ferramenta de divulgação científica, possibilitando resultados positivos de acessibilidade de conhecimento científico.

2. Programação do blog e publicação dos posts

O blog de divulgação científica *Paleozoology.com.br* (*paleozoology.com.br*) foi criado pelo *Wordpress*, um sistema de gerenciamento de conteúdo web *OpenSource* utilizado para a programação do blog e posts, enquanto a hospedagem foi feita através do provedor *Hostgator*. A formatação de itens (cabeçalho, título, corpo de postagens, entre outros) foi realizada através dos *plug-ins* *Elementor*, *Smart Slider 3*, *GoogleAnalytics* e *The hostgator plug-in*.

A tipografia empregada no blog corresponde à fonte *Ubuntu*, cuja ausência de serifas, fonte arredondada e curvas pouco acentuadas lhe conferem um estilo jovem, porém, acompanhado de facilidade de leitura devido a sua simetria e espessura. A paleta de cores aborda tonalidades tipicamente encontradas em algumas rochas arenosas contendo fósseis (vermelho-terra, #881600, e alaranjado terroso, #C16200), o céu onde pterossauros voavam (azul-celeste, #1282A2, e branco puro, #FEFEFE), o mar onde muitas espécies se alimentavam (azul-marinho, #232C33) (figura 1).

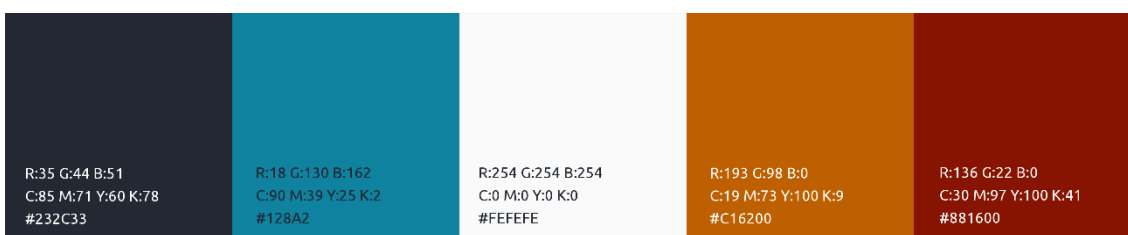


Figura 1. Paleta de cores do blog *paleozoology*, retratando tonalidades que remetem elementos associados aos fósseis e paleontologia. Fonte: Elaborado pela autora.

Os posts publicados no blog foram elaborados conforme postula Charaudeau (2008), onde, no âmbito da mídia digital, são abordadas condições de seriedade, emoção e consolidação, respectivamente associados à capacidade de captar a atenção (condição de emoção), informar (condição de seriedade) e sintetizar (condição de consolidação). Nesse contexto, é necessário emocionar o expectador e despertar seu interesse pelos

temas científicos, a fim de que deseje ler os textos e continue interessado. Para isso, foram empregadas estratégias de linguagem visual e textual que considerem seu desenvolvimento intelectual e seus interesses.

Os *posts* abordados no *blog* foram classificados da seguinte forma: “Paleontologia” e “Espécies”. Em “Paleontologia”, foram abordados temas de curiosidade geral, como “O que é Paleontologia?”, “Paleontologia x Arqueologia: Qual a diferença?” e “Desbravando os céus: Quem foram os Pterossauros?”. Já em “Espécies”, foram discutidas as espécies de Pterosauria: *Rhamphorhynchus longicaudus* Munster 1839; *Pteranodon longiceps* Marsh 1876; *Anhanguera piscator* Kellner e Tomida 2000; *Pterodaustro guinazui* Bonaparte 1970; e *Caiuajara dobruskii* Manzig *et al.*, 2014. O critério de seleção para essa espécie foi o estado ótimo de preservação tridimensional desses registros fósseis.

Além disso, o processo de criação dos *posts* seguiu a linha de desenvolvimento proposta na figura 2, composta por quatro etapas. Em um primeiro momento, é abordada uma apresentação, propiciando a interação direta com o leitor ao gerar curiosidades sobre o pterossauro em questão. Em seguida, realizamos uma descrição breve do histórico de encontro do registro desse fóssil, concretizando a contextualização do leitor quando a localidade do material.

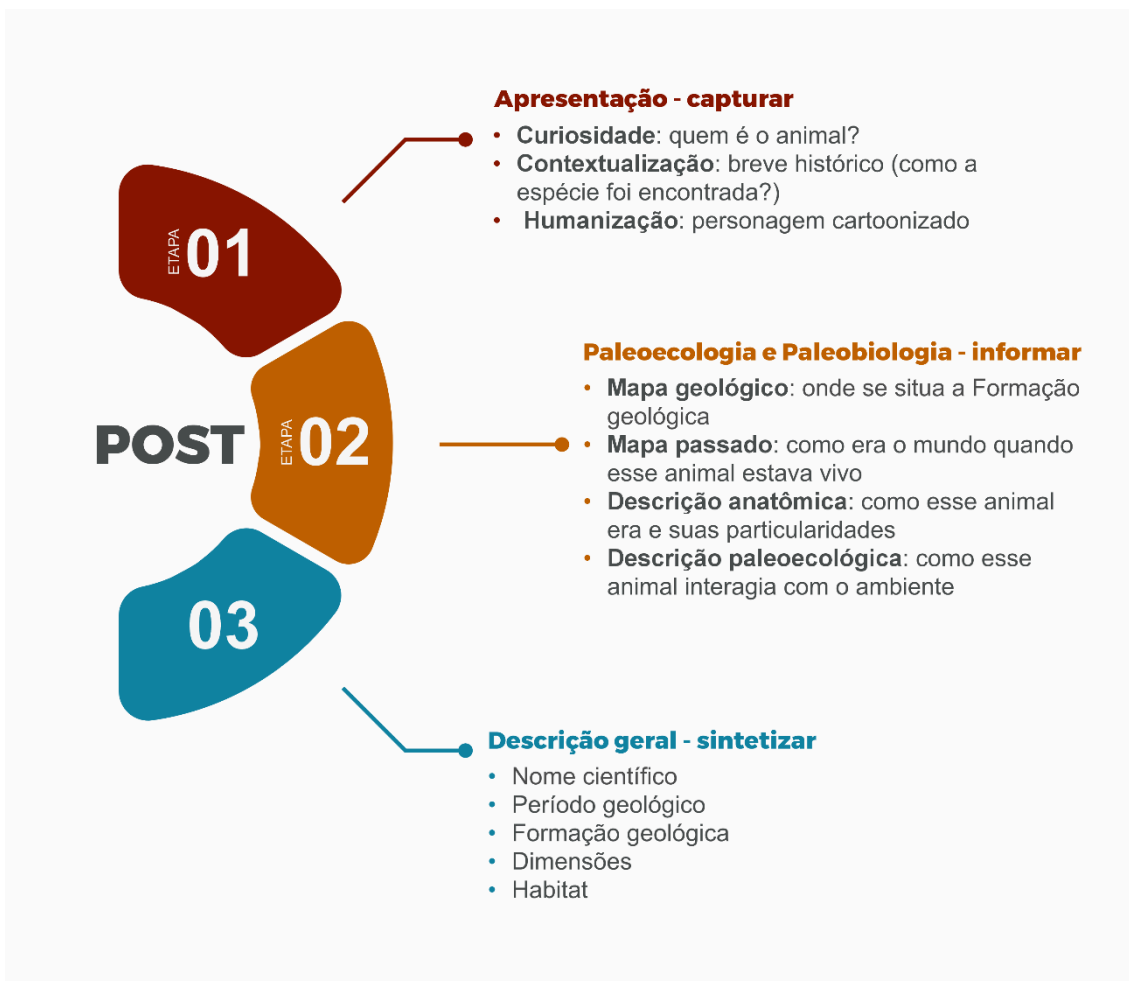


Figura 2. Processo de criação dos *posts* de divulgação científica digital que abordam espécies de Pterossauros. Cada etapa é fundamentada em prol de captar, informar e conscientizar o expectador a respeito da paleontologia. Fonte: Elaborado pela autora.

Ao longo dos *posts*, foram inseridos personagens dos respectivos pterossauros abordados, elaborados em estilo *cartoon* através do *software Adobe Illustrator*, a fim de propiciar humanização e interação com o leitor. Segundo Pereira e Gushiken (2017), a humanização por meio da construção da personagem refere-se à centralidade ocupada pela subjetividade retratadas no texto. Os personagens desenvolvidos estão dispostos na figura 3.

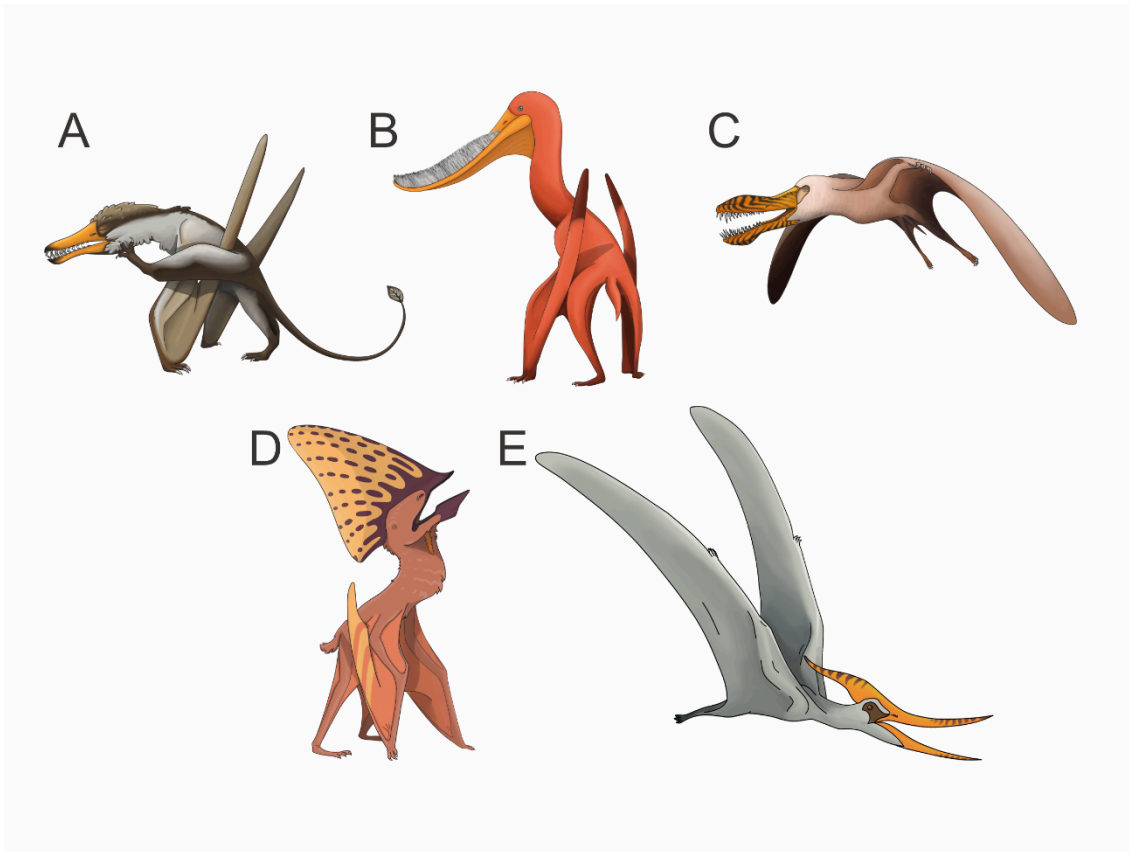


Figura 3. Personagens em estilo *cartoon* com base nos pterossauros abordados nos *posts*. Essas figuras propiciam a humanização e proximidade com o leitor. **A.** Ranfo, o *Rhamphorynchus longicaudus*; **B.** *Pterodaustro guinazui*; **C.** *Anhanguera piscator*; **D.** *Caiuajara dobruskii*; **E.** *Pteranodon longiceps*.

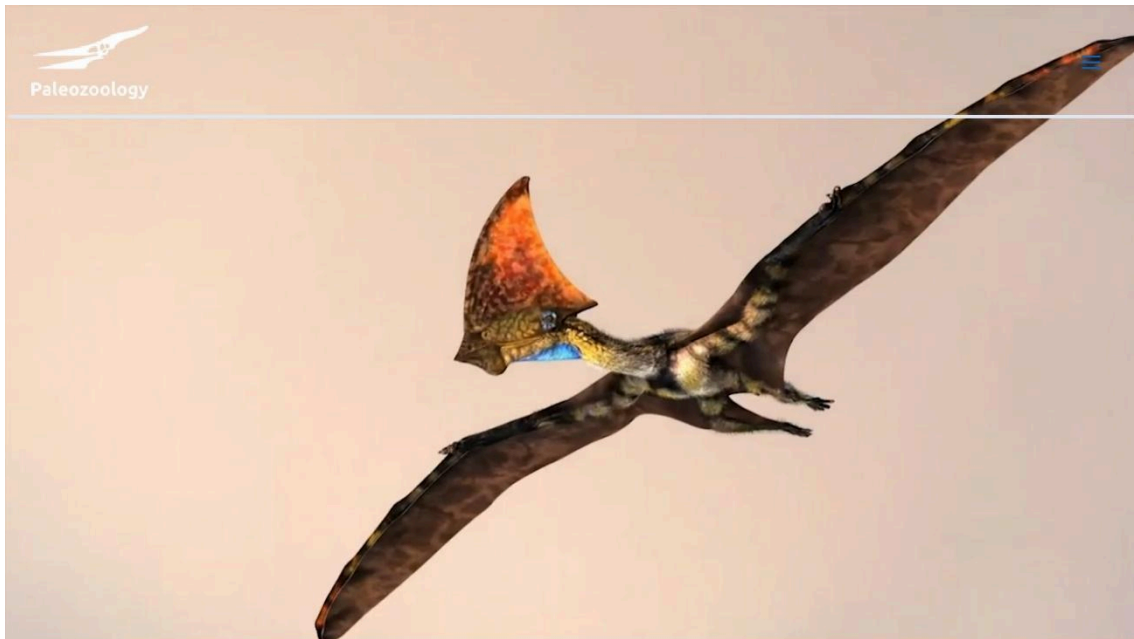
Fonte: Elaborado pela autora.

Com a aplicabilidade de ícones, figuras e um texto sintaticamente objetivo e de fácil linguagem, a *Search Engine Optimization*, otimização de mecanismos de busca (SEO) do *Google* é beneficiada. Desta forma, o *blog paleozoology* é impulsionado nas primeiras fileiras de pesquisa dessa ferramenta, possibilitando o maior engajamento e alcance do *blog*.

3. Elucidação do alcance e impacto do *blog*

O *blog* de divulgação científica *paleozoology.com.br* foi publicado em junho de 2023 (figura 36). Desde então, verificamos o acesso de visitantes através do *plug-in GoogleAnalytics* para *Wordpress*. Esta ferramenta possibilita registrar o alcance e impacto dos *posts* e do *blog* como um todo, através das impressões (quantidade de vezes que o *blog* foi acessado), CTR (*Click Through Rate*, ou taxa de cliques, isto é, a

porcentagem de impressões que resultaram em um clique), quantia de usuários por país, gênero dos usuários e idade.



Créditos da animação: Rodolfo Nogueira Soares Ribeiro

Bem-vindo ao *Paleozoology*!

Olá, muito prazer! Esse é o *Paleozoology*, seu site de informações sobre pterossauros e o mundo da paleontologia!

Aqui, você descobre as espécies de pteros até então conhecidas até seus hábitos de vida, como alimentação, ambiente em que viviam e até mesmo como seu corpo era adaptado para voar.

A propósito, sabia que os pteros foram os primeiros vertebrados a alçar voo? Ou que eles não eram dinossauros, como muitos acreditam?

Se você curtiu essas curiosidades, então venha navegar por nosso site e conhecer mais sobre os reis do céu do Mesozoico!



Figura 4. Menu inicial do *blog paleozoology*. Fonte: Elaborado pela autora.

4. Resultados

O blog de divulgação científica *paleozoology.com.br* foi publicado em junho de 2023. Desde então, verificamos o acesso de visitantes através do *plug-in GoogleAnalytics* para *WordPress*. As postagens, realizadas em junho de 2023, tiveram um total de 169 usuários, 1,3 mil impressões e uma CTR média de 5,5% (figura 5)

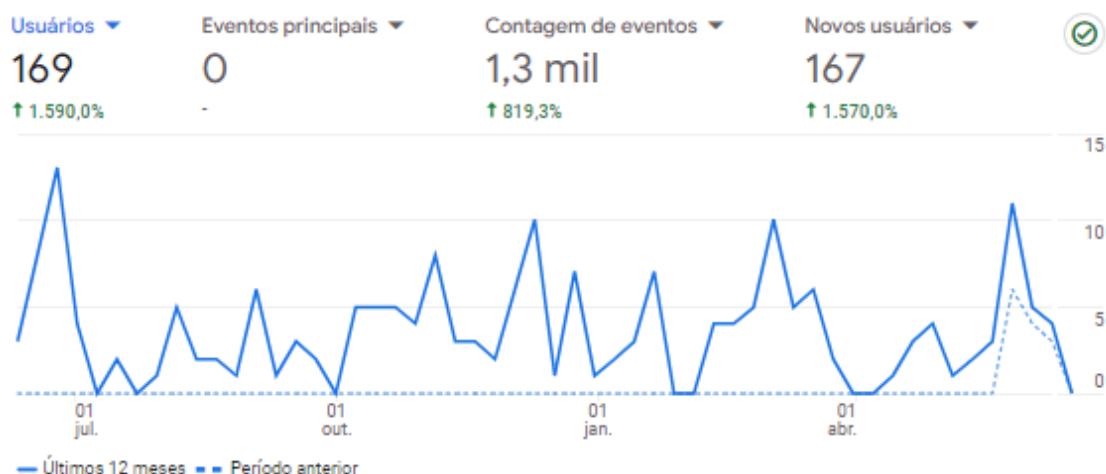


Figura 5. Acessos ao blog *Paleozoology* desde junho de 2023 até junho de 2024. Fonte: *Google Analytics*, junho de 2024.

Por padrão, o *Google Analytics* registra o levantamento demográfico da quantia de acessos ao blog de acordo com o país, gênero e idade dos usuários. Nesse contexto, os acessos foram, em sua maioria, realizados por brasileiros (130 usuários), seguida de americanos (25). Esse valor se deve, provavelmente, ao idioma português empregado na estruturação do blog, a qual confere melhores alcances em níveis nacionais (figura 6).



Figura 6. Quantidade de usuários que acessaram o *blog paleozoology* de acordo com cada país entre junho de 2023 e junho de 2024. Fonte: *Google Analytics*, junho de 2024.

Nos últimos anos, tem-se observado um aumento na presença feminina tanto na educação básica quanto no ensino superior (Wilcox et al., 2016). Conforme relatado pelo Instituto Nacional de Estudos e Pesquisas Educacionais Anísio Teixeira (INEP), com base nos dados do censo escolar de 2019, 56,7% das matrículas na educação profissional são ocupadas por mulheres. Ademais, segundo dados do INEP referentes ao censo de 2016, as mulheres constituem 57,2% dos estudantes matriculados em cursos de graduação. Nesse contexto, o interesse dos usuários do gênero feminino pelo *blog* também foi mais acentuado entre os usuários com gênero especificado no perfil do *Google*, correspondendo a 34 usuárias (figura 7). Além disso, 25 usuários são do gênero masculino, enquanto os demais (114), não possuem gênero especificado (*unknown*) segundo seus perfis do *Google*.

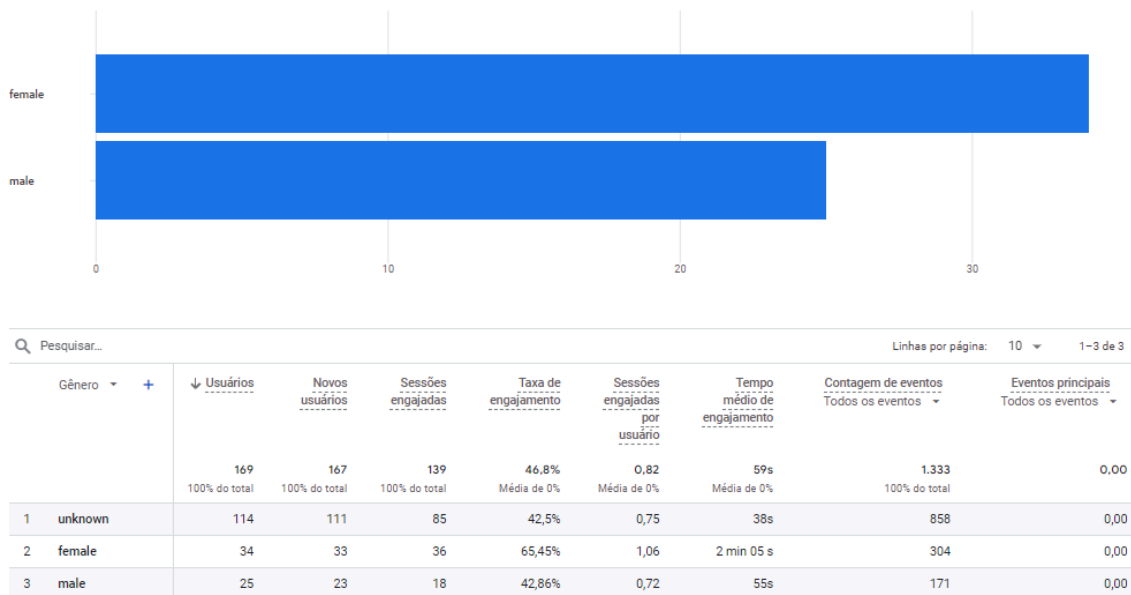


Figura 7. Gênero dos usuários que acessaram o *blog paleozoology* entre junho de 2023 e junho de 2024. Fonte: *Google Analytics*, junho de 2024.

Se tratando da idade, o *Google Analytics* identifica, por padrão, os usuários por seis faixas-etária: 18-24, 25-34, 35-44, 45-54, 55-64 e 65+, além de não fornecer informações sobre menores de 18 anos). Nesse contexto, de acordo com a figura 40, cerca de 27 usuários têm entre 18 e 24 anos, e 17 entre 25 e 34 (figura 8). Os demais 118 não tiveram sua idade especificada (*unknown*), isto é, possivelmente constituem usuários menores de 18 anos.

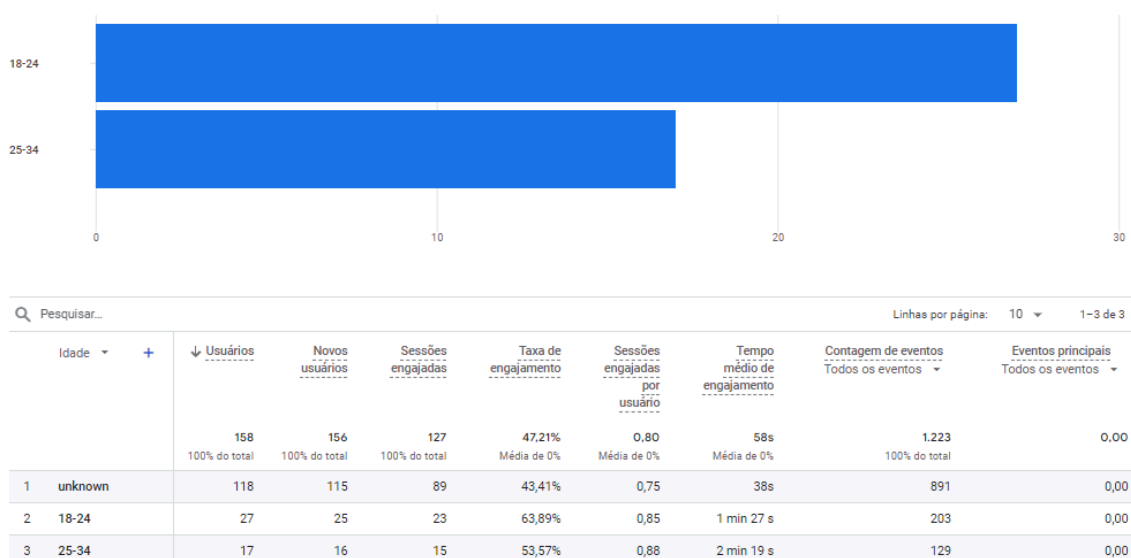


Figura 8. Faixa etária dos usuários que acessaram o *blog paleozoology* entre junho de 2023 e junho de 2024. Fonte: *Google Analytics*, junho de 2024.

De acordo com a figura 40 é possível observar que a maior parte do público que apresenta interesse pelo *blog* consistem em adolescentes (118 usuários com idade não especificada devido a política de privacidade de indivíduos com menos de 18 anos imposta pelo *Google*) e jovens entre 18 e 24 anos. Nesse contexto, nota-se a efetiva proximidade do *blog* com o público-alvo proposto em sua elaboração.

Discussão

Os usuários revisitam o *blog* de forma recorrente, visto que houve uma elevada taxa de impressões (1,3 mil) para 169 usuários, como evidenciado na figura 5. O alcance do *blog* neste primeiro ano, além de apresentar um alcance relativamente alto, demonstra a fidelidade dos leitores a esse conteúdo, bem como seu interesse pela paleontologia.

O alcance de usuários por país, assim como demonstrado na figura 6, demonstra sua concentração no Brasil, fato intrinsecamente associado ao idioma português empregado no desenvolvimento do *blog*. Deste modo, em prol de promover a acessibilidade, espera-se, futuramente, universalizar esse conteúdo para os idiomas inglês e espanhol.

Embora a quantia de perfis de usuários que acessaram o *blog* não tenha seu gênero especificado em sua conta *Google*, nota-se, a partir dos perfis com gêneros especificados, que a maior parte dos usuários são do gênero feminino (Figura 7). Considerando que a pesquisa discutida neste artigo não fez distinção de gênero, permitindo a participação de todos os indivíduos, observou-se que a participação feminina na interação com o *blog* foi maior que a participação masculina. Dessa forma, pode-se inferir, em consonância com outros referenciais teóricos presentes na literatura, que o interesse pela ciência pode vir a crescer e alcançar níveis satisfatórios de engajamento do público feminino.

Tratando-se da figura 8, nota-se o acentuado acesso de usuários jovens ao *blog*, demonstrando o interesse dessa faixa etária pelo tema. Entretanto, os conteúdos de Paleontologia são escassos nos materiais didáticos e, quando presentes são tratados de forma superficial, comumente abordando apenas os grandes répteis e a importância dos

fósseis para a evolução (Lima, 2015). Isso acaba por impedir discussões acerca de outros tipos de fósseis como os icnofósseis (Mello et al., 2005). Mello et al. (2005) ainda enfatizam que, além dos problemas encontrados na formação dos professores e na qualidade do material didático, apresentamos como agravante o fato de haver um distanciamento entre as Universidades e a Sociedade. Esse problema, somado a complexidade do assunto, acaba gerando um ciclo de desinteresse da população. Nesse contexto, obter elevados índices de acessos ao *blog* de paleontologia delimita perspectivas positivas quanto aos jovens, visto que estes têm demonstrado interesse no tema e na ciência.

Embora haja interesse pelos fósseis, a Paleontologia não se mostra atualmente atrativa nas escolas, onde ocorre a maior parte da sua divulgação e aprendizado, devido ao ensino ainda seguir um modelo tradicional. Segundo Bergqvist e Prestes (2014), mesmo com a introdução de novas estratégias de ensino em sala de aula, estas geralmente se limitam a visualizar e mostrar dados, sem permitir interações mais dinâmicas com os materiais estudados nessa ciência. No que diz respeito ao currículo, a Paleontologia no Ensino Fundamental é mencionada pela primeira vez nos Parâmetros Curriculares Nacionais (PCNs) e está incluída no terceiro ciclo, que abrange o 6º e 7º anos (BRASIL, 1999). Os fósseis são destacados no documento de Ciências da Natureza, sendo considerados como Patrimônio Cultural e Científico do país (BRASIL, 1998).

Silva et al. (2019), ao examinarem os PCNs e os documentos curriculares do Estado do Paraná, verificaram que o documento federal apresenta uma abordagem mais abrangente da Paleontologia, cujos conteúdos paleontológicos são discutidos em diversos momentos, mas sem detalhamento sobre como e quando devem ser abordados. Nos Parâmetros, os conteúdos de Paleontologia são mencionados em três dos quatro eixos existentes. No documento estadual, há poucas referências ao tema, presente apenas ao tratar das Eras Geológicas, Evolução Biológica e Biodiversidade. Para os autores, essa deficiência nos documentos faz com que a abordagem do tema dependa do professor, o que pode resultar num tratamento insuficiente em sala de aula, dado que a formação dos professores nesse tema costuma ser inadequada.

De modo geral, diante dos resultados positivos das impressões e CTR obtidos pela pesquisa, foi possível notar a colaboração com a hipótese inicial de que o *blog* seja considerado uma opção relevante de divulgação científica, principalmente por ser uma ferramenta gratuita e livre do crivo das grandes mídias. O *feedback* dos leitores,

visualizado através dos seus comentários, também propiciam a avaliação da qualidade do conteúdo, sugestões de melhoria e interatividade entre os leitores.

Considerações finais

O *blog* demonstrou aspectos benéficos quanto ao amplo alcance de usuários, embora restritos majoritariamente ao Brasil. Nesse contexto, nota-se a necessidade de universalização do endereço virtual, isto é, disponibilizar o *blog* nos idiomas inglês e espanhol, além do português, de modo que o leitor possa escolher o idioma de sua preferência.

No âmbito do impacto entre os gêneros dos usuários, as mulheres acessaram em uma quantia levemente maior, demonstrando o interesse nessa área da ciência que era, até então, predominantemente dominada por homens. Nesse contexto, a inserção do público feminino na paleontologia atinge questões de equidade da mulher na produção de ciência e seu respectivo interesse pelos fósseis.

Se tratando da faixa etária dos usuários, nota-se a dominância do público jovem em detrimento de adultos e idosos. A paleontologia, além de preencher o fascínio de diversas crianças, compõe parte do conteúdo de Ciências trabalhado em todos os níveis da educação no Brasil (Ensino Infantil, Fundamental e Médio), embora os materiais didáticos existentes demandem, em sua maioria, de revisões e amplas complementações. A Paleontologia é introduzida mormente, citando apenas dinossauros e, esporadicamente, permeia por outros assuntos, como a origem da vida, definição, evolução e tipos de fósseis. Essa é uma realidade que atinge alunos até 17 anos. Entretanto, por se tratar de um assunto de grande interesse por esses jovens, essa ciência possibilitaria trazer mais estudantes para a ciência e, quando não, aproximá-los da compreensão da ciência em geral e sua respectiva importância. Em resumo, a paleontologia propicia a integração do indivíduo, desde jovem, a elucidar o impacto do método científico não somente para os fósseis, como seu processo na ciência como um todo.

Não obstante, o divulgador da ciência, no âmbito da mídia, se encontra diante de algumas restrições no processo de tradução, associado à organização discursiva e empregos linguísticos. Dentre eles, foi possível delimitar as seguintes lacunas no desempenho do *blog*: (I) Restrição de visibilidade, uma vez que, atualmente, o maior

impacto da divulgação científica se faz através de vídeos e *rells* publicados em redes sociais; (II) Restrição de legibilidade, uma vez que o SEO opta pela simplicidade sintática e lexical, bem como uma iconografia abundante; (III) Restrição de seriedade, fato que conduz a divulgação de mídias científicas a se valer, entre outros, de elementos iconográficos e de procedimentos que desempenham o papel de argumento de autoridade, de torneios metalinguísticos e dos modos de organização descritivo e explicativo de discurso; (IV) Restrição de emocionalidade, marcada por toda metodologia que busca provocar efeitos afetivos.

Nesse contexto, o *blog paleozoology* publicar textos, imagens, vídeos e um compilado de todas essas mídias, uma vez que a multimodalidade facilita a transmissão do conteúdo e permite que o leitor possa entender facilmente a ideia que está sendo compartilhada. Seu alcance, no entanto, demonstra-se limitado quanto a idioma e divulgação a longo prazo, principalmente no contexto da dominância das redes sociais. Deste modo, nota-se a necessidade de universalização de idiomas no referido endereço virtual e, de forma complementar, sua divulgação em redes sociais com predominância audiovisual (*Instagram, YouTube e TikTok*).

Referências bibliográficas

Albagli S. Divulgação científica: informação científica para a cidadania? **Ciência da Informação**. 1996; 25 (3): 396-404.

Batts SA, Anthis NJ, Smith TC. Advancing science through conversations: bridging the gap between blogs and the academy. **PLoS Biology**. 2008; 6: e240.

Bergqvist LP, Prestes SBS. Kit paleontológico: um material didático com abordagem investigativa. **Ciência & Educação**, 2014; 20 (2): 345-357.

Brasil. Ministério Da Educação (Secretaria de Educação Fundamental). **Parâmetros Curriculares Nacionais: Ensino Fundamental: Ciências**. Brasília: MEC/SEF, 1998.

Brasil. Ministério Da Educação. **Secretaria da Educação Média e Tecnológica. PCN – Parâmetros curriculares nacionais: ensino médio**. Brasília: MEC/SEMT, 1999.

Caregnato SE, Sousa RSC. *Blogs Científicos: Um Estudo Exploratório*. **Informação & Informação**, Londrina – PR. 2010; 15 (1): 56-75.

Caseira FF, Magalhães JC. Meninas e jovens nas ciências exatas, engenharias e computação: Raça-etnia, gênero e ciência em alguns artefatos. **Revista Diversidade e Educação**. 2019; 7: 259-275.

Coccia P, Mandrioli M, Ceci C. Pikaia (<http://www.pikaia.eu>): A New Way to Inform on Evolution in Italy. **Evolution: Education and Outreach**. 2008; 1: 556-558.

Flores NM, Gomes IMAM. *Blogs no campo científico: subjetivação e profanação*. **Intexto**. Porto Alegre. 2013; 29: 199-215.

Instituto Nacional de Estudos e Pesquisas Educacionais Anísio Teixeira. **Educação profissional cresce em 2019 e alcança 1,9 milhão de matriculados; mulheres são maioria**. Censo Escolar, Brasília, 7 fev. 2020. Disponível em: http://inep.gov.br/artigo2/-/asset_publisher/GngVoM7TApe5/content/educacao-profissional-cresce-em2019-e-alcanca-1-9-milhao-de-matriculados-mulheres-saomaioria/21206?inheritRedirect=false. Acesso em: 12 jun. 2024.

Lima RM. Contribuições da disciplina paleontologia e evolução para a formação dos licenciados em ciências biológicas do CCA-UFPB. **Anais XII Congresso Nacional de Educação**, Curitiba – PR. 2015: 22259-22267.

Lordêlo FS, Porto CM. Divulgação científica e cultura científica: Conceito e aplicabilidade. **Revista Ciência em Extensão**. 2012; 8: 18-28.

Mello FT, Mello LHC, Torello MBF. A paleontologia na educação infantil: alfabetizando e construindo o conhecimento. **Ciência & Educação**. 2005; 11 (3): 397-410.

Pereira AS, Gushiken Y. A construção da personagem como recurso de humanização no jornalismo literário. SBPJor – Associação Brasileira de Pesquisadores em Jornalismo 15º **Encontro Nacional de Pesquisadores em Jornalismo ECA/USP** – São Paulo. 2017; 1-13.

Santos AF, Olios EC. A Importância do Ensino de Ciências da Natureza Integrado à História Da Ciência e à Filosofia da Ciência: Uma Abordagem Contextual. **Revista da FAEEBA: Educação e Contemporaneidade**. 2013; 22 (39): 195-204.

Silva Neto JR. Alcance da divulgação científica por meio do YOUTUBE: Estudo de caso no canal Meteoro Brasil. **Múltiplos Olhares em Ciência da Informação**, Minas Gerais. 2018; 8 (2): 1-15.

Wilcox C, Brookshire B, Goldman JG. Science blogging: the essential guide. **New Haven, CT: Yale University Press**. 2016; 288 p.

Wilkins JS. The roles, reasons and restrictions of science blogs. **Trends in Ecology & Evolution**. 2008; 23 (8): 411–413.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Diante da revolução tecnológica presenciada atualmente, o alcance do conhecimento se tornou consideravelmente mais acessível. Com a paleontologia não é diferente, visto que muitas das suas descobertas podem ser acessadas pelo público não-especializado hoje, apenas necessitando de um aparelho eletrônico com conexão à internet. No entanto, embora diversas informações antes restritas aos muros das academias agora estejam disponibilizadas de modo mais amplo, vários termos técnicos são de difícil compreensão para pessoas de áreas não associadas.

É nesse cenário que nosso *blog paleozoology.com.br* atua, utilizando-se da divulgação científica para atingir o público não-especializado com informações genuínas e de fácil compreensão da paleontologia. De modo mais específico, o *blog* almeja divulgar textos informativos em português e reconstruções paleoartísticas da paleobiologia de pterossauros, um grupo cujas publicações comumente se encontram restritas à idiomas estrangeiros.

A reconstrução paleoartística dos pterossauros *Rhamphorhynchus longicaudus*, *Pterodaustro guinazui*, *Anhanguera piscator*, *Pateranodon longiceps* e *Caiuajara dobruskii* se baseou, inicialmente, em uma revisão bibliográfica de critérios paleobiológicos, paleoambientais e paleoecológicos. Com os dados em mãos e a paleoarte pronta, as postagens foram efetuadas, seguidas das análises de acessos e engajamentos de cada *post* do *blog*. Através da representação pictórica dos referidos espécimes e suas postagens de livre acesso, as informações sobre esse grupo de fascinantes animais ampliam a possibilidade de o público não-especializado ter acesso a esse conteúdo.

A história taxonômica e anatômica de *Rhamphorhynchus longicaudus* revela a progressão do conhecimento paleontológico sobre este gênero de pterossauros. Desde as descrições iniciais, muitas vezes imprecisas, até as reavaliações mais recentes, a compreensão paleobiológica desse gênero tem avançado significativamente, graças às contribuições de inúmeros pesquisadores. Estudos detalhados de sua taxonomia e anatomia destacam a diversidade morfológica e as adaptações especializadas, sublinhando a relevância desses fósseis para a paleontologia de vertebrados.

Revisões taxonômicas e avanços tecnológicos, como as tomografias computadorizadas, possibilitaram uma análise mais precisa da morfologia craniana, das estruturas de voo e

das adaptações ecológicas do gênero *Rhamphorhynchus*. Além disso, os fósseis de Solnhofen, bem preservados, fornecem detalhes sobre a anatomia esquelética e tecidos moles, permitindo reconstruções fiéis de sua aparência e estilo de vida.

Pteranodon longiceps, uma das espécies mais icônicas de pterossauros do Cretáceo Superior, continua a ser objeto de fascínio científico devido à sua ampla distribuição geográfica e notável preservação fóssil. Principalmente encontrados em regiões como Kansas, Nebraska e Dakota do Sul, os fósseis de *P. longiceps* oferecem uma visão detalhada do passado, possibilitando análises aprofundadas de sua anatomia, morfologia e aspectos paleobiológicos. Este estudo revisou a literatura existente, destacando descobertas chave relacionadas à espécie, como evidências de dimorfismo sexual, ontogenia e estado de preservação. A morfologia de *P. longiceps*, caracterizada por suas longas asas e cristas cranianas, sugere adaptações a um estilo de vida piscívoro, semelhante ao dos albatrozes modernos. Pesquisas indicam que *P. longiceps* empregava uma técnica de voo eficiente, semelhante ao "dynamic soaring" dos albatrozes, para percorrer grandes distâncias sobre o mar. Análises de conteúdo intestinal fossilizado e marcas de mordida de predadores, como *Squalicorax*, fornecem evidências adicionais sobre sua dieta e interações ecológicas. Essas características anatômicas e comportamentais não apenas destacam a especialização de *P. longiceps*, mas também reforçam sua posição ecológica como um predador marinho altamente eficiente.

A diagnose de *Anhanguera piscator* apoia-se em características distintivas dentre os demais Anhangueridae, como uma crista sagital pré-maxilar alongada e baixa, espinhas neurais bem desenvolvidas nas vértebras caudais, além de traços patológicos como costelas fraturadas e possíveis infecções cranianas. Apesar das dificuldades em atribuir novo material a táxons existentes devido à natureza discreta e ambígua dessas características diagnósticas, elas são cruciais para diferenciar *A. piscator* de outras espécies do grupo. No contexto da paleobiologia, *A. piscator* provavelmente capturava suas presas ao empurrar a ponta da mandíbula inferior na água, uma técnica de alimentação sugerida por sua anatomia craniana e dental. Seu pescoço longo e flexível, aliado a grandes olhos voltados para frente, indica que era um eficiente alimentador por imersão. Análises detalhadas das cicatrizes musculares presentes nas vértebras e esterno, assim como do escapulocoracóide, revelam adaptações anatômicas que sustentam essa hipótese de alimentação. Esses achados permitiram reconstruir a

anatomia de *A. piscator* e relacioná-la ao paleoambiente costeiro em que habitava, proporcionando importantes insights para a compreensão da paleobiologia dos pterossauros.

A descoberta e estudo de *Pterodaustro guinazui* na Formação Lagarcito, Argentina, constituem um avanço significativo na paleontologia, proporcionando uma compreensão detalhada sobre a vida e ecologia dos pterossauros do Cretáceo Inferior. Os fósseis recuperados, que incluem desde embriões até indivíduos adultos, permitiram uma análise aprofundada da ontogenia e comportamento desses animais, fazendo de *P. guinazui* um dos pterossauros mais bem estudados. A estrutura dentária e a presença de geogastrolitos indicam que *P. guinazui* praticava uma alimentação por filtração semelhante à dos flamingos modernos, sugerindo adaptações especializadas para viver em ambientes aquáticos rasos. Esses fósseis mostram que o pterossauro utilizava pequenos dentes filamentosos para filtrar alimentos, apoiando a hipótese de um comportamento alimentar similar ao de aves filtradoras atuais.

Cruzeiro do Oeste é a ocorrência mais meridional de Tapejaridae registrada até agora, sugerindo que esses pterossauros, tinham uma distribuição cosmopolita. Com base nas informações disponíveis, *C. dobruskii* viveu em colônias ao redor de um lago interior situado em um deserto na região onde hoje está situado o sítio paleontológico de Cruzeiro do Oeste. Embora algum cuidado parental possa ter sido possível, o fato de o esqueleto pós-craniano não diferir entre jovens e adultos sugere que a nova espécie era precoce e provavelmente poderia voar em uma idade muito jovem, além de corroborar com a estrutura muscular delto-peitoral particularmente forte deste pterossauro. As condições tafonômicas e geológicas sugerem que indivíduos morreram em torno de um oásis ao longo dos anos, ficando expostos e gradativamente desarticulados.

O *blog* demonstrou ter um alcance significativo, apesar de estar restrito principalmente ao público brasileiro. Para ampliar esse alcance, é necessário disponibilizar o *blog* em inglês e espanhol, além do português, permitindo que os leitores escolham o idioma preferido. Em termos de impacto entre os gêneros, houve uma ligeira predominância de acessos femininos, indicando um crescente interesse das mulheres na paleontologia, uma área historicamente dominada por homens. Isso reflete uma maior equidade de gênero na ciência e no interesse por fósseis.

Observou-se também que a maioria dos usuários do blog é jovem, com menor participação de adultos e idosos. A paleontologia desperta fascínio entre crianças e faz parte do currículo de Ciências em todas as fases da educação no Brasil, apesar de os materiais didáticos frequentemente carecerem de atualizações e complementações. Por ser um tema de grande interesse, a paleontologia pode atrair mais estudantes para a ciência e ajudá-los a compreender a importância do método científico.

No entanto, o blog enfrenta algumas limitações, como a visibilidade reduzida em comparação com conteúdos audiovisuais nas redes sociais, e desafios relacionados à simplicidade e eficácia da comunicação escrita. Para melhorar seu alcance e impacto, o blog deve publicar conteúdo multimodal (textos, imagens e vídeos) e expandir sua presença em redes sociais populares como Instagram, YouTube e TikTok. Além disso, a universalização dos idiomas no blog e a adoção de estratégias de divulgação em plataformas audiovisuais são essenciais para seu crescimento a longo prazo.

Assim, os resultados obtidos pela pesquisa colaboraram com a hipótese inicial de que o *blog* seja considerado uma boa opção de divulgação científica, principalmente por ser gratuita e livre do crivo das grandes mídias, o que permite que qualquer um possa criá-lo e discorrer sobre quaisquer assuntos que julgarem pertinente. Outro ponto que enfatiza o valor do *blog* como meio de divulgar a ciência é a versatilidade de conteúdos que podem ser publicados, aos quais serão representados através de um gráfico com os dados de acesso e alcance.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Aires, ASS., Kellner, AWA., Müller, RT., Da Silva, LR., Pacheco, CP., Dias-Da-Silva, S. 2013. New postcranial elements of the Thalassodrominae (Pterodactyloidea, Tapejaridae) from the Romualdo Formation (Aptian–Albian), Santana Group, Araripe Basin, Brazil. *Paleontology*. 57 (2): 343-355.

Albagli, S., 1996. Divulgação científica: informação científica para a cidadania? *Ciência da Informação*. 25(3): 396-404.

Alves, EF, Guizellini, VS., Vidotti, AP. 2019. Aspectos históricos dos achados do Bone bed de pterossauros do Grupo Caiuá, Neocretáceo da bacia Bauru, em Cruzeiro do Oeste - Paraná. *Geomae*, Campo Mourão. 10(2): 49-62.

Andres, B., Ji, Q. 2006. A new species of *Istiodactylus* (Pterosauria, Pterodactyloidea) from the Lower Cretaceous of Liaoning, China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26: 70–78.

Andres, B., Langston, W. 2021. Morphology and taxonomy of *Quetzalcoatlus* Lawson 1975 (Pterodactyloidea: Azhdarchoidea). *Journal of Vertebrate Paleontology*. 41 (1): 46-202.

Andres, B., Myers, TS. 2012. Lone Star Pterosaurs. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*. 103(3–4): 383–398.

Araujo, AA., Sant’Ana LCF., Vidal, LS., Camillo, VGP., Martins NO. 2019. Identificação de vestígios tafonômicos em ossos de *Caiuajara dobruskii* (pterosauria) do sítio paleontológico de cruzeiro do oeste, paraná. In: Anais do XXVI Congresso Brasileiro de Paleontologia; Uberlândia.Minas Gerais.Brasil. Campinas: Galoá; Disponível em: <
[https://proceedings.science/cbp-2019/papers/identificacao-de-vestigios-tafonomicos-em-](https://proceedings.science/cbp-2019/papers/identificacao-de-vestigios-tafonomicos-em)

ossos-de-caiuajara-dobruskii--pterosauria--do-sítio-paleontológico-de-cruzeiro> Acesso em: 03 nov. 2022.

Araújo, EV., Bantim, RAM., Holgado, B., Sayão, JM., Weinschütz, LC., Kellner, AWA. 2023 Osteohistological characterization and ontogeny of Caiuajara dobruskii (Pterosauria, Pterodactyloidea, Tapejaridae). *Historical Biology*, 1-16.

Assine, ML. 2007. Bacia do Araripe. *Boletim de Geociências da Petrobrás*. 15 :371–389.

Augusta, BG, 2013. Revisão sistemática e ontogenética dos materiais cranianos atribuídos ao gênero *Mariliasuchus* (Crocodyliformes, Notosuchia) e suas implicações taxonômicas e paleobiológicas. Dissertação (Mestrado) – Programa de Pós-graduação em Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, 303 p.

Bakhurina, NN., Unwin, DM. 1995. The evidence for 'hair' in Sordes and other pterosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 15: 17 - 17.

Bakker, RT. 1986. *The Dinosaur Heresies*. New York, Citadel Press, 481 p.

Basilici, G., Sgarbi GN., Dal’bó PFF. 2012. A Sub-bacia Bauru: um sistema continental entre deserto e cerrado. In: Hasui Y, Carneiro CDR, Almeida FFM, Bartorelli A, editors. *Geologia do Brasil*. São Paulo: Beca; Portuguese, 520–543.

Batezelli, A., Ladeira FSB. 2016. Stratigraphic framework and evolution of the cretaceous continental sequences of the bauru, sanfranciscana, and parecis basins, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*. 65: 1–24

Bennet, SC. 1993. The Ontogeny of Pteranodon and Other Pterosaurs. *Paleobiology*. 19, 1: 92-106.

Bennet, SC 1991. Morphology of the Late Cretaceous Pterosaur Pteranodon and Systematics of the Pterodactyloidea. [Volumes I & II]. Ph.D. thesis, University of Kansas, University Microfilms International/ProQuest.

Bennet, SC. 1992. Sexual dimorphism of *Pteranodon* and other pterosaurs, with comments on cranial crests. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 12 (4): 422-434.

Bennett, SC. 1993. The ontogeny of *Pteranodon* and other pterosaurs. *Paleobiology*, 19 (01): 92–106.

Bennett, SC. 1994. The Pterosaurs of the Niobrara Chalk. *The Earth Scientist*. 11 (1): 22–25.

Bennett, SC. 1995. A statistical study of *Rhamphorhynchus* from the Solnhofen Limestone of Germany: Year-classes of a single large species. *Journal of Paleontology*, 69, 3: 569–580.

Bennett, SC. 2000. Pterosaur flight: the role of actinofibrils in wing function. *Historical Biology*. 14, 4: 255–84.

Bennett, SC. 2001. The osteology and functional morphology of the Late Cretaceous pterosaur *Pteranodon*. Part I. General description of osteology. *Palaeontographica Abteilung A*, 260:1-112.

Bennett, SC. 2003. Morphological evolution of the pectoral girdle in pterosaurs: myology and function. In: Buffetaut E, Mazin JM, editors. Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs. *Geological Society Special Publication*, 217: 191–215.

Bennet, SC. 2017. New smallest specimen of the pterosaur *Pteranodon* and ontogenetic niches in pterosaurs. *Journal of Paleontology*, 92 (2): 254-271.

Best, LB., Stanford, TR. 2002. Influence of daily grit consumption rate and diet on gizzard grit counts. *The Journal of Wildlife Management* 66: 381-391.

Bestwick, J., Unwin, DM., Butler, RJ., Henderson DM., Purnell MA. 2018. Pterosaur dietary hypotheses: a review of ideas and approaches. *Biological Reviews*, 93: 2021-2048

Bramwell, CD., Whitfield, GR. 1974. Biomechanics of *Pteranodon*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 267: 503-581

Brinkman, D. 1988. Size-independent criteria for estimating relative age in *Ophiacodon* and *Dimetrodon* (Reptilia, Pelycosauria) from the Admiral and Lower Belle Plains Formations of west-central Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 8:172-180.

Canejo, L., Holgado, B., Weinschütz, LC., Ricetti, JHZ., Wilner, E., Kellner, AWA. 2022. Novel information on the cranial anatomy of the tapejarine pterosaur *Caiuajara dobruskii*. *PLOS ONE*. 17(12): e0277780.

Carrano, MT., Hutchinson, JR. 2002. The pelvic and hindlimb musculature of *Tyrannosaurus rex* (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Morphology*, 253:207-228.

Carpenter, K. 2003. Vertebrate Biostratigraphy of the Smoky Hill Chalk (Niobrara Formation) and the Sharon Springs Member (Pierre Shale). High-Resolution Approaches in Stratigraphic Paleontology. *Topics in Geobiology*, 21: 421–437.

Cerda, I. a., Codorniú, L. 2023. Palaeohistology reveals an unusual periodontium and tooth implantation in a filter-feeding pterodactyloid pterosaur, *Pterodaustro guinazui*, from the Lower Cretaceous of Argentina. *Journal of Anatomy*, 243 (4): 579-589.

Chiappe, L., Dingus L., Jackson F. D., Grellet-Tinner, G. 2000. Sauropod Eggs and Embryos from the Late Cretaceous of Patagonia. First International Symposium on Dinosaur Eggs and Babies. Catalonia, Spain, 1, 23-29.

Chiappe, L., Codorniú, L., Grellet-Tinner, G. 2004. Argentinian unhatched pterosaur fossil. *Nature*, 432, 571–572.

Chiappe, L. M., Rivarola, D., Cione, L., Fregenal, M., Sozzi, H., Buatois, L., Gallego, O., Laza, J. H., Romero, E., Lopez, A., Buscalioni, A., Marsicano, C., Adamonis, S., Ortega, P., Mc Gehee, S., Di Iorio, O. 1998a. Biotic association and paleoenvironmental reconstruction of the “Loma del Pterodaustro” fossil site (Lagarcito Formation, Early Cretaceous, San Luis, Argentina). *Geobios*, 31(3): 349–369.

Chiappe, L.M., Rivarola, D., Romero, E., Dávila, S., Codorniú, L.S. 1998b. Recent advances in the paleontology of the Lower Cretaceous Lagarcito Formation (Parque Nacional Sierra de Las Quijadas, San Luis; Argentina). *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 14: 187–192.

Chinsamy, A. Codorniu, L., Chiappe, L. 2009. Palaeobiological Implications of the Bone Histology of *Pterodaustro guinazui*. *The Anatomical Record*, 292:1462–1477.

Chinsamy, A. Codorniu, L., Chiappe, L. 2021. Palaeobiological Implications of the Bone Histology of *Pterodaustro guinazui*. *The Anatomical Record Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*, 292 (9):1462-77.

Claessens, LPAM., O’Connor, PM., Unwin, DM. 2009. Respiratory evolution facilitated the origin of pterosaur flight and aerial gigantism. *PLoS ONE*. 4 (2): e4497. <http://www.plosone.org/article/info:doi/10.1371/journal.pone.0004497>.

Claessens LPAM. 2005. The evolution of breathing mechanisms in the Archosauria [Ph.D. thesis]. Cambridge: Harvard University.

Colbert, EH., 1969. A Jurassic pterosaur from Cuba. *American Museum Novitates*, 2370, 1–26.

Costa, FR., Rocha Barbosa, O., Kellner, AWA. 2013. A biomechanical approach on the optimal stance of *Anhanguera piscator* (Pterodactyloidea) and its implications for pterosaur gait on land. *Historical Biology*, 26 (5): 582-590.

Costa, FR., Rocha Barbosa, O., Kellner, AWA. 2014. Myological reconstruction of the pelvic girdle of *Anhanguera piscator* (Pterosauria: Pterodactyloidea) using threedimensional virtual Animation. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 17 (1):11-21.

de Souza GA., Soares MB., Weinschütz LC., Wilner E., Lopes RT., de Araújo OM., Kellner AWA. 2021. The first edentulous ceratosaur from South America. *Scientific Reports*, 11 (1): 22281.

Dietl, G., Schweigert, G. 2003. The Nusplingen Lithographic Limestone - A "Fossil Lagerstaette" of Late Kimmeridgian Age From The Swabian Alb (Germany). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 110, 1: 303-309.

Dilkes, DW. 2000. The Early Triassic rhynchosaur *Mesosuchus browni* and the interrelationships of basal archosauromorph reptiles. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 353: 501–541.

Duque RRC., Pinheiro FL., Barreto AMF. 2022. The ontogenetic growth of Anhangueridae (Pterosauria, Pterodactyloidea) premaxillary crests as revealed by a crestless *Anhanguera* specimen, *Journal of Vertebrate Paleontology*, 42 (1): e2116984.

Eaton, GF. 1910. Osteology of *Pteranodon*. Memoirs of the Connecticut. *Academy of Arts and Sciences*, 2 (1): 1-38.

Elgin, RA., Hone, DWE., Frey, E. 2011. The extent of the pterosaur flight membrane. *Acta Paleontológica Polonica*. 56 (1): 1-13.

Fara, E., Saraiva, AAF., Campos, DA., Moreira, JKR., Siebra, DC., Kellner, AWA. 2005. Escavações controladas no Membro Romualdo da Formação Santana (Cretáceo Inferior, Bacia do Araripe, nordeste do Brasil): implicações estratigráficas, paleoambientais e paleoecológicas. *Paleogeografia, Paleoclimatologia, Paleoecologia*. 218 :145–160.

Fastnacht, M. 2005. The first dsungaripterid pterosaur from the Kimmeridgian of Germany and the biomechanics of pterosaur long bones. *Acta Palaeontologica Polonica*. 50 (2): 273–288.

Fernandes, LA., Coimbra, AM. 2000. Revisão estratigráfica da parte oriental da Bacia Bauru (Neocretáceo). *Revista brasileira de Geociências*. 30: 4, 717–728.

Frey, E., Martill, DM., 1998. Soft tissue preservation in a specimen of *Pterodactylus kochi* (Wagner) from the Upper Jurassic of Germany. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Abhandlungen Band*. 210(3): 421–441

Frey, E., Tischlinger, H., Buchy, MC., Martill, D. 2003. New specimens of Pterosauria (Reptilia) with soft parts with implication for pterosaurian anatomy and locomotion. *Geological Society London. Special Publications*. 217 (1): 233-266.

Ghilardi RP., Ribeiro, RNS., Elias, FA. 2007. Paleodesign: uma nova proposta metodológica e terminológica aplicada à reconstituição em vida de espécies fósseis. Paleontologia: Cenários de vida. In *XX Congresso Brasileiro de Paleontologia*. 2, 61-70.

Gionfriddo, JP., Best, LB. 1999. Grit use by birds, a review. *Current Ornithology*. 15, 89 - 148.

Goldfuss, GA., 1831. Beiträge zur Kenntnis verschiedener Reptilien der Vorwelt. *Nova Acta Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Germanicae Naturae Curiosorum*, 15: 61–128.

Goto, Y., Yoda K., Weimerskirch H., Sato K. 2022 How did extinct giant birds and pterosaurs fly? A comprehensive modeling approach to evaluate soaring performance. *PNAS Nexus*, 1 (1): pgac023.

Grellet-Tinner, G., Wroe, S., Thompson, MB., Thompson, Q. 2007. Ji A note on pterosaur nesting behavior. *Historical Biology*, 19: 273-277.

Grig, GC., Kirshner, DS. 2015. *Biology and Evolution of Crocodylians. CSIRO and Cornell University Press.* ISBN: 9781486300679. 672 pp.

Goto, Y., Yoda, K., Weimerskirch, H., Sato, K. 2022. How did extinct giant birds and pterosaurs fly? A comprehensive modeling approach to evaluate soaring performance. *PNAS Nexus*, 1 (1): pgac023.

Gurd, DB. 2006. Filter-feeding dabbling ducks (*Anas* spp.) can actively select particles by size. *Journal of Zoology*. 109: 120–126.

Habib, M. 2013. Constraining the air giants: limits on size in flying animals as an example of constraint-based biomechanical theories of form. *Biological Theory*, 8 (3): 245-252.

Hall, MI., 2008. The anatomical relationships between the avian eye, orbit and sclerotic ring: implications for inferring activity patterns in extinct birds. *Journal of Anatomy*. 212 (6): 781 - 794.

Hall, MI., Kirk, EC., Kamilar, Jason M., Carrano, M. T. 2011. Comment on “Nocturnality in Dinosaurs Inferred from Scleral Ring and Orbit Morphology”. *Science*, 334, 1641-1641.

Hargrave, JE. 2007. *Pteranodon* (Reptilia: Pterosauria): Stratigraphic distribution and taphonomy in the lower Pierre Shale Group (Campanian), western South Dakota and eastern Wyoming. *Geological Society of America Special Papers*. 427:215-225.

Hazlehurst, GA., Rayner, MV. 1992. Flight Characteristics of Triassic and Jurassic Pterosauria: An Appraisal Based on Wing Shape. *Paleobiology*, 18 (4): 447-463.

Heij, CJ., Rompas, CFE., Moeliker, CW. 1997. The biology of the Mollucan megapode *Eulipoa wallacei* (Aves, Galliformes, Megapodiidae) on Haruku and other Mollucan Islands; *Deinsea*, 3 (2), 1–120.

Henderson, DM. 2017. Using three-dimensional, digital models of pterosaur skulls for the investigation of their relative bite forces and feeding styles. *Geological Society*. London, Special Publications. 455 (1): 25–44.

Hone, DWE., Tischlinger H., Frey, E., Röper, M. 2012. A New Non-Pterodactyloid Pterosaur from the Late Jurassic of Southern Germany. *PLOS ONE*, 7 (7): e39312.

Huxley, FRS. 1859. On Rhamphorhynchus Bucklandi, a Pterosaurian from the Stonesfield Slate. *Quarterly Journal of the Geological Society*, 15: 658-670.

Ji, Q., Ji, SA., Cheng, YN., You, HL., Lü, JC., Liu, YQ., Yuan, CX. 2004. Pterosaur egg with a leathery shell. *Nature*, 432, 572.

Lydekker, R. 1888. Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History), Cromwell Road, S.W. Part 1. Containing the orders – Ornithosauria, Crocodilia, Dinosauria, Squamata, Rhynchocephalia, and Proterosauria. London, pp. 309.

Lydekker, R. 1890. Catalogue of the fossil Amphibia and Reptilia in the British Museum (Natural History), Part 4. *Trustees of the BM (NH)*. London, pp. 295.

Lydekker, R. 1891. On certain ornithosaurian and dinosaurian remains. *Journal of the Geological Society of London*, 47, 41–44.

Lü, J., Ji, Q. 2006. Preliminary results of a phylogenetic analysis of the pterosaurs from western Liaoning and surrounding areas. *Journal of the Paleontological Society of Korea*, 22 (1): 239-261.

Lu, J., Unwin, DM., Jin, X., Liu, Y., Ji, Q. 2010. Evidence for modular evolution in a long-tailed pterosaur with a pterodactyloid skull. *Proceedings of the Royal Society B*, 277: 383-389.

Lü, J., Unwin, DM., Deeming, DC., Jin, X., Liu, Y., Ji, Q. 2011. An egg-adult association, gender, and reproduction in pterosaurs. *Science*, 331 (6015): 321-324.

Kellner AWA. 1994. Remarks on pterosaur taphonomy and paleoecology. *Acta Geologica Leopoldensia*. 39 (1):175–189.

Kellner AWA. 2003. Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group. *Geological Society*. 217 (1): 105-137.

Kellner AWA. 2004. Chapter 2: The Ankle Structure of Two Pterodactyloid Pterosaurs from the Santana Formation (Lower Cretaceous), Brazil, *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 285: 25-35,

Kellner, AWA. 2013. New information on the Tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea) and discussion of the relationships of this clade. *Ameghiniana*, 41 (4): 521-534.

Kellner, AWA, Caldwell, MW., Holgado, B., Vecchia, FMD., Nohra, R., Sayão, JM., Currie, PJ. 2019. First complete pterosaur from the Afro-Arabian continent: insight into pterodactyloid diversity. *Scientific Reports*. 9 (1): 17875.

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

Kellner AWA., Campos DA. 2007. Short note on the ingroup relationships of the Tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea). *Boletim do Museu Nacional, Nova Série, Rio de Janeiro-Brasil*. Geologia 75: 1-14.

Kellner AWA, Tomida, Y. 2000. Description of a new species of Anhangueridae (Pterodactyloidea) with comments on the pterosaur fauna from the Santana Formation

(Aptian-Albian), northeastern Brazil. *National Science Museum Monographs*, 17: 1-135.

Kellner, AWA., Weinschütz, LC., Holgado, B., Bantim, RAM., Sayão, JM. 2019. A new toothless pterosaur (Pterodactyloidea) from Southern Brazil with insights into the paleoecology of a Cretaceous desert. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 91 (2).

Koh, TP. 1937. Untersuchungen über die Gattung *Rhamphorhynchus*. Neues Jahrbuch für Mineralogie, *Geologie und Palaeontologie, Beilage-Band*, 77: 455-506.

Langer, MC., de Oliveira Martins, N.; Manzig, PC., de Souza Ferreira, G.; de Almeida Marsola, JC., Fortes, E.; Lima, R., Sant'ana, LCF., da Silva Vidal, L., da Silva Lorençato, RH.; Ezcurra, MDE. 2019. A new desert-dwelling dinosaur (Theropoda, Noasaurinae) from the Cretaceous of south Brazil. *Scientific Reports*. 9 (1): 9379.

Longrich, NR., Martill, DM., Andres, B. 2018. Late Maastrichtian pterosaurs from North Africa and mass extinction of Pterosauria at the Cretaceous-Paleogene boundary. *PLoS Biology*. 16 (3): e2001663.

Lü J., Jin X., Unwin DM., Zhao L., Azuma Y., Ji Q. 2006. A new species of *Huaxiapterus* (Pterosauria: Pterodactyloidea) from the Lower Cretaceous of Western Liaoning, China with comments on the Systematics of Tapejarid Pterosaurs. *Acta Geologica Sinica* 80: 315–326.

Malafaia E., Ortega F., Escaso F., Dantas P., Pimentel N., Gasulla JM., Ribeiro B., Barriga F., Sanz JL. Vertebrate fauna at the Allosaurus fossil-site of Andrés (Upper Jurassic), Pombal, Portugal. *Journal of Iberian Geology*. 2010;36(2):193–204. doi: 10.5209/rev_JIGE. 2010. v36. n2.7

Manzig, PC., Kellner, AWA., Weinschütz, LC., Fragoso, CE., Vega, CS., Guimarães, GB., Godoy, LC., Liccardo, A, Ricetti, JHC., Moura, CC. 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.

Manucci, F., Romano, M. 2023. Reviewing the iconography and the central role of 'paleoart': four centuries of geo-palaeontological art. *Historical Biology*. 35, 1: 1-48.

Martill DM., Naish D. 2006. Cranial crest development in the azhdarchoid pterosaur *Tupuxuara*, with review of the genus and tapejarid monophyly. *Palaeontology* 49: 925-941.

Martine, AM., Ricardi-Branco, F. 2017. Descrição dos métodos paleoartísticos para reconstruções de animais e vegetais fósseis. *Terrae Didatica*. 13 (2): 101–112.

Marsh, OC. 1876. Notice of a new sub-order of Pterosauria. *American Journal of Science*, 3 (11): 507 - 509.

Marsh, OC. 1871. Note on a new and gigantic species of Pterodactyle. *American Journal of Science*, 1, 472.

Marsh, OC. 1872. Discovery of additional remains of Pterosauria with description of two new species. *American Journal of Science*, 3: 1 - 9.

Marsh, OC. 1876a. Notice of a new sub-order of Pterosauria. *American Journal of Science*, 11: 507– 509.

Marsh, O. C. 1876b. Principal characters of American pterodactyls. *American Journal of Science*, 12, 479–480.

Marsh, OC. 1881. Note on American pterodactyls. *American Journal of Science*, 21, 342–343.

Marsh, OC. 1884. Principal characters of American Cretaceous pterodactyls. Part I. The skull of *Pteranodon*. *American Journal of Science*, 27, 422–426.

Meijer, HJM., Van Der Meij, MME., Van Waveren, I., Weldmeijer, AJ. 2007. Linking skull morphology to feeding in Tapejaridae: adaptations to frugivory in *Tapejara wellnhoferi*. In *3rd International Meeting on Pterosaurs*, Bavaria State Collection for Palaeontology, Munich.

Menegazzo, MC., Catuneanu, O., Chang, HK. 2016. The South American retroarc foreland system: the development of the Bauru Basin in the back-bulge province. *Marine and Petroleum Geology*. 73: 131 - 156.

Milani, EJ., Rangel, HD., Bueno, GV., Stica, JM., Winter, WR., Caixeta, JM., Neto, O. P. 2007. Bacias sedimentares brasileiras: cartas estratigráficas. *Boletim de Geociências da Petrobras*. 15, 2: 183–205.

Miller, WH. 1971a. The Taxonomy of the *Pteranodon* Species from Kansas. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 74 (1): 1-19

Miller, WH. 1971b. A Skull of *Pteranodon* (*Longicepia*) *longiceps* Marsh Associated with Wing and Body Bones. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 74 (1): 20-33.

Münster, G. 1839. Ueber einige neue Versteinerungen in der lithographischen Schiefer von Baiern. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*. 1839: 676–682.

Münster, G., Graf, Zu. 1830. Nachtrag zu der Abhandlung des Professor Goldfuss über den *Ornithocephalus Münsteri* (Goldf.). *Bayreuth*, 1, 1-8.

Naish, D., Witton, M. P., Martin-Silverstone, E. 2021. Powered flight in hatchling pterosaurs: evidence from wing form and bone strength. *Science Reports*, 11, 13130.

Nessov, LA. 1984. Pterosaurs and birds of the Late Cretaceous of Central Asia. *Paläontologische Zeitschrift*, 1: 47–57.

O'Sullivan, M., Martill, D. M. 2015. Evidence for the presence of *Rhamphorhynchus* (Pterosauria: Rhamphorhynchinae) in the Kimmeridge Clay of the UK. *Proceedings of the Geologists' Association*, 126, 3, 390–401.

Ösi, A., Weishampel, D. B., Jianu, C. M. 2005. First evidence of azhdarchid pterosaurs from the Late Cretaceous of Hungary. *Acta Palaeontologica Polonica*, 50 (4): 777–787.

Ösi, A., Prondvai, E. 2009. Forgotten pterosaur in Hungarian collections: first description of *Rhamphorhynchus* and *Pterodactylus* specimens. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Abhandlungen*, 252 (2):167-180.

Padian, K. 1983. A functional analysis of flying and walking in pterosaurs. *Paleobiology*, 9:218-239.

Padian, K. 1984. A large pterodactyloid pterosaur from the Two Medicine Formation (Campanian) of Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4, 516–524.

Padian, K., 2008. The Early Jurassic pterosaur *Campylognathoides* Strand, 1928. *Special Papers in Palaeontology*, 80, 65–107

Paul, G. S. 1987. The science and art of restoring the life appearance of dinosaurs and their relatives—a rigorous how to guide. In Czerkas, S. J. & Olson, E. C. (eds) *Dinosaurs Past and Present Vol. II*. Natural History Museum of Los Angeles County/University of Washington Press (Seattle and London), 4-49 p.

Paul, G. 2003. A Quick History of Dinosaur Art. In: Paul, G. (ed.). *The Scientific American Book of Dinosaurs*, New York, Byron Preiss, 432 p.

Pêgas, RV., Costa, FR., Kellner, AWA. 2019. New Information on the osteology and a taxonomic revision of The genus *Thalassodromeus* (Pterodactyloidea, Tapejaridae, Thalassodrominae). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 38 (2): e1443273.

Pêgas, RV., Leal, MEC., Kellner, AWA. 2016. A basal tapejarine (Pterosauria; Pterodactyloidea; Tapejaridae) from the Crato Formation, Early Cretaceous of Brazil. *PLOS ONE*, 11 (9):e0162692

Pinheiro, F. L., Liparini, A., Schultz, C. 2014. Was *Tapejara wellnhoferi* (Pterosauria: Pterodactyloidea) Really Frugivorous? *Journal of Paleontology*. Program and Abstracts 205.

Pinheiro, FL., Schultz, CL. 2012. An unusual pterosaur specimen (Pterodactyloidea, Azhdarchoidea) from the Early Cretaceous Romualdo Formation of Brazil, and the evolution of the pterodactyloid palate. *PLOS ONE*, 7 (11):e50088.

Prondvai, E., Hone, DWE. 2008. New models for the wing extension in pterosaurs. *Historical Biology*, 20 (4): 237-254.

Reck, H. 1931. Die deutschostafrikanischen Flugsaurier (The German East African pterosaurs). *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Abteilung B: Geologie und Paläontologie*, 7:321-336.

Ribeiro, RNS. 2009. A intervenção do design na paleontologia. Projeto de Conclusão de Curso de Desenho Industrial com habilitação em Programação Visual, do Campus de Bauru - UNESP.

Rocha-Barbosa, F., Kellner, AWA. 2014. Myological Reconstruction Of The Pelvic Girdle Of *Ananguera piscator* (Pterosauria: Pterodactyloidea) Using Threedimensional Virtual Animation. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 17(1):11-21.

Rodrigues T, Kellner AWA. 2013. Taxonomic review of the Ornithocheirus complex (Pterosauria) from the Cretaceous of England. *Zookeys*, 308:1–112.

Sampson, SD., Loewen, MA., Farke, AA., Roberts, EM., Forster, CA., Smith, JA., Titus, AL. 2010. New Horned Dinosaurs from Utah Provide Evidence for Intracontinental Dinosaur Endemism. *PLoS One*, 5 (9): e12292.

Saraiva, AAF, Hessel, MH, Guerra, NC, Fara, E. 2007. Concreções calcárias da Formação Santana, Bacia do Araripe: Uma proposta de classificação. *Estudos Geológicos*, 17 :40–57.

Schmitz, L., Motani, R. 2011. Nocturnality in dinosaurs inferred from scleral ring and orbit morphology. *Science*, 332 (6030): 705–708.

Seeley, H. G. 1870. The Orithosauria: An Elementary Study of the Bones of Pterodactyles. *Cambridge*, 135 p.

Simões, T. R., Wilner, E., Caldwell, M. W., Weinschütz, L. C., Kellner, A. W. A. 2015. A stem acrodontan lizard in the Cretaceous of Brazil revises early lizard evolution in Gondwana. *Nature Communications*, 6: 8149.

St-Onge, A. 2017. A Late Cretaceous polygonal fault system in central North America. *Geological Society of America Bulletin*. 129 (5): B31582.1

Suarez, C., Urios, V. 1999. La contaminación por saturnismo en las aves acuáticas del Parque Natural de El Hondo y su relación con los hábitos alimenticios. Sede para el estudio de los Humedales Mediterráneos. *Humedales Mediterráneos*. 1: 83–90.

Tokita, M. 2015. How the pterosaur got its wings. *Biological Reviews*. 40(9): 1163-1178.

Unwin, DM. 1988. New pterosaurs from Brazil. *Nature*, 332: 398– 399.

Unwin, DM. 1997. Pterosaur tracks and the terrestrial ability of pterosaurs. *Lethaia*, 29, 373 –386.

Unwin, DM., Heinrich, WD. 1999. On a pterosaur jaw from the Upper Jurassic of Tendaguru (Tanzania). *Fossil Record*, 2 (1): 121-134.

Unwin, DM. 2003. On the phylogeny and evolutionary history of pterosaurs. *Geological Society*, London, Special Publications 217: 139–190.

Unwin, DM. 2005. The Pterosaurs, from Deep Time. *Pi Press, New York*, 347 pp.

Unwin, DM., Lü, J. 1997. On *Zhejiangopterus* and the relationships of pterodactyloid pterosaurs. *Historical Biology*. 12: 199–210.

Unwin, DM., Deeming, D. C. 2008. Pterosaur eggshell structure and its implications for pterosaur reproductive biology. *Zitteliana*, 28, 199-207.

Vecchia FMD, Bosch R, Fortuny J, Galobart A. 2015. *An International Journal of Paleobiology*, 27 (6): 729-748.

Veldmeijer, AJ. 2003. Description of *Coloborhynchus spielbergi* sp. nov. (Pterodactyloidea) from the Albian (Lower Cretaceous) of Brazil. *Scripta Geologica* 125:35–139.

Veldmeijer, AJ., Meijer, HJM., Signore, M. 2009. Description of pterosaurian (Pterodactyloidea: Anhangueridae, *Brasileodactylus*) remains from the Lower Cretaceous of Brazil. *Deinsea*, 13: 9–40.

Veldmeijer, AJ, Signore, M., Bucci, E. 2006. Predatorprey interaction of Brazilian Cretaceous toothed pterosaurs: A case example. In *Predation in Organisms – A Distinct Phenomenon*, edited by A.M.T. *Elewa*, 295–308.

Vila Nova, BC., Saraiva, AAF., Moreira, JKR., Sayão, JM. 2011. Controlled excavations in the Romualdo Formation *Lagerstätte* (Araripe Basin, Brazil) and pterosaur diversity: remarks based on new findings. *Palaios*. 2011; 26 :173–179.

Vidal, L. S., Candeiro, C. R. A. 2015. Ciência e arte: uma análise do uso da comunicação visual como meio de divulgação científica. *Geographia Opportuno Tempore*, Londrina, 2(1): 114-128.

Vidal, L. S, Pereira, P. V. L. G. C., Tavares, S., Brusatte, S. L., Bergqvist, L. P., Candeiro, C. R. A. 2020. Investigating the enigmatic Aeolosaurini clade: the caudal biomechanics of *Aeolosaurus maximus* (Aeolosaurini/Sauropoda) using the neutral pose method and the first case of protonic tail condition in Sauropoda. *Historical Biology*, 33, 9: 1836-1856.

von Meyer, H. V. 1847. *Homeosaurus maximiliani* und *Rhamphorhynchus (Pterodactylus) longicaudus*, zwei fossile Reptilien aus der Kalkschiefer von Solenhofen. *Frankfurt*, 4, 1-22.

Wakui, M., Tsuihiji, T. 2017. Quantification of skeletal pneumaticity in the pterosaur *Anhanguera piscator* and comparison with the avian condition. *The Geological Society of Korea*, 1: 586 – 588.

Weimer, RJ. 1984. Relation of unconformities, tectonics, and sea-level changes, Cretaceous of Western Interior, USA. *Memoir of the American Association of Petroleum Geologists*, 36: 7–35.

Wellnhofer, P. 1975. Die Rhamphorhynchoidea (Pterosauria) der Oberjura Plattenkalke Süddeutschlands. *Palaeontographica*, A148:1-33, 148: 132-186, 149:1-30.

Wellnhofer, P. 1991a. The Illustrated Encyclopedia of Pterosaurs. *New York: Barnes and Noble Books*. p. 132. ISBN 0-7607-0154-7.

Wellnhofer, P. 1991b. Weitere pterosaurierfunde aus der Santana Formation (Apt) der Chapada do Araripe, Brasilien [Additional pterosaur remains from the Santana Formation (Aptian) of the Chapada do Araripe, Brazil]. *Palaeontographica Abteilung*. 215: 43–101.

- Wings, O. 2007. A review of gastrolith function with implications for fossil vertebrates and a revised classification. *Acta Palaeontologica Polonica*, 52: 1–16.
- Witmer, LM., Chatterjee, S., Franzosa, J, Rowe, T. 2003. Neuroanatomy of flying reptiles and implications for flight, posture and behaviour. *Nature*, 425: 950–953.
- Witton, MP. 2008. A new approach to determining pterosaur body mass and its implications for pterosaur flight. *Zitteliana*, B28: 143–159.
- Witton, MP. 2010. *Pteranodon* and beyond: The history of giant pterosaurs from 1870 onwards. *Geological Society London*, 343 (1): 313-323.
- Witton, MP. 2013. Pterosaurs: Natural History, Evolution, Anatomy. *Princeton University Press*, 291 p. ISBN 0691150613.
- Witton, MP., Habib, MB. 2010. On the Size and Flight Diversity of Giant Pterosaurs, the Use of Birds as Pterosaur Analogues and Comments on Pterosaur Flightlessness. *PLOS ONE*, 5 (11).
- Xing, L., Wu, J., Yi, L., Lu, J. 2009. Aerodynamic Characteristics of the Crest with Membrane Attachment on Cretaceous Pterodactyloid *Nyctosaurus*. *Acta Geologica Sinica*. 83 (1): 25-32.