

ESCOLA DE CIÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO DA BIODIVERSIDADE  
DOUTORADO EM ZOOLOGIA

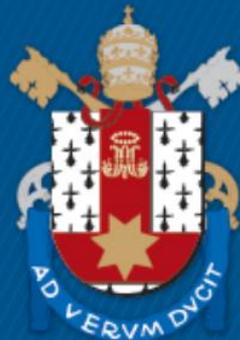
ALEX SANDRO SCHILLER AIRES

**NOTÁRIO EM PTEROSSAUROS E AVES - ASPECTOS EVOLUTIVOS, ONTOGENÉTICOS E  
MORFO-FUNCIONAIS**

Porto Alegre

2019

PÓS-GRADUAÇÃO - *STRICTO SENSU*



Pontifícia Universidade Católica  
do Rio Grande do Sul



**PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL**

**ESCOLA DE CIÊNCIAS**

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO DA BIODIVERSIDADE**

**NOTÁRIO EM PTEROSSAUROS E AVES: ASPECTOS EVOLUTIVOS,  
ONTOGENÉTICOS E MORFO-FUNCIONAIS**

**Alex Sandro Schiller Aires**

**TESE DE DOUTORADO**

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL

Av. Ipiranga 6681 - Caixa Postal 1429

Fone: (051) 320-3500

CEP 90619-900 Porto Alegre - RS

Brasil

**2019**

**PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL**  
**ESCOLA DE CIÊNCIAS**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO DA BIODIVERSIDADE**

**NOTÁRIO EM PTEROSSAUROS E AVES: ASPECTOS EVOLUTIVOS,  
ONTOGENÉTICOS E MORFO-FUNCIONAIS**

Alex Sandro Schiller Aires

Orientador: Professor Doutor Marco Brandalise de Andrade

**TESE DE DOUTORADO**

**PORTO ALEGRE - RS - BRASIL**

**2019**

**Banca examinadora**

**Profa. Dra. Fabiana Rodrigues Costa Nunes – UFABC**

**Prof. Dr. Felipe Lima Pinheiro – UNIPAMPA**

**Prof. Dr. Santiago José Castroviejo Fisher – MCT/PUCRS**

## SUMÁRIO

|   |      |
|---|------|
| <b>Índice de figuras</b>  | VI   |
| <b>Índice de tabelas</b>  | IX   |
| <b>Lista de siglas institucionais</b>   | X    |
| <b>Agradecimentos</b>   | XI   |
| <b>Resumo</b>   | XII  |
| <b>Abstract</b>   | XIII |
| <b>I. Introdução geral</b>  | 14   |
| <b>II. Justificativa</b>  | 16   |
| <b>III. Objetivos gerais</b>  | 17   |
| <b>Capítulo 1</b>   | 19   |
| <b>Capítulo 2</b>   | 61   |
| <b>Capítulo 3</b>   | 116  |
| <b>IV Conclusões Gerais</b>   | 147  |
| <b>V. Referências bibliográficas</b>  | 149  |
| <b>Anexo 1 – Caracteres de<br/><i>Ardeadactylus longicollum</i> e<br/><i>Germandodactylus cristatus</i><br/>codificados em matriz; e lista de<br/>tabelas</b> | 165  |
| <b>Anexo 2 – Tabela geral de Gêneros de<br/>Pterosauria e referências</b>   | 172  |

|  |           |
|--|-----------|
| <b>Capítulo 1 – Notário em Pterosauria:<br/>O mais antigo registro e comentários<br/>sobre sua origem e evolução</b> | <b>19</b> |
| Resumo   | 20        |
| Abstract   | 21        |
| 1.1 Objetivos do capítulo  | 22        |
| 1.2 Notário em Pterosauria: Ocorrência e<br>morfologia   | 23        |
| 1.3 Materiais e métodos  | 34        |
| 1.4 Contexto geológico local da proveniência de<br><i>Ardeadactylus longicollum</i>                                  | 36        |
| 1.5 Resultados   | 37        |
| 1.5.1 Sistemática paleontológica e redescrição<br>morfológica do notário   | 37        |
| 1.5.2 Análise filogenética   | 41        |
| 1.5.3 Análise estatística  | 43        |
| 1.6 Discussão  | 46        |
| 1.6.1 Função do notário  | 48        |
| 1.6.1 Evolução do notário em Pterosauria   | 49        |
| 1.6.3 Diversidade relativa do notário em<br>Pterosauria no tempo   | 54        |
| 1.6.4 Pterosauria x Aves   | 58        |
| 1.7 Conclusão  | 60        |
| <br>   |           |
| <b>Capítulo 2 – Caracterização, origem,<br/>ocorrência e evolução do notário em<br/>aves</b>                         | <b>61</b> |

|  |            |
|--|------------|
| Resumo   | 62         |
| Abstract   | 63         |
| 2.1.1 Evolução das aves  | 64         |
| 2.1.2 Notário em aves  | 65         |
| 2.2 Objetivos do capítulo  | 67         |
| 2.3 Materiais e métodos  | 68         |
| 2.4 Resultados e discussão   | 69         |
| 2.4.1 Morfologia do notário em aves  | 70         |
| 2.4.2 Análise estatística sobre a morfologia notarial em aves                                      | 95         |
| 2.4.3 Funcionalidade do notário em aves  | 96         |
| 2.4.4 Evolução do notário aviano no tempo e contexto paleoecológico                                | 102        |
| 2.5 Conclusão  | 114        |
| <br>   |            |
| <b>Capítulo 3 – Padrões ontogenéticos no notário: Comparativo entre pterossauros e aves atuais</b> | <b>116</b> |
| Resumo   | 117        |
| Abstract   | 118        |
| 3.1 Introdução   | 119        |
| 3.2 Objetivos do capítulo  | 121        |
| 3.3 Materiais e métodos  | 121        |
| 3.4 Resultados e discussão   | 122        |
| 3.5 Conclusão  | 145        |

## Índice de Figuras

|  |    |
|--|----|
| <b>Figura 1.</b> Notário de <i>Pteranodon longiceps</i> YPM 2692   | 27 |
| <b>Figura 2.</b> Diversidade de notários em Pterosauria  | 33 |
| <b>Figura 3.</b> <i>Ardeadactylus longicollum</i> SMNS 56603 – em detalhe o notário parcialmente preservado em vista lateral esquerda.   | 40 |
| <b>Figura 4.</b> Cladograma de Consenso estrito posicionando <i>Ardeadactylus longicollum</i> na matriz de Wang et al. (2012) e relacionado com os respectivos notários.                           | 42 |
| <b>Figura 5.</b> Gráfico exibindo resultado de análise multivariada de PCA sobre a dispersão de Pterosauria no morfoespaço baseado em índices de proporção dos ossos longos dos membros            | 44 |
| <b>Figura 6.</b> Gráfico exibindo resultado de análise multivariada de PCA sobre a dispersão de Pterodactyloidea no morfoespaço baseado em índices de proporção dos ossos longos dos membros       | 45 |
| <b>Figura 7.</b> Gráfico mostrando o registro reportado de notários na literatura por Gênero e por espécimes de Pterosauria ao longo do tempo geológico e em quais depósitos fossilíferos ocorrem. | 53 |
| <b>Figura 8.</b> Diversidade total e com notário de Pterosauria por idade geológica  | 57 |
| <b>Figura 9.</b> Diversidade de notários em aves   | 66 |
| <b>Figura 10.</b> Exemplos de notário em Tinamiformes  | 71 |
| <b>Figura 11.</b> Exemplos de notário em Galliformes   | 73 |
| <b>Figura 12.</b> Tendões ossificados nas vértebras torácicas de anatídeos da tribo Tadornini  | 75 |
| <b>Figura 13.</b> Notário de <i>Columba livia</i> (Columbiformes)  | 77 |
| <b>Figura 14.</b> Um dos dois únicos esqueletos completos de Dodô ( <i>Raphus cucullatus</i> - Columbiformes) conhecidos no mundo  | 78 |
| <b>Figura 15.</b> Comparativo entre o notário de Phoenicopteriformes a longo do tempo  | 80 |

|   |     |
|---|-----|
| <b>Figura 16.</b> Notários de <i>Podiceps major</i> e <i>Podiceps cristatus</i> (Podicipediformes)  | 82  |
| <b>Figura 17.</b> Notários de <i>Aramus guarauna</i> (Gruiformes)   | 84  |
| <b>Figura 18.</b> Esqueleto de <i>Psophia crepitans</i> (Gruiformes)  | 85  |
| <b>Figura 19.</b> Notário de <i>Eurypyga helias</i> (Eurypygiformes)  | 87  |
| <b>Figura 20.</b> Notário de <i>Phalacrocorax brasilianus</i> (Suliformes)  | 88  |
| <b>Figura 21.</b> Notários de Threskiornithidae (Pelecaniformes)  | 90  |
| <b>Figura 22.</b> Exemplos de notários de Falconiformes   | 92  |
| <b>Figura 23.</b> Notário em Passeriformes  | 94  |
| <b>Figura 24.</b> Gráfico exibindo resultado de análise multivariada de PCA sobre a dispersão dos tipos morfológicos de notário em aves nomorfoespaço                             | 95  |
| <b>Figura 25.</b> Gráfico exibindo resultado de análise multivariada de PCA sobre a dispersão de aves no morfoespaço baseado em índices de proporção dos ossos longos dos membros | 99  |
| <b>Figura 26.</b> Cladograma dos Neornithes construído a partir de análises moleculares atuais com a presença de notário por grupos   | 111 |
| <b>Figura 27.</b> Diagrama mostrando o tempo em que ocorre a fusão nos diferentes sítios vertebrais do notário em <i>Gallus gallus</i>  | 120 |
| <b>Figura 28.</b> Comparativo entre um notário de <i>Opisthocomus hoazin</i> imaturo e adulto   | 124 |
| <b>Figura 29.</b> Notários de <i>Nothura maculosa</i> juvenil e adulto  | 125 |
| <b>Figura 30.</b> Comparativo entre os notários de dois pterossauros anhanguerídeos em diferentes estágios ontogenéticos  | 128 |

|  |     |
|--|-----|
| <b>Figura 31.</b> Notário de <i>Istiodactylus latidens</i>   | 131 |
| <b>Figura 32.</b> Notário de um indivíduo juvenil de <i>Tupuxuara leonardii</i>  | 132 |
| <b>Figura 33.</b> Sequencia de fusão do centro vertebral em <i>Phalacrocorax brasilianus</i> (Suliformes)  | 134 |
| <b>Figura 34.</b> Comparativo entre o notário de <i>Podiceps major</i> (Podicipediformes) juvenil e adulto   | 135 |
| <b>Figura 35.</b> Notário de <i>Pteranodon</i> sp.   | 137 |
| <b>Figura 36.</b> Diagrama mostrando como ocorre a fusão do notário em pterossauros baseando-se nos estágios encontrados nos fósseis e em comparativos com aves. | 140 |
| <b>Figura 37.</b> Tipos de desenvolvimento do notário em Pterodactyloidea baseado nos materiais fósseis descritos na literatura.                                 | 144 |

## Índice de Tabelas

|  |     |
|--|-----|
| <b>Tabela 1.</b> Dados de medidas dos ossos longos (mm) e índices de proporção relativa em Pterosauria (Anexo 1)   | 166 |
| <b>Tabela 2.</b> Todos os notários registrados em Pterosauria, como na literatura  | 52  |
| <b>Tabela 3.</b> Número total de gêneros válidos de Pterosauria e com notário por idade geológica  | 56  |
| <b>Tabela 4.</b> Padrões de fusão das vértebras torácicas em Dinosauria avianos compilados na literatura e em espécimes analisados (segundo metodologia de Storer, 1982).                                  | 167 |
| <b>Tabela 5.</b> Dados de medidas dos ossos longos (mm) e índices de proporção relativa em Aves (Anexo 1)  | 171 |
| <b>Tabela 6.</b> Tipos de fusão do notário em Pterosauria a partir dos espécimes descritos na literatura.  | 139 |
| <b>Tabela geral (anexo 2 – material suplementar).</b> Total de Gêneros válidos de Pterosauria por idade geológica (compilado a partir de papers científicos publicados entre 1859 e 2018) com referências. | 172 |

## Lista de siglas institucionais

**AMNH**, American Museum of Natural History, New York; **BSP**, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie, Munique; **FHSM**, Fort Hays Sternberg Museum, Fort Hays; **FMNH**, Field Museum of Natural History, Chicago; **IMCF**, Iwaki Coal and Fossil Museum, Fukushima; **IVPP**, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Beijing; **KUVP**, Museum of Natural History of the University of Kansas, Kansas City; **MCN-FZB**, Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre; **MCT-PUCRS**, Museu de Ciência e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre; **MHNT**, Museu de História Natural de Taubaté, Taubaté; **MN**, Museu Nacional, Rio de Janeiro; **MPEG**, Museu Paraense Emilio Goeldi, Belém; **NHMUK**, Natural History Museum, Londres; **RGM**, National Natuurhistorisch Museum, Leiden; **SMNK**, Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe; **SMNS**, Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart; **USNM**, United States National Museum, Washington; **YPM**, Yale Peabody Museum, New Haven.

## **Agradecimentos**

Agradeço principalmente ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) que, através da contribuição da sociedade brasileira, financiou as taxas de pós-graduação, a bolsa de doutorado e a taxa de bancada utilizada nesta pesquisa.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução da Biodiversidade (antigo PPG Zoologia) da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul pela infraestrutura oferecida e a todos os professores, que através de suas disciplinas e conversas pessoais, contribuíram para a elaboração desta tese e de meu conhecimento geral. Também agradeço a secretária do PPG, Patrícia Costa Baptista por sua simpatia, eficiência e atenção para com os pós-graduandos.

Ao Professor Doutor Marco Brandalise de Andrade, pelo aceite do desafio na orientação deste trabalho, por todas as sugestões, trocas de idéias, dicas no âmbito da ciência e conselhos na esfera pessoal. Também pela disposição em sempre ajudar nas situações extra-acadêmicas.

Aos Professores Doutores Mônica Ryff Vianna e Santiago Castroviejo Fisher pelo acompanhamento, críticas e sugestões ao projeto de tese durante sua elaboração. Agradeço também ao Professor Doutor Pedro Ivo Simões pela ajuda com a parte estatística desenvolvida no estudo.

Aos membros da banca de avaliação deste trabalho, que com muita gentileza e disponibilidade, se dispuseram a contribuir com suas valiosas críticas e sugestões: Dra. Carla Suertegaray Fontana (MCT/PUCRS), Dra. Fabiana Costa Nunes (UFABC), Dr. Felipe Lima Pinheiro (UNIPAMPA), Dr. Santiago Castroviejo Fisher (MCT/PUCRS), Dr. Federico Lisandro Agnolin (MACN) e Dr. José Eduardo Dornelles (UFPEL).

Aos pesquisadores e curadores que possibilitaram a visita nas coleções paleontológicas e zoológicas e disponibilizaram os espécimes que foram estudados neste doutorado: Dra. Carla Suertegaray Fontana (Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul – MCT/PUCRS), Me. Glayson Bencke e Dr. Felipe Zilio (Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul – FZB/RS), Dr. Herculano Alvarenga (Museu de História Natural de Taubaté – MHNT) – também pela conversa e troca de idéias, Dr. Alexandre Aleixo (Museu Paraense Emílio Goeldi – MPEG), Dra. Lorna Steel (Natural History Museum, London, UK – NHMUK), Dr. Rainer Schoch (Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, ALE – SMNS), Dr. Oliver Rauhut (Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München, ALE - BSP) e Dr. Mark Norell e Dr. Carl Mehling (American Museum of Natural History, New York, USA - AMNH).

À Alexandra Elbakyan e seu SciHub com a sua premissa de ciência livre para todos, que possibilitaram a aquisição de inúmeros artigos científicos utilizados neste estudo.

Por fim, à meus pais, José Darci e Sirlei Aires e a minha querida companheira Leici Maria Machado Reichert, por todo apoio moral ou financeiro, por todo carinho e compreensão e por todas as aventuras juntos nas jornadas da vida.

## RESUMO

O “notário”, também conhecido por “*Os Dorsale*” é a estrutura formada a partir da fusão de um determinado número de vértebras na região dorsal da coluna, que ocorre de forma independente em dois grupos de vertebrados voadores: pterossauros e aves. Seu desenvolvimento evolutivo depende de mutações que alteram os padrões de expressão de genes de transição HOX e PAX, consistindo em uma estrutura adquirida geralmente na fase de maturação esquelética, na transição de indivíduo juvenil para adulto. A fusão pode envolver de duas até seis ou sete diferentes vértebras truncais (dorsais em pterossauros ou torácicas em aves) e em muitos casos, também a última cervical. A fusão pode ocorrer em diferentes graus, unindo somente os corpos vertebrais, os espinhos neurais, os processos transversos, os processos ventrais, somente alguns ou todos estes sítios. Neste estudo, objetivamos identificar e caracterizar os padrões evolutivos, ontogenéticos e morfofuncionais do notário. Foi consultada bibliografia publicada sobre o tema em periódicos disponíveis nas bases Scopus, Elsevier, Springer e Scielo. e analisados em torno de 200 esqueletos de aves atuais e fósseis depositados nas coleções de ornitologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (PUCRS), Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (FZB-RS), Museu de História Natural de Taubaté (MNHT-SP) e Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG-PA) e cerca de 80 espécimes de pterossauros pertencentes às coleções paleontológicas do Natural History Museum, London, UK (NHM), Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, De (SMNS), Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München, De (BSP) e American Museum of Natural History, New York, USA (AMNH), com finalidade de identificar estruturas diagnósticas, padrões de fusão, ossificação, tendões. Foram medidos os ossos longos dos membros anteriores e posteriores de todos os espécimes completos, computados em uma matriz e analisados estatisticamente nos programas Excel e PAST, fazendo uso da Análise de Componentes Principais (PCA) a fim de identificar grupos distintos no morfoespaço que apresentam o notário, combinando com dados ecológicos, morfológicos, geológicos e biomecânicos disponíveis na literatura. Dividimos os resultados em três capítulos, sendo que no primeiro identificamos o registro mais antigo do notário em Pterosauria para o Jurássico Superior da Alemanha e analisamos a ocorrência da estrutura em todo o clado ao longo do tempo geológico, enfocando seus padrões morfológicos e filogenéticos; no segundo, descrevemos as diferenças entre o notário de vários grupos de aves, atualizando a presença do caractere frente ao registro fóssil e às novas análises filogenéticas moleculares de Neornithes e discutindo sua origem, evolução e relação com o hábito de vida e análises estatísticas comparando com o tamanho dos ossos longos; e por fim no terceiro identificamos diferentes estágios na sequência de fusão das vértebras que compõem o notário, começando a partir da primeira ou segunda dorsal, se estendendo até a última notarial (geralmente quarta torácica nas aves e sexta dorsal nos pterossauros), de forma independente nos espinhos neurais, fortemente influenciados pelos tendões ossificados no ápice. Podemos concluir que o notário evoluiu em dois momentos distintos, separados por quase 100 milhões de anos entre os pterossauros no Jurássico e as aves no Paleoceno; nos primeiros durante a transição dos ranforrincóides para os pterodactilóides, possivelmente por alterações no centro de massa; e nos Neornithes em momento de avanço das florestas, possivelmente ligado à condições de decolagem abrupta. Em muitos espécimes podemos identificar os diferentes estágios ontogenéticos, que guardam similaridades e diferenças entre os dois grupos. Trata-se de uma estrutura complexa, porém através de análises morfológicas e morfométricas detalhadas, e de estudos mais profundos envolvendo biomecânica, embriologia e genética combinados, é possível identificar o seu real significado.

Palavras-chave: Pterosauria; Neornithes; Coluna Vertebral; Ecomorfologia; Ossificação; Morfometria

## ABSTRACT

### **Notarium in pterosaurs and birds: evolutionary, ontogenetic and morphofunctional aspects**

The notarium, also known as "Os Dorsale" is the structure formed from a group of fused vertebrae in the dorsal region that occurs independently in two groups of flying vertebrates: pterosaurs and birds. Its evolutionary development depends on mutations that alter the expression patterns of HOX and PAX genes and is a structure generally acquired in the stage of skeletal maturation (juvenile to adult). The fusion may involve two to six or seven different truncated vertebrae (dorsal in pterosaurs or thoracic in birds) and in much cases also the last cervical. The fusion can occur to different degrees, joining only the vertebral bodies, the neural spines, the transverse processes, the ventral processes, only some or even all this sites. In this study, our goal is the identify and characterize the evolutive, ontogenetic and morpho-functional patterns of the notarium. The published bibliography was consulted on the theme, available in Scopus, Elsevier, Springer and Scielo. and analyzed around of 200 skeletons of current and fossil birds deposited in the collections of ornithology from the Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (PUCRS), Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (FZB-RS), Museu de História Natural de Taubaté (MNHT-SP) and Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG-PA) and about 80 specimens of pterosaurs from paleontological collections of the Natural History Museum, London, UK (NHM), Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, De (SMNS), Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München, De (BSP) and American Museum of Natural History, New York, USA (AMNH), to identify diagnostic structures, patterns of fusion, ossification, tendons. We measured the long bones of the anterior and posterior limbs of all the complete specimens, computed in a matrix and statistically analyzed in the Excel and PAST programs, using Principal Component Analysis (PCA) to identify distinct groups in the morphology of the notarium, combining with ecological, morphological, geological and biomechanical data. We divided the results into four chapters: In the first one, we identified the oldest record of the notarium in Pterosauria from the Upper Jurassic of Germany and analyzed the occurrence of this structure throughout the clade along the geological time, focusing its morphological and phylogenetic patterns; in the second, we describe the differences between the notarium of several groups of birds, updating the presence of the character in the fossil record and the new molecular phylogenetic analyzes of Neornithes, and discussing its origin, evolution and relation with the habit of life; and in the third chapter, we identify different stages in the sequence of fusion of the vertebrae that compose the notarium, starting from the first or second "true" dorsal, extending to the last notarial (usually fourth thoracic in birds and sixth dorsal in the pterosaurs), independently in the neural spines, strongly influenced by the ossified tendons at the apex. We can conclude that the notarium evolved in two distinct moments, separated by almost 100 million years between pterosaurs in the Jurassic and birds in the Paleocene; during the transition from ranforrinchoids to pterodactyloids, possibly due to changes in the center of mass; and in the Neornithes at the time of forest advance, possibly linked to abrupt takeoff conditions. In many specimens we can identify the different ontogenetic stages, which hold similarities and differences between the two groups. It is a complex structure, but through detailed morphological and morphometric analyzes, and of deeper studies involving combined biomechanics, embryology and genetics, it is possible to identify their real meaning.

Keywords: Pterosauria; Neornithes; Vertebral Column; Ecomorphology; Ossification; Morphometry

## I. Introdução geral

O notário (“*notarium*” do latim: *noto* = “costas”, *rium* = “relativo à”), também denominado “*Os Dorsale*” (“ossificação dorsal”) é a estrutura rígida formada a partir da fusão de um grupo de vértebras situadas na região dorsal da coluna e que ocorre de forma independente em dois dos três grupos de vertebrados voadores ativos: pterossauros e aves (ausente em morcegos, embora hajam algumas fusões dorsais isoladas em poucas espécies) (EYTON, 1869; WALTON & WALTON, 1970; WELLNHOFER, 1991; BAUMEL & WITMER 1993) (Fig. 1). A fusão pode envolver de duas até seis ou raramente sete diferentes vértebras truncais (chamadas dorsais em pterossauros ou torácicas em aves) e em muitos casos também a última cervical. A “soldagem” advinda da ossificação pode ocorrer em diferentes graus e em distintas regiões, unindo somente os corpos (ou centros) vertebrais, os espinhos neurais (ou processos espinhais), os processos transversos, os processos ventrais, parte ou todos estes sítios (e.g. STORER, 1982; SAMEJIMA & OTSUKA, 1984). O notário é uma estrutura adquirida na fase de maturação esquelética, quando o animal passa de jovem a adulto, e já consegue efetuar voos mais potentes e distantes (MCLELLAND, 1990). Seu desenvolvimento evolutivo provavelmente depende de mutações que alteram os padrões de expressão de genes de transição HOX e PAX, que controlam a diferenciação embriológica das vértebras (JAMES, 2009).

Poucos estudos têm tratado da questão sobre as fusões das vértebras dorsais nos animais voadores, especialmente qual a sua origem, função e desenvolvimento. Em Aves, o notário foi tema específico de apenas quatro trabalhos: Rydzewski (1935) que tratou da questão anatômica, Storer (1982) e Samejima e Otsuka (1984), que distinguiram algumas diferenças morfológicas explorando sua ocorrência em diferentes grupos taxonômicos, e James (2009), que estudou somente sua presença nos Passeriformes. Em pterossauros, existem algumas descrições morfológicas mais detalhadas, especialmente no trabalho clássico de Eaton (1910), de Wellnhofer et al. (1983) e em alguns estudos de Bennett (2001, 2003 a, b) que detalha o notário de *Pteranodon* e elabora algumas comparações com outras espécies. De outra forma, a estrutura aparece em vários trabalhos morfológicos, tanto de Pterosauria quanto de Aves, normalmente como um caractere em estudos filogenéticos.

Portanto, trata-se de uma formação óssea um tanto enigmática, presente somente em determinados grupos com distintas características eco-morfológicas e que tem deixado algumas dúvidas quanto a sua principal função e sua relação com o voo, bem como sua importância taxonômica.

Eaton (1910) discorre:

*“Parece-me que a opinião de que o notário é dependente de voo em geral não se justifica. Pode ser em conexão com certo tipo de voo, porque, como já tive ocasião de observar, a pessoa vê o melhor notário desenvolvido em Galliformes, que é sabido que têm voo específico. Além disso, as aves cujo voo parece-nos mais perfeito, como as aves de rapina, não tem qualquer traço de notário”.*

*“Em Pteranodon, que tem o notário mais desenvolvido de todos os animais, percebe-se que a parte anterior é a área do corpo mais fortemente desenvolvida, enquanto a pele é pouco desenvolvida (...)”*

*“Duas possibilidades ainda permanecem para nós a considerar, nominalmente, a forma de alimentação e tipos específicos de voos.”*

O autor considera que o notário é resultado da ossificação de ligamentos horizontais na região dorsal da coluna e também de tendões advindos dos músculos *M. longissimus dorsi* e *M. sacro lumbaris* e que a soldagem da região ventral das apófises mostraria um padrão de inserção para músculos que dão movimento ao pescoço. Eaton (1910) cogita que a evolução do notário estaria ligada a fisiologia da movimentação cervical e descarta que haja alguma associação com a cursorialidade, pois as ratitas são cursoriais e não possuem esta estrutura.

## II. Justificativa

Faz-se necessário um estudo que se proponha: (i) revisar a ontogenia, função e evolução do notário; (ii) mapear a sua ocorrência de forma ampla nos diversos grupos, inclusive as suas variações morfológicas por táxon; e (iii) estabelecer qual sua relação com fatores diversos, tais como o tipo de voo, aterrissagem, decolagem, proporções dos membros, porte e estágio de desenvolvimento.

Rydzewski (1935) escreveu:

*“Até agora ninguém suficientemente compreendeu a formação e o significado funcional do notário (...)*

*“Acredito que ainda não é possível explicar o significado funcional do notário... a hipótese mais aceitável seria admitir que seja uma formação especialmente dependente do tipo de voo (...)*

Nos últimos anos, novas informações e novos espécimes ajudaram a compor um quadro mais completo, ainda que disperso de dados. Neste trabalho, esses dados são reunidos e proporcionam uma visão mais objetiva. E essa visão sobre o notário precisa ser conhecida para melhor compreender o processo de evolução de vertebrados voadores e sua adaptação ao meio aéreo.

### III. Objetivos gerais

O presente estudo pretendeu revisar e analisar os padrões evolutivos das vértebras dorsais fusionadas de pterossauros e aves, a fim de verificar critérios evolutivos e ontogenéticos na formação do notário, além de hipotetizar sobre sua função morfofisiológica.

Como objetivos específicos pretendem-se:

1 – Re-descrever o notário mais antigo em Pterosauria, codificar dois gêneros de Pterodactyloidea basais com o caractere em uma matriz existente e analisar a sua presença nos diferentes grupos de arcossauros voadores, discutindo sua função e evolução ao longo do tempo.

2 – Avaliar a proporção dos elementos ósseos das asas de aves e pterossauros com e sem notário utilizando morfometria e estatística multivariada a fim de verificar sua distribuição no morfoespaço, comparação de tamanho e a relação com a ecomorfologia.

3 – Descrever morfologicamente, comparar e plotar o notário como caractere na filogenia atual de aves e mapear seu surgimento no tempo, e quantas vezes originou-se de forma independente utilizando as hipóteses de otimização ACCTTRAN e DELTRAN.

4 – Estabelecer critérios ontogenéticos qualitativos com base na morfologia e sequencia de fusão óssea das vértebras dorsais e torácicas de aves e pterossauros para que se possa aplicar na identificação de diferentes estágios de desenvolvimento.

Neste trabalho, reunimos informações bibliográficas sobre quais táxons o notário ocorre, sua morfologia e variação de estruturas envolvidas e seu tipo de fusão. Foram analisados espécimes de Pterosauria e Aves, com e sem a presença de notário, efetuadas comparações e elaborados três capítulos, cada voltado para um aspecto particular de análise morfológica e com metodologia específica:

Capítulo 1 – Origem e evolução do notário em pterossauros ao longo do tempo geológico, com a identificação do registro mais antigo para o clado.

Capítulo 2 – Caracterização, descrição morfológica básica enfatizando semelhanças e diferenças no notário nos diferentes grupos taxonômicos avianos, atualizações sobre a origem e evolução do notário em Aves, análise da morfofunção da estrutura e sua relação com o tamanho relativo dos membros (anteriores e posteriores) e os ossos que os compõem, utilizando medidas de comprimento total, com discussão sobre sua importância filogenética frente às novas filogenias moleculares e comentários sobre sua funcionalidade.

Capítulo 3 – Verificação das etapas da formação ontogenética do notário, quais os passos seguidos até a fusão completa e diferenças nos processos de desenvolvimento entre os táxons. Identificação das semelhanças e diferenças no processo de fusão entre Pterosauria e Aves.

A seguir serão apresentados cada um destes capítulos com seus respectivos objetivos, estado da arte, materiais e métodos direcionados para sua proposta, resultados, discussão e conclusão. Ao final, foram apresentadas as conclusões gerais da tese, seguidas por sugestões para futuros trabalhos com o tema proposto. As referências bibliográficas estão organizadas ao final do manuscrito de acordo com as normas da ABNT. As tabelas maiores com dados brutos são apresentados nos anexos 1 e 2, seguidos por referências adicionais para todos os gêneros de Pterosauria (seguindo as normas da revista *Zoological Journal of the Linnean Society*).

## **Capítulo 1**

**Notário em Pterosauria: O mais antigo registro e comentários sobre sua origem e evolução**

## Notário em Pterosauria: O mais antigo registro e comentários sobre sua origem e evolução

### Resumo

O notário é a estrutura rígida formada a partir da fusão de um grupo de vértebras, localizado na região dorsal da coluna e que ocorre independentemente em dois dos três grupos de vertebrados voadores: pterossauros e aves (ausentes em morcegos). Apesar de ocorrer em uma parte significativa dos vertebrados, nenhum estudo prévio correlacionou a ocorrência do notário com o tempo geológico, através da estratigrafia, a fim de estabelecer uma relação entre sua emergência em diversos grupos de pterossauros. O objetivo deste trabalho foi revisar a literatura sobre a morfologia e ocorrência taxonômica e estratigráfica do notário em Pterosauria, além de analisar, descrever e relatar o registro mais antigo de notário na história geológica até o presente momento. Verificamos a ocorrência deste para o Archaeoptero-dactyloidea *Ardeadactylus longicollum* do Kimmeridgiano (Jurássico Superior) de Baden-Württemberg, sul da Alemanha; e discutimos aspectos relacionados à origem e evolução dessa estrutura. O espécime SMNS 56603, abrigado e exposto ao público no Museu Am Löwentor (Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart) foi originalmente descrito por Felix Plieninger há muitas décadas atrás, mas sem mencionar o termo “notário”, porém escrevendo sobre “oito vértebras dorsais conectadas em uma fileira (12-19) melhor preservada em seu lado esquerdo e com boa preservação dos processos espinhosos”. As oito dorsais estão fundidas, seja pelo corpo ou pela extremidade superior dos espinhos neurais através de uma porção óssea delgada, originada pela ossificação dos tendões. Os corpos vertebrais e as zigapófises estão relativamente preservados, mas a fusão entre eles é visível. Os centros vertebrais são todos procélicos, sendo parcial ou totalmente fundidos um ao outro nas vértebras D1-D2 e D2-D3 e ainda com fusão incompleta entre D5-D6-D7 e muito pouco entre D7-D8, o que sugere uma sequência cranial-caudal de obliteração das estruturas. A formação de placa supraneural e de superfície para articulação com a escápula não são observadas, como ocorre no notário do clado Pteranodontia. A morfologia geral é mais semelhante ao padrão observado no notário do clado Azhdarchoidea, com a ossificação ocorrendo na placa espinhal através da mineralização dos tendões, geralmente fundindo as regiões apicais e independentemente nos corpos vertebrais. *A. longicollum* foi codificado juntamente com *Germanodactylus cristatus* em matriz de dados previamente publicada, resultando que ambos aparecem como Archaeoptero-dactyloidea basais, que configuraria o notário como basal em relação aos Pterodactyloidea avançados (ou Ornithocheiroidea). No momento, trata-se do registro mais antigo do notário em vertebrados voadores.

# Notarium in Pterosauria: The early register and comments of the origin and evolution

## Abstract

The notarium is the rigid structure formed by the fusion of a group of vertebrae, located in the dorsal region of the column and occurring independently in two of the three groups of flying vertebrates: pterosaurs and birds (absent in bats). In spite of occurring in a significant number of vertebrates, no previous study correlated the occurrence of the notarium with the geological time, through stratigraphy, in order to establish a relation between its emergence in diverse groups and specific transitions in the history of the planet. The objective of this work was to review the literature on the morphology and taxonomic and stratigraphic occurrence of the notarium in Pterosauria, besides analyzing, re-describing and reporting the earliest notarium record in the geological history to date. We verified the occurrence for the archaeoptero-dactyloid *Ardeadactylus longicollum* from the Kimmeridgian (Upper Jurassic) of Baden-Württemberg, southern Germany; and we discussed aspects related to the origin and evolution of this structure. The specimen SMNS 56603, housed and on public display in Museum Am Löwentor (Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart) was originally described by Felix Plieninger in much decades ago, who did not mention the term “notarium”, but he wrote about “eight dorsal vertebrae in a connected row (12-19) best preserved in their left side and good preservation of the spinous processes”, but not mentioned the fusion between this last. The eight dorsals are all fused, either by the body or the upper end of the neural spines through a thin bony portion, originated through the ossification of the tendons. The vertebral bodies and the zygapophyses are not well preserved, but the fusion between them is very visible. The vertebral centers are all procyclic, being partially or totally fused to each other in the vertebrae D1-D2 and D2-D3 and still with incomplete fusion between the D5-D6-D7 and less in D7-D8, which suggests a cranial-caudal sequence of obliteration of the structures. The formation of supraneural plate and the surface for articulation with the scapula is not observed, as occurs in the notarium of the clade Pteranodontia. The general morphology is more similar to the pattern observed in the notarium of the clade Azhdarchoidea, with the ossification occurring in the neural spine through the mineralization of the tendons, usually fusing the apical regions and independently in the vertebral bodies. *A. longicollum* was coded together with *Germanodactylus cristatus* in a previously published data matrix, resulting in both appear as basal Archaeoptero-dactyloidea, which would configure the notarium as basal to advanced Pterodactyloidea (or Ornithocheiroidea). At the moment, this is the oldest record of the notarium in flying vertebrates.

## 1.1 Objetivos do capítulo

Os objetivos deste capítulo foram revisar a literatura sobre a morfologia e ocorrência taxonômica e estratigráfica do notário em Pterosauria, contabilizar e situar geologicamente de forma comparativa o número total aproximado de gêneros e espécimes descritos, com e sem a presença da estrutura, além de analisar espécimes datados no Triássico, Jurássico e Cretáceo pertencentes às coleções na Europa e Estados Unidos da América, visando verificar a ocorrência de padrões de fusões na coluna vertebral. De posse de novas informações, verificamos a ocorrência do notário para *Ardeadactylus longicollum* do Kimmeridgiano (Jurássico Superior, ~152 Ma) de Baden-Württemberg, sul da Alemanha; e discutimos aspectos relacionados à origem e evolução desta estrutura. O espécime SMNS 56603 (Fig. 3), localizado e exibido no Museu Am Löwentor (Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart) foi originalmente descrito por Plieninger (1907) e atribuído a *Pterodactylus longicollum*, denominada por Von Meyer (1854). Subseqüentemente, este mesmo espécime foi designado como neótipo por Wellnhofer (1970), devido ao holótipo ter sido perdido durante a Segunda Guerra Mundial. Bennett (2013), na revisão taxonômica de *Pterodactylus* realocou a espécie para um novo gênero, *Ardeadactylus*, porque haviam diferenças nos elementos cranianos, na dentição e nos ossos da asa. Na descrição original de SMNS 56603, Plieninger (1907) menciona de forma resumida cerca de oito vértebras dorsais conectadas em uma fileira, mas não menciona a sua fusão nem o termo "notário", pois possivelmente naquele contexto ainda haviam poucas menções desta estrutura para os Pterosauria. Com isso, após revisar brevemente a literatura sobre a ocorrência e morfologia do notário entre os pterossauros, objetivamos re-descrever e reportar o mais antigo registro desta estrutura óssea na história geológica até o momento, testar filogeneticamente e estatisticamente o espécime com o novo caractere e discutir questões inerentes a sua evolução e distribuição estratigráfica.

## 1.2 Notário em Pterosauria – ocorrência e morfologia

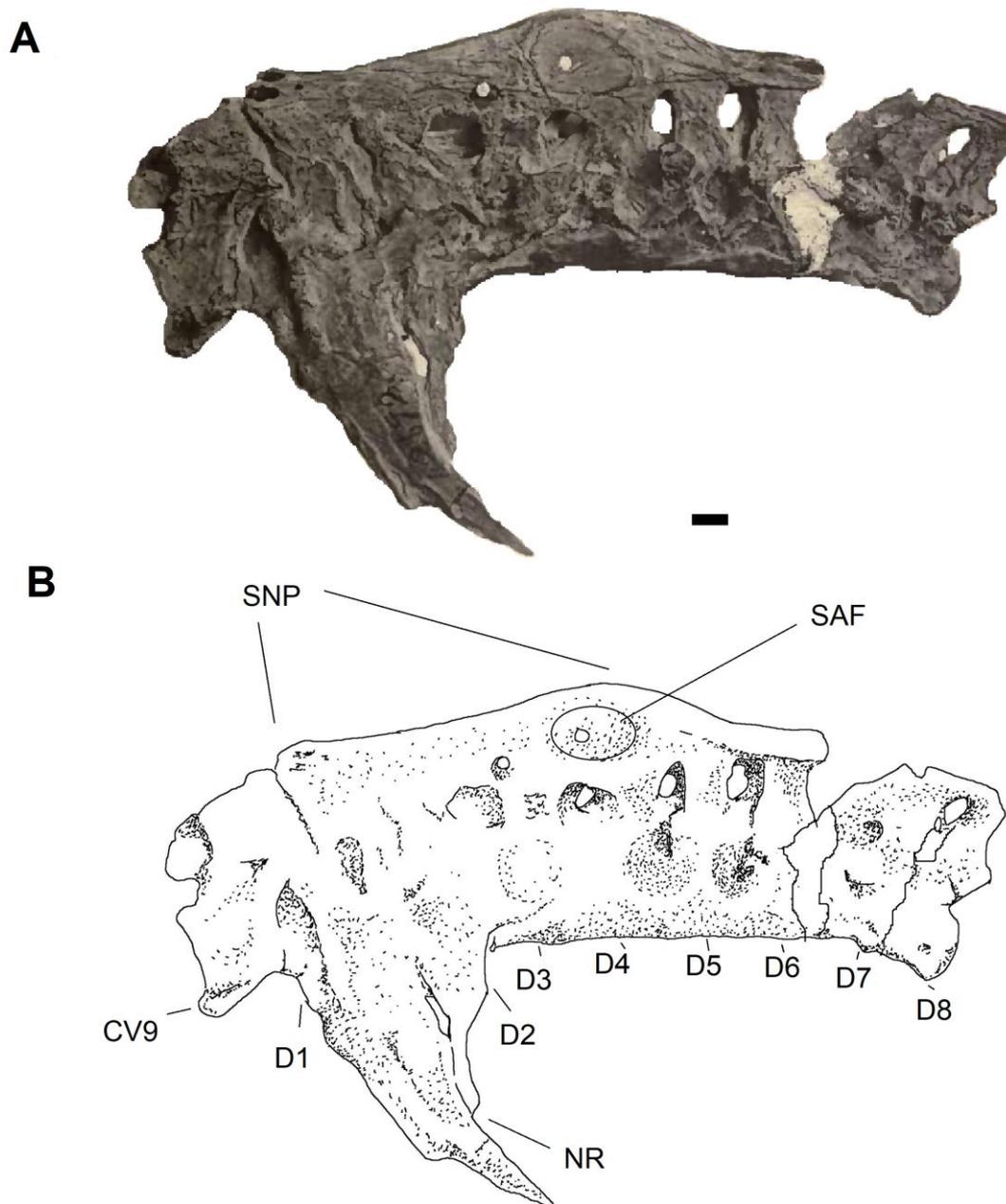
Os pterossauros (Clado Pterosauria) são um grupo de répteis alados extintos, com diversos tamanhos e formas do crânio, que viveram na Era Mesozóica (~215 até 65 Ma) em quase todo o planeta, consistindo nos primeiros vertebrados a conquistarem o voo ativo (UNWIN, 2006; WITTON, 2013). Estão divididos de forma genérica em dois grupos menores: “Rhamphorhynchoidea”, grupo parafilético e composto por linhagens sucessivas de formas basais de porte pequeno a médio, com características cranianas próprias, dentição em toda a mandíbula/maxila, metacarpais relativamente curtos, pescoço curto e cauda longa; e Pterodactyloidea, clado monofilético e composto por pterossauros mais derivados, com tendência a diminuição no número de dentes, aumento de tamanho corpóreo (chegando a tamanhos gigantes em alguns casos) e metacarpais alongados (WELLNHOFER, 1991). Em Pterodactyloidea todas as vértebras pré-sacrais são procélicas, o pescoço é muito longo enquanto que o tronco e a cauda são relativamente curtos (BENNETT, 2001). O notário é reportado atualmente na literatura somente para o grupo dos pterodactilóides de grande porte que surgiram a partir do Cretáceo Inferior (Ornithocheiroidea de acordo com a filogenia proposta por Andres et al. (2014) ou Dsungaripteroidea de acordo com Kellner (2003a) e Wang et al. (2009). Existem alguns estudos morfológicos mais detalhados, especialmente no trabalho clássico de Eaton (1910), Wellnhofer et al. (1983) e em Bennett (2001, 2003a,b) que envolvem descrições do notário de *Pteranodon*, bem como algumas comparações da estrutura com a de outras espécies. Alguns aspectos morfofuncionais da fusão notarial, relacionados com a cintura escapular e a asa são abordados por Wilkinson (2008), Claessens et al. (2009) e Witton e Habib (2010). De acordo com estes autores, o enrijecimento de parte da coluna seria um meio de reduzir o estresse mecânico transmitido para as costas durante o voo nas espécies de grande porte, como *Pteranodon* e os Azhdarchoidea. Em outros táxons, não há descrições mais detalhadas sobre o notário ou a deficiente preservação não condiciona a um estudo mais refinado. As principais ocorrências da fusão dorsal em pterossauros na literatura são apresentadas na sequência:

## Pteranodontia

No clado Pteranodontia, o notário é bem diversificado e ocorre em vários táxons, pertencentes às famílias Nyctosauridae, Pteranodontidae, Istiodactylidae, “Ornithocheiridae” e Anhangueridae. Os Nyctosauridae são pterossauros peculiares com cristais alongadas e afiladas, que viveram no continente americano durante o Cretáceo Superior, sendo considerados como basais aos demais pteranodontes (ANDRES & MEYERS 2013). Muitos espécimes fragmentados são descritos para depósitos marinhos do Santoniano e Campaniano, na região central da América do Norte (Niobrara Chalk e Pierre Shale), e uma fração menor destes apresenta a preservação do notário capaz de fornecer informações morfológicas mais consistentes. O espécime *Nyctosaurus gracilis* FHSM 2148 possui duas vértebras dorsais anteriores anquilosadas, sem união das costelas, enquanto que FMNH P25026 possui as três primeiras vértebras dorsais firmemente fundidas com costelas notariais robustas, porém com as suturas apenas visíveis na vista ventral (WILLISTON, 1903; BENNETT, 2003b). O espécime KJ2 apresenta o notário preservado na vista lateral direita e consiste em sete vértebras co-ossificadas, fundidas no centro e com a linha de sutura visível entre a seis (D6) e a sete (D7), costelas notariais largas e os espinhos neurais unidos por uma placa supraneural formada a partir da ossificação de tendões e ligamentos espinhais (BENNETT, 2003b). O espécime CM 11422 mostra os processos transversos das vértebras notariais ligados por feixes de ligamentos individuais aparentemente também ossificados. As fibras individuais dos ligamentos não se juntam em uma barra sólida, apresentando-se de forma separada (BENNETT, 2001). No indivíduo YPM 2527, considerado como sub-adulto, os espinhos neurais individuais de duas ou três vértebras notariais são expandidos lateralmente nas extremidades dorsais, de modo que se apresentam em “forma de T” na vista anterior (BENNETT, 2001). Outro nyctosaurídeo que provavelmente apresentava o notário é *Muzquizopteryx coahuilensis* UNAM IGM 8621 do Coniaciano do México. Sua preservação em 2D mostra cinco vertebrae fusionadas em vista dorsal, evidenciando uma inconspícua placa supraneural (FREY et al. 2006).

*Pteranodon* é um dos mais emblemáticos gêneros de Pterosauria, consistindo em formas de grande porte (cerca de 5-6m de envergadura) que viveram na América do Norte durante o Santoniano (~86 Ma); apresentavam cristas parietais alongadas, afiladas e projetadas para trás, exibindo provável dimorfismo sexual (BENNETT, 2003a). Já foram reportados mais de 1000 espécimes, principalmente da Formação Niobrara, em diferentes localidades do meio-oeste americano, e alguns destes com o notário preservado (EATON, 1910: Fig. 1). Dentre as peculiaridades da estrutura, considerada por Eaton (1910) como “a mais desenvolvida em todos os animais” (sejam pterossauros ou aves), verifica-se a fixação por meio de uma articulação da terceira e quarta vértebras notariais, com a extremidade posterior da escápula, evidenciada por uma faceta articular levemente côncava em ambas as laterais da placa supraneural, o que pode sugerir a presença de uma articulação sinovial (BENNETT, 2001). *Pteranodon* exibe um total de doze vértebras dorsais, e destas, geralmente seis formam o notário, três estão livres e três são incorporadas ao sinsacro, que é também extensamente anquilosado (BENNETT, 2001). Os indivíduos imaturos podem ter mais de três dorsais livres devido às notariais posteriores ou as sinsacrais anteriores ainda não estarem fundidas quando o animal morreu e fossilizou (BENNETT, 2001). Foram verificadas até seis dorsais fundidas nos espécimes KUVF 16487 e YPM 2692 (Fig. 1), cinco em UNSM 50036, quatro em UNSM 50128, enquanto que FHSM VP 2065 não mostra nenhuma fusão do notário. De forma atípica, UNSM 50128 e YPM 2692 apresentam duas das três dorsais livres também fundidas, o que também pode ser atribuído a um viés de preservação (BENNETT, 2001). O notário de YPM 2692 (Fig. 1) foi originalmente descrito por Eaton (1910), que afirmou a presença de oito vértebras fusionadas, no entanto, a articulação entre D6 e D7 aparenta não estar realmente fundida e sim preenchida com gesso durante um processo de reparo (BENNETT, 2001). Em NHM R3299, o notário está exposto somente com sua vista ventral, apresentando cinco vértebras fundidas, sendo que a fusão está completa nos corpos vertebrais entre a terceira e quarta e entre a quarta e a quinta, sem sutura visível, esta que é vista de forma tênue entre a primeira e a segunda e entre a segunda e a terceira (observação pessoal).

O notário de *Pteranodon* difere do de outros pterossauros, principalmente na construção da placa supraneural: nos demais pterodactilóides pteranodontídeos, os espinhos neurais são tanto anteroposteriormente posicionados quanto o centro, e ocorre uma placa neural (ou espinhal), formada pela fusão com espinhos neurais adjacentes. Porém em *Pteranodon*, os espinhos neurais das dorsais são, com a possível exceção da primeira notarial, anteroposteriormente bastante pequenos e bastante separados. Eles não podem se fundir com outros próximos devido a esse largo espaçamento e, conseqüentemente, ocorre a formação de uma “placa supraneural” através da ossificação de ligamentos (ou tendões) inter e supra-espinhosos que se agrupam e compactam em uma estrutura alta e achatada latero-lateralmente (BENNETT, 2001: Fig. 1). Seeley (1901) desenhou o notário de um espécime denominado como "*Ornithocheirus*" (Fig. 2A), que consiste em três vértebras fundidas apenas por um relicto de placa supraneural com faceta escapular aparente, porém é relativamente mais semelhante com *Pteranodon* (Fig. 2C) do que com outros Ornithocheiroidea, que não apresentam tal condição.



**Figura 1:** Notário de *Pteranodon longiceps* YPM 2692: em A, foto extraída de Eaton (1910); em B, ilustração mostrando quais vértebras são fusionadas e estruturas adjacentes. Legenda: CV = vértebra cervical, D = vértebra dorsal, NR = costela notarial, SNP = placa supraneural, SAF = faceta de articulação com a escápula. Vista lateral esquerda. Escala = 10mm (Desenho de Luciano Vidal).

Os pteranodontia Anhangueria também apresentam notário, como por exemplo, os Istiodactylidae: *Istiodactylus latidens* NHMUK PVR 3867 que foi descrito originalmente como "*Ornithodesmus*" por Hooley (1913) para a Formação Vectis (Barremiano da Inglaterra), apresenta um notário com aparentemente seis ou sete vértebras dorsais anteriores e uma cervical (C9) visivelmente anquilosadas (a última cervical está deslocada para frente possivelmente devido a processos tafonômicos), e três dorsais posteriores livres (Fig. 2B). Os espinhos neurais são largos lateralmente e apesar da preservação limitada, nota-se que estão fusionados um ao outro por inteiro, formando uma estrutura contínua, o que sugere se tratar de um indivíduo próximo da idade adulta. Na região apical dos espinhos, existem em toda a extensão tendões que ossificaram, porém não chegando a formar a placa supraneural típica de *Pteranodon*. Dentre os espécimes da Formação Jiufotang (Aptiano da China), *Istiodactylus sinensis* NGMC 99-07-011, que foi considerado como indivíduo imaturo, apresenta cinco vértebras aparentemente fundidas pelo centro, porém estão preservadas em 2D sobre suas superfícies laterais e não conservaram seus processos transversos. Os espinhos neurais destas são mais encurtados e largos, com uma pouco visível superfície de articulação para escápula na dorsal quatro (ANDRES & JI, 2006). Em *Nurhachius ignaciobritoj*, IVPP V-13288 também preservado em 2D em uma placa de calcário, o notário é formado por seis vértebras fundidas pelo corpo vertebral e espinhos neurais (WANG et al. 2005), o que pode indicar um estágio mais maduro que *I. sinensis* e similar a *I. latidens*.

Para os Ornithocheirae do Grupo Santana (Aptiano-Albiano da Bacia do Araripe, nordeste do Brasil), Wellnhofer et al. (1983) descreve um notário tentativamente atribuído à *Santanadactylus brasiliensis* V-201 como composto pelas primeiras cinco dorsais co-ossificadas: embora a parte ventral não tenha sido preservada, o centro tem estrutura óssea esponjosa confluyente e os espinhos neurais são fundidos entre a primeira e a segunda e entre a terceira e a quarta dorsal, formando a faceta articular com a escápula (Fig. 2E). A fusão mais visível se dá entre as dorsais D1-D2 e entre D3-D4-D5. O espécime atribuído à *Brasileodactylus* BSP 1991 I 27 possui a segunda e a terceira dorsal fundidas pelo centro e pelas zigapófises (VELDMEIJER et al. 2009), porém as outras vértebras não estão fundidas, o que pode indicar uma condição esquelética imatura. A quarta vértebra apresenta o espinho neural aplainado lateralmente, o que atesta a presença da faceta articular com a escápula. Em *Arthurdactylus conandoylei* SMNK PAL 1132,

o notário tem três espinhos neurais fundidos, dois servindo como ancoragem para a escápula, porém a pouca condição de preservação não permite a verificação de muitos detalhes adicionais (FREY & MARTILL, 1994).

Dentre os Anhangueridae e formas basais relacionadas, o notário é reportado em *Tropeognathus mesembrinus* MN 6594-V, o qual possui cinco vértebras dorsais fundidas pelo corpo e pelos espinhos, apresentando a faceta articular com a escápula situada na lateral do quarto espinho, mas sem apresentar placa supraneural (KELLNER et al. 2013: Fig. 2F). É pouco diferente do notário bem preservado em *Anhanguera spielbergi* RGM 401 880, no qual a estrutura é formada por seis elementos unidos, composta pela nona cervical e pelas cinco primeiras vértebras dorsais (VELDMEIJER, 2003: Fig. 2 D). Embora possível, não está claro se essas diferenças são ontogenéticas ou não (KELLNER et al. 2013).

Em *Anhanguera spielbergi* RGM 401 880, o notário consiste em seis vértebras que são firmemente fundidas pelo centro, zigapófises e espinhos neurais. Os espinhos neurais formam uma placa contínua, semelhante à de *Istiodactylus* e com articulação escapular de formato oval situada na parte bulbosa entre a quarta e quinta vértebra dorsal (VELDMEIJER, 2003: Fig. 2D). Em "*Anhanguera robustus*" SMNK PAL 1133, seis vértebras formam o notário, onde a porção superior dos espinhos neurais é fusionada, desenvolvendo a placa neural contínua. A margem lateral da primeira vértebra dorsal é marcada por fortes depressões lineares para a inserção dos músculos ou tendões mineralizados e a posição da face lateral da quarta vértebra é substancialmente mais larga do que todas as demais, expandindo-se crânio-caudalmente para formar a articulação lateral com a escápula (ELGIN, 2014). *Barbosania gracilirostris* MNHS/00/85 é mais um Ornithocheirae com cinco dorsais fundidas em um notário, mas não se apresenta em bom estado de preservação e, aparentemente, as vértebras estão apenas fundidas pelo corpo vertebral (ELGIN & FREY, 2011). O notário AMNH 22571 (Axelrod Collection) proveniente da Fm. Romualdo, sem maior identificação e ainda não preparado adequadamente, possui seis vértebras fundidas, com notável ossificação dos tendões que começam no ápice e estendem-se ventralmente até anquilosarem cerca de 60–70% dos espinhos neurais, com exceção entre a primeira e a segunda. Entre os corpos vertebrais é visível a zona de sutura nas vistas ventral e lateral direita. As laterais dos espinhos neurais são largas e achatadas, exibindo a

superfície de articulação com a escápula situada principalmente sobre a quinta dorsal, apresentando uma morfologia geral muito semelhante ao padrão verificado nos Anhangueria (observação pessoal). Dentre os Boreopteridae da Formação Yixian (Aptiano da China), Lü (2010) menciona a presença de fusão entre os três primeiros espinhos neurais das dorsais para *Zhenyuanopterus longirostris* GLGMV 0001, possivelmente indicando um notário em estágio ontogenético inicial.

#### Azhdarchoidea

Os azdarcóides são pterossauros de diversos tamanhos, desde minúsculos como um pequeno pássaro (Ex. *Nemicolopterus crypticus*) até os maiores animais voadores conhecidos, como o *Quetzalcoatlus*, o *Arambourgiania* e o *Hatzegopteryx* com envergaduras superiores a 10 metros (AVERIANOV, 2014). Em sua maioria são edentados e muitos apresentam cristas conspicuas no rosto e na região parietal (KELLNER 2003). Dsungaripteridae da Formação Lianmuqin (Barremiano da China), são as formas mais basais do grupo a apresentarem um notário: *Dsungaripterus weii* V2777 preservou somente as três últimas vértebras, que estão unidas pelo centro e pelos espinhos neurais (Fig. 2G). Apenas partes do centro e da porção superior distal dos espinhos neurais são co-ossificados, sendo os últimos ligados por uma pequena extensão óssea proveniente da mineralização dos tendões, deixando um espaço vazio entre eles. A placa supraneural é aparentemente ausente (YOUNG, 1964). Outro dsungaripterídeo, *Noripterus complicidens* com os espécimes IVPP 4059 e GIN 125/1010 também apresentam duas ou três vertebrae fusionadas, interpretadas como parte anterior do notário (LÜ et al. 2009a; HONE et al. 2017).

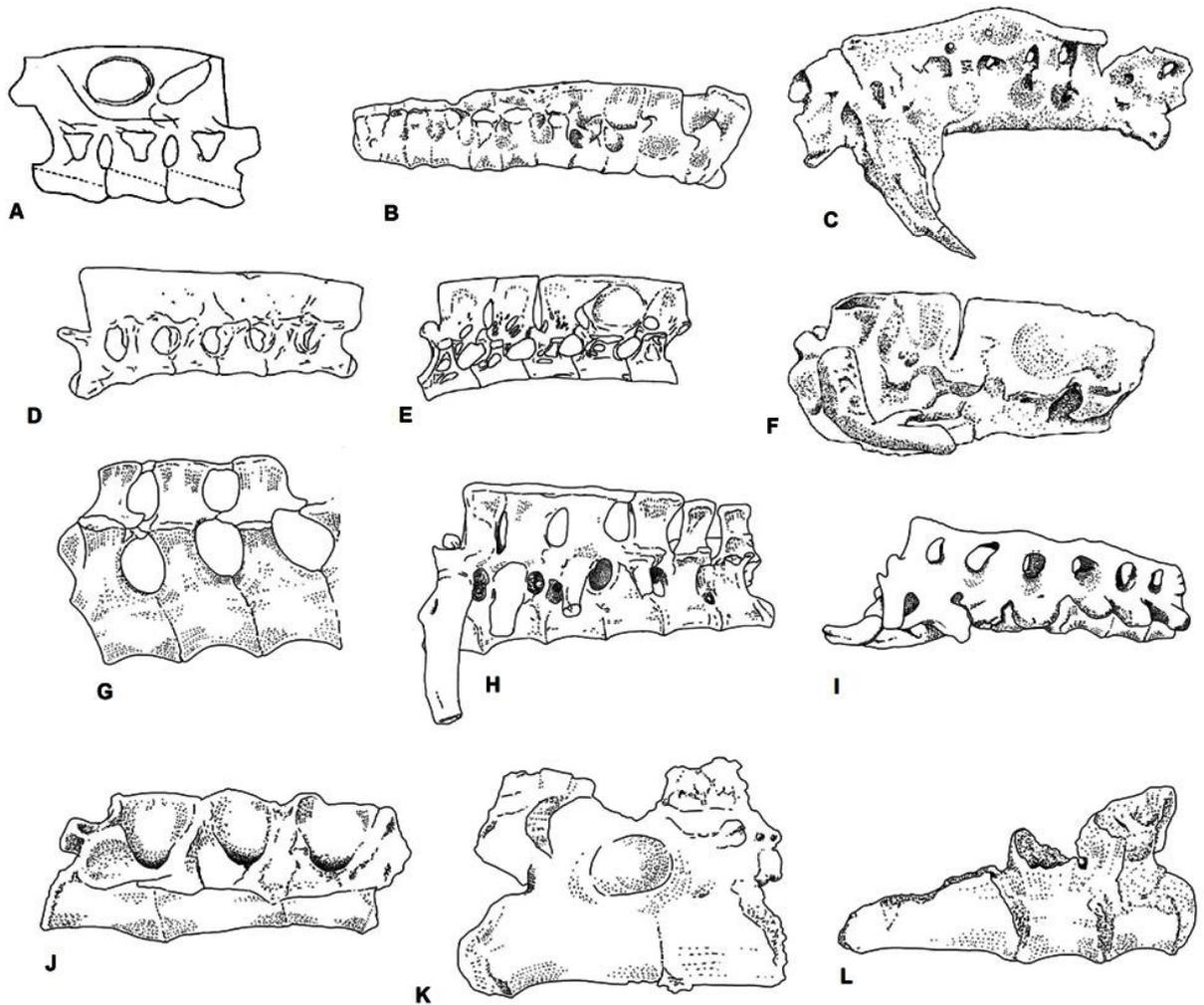
Para os Azhdarchidae, pterossauros com pescoços e crânios alongados, são descritos vários fragmentos de notário, mas quase nenhum é preservado de forma completa para que se possa realizar uma melhor análise do número total de vértebras dorsais fundidas, presença de placa supraneural e superfície articular da escápula. (AVERIANOV, 2010; 2014; WITTON, 2013). *Azhdarcho lancicollis* da Formação Bissekty (Turoniano do Uzbequistão), apresenta alguns elementos fragmentários com duas ou três vértebras fundidas pelo centro e pela porção basal dos espinhos neurais nos espécimes CCMGE7 / 11915, ZIN PH 5/44, ZIN PH 153/44, ZIN PH154 / 44, ZIN PH 6/44 (AVERIANOV 2010) (Fig. 2K). Duas vértebras fundidas pelo centro e parte dos espinhos são reportadas a *Bennettthazia oregonensis* MPUC V.126713 da Formação Hudspeth (Albiano dos Estados Unidos:

GILMORE, 1928), porém a fusão pelos espinhos é pouco conspícua e aparenta ocorrer somente na porção entre as zigapófises; já a região entre os dois corpos vertebrais está unida sem quase presença alguma de sutura (Observação pessoal). Em *Volgadraco bogolubovi* SGU 49/104a da Formação Rybushka (Campaniano da Rússia), o material inclui um fragmento posterior do notário, constituído por quatro vértebras dorsais fundidas (Fig. 2L). Neste espécime, a sutura entre o primeiro e o segundo centro vertebral é pouco discernível. A porção ventral do centro vertebral é mais côncava nas duas vértebras posteriores do que nas duas anteriores (AVERIANOV et al. 2008). Em *Quetzalcoatlus*, Kellner (2003), Wang et al. (2009) e Wang et al. (2012) citam a presença de notário como um caractere morfológico em suas hipóteses filogenéticas, mas não apresentam uma descrição mais detalhada, desenho ou foto da estrutura. Em *Chaoyangopterus zhangii*, o espécime LPM-R00076 mostra aparentemente uma conexão entre os espinhos neurais, mas está muito mal preservado e Zhou (2010) mencionou que a presença de notário é até mesmo incerta. O espécime M1328 de *Zhejiangopterus linhaiensis* da Formação Tangshang (Campaniano da China), possui um notário com seis dorsais fundidas, de acordo com Cai & Wei (1994), mas sem maiores detalhes. Quatro vértebras fundidas pelo centro e unidas pelos espinhos neurais formando o que seria uma placa única compõem o fragmento do notário de um Azhdarchidae indeterminado do Cretáceo da Espanha (ASTIBIA et al. 1991: Fig. 2J) e também três vertebrae fusionadas pouco preservadas são atribuídas a um Azhdarchoidea sem maiores identificações taxonômicas (RBCM.EH.2009.019.001), proveniente do Campaniano da Colúmbia Britânica, Canadá (MARTIN-SILVERSTONE et al. 2016).

Nos Thalassodrominae, pterossauros com grandes cristas, exclusivos do Aptiano-Albiano da Bacia do Araripe, o notário é também reportado em *Tupuxuara leonardii* IMCF 1052 (KELLNER & HASEGAWA, 1993) e em outros espécimes sem uma identificação em nível de gênero (Fig. 2H). No exemplar MN 6588-V da Formação Crato, Chapada do Araripe, Sayão e Kellner (2006) relataram a presença de um notário composto pelas quatro primeiras dorsais fundidas pelo centro com as suturas marcadas por uma protuberância. O espinho neural da terceira vértebra é um pouco mais desenvolvido do que nas outras e apresenta uma extensão direcionada posteriormente, unindo-se com a porção anterior do espinho da quarta vértebra. No espécime Thalassodrominae indet. AMNH 22567, Aires et al. (2013) descreveram o notário formado pelas sete vértebras dorsais anteriores fusionadas

(Fig. 2 I). Estas são fundidas pelo centro e nas extremidades distais dos espinhos neurais, semelhantemente a *Dsungaripterus weii* (YOUNG, 1964). Os centros vertebrais apresentam protuberâncias nas zonas de co-ossificação semelhantes às relatadas em MN 6588-V (SAYÃO & KELLNER 2006). Os espinhos neurais são lateralmente achatados e ligeiramente curvados em direção à região posterior. Os primeiros quatro espinhos são mais largos que os restantes, e o terceiro é mais alto. Não existe uma superfície de articulação distinta para a escápula, mas poderia estar presente acima da quarta vértebra. Dois forames estão presentes em ambos os lados do canal neural. Os processos transversos são pouco curvos caudalmente e direcionados dorsalmente, com as porções proximais das duas primeiras costelas notariais do lado direito preservadas. A costela da primeira vértebra dorsal é comparativamente mais robusta e apresenta uma zona de inserção muscular no lado dorsal.

A partir dessas informações, investigamos as possíveis ocorrências de notário em Pterodactyloidea basais do Jurássico a fim de localizar as origens e evolução da estrutura, sua morfologia básica e dispersão ao longo do tempo geológico.



**Figura 2:** Diversidade de notários em Pterosauria: A – “*Ornithocheirus*” sp. (SEELEY, 1901), B – *Istiodactylus latidens* NHMUK PVR 3867 (HOOLEY, 1913), C – *Pteranodon longiceps* YPM 2692 (EATON, 1910), D – *Anhanguera spielbergi* RGM 401880 (VELDMEIJER, 2003), E – *Santanadactylus brasiliensis* V-201 (WELLNHOFER et al. 1983), F - *Tropeognathus mesembrinus* MN 6594-V (KELLNER et al. 2013), G – *Dsungaripterus weii* V 2777 (YOUNG 1964), H – *Tupuxuara leonardii* IMCF 1052, I – *Thalassodrominae* indet. AMNH 22567 (AIRES et al. 2013), J – *Azhdarchidae* indet. MCNA 8563 (ASTIBIA et al. 1991), K – *Azhdarcho lancicollis* ZNPH 153/44 (AVERIANOV, 2010), L – *Volgadraco bogolubovi* SGU 49/104a (AVERIANOV et al. 2008). Vistas laterais esquerda, exceto para B, que está em lateral direito. Sem escala (Desenhos de Luciano Vidal).

### 1.3 Materiais e métodos

Foram analisadas bibliografia, fotografias, espécimes fósseis e réplicas de Pterosauria com e sem notário das coleções paleontológicas do Natural History Museum, London, UK (NHM – 35 espécimes), Coleção de paleovertebrados do Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, De (SMNS – 16 espécimes), Coleção de paleovertebrados do Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München, De (BSP – 18 espécimes) e coleção dos pterossauros do American Museum of Natural History, New York, USA (AMNH – 15 espécimes). Os materiais foram examinados ao olho nu e com auxílio de lupa esteroescópica a fim de identificar o número de vértebras fundidas, grau e sítios de fusão, suturas, variações ontogenéticas e presença/ausência de estruturas diagnósticas. O número total de gêneros válidos, com e sem notário foram verificados a partir da compilação na bibliografia publicada sobre Pterosauria entre 1859 e 2018, em um total aproximado de 957 papers adquiridos por meio de bases científicas como Scopus, Elsevier, Springer, Scielo, Wiley Library, SciHub entre outras (Tabela no Anexo 2). A análise filogenética foi realizada utilizando como base a matriz publicada por Wang et al. (2012) com 106 caracteres devido a praticidade e facilidade de codificação da mesma. A partir da análise original, foram utilizados 21 terminais (*Schleromochlus taylori*, *Anurognathus amooni*, *Rhamphorhynchus muensteri*, *Pterodactylus antiquus*, *Ardeadactylus longicollum*, *Germanodactylus cristatus*, *Dsungaripterus weii*, *Tupuxuara leonarddi*, *Tapejara wellnhoferi*, *Huaxiapterus corollatus*, *Sinopterus dongi*, *Shenzhoupterus chaoyangensis*, *Chaoyangopterus zhangii*, *Zhejiangopterus linhaiensis*, *Azhdarcho lancicollis*, *Quetzalcoatlus northropi*, *Nurhachius ignaciobritoii*, *Istiodactylus latidens*, *Tropeognathus mesembrinus*, *Anhanguera piscator* e *Pteranodon longiceps*) representando principalmente os táxons que preservam as séries axiais dorsais, reduzindo assim as instâncias de dados perdidos, tanto com como sem notário. *Nyctosaurus gracilis* também foi removido a priori, dada a posição problemática na análise original a qual é conflitante com a maioria das outras análises publicadas e sua morfologia derivada e posição no tempo geológico não condizerem com a posição em que aparece nesta análise. A codificação para o caráter 65 de *Tropeognathus mesembrinus* foi alterada para marcar a presença de um notário neste táxon, seguindo Kellner et al. (2013). *Ardeadactylus longicollum* SMNS 56603 foi inserido na análise, de acordo com a descrição aqui feita a partir do exame direto, com 75 caracteres marcados (71% de 106 caracteres: Anexo 1),

incluindo a presença de um notário. *Germanodactylus cristatus* também foi inserido na análise, e pontuado pelo exame direto e referências disponíveis no tipo BSP 1892 IV1 (PLIENINGER, 1901), com 83 caracteres pontuados (78% de 106 caracteres: Anexo 1), incluindo a presença de um notário (relatado por Vidovic & Martill, 2017). O conjunto de dados foi analisado com o software TNT versão 1.5 (GOLOBOFF et al. 2008) utilizando a busca heurística (troca de TBR; 10.000 réplicas), sob a opção "Traditional Search". O uso da opção "New Technology Search" foi implementado apenas em execuções preliminares, resultando em nenhuma vantagem particular de processar este conjunto de dados específico.

A menos que seja indicado de outra forma abaixo, os procedimentos seguiram Wang et al. (2012). Os caracteres foram tratados como não ordenados ("Fitch parsimony"; FITCH, 1971) e igualmente ponderados (ver FARRIS et al. 1970; HAUSER & PRESCH, 1991; e LIPSCOMB, 1992, sobre o uso de séries ordenadas e seqüência aditiva binária). A análise usou máxima parcimônia e a otimização mais curta possível entre transições aceleradas e atrasadas, e os caracteres foram mapeados, evitando o uso preferencial da otimização ACCTRAN ou DELTRAN. Essas opções foram adotadas para evitar a influência de suposições a priori na análise. Uma árvore de consenso estrito foi usada para resumir as topologias resultantes. Suporte de ramos e estabilidade de árvores foram avaliados através de bootstrap padrão (FELSENSTEIN, 1985; 50% de deleção; TBR swap, 10.000 réplicas). As medidas de comprimento total (em mm) dos ossos longos de 42 esqueletos completos de pterossauros representando todos os grupos (excluindo todos os que não possuem dados que confirmem a presença/ausência de notário) foram obtidas através de análise direta e da bibliografia publicada. Envolveram o comprimento total do úmero, da ulna, do metacarpal IV, do fêmur e da tíbia (Tabela 1). Com finalidade de equiparar os valores sem que o tamanho total interfira, foram calculados índices relativos de proporção de comprimento, como o índice braquial ( $IB = \text{úmero/ulna}$ ), (úmero/metacarpal IV), (úmero/fêmur), (úmero/tíbia), (ulna/metacarpal IV), (ulna/fêmur), (ulna/tíbia) e (fêmur/tíbia). Para testes estatísticos foram utilizadas ferramentas dos programas Excel e principalmente PAST versão 2.17 ("Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis: HAMMER et al. 2001) a fim de efetuar análises de PCA (análise de componentes principais: PEARSON, 1901) com finalidade de visualizar os dados em um quadro multidimensional da variância.

#### **1.4 Contexto geológico local da proveniência de *Ardeadactylus longicollum* SMNS 56603**

O Jurássico Superior do sul da Alemanha é representado por rochas sedimentares marinhas depositadas na região noroeste do antigo Mar de Tethys, consistindo em um dos mais clássicos locais de estudos geológicos e paleontológicos do mundo (FRICKHINGER, 1994; SCHMID et al. 2005). É subdividido em basicamente dois depósitos de plataforma continental, o Franconiano, mais a leste na atual Bavária, que apresenta calcários amarelados como os das formações Solnhofen e Mörnsheim (Titoniano), ricos em fósseis, inclusive bem conhecidos como *Archaeopteryx*, *Compsognathus* e *Pterodactylus*; e o Suábico, mais a oeste em Baden-Württemberg, que apresenta calcários e arenitos também com considerável riqueza fóssilífera (SCHMID et al. 2005).

No Kimmeridgiano Superior (~152 Ma) houve a sedimentação da Formação *Liegende Bankkalke* (Malm Zeta 1) que consiste em uma sucessão de calcários e margas de espessura média e com nódulos aparecendo localmente (WELLNHOFER, 1970; SCHWEIGERT, 1999; SCHMID et al. 2005). No interior desta formação, nas proximidades da porção oeste da Suábia, ocorrem depósitos carbonáticos laminados finos, conhecidos como “Calcário Nusplingen”, que preservam um Lagerstätte fóssilífero semelhante ao de Solnhofen, porém com deposição cerca de 500 mil anos mais antiga (DIETL & SCHWEIGERT, 2004).

O principal depósito do Calcário Nusplingen, muito escavado no passado com finalidades comerciais para extração de materiais de construção, hoje se apresenta com cerca de 1,5 km de extensão e no máximo 17 m de espessura, exposto em dois afloramentos situados em área protegida (DIETL & SCHWEIGERT, 2004). Depositado em um ambiente mediamente anóxico de laguna com profundidade de aproximadamente 100 m, as lâminas carbonáticas contém um importante registro fóssilífero, que apresenta microfósseis de esponjas, radiolários, foraminíferos, plantas, invertebrados como artrópodes, braquiópodes, poliquetos, belemnites e amonóides, que demarcam biozonas do Jurássico europeu (SCHWEIGERT, 1999). Dentre os vertebrados, aparecem diversos peixes elasmobrânquios e actinopterígios, além de répteis como crocodilos marinhos e três gêneros de pterossauros: *Rhamphorhynchus*, *Gallodactylus* e *Ardeadactylus* (PLIENINGER, 1907; DIETL & SCHWEIGERT, 2004; BENNETT, 2013).

## 1.5 Resultados

### 1.5.1 Sistemática Paleontológica e re-descrição do notário

Pterosauria Kaup, 1834

Novialoidea Kellner, 2003

Monofenestrata Lü et al. 2010

Pterodactyloidea Plieninger, 1901

Archaeopterodactyloidea Kellner, 2003

Euctenochasmatia Unwin, 2003

*Ardeadactylus* Bennett, 2013

*Ardeadactylus longicollum* Von Meyer, 1854

Neótipo: SMNS 56603. O espécime original descrito por Von Meyer (1854) foi destruído durante a Segunda Guerra Mundial, e Wellnhofer (1970) designou este espécime como o neótipo (Bennett, 2013).

Horizonte e localidade: Calcário Nusplingen, “Malm Zeta 1, of Nusplingen” (Baden-Württemberg) Kimmeridgiano Superior (Wellnhofer, 1970; Dietl & Schweigert, 2004)

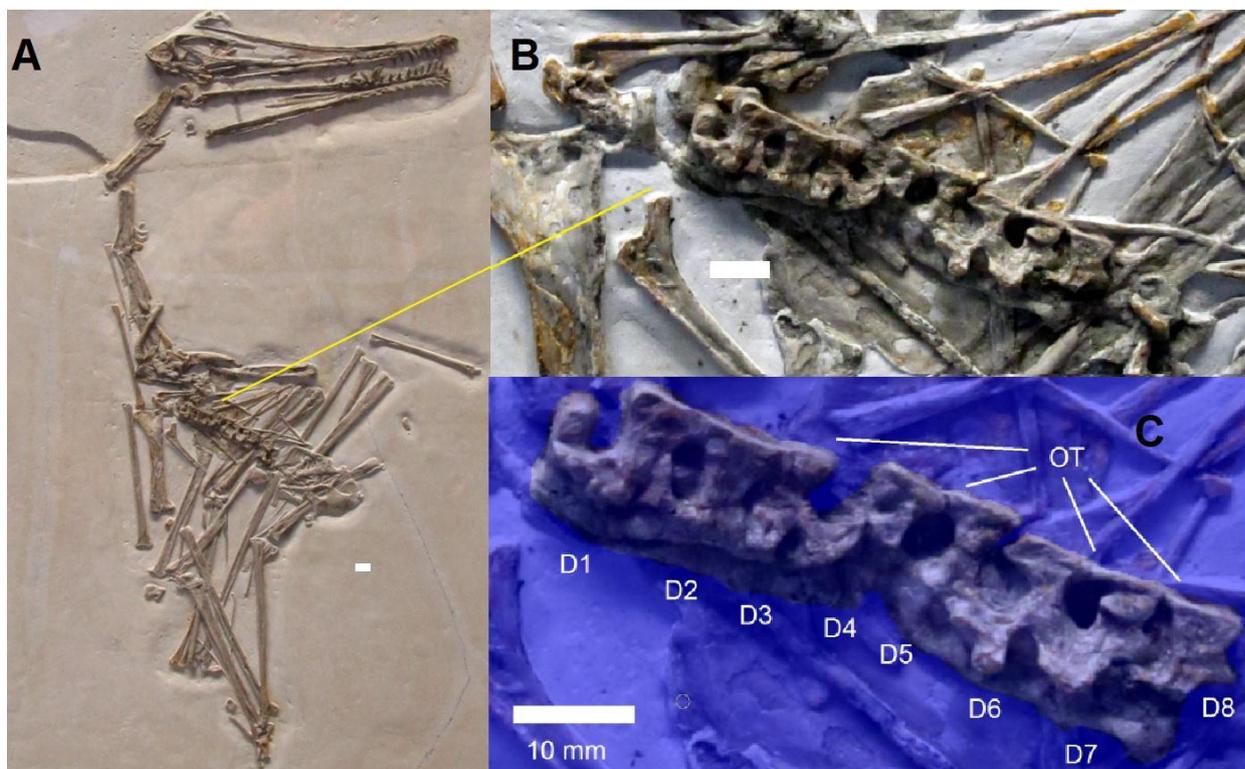
Tombado em: Museu Am Löwentor (Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Alemanha), Sala de Exibições

Fórmula notarial: [C9, D1–D3+D4, D5–D6+D7, D8], possivelmente [C9, D1–D6+D7, D8]; veja o texto.

Descrição do notário: Plieninger (1907) descreve todo o espécime detalhadamente, porém de forma mais resumida, registra a sequência unida de oito vértebras dorsais preservadas (vértebras 12–19 ou dorsais 1–8) em vista lateral esquerda, relatando a presença dos espinhos neurais com razoável preservação e ausência dos processos transversos (Fig. 3). Neste trabalho, re-descrevemos a referida porção da coluna vertebral no contexto de percepção da existência de um notário típico. As oito dorsais apresentam-se fusionadas de alguma forma, seja pelo corpo ou pela extremidade superior dos espinhos neurais através de uma fina porção óssea,

originada provavelmente através da ossificação dos tendões ou ligamentos. As dorsais 1 e 2 apresentam nítida fusão no terço distal dos espinhos neurais, estes que são mais estreitos na base e alargados na extremidade, dando um aspecto espatulado, deixando um espaço com forma elipsoidal entre ambos. Os corpos vertebrais e as zigapófises não estão bem preservados, porém a fusão entre eles é bem perceptível. A dorsal 3 está conectada com a porção posterior da vértebra 2 do notário somente pelo corpo, apresentando o espinho neural com formato mais alongado e deslocado no sentido vertical, o que provavelmente trata-se de uma alteração tafonômica. A dorsal 4 está fraturada, somente preservando uma parte deslocada do centro vertebral e o espinho inclinado posteriormente. De forma semelhante, a dorsal 5 encontra-se não preservada em sua totalidade, apenas com parte do centro e o espinho apresentando uma projeção anterior, que aparentemente foi formada a partir da ossificação de tendões e unindo-se com a porção posterior do espinho da dorsal 4. O espaço entre os espinhos das dorsais 3 e 4, 4 e 5 e entre a 5 e 6 tem formato arredondado. A dorsal 6 está mais bem preservada que a anterior e visivelmente fusionada com a 5 pelas zigapófises; o espinho neural, de forma semelhante ao desta, possui a projeção que conecta com a vértebra que a antecede, embora fraturado e mais alargado no sentido ventral (Fig. 3). O espaço entre os espinhos das dorsais 3 e 4, 4 e 5 e entre a 5 e 6 tem formato arredondado. A dorsal 6 apresenta pouco do centro vertebral preservado, mas fusiona-se com a anterior pelas zigapófises e por parte do processo transversal. O espinho neural desta está um pouco deslocado ventralmente de sua posição devido a eventos tafonômicos, mas mantém a presença do tendão ossificado na extremidade dorsal que fusiona com a região apical da vértebra anterior. A dorsal 7, apresenta o centro vertebral mais alongado sem fusão aparente com a anterior. A dorsal 8, última da sequência mencionada por Plieninger (1907) não mantém preservado o centro vertebral e apresenta somente o processo transversal, zigapófises e o espinho neural com forma espatulada, mais largo na região apical e com a porção ossificada do tendão que se fusiona com a dorsal 7 (Fig. 3). Os centros vertebrais são todos procélicos, sendo parcialmente ou totalmente fusionados entre si nas vértebras 1–2 e 2–3 e ainda com fusão incompleta entre a 6–7 e 7–8, o que sugere uma sequência crânio-caudal de obliteração das estruturas. Apesar de algumas regiões não preservadas, é visível que a conexão pela extremidade apical dos espinhos neurais devido à ossificação dos tendões se dá por

toda a extensão do notário, o que contribuiu para a sua preservação em conjunto, o que não ocorre facilmente com as vértebras que não apresentam fusão. Não é observada a formação de placa supraneural e de superfície para articulação com a escápula, como ocorre no notário dos Pteranodontia. Bennett (2013) aponta que o espécime representa um indivíduo esquelotalmente maduro, devido às maiores proporções relativas do crânio, pescoço, metacarpais IV e falanges alares proximais, bem como a presença de ossificação completa da placa esternal. Levando em conta tal afirmação, podemos inferir que o notário está pelo menos próximo de seu estágio final de desenvolvimento. A morfologia geral se assemelha mais com o padrão verificado no notário dos Azhdarchoidea, com a ossificação ocorrendo no espinho neural através da mineralização dos tendões, geralmente fusionando as regiões apicais (AIRES et al. 2013) e de forma independente nos corpos vertebrais.

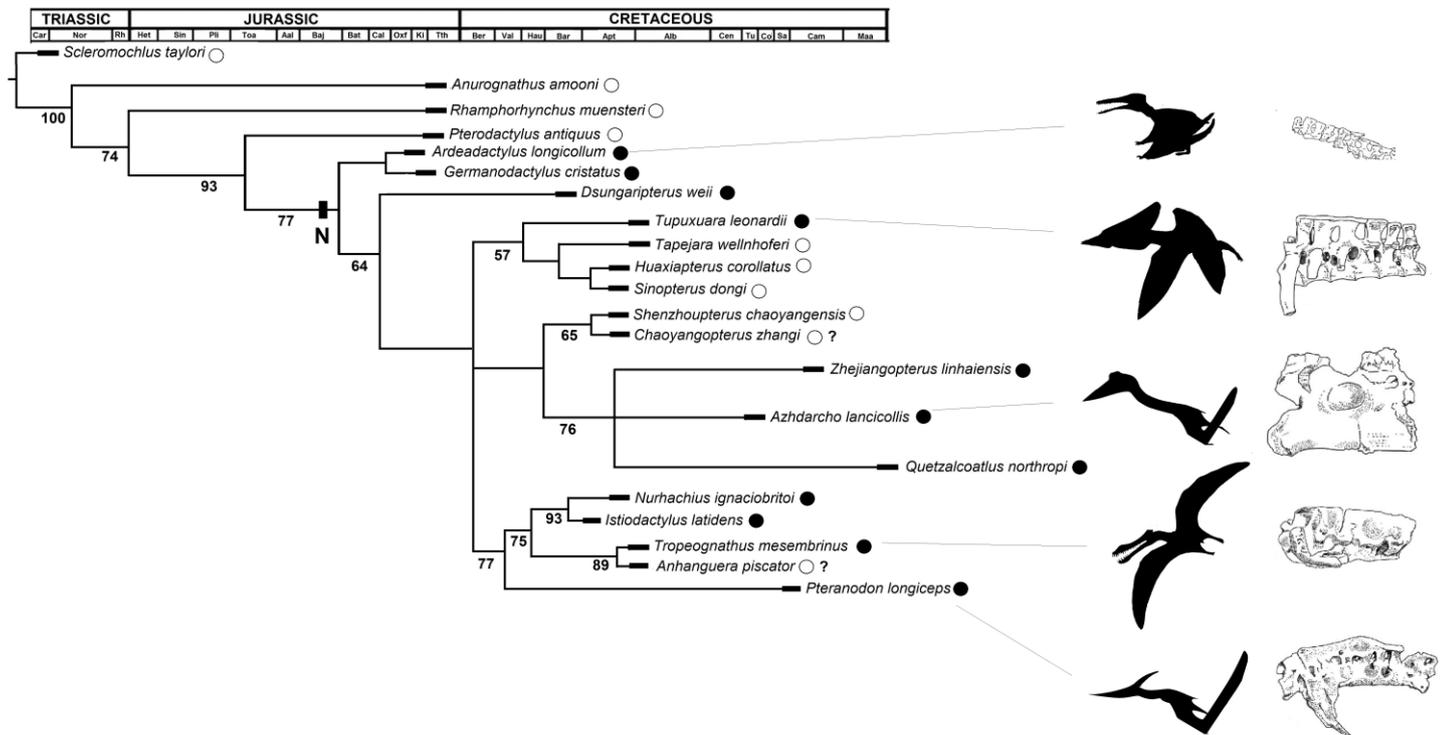


**Figura 3:** *Ardeadactylus longicollum* SMNS 56603 (A) – em detalhe o notário parcialmente preservado (B e C) em vista lateral esquerda D = vértebra dorsal, OT = tendões ossificados. Escala: 10 mm.

### 1.5.2 Análise filogenética

A análise resultou em apenas duas árvores mais parcimoniosas com o comprimento de 206 passos, resumidas através de um consenso estrito (Fig. 4; ci = 0,68; hi = 0,32; ri = 0,70; rc = 0,47). *Ardeadactylus longicollum* aparece como o táxon irmão de *Germanodactylus cristatus*, também em um grupo monofilético, representando Archaeopterodactyloidea, e formando com Ornithocheiroidea um Pterodactyloidea monofilético. O clado formado por *Ardeadactylus* e *Germanodactylus* é basal para azhdarcóides e pteranodontianos. Talvez o elemento mais importante dessa filogenia seja que esse clado formado por *Ardeadactylus* e *Germanodactylus* é o ramo mais basal de Pterodactyloidea a apresentar um notário. Portanto, é tanto a ocorrência mais antiga quanto a mais basal de tal estrutura no registro fóssil, precedendo todas as outras instâncias do notário por mais de 20 milhões de anos.

Tanto *Ardeadactylus* como *Germanodactylus* são do Jurássico Superior da Alemanha, representando morfologias similares em intervalos temporais e espaciais próximos. Eles são seguidos por *Dsungaripterus*, *Noriopterus* e *Istiodactylus*, do Barremiano da Europa e Ásia, e depois por uma ampla gama de táxons no Aptian-Albiano do Brasil e da China, quando um pico de diversidade de pterossauros pode ser reconhecido (ver discussão, abaixo).



**Figura 4:** Cladograma de Consenso estrito obtido através da análise com o programa TNT versão 1.5 (GOLOBOFF et al. 2008) posicionando *Ardeadactylus longicollum* na matriz de Wang et al. (2012) e relacionado com os respectivos notários. Valores de suporte de ramos obtidos através de análise de bootstrap padrão (50% de deleção; TBR swap, 10.000 réplicas). IC = 0,68; IH = 0,32; IR = 0,70; RC = 0,47. Legenda: N = provável início do registro de notário nos Pterosauria. Círculo aberto = ausência de notário, círculo fechado (negro) = presença de notário; ? = incerta presença de notário. Sem escala (Desenhos de Luciano Vidal e silhuetas obtidas no Phylopic.org, desenhadas por Darren Naish, Dimitry Bogdanov, FunkMonk e Mark Witton).

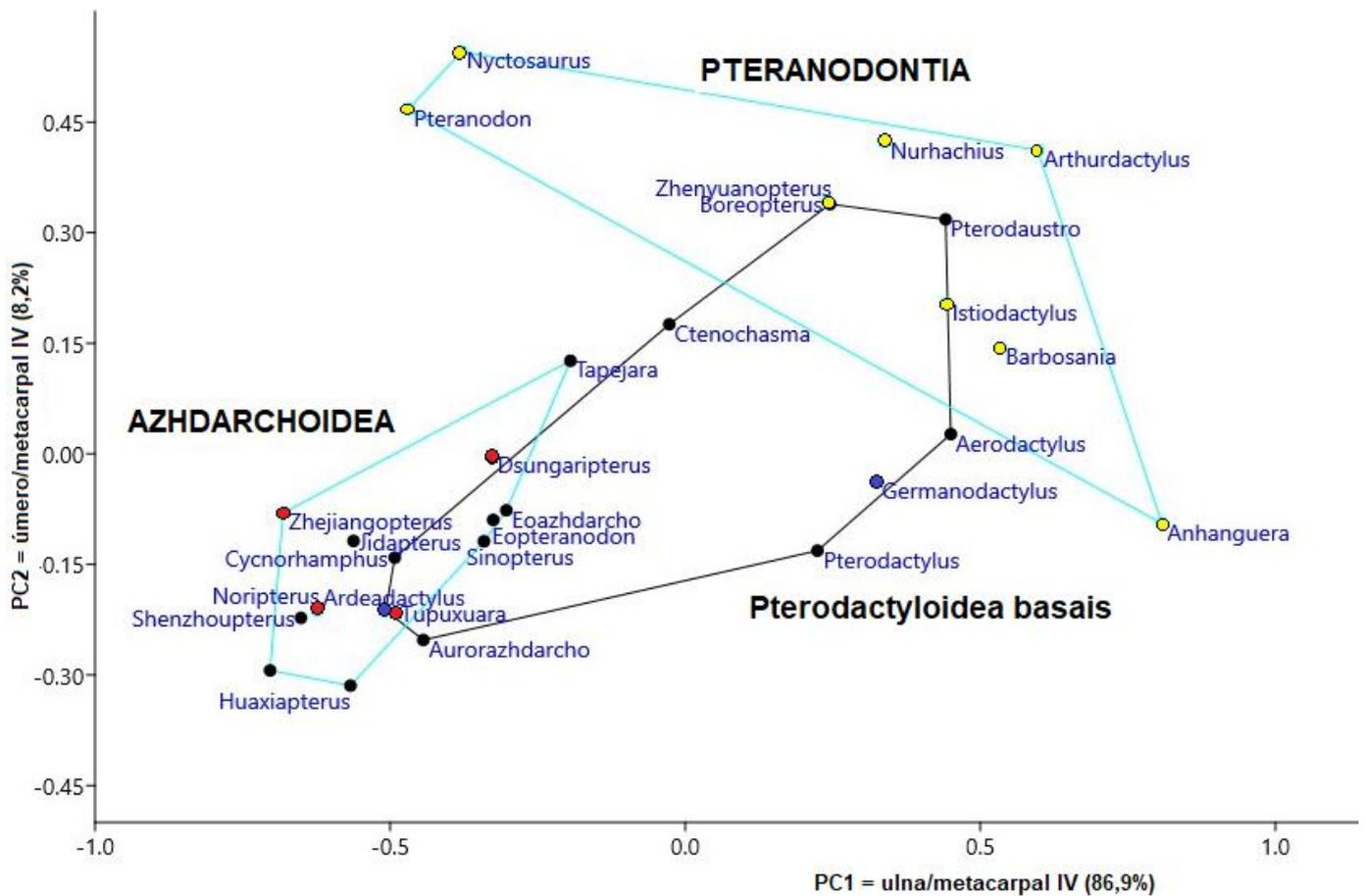
### 1.5.3 Análise estatística

Ao analisarmos o resultado de PCA (“Principal Component Analysis” - Análise de Componentes Principais) que mostra a ocupação do morfoespaço baseado nos índices de proporção do comprimento total dos ossos longos dos membros de pterossauros em uma matriz de dados (Tabela 1 – Anexo 1), podemos observar a distinção entre os dois grandes grupos morfológicamente distintos: os Rhamphorhynchoidea e os Pterodactyloidea (Fig. 5). Ambos de encontram distribuídos pelo eixo do PC2, mas em regiões nitidamente distantes, considerando o PC1. Dentre os Pterodactyloidea (Fig. 6), os dados relativos as proporções entre os ossos longos evidenciam da mesma forma uma distinção entre os Pteranodontia e os Azhdarchoidea que partem de grupos mais basais de pterodactilóides. O PC1 (razão entre ulna e metacarpal IV) foi o responsável por 86,9% da variação entre os grupos e é a variável que melhor explica as diferenças de posição no morfoespaço. O PC2 (razão entre úmero e metacarpal IV) foi a segunda variável mais importante, com 8,2%.

O gráfico mostra que ambos os grupos exploram a variedade morfológica expressa pelo PC2, porém de formas diferentes (em regiões distintas, dada a PC1. É plenamente possível reconhecer pelo morfoespaço resultante dos ossos longos que estes animais têm estratégias diferentes para o voo. Os Pterodactyloidea aumentaram consideravelmente o comprimento do metacarpal em relação à ulna, o que faz com que esta fique virtualmente menor no gráfico, quando comparado com os ranforrincóides, especialmente os Anurognathidae, com *Jeholopterus* mostrando uma ulna muito longa. Os menores tamanhos ulnares em relação ao MCIV estão entre os pterossauros edentados como os pteranodontóides derivados (e.g. *Pteranodon* e *Nyctosaurus*) e os azhdarcóides, estes últimos que também possuem úmero relativamente mais curto em relação ao MCIV. Úmeros muito curtos são verificados em formas mais primitivas, como *Preondactylus*, *Peteinosaurus*, *Dimorphodon* e *Scaphognathus*, enquanto que um úmero proporcionalmente longo aparece em *Eudimorphodon*.

O notário (marcado por pontos vermelhos no gráfico) se distribui uniformemente por todos os Pterodactyloidea, embora haja diferenças nas proporções relativas da ulna e ainda mais do úmero entre os Pteranodontia e os Azhdarchoidea, quando comparados com MCIV. *Ardeadactylus* aparece em uma





**Figura 6:** Gráficos mostrando a análise de PCA obtida através da comparação entre diferentes índices de proporção entre os ossos longos de uma amostra dos membros em Pterodactyloidea (nova análise dos dados da figura 5, excluindo Rhamphorhynchoidea) (úmero/ulna, úmero/metacarpal IV, úmero/fêmur, úmero/tíbia, ulna/metacarpal IV, ulna/fêmur, ulna/tíbia e fêmur/tíbia). O metacarpal IV compõe os dois principais componentes de variação (PC1 e PC2), quando em razão com o úmero e a ulna. Círculos azuis indicam os pterodactilódes basais com notário, vermelhos indicam azdarcóides com notário e amarelos pteranodontianos com notário. Círculos pretos indicam ausência de notário.

## 1.6 Discussão

Vidovic & Martill (2017) relatam a presença de três vértebras dorsais fusionadas formando um notário em *Germanodactylus cristatus* BSP 1892 IV1, o que junto com o notário de *Ardeadactylus*, consiste nos registros mais basais da presença desta estrutura na filogenia de Pterosauria. O notário está, portanto, presente em Archaeopterodactyloidea, e não apenas nas formas derivadas de grandes Pterodactyloidea, predominantes no Cretáceo. No entanto, o notário de *Ardeadactylus* é o mais antigo do registro fóssil até o momento, já que este táxon provém do Calcário Nusplingen (Kimmeridgiano Superior), cerca de 0,5 milhão de anos mais antigo que *Germanodactylus*, do calcário Solnhofen (Titoniano Inferior; SCHMID et al. 2005).

Este relato recua com o tempo a presença de fusão das vértebras dorsais, e a presente análise recupera esta transformação (isto é, presença de notário: fusão de vértebras através do centro e dos processos espinhais, bem como a presença de um feixe de tendões ossificados na proção supraneural destes) como primitiva (= otimização ACCTRAN) de Pterodactyloidea. Isto implica que a presença de notário seja uma sinapomorfia do clado Pterodactyloidea, e não apenas de Dsungaripteroidea (sensu KELLNER 2003). A ausência de notário em alguns táxons pode realmente representar ausência de dados (ie, "missing data"), já que certos táxons podem ser representados apenas por indivíduos relativamente jovens, como por exemplo, possivelmente para *Caiuajara* (MANZIG et al. 2014), *Huaxiapterus* (LÜ & YUAN, 2005) e *Sinopterus* (WANG & ZHOU, 2003). Em outros casos, como *Domeykodactylus* (MARTILL et al. 2000), *Bakonydraco* (ÖSI et al. 2005), *Aerotitan* (NOVAS et al. 2012), *Alcione* (LONGRICH et al. 2018) e vários outros, a informação está certamente faltando e mais descobertas são necessárias para preencher a lacuna imposta pela má preservação.

O cenário alternativo implicaria que todo o processo de evolução do notário, com ossificação de tendões supraneurais, fusão dos centros vertebrais e processos espinhais ocorreu pelo menos duas vezes: (i) a primeira na Archaeopterodactyloidea, durante o Neojurássico, como uma sinapomorfia unindo *Ardeadactylus* e *Germanodactylus*; e (ii) o segundo durante o Eocretáceo, dentro dos pterodactilóides derivados. Além disso, os azhdarcóides e os pteranodontianos poderiam ter passado por processos evolutivos separados para evoluir um notário,

caso em que teria havido três instâncias de evolução para essa estrutura (Neojurássico, Berriasiano?–Barremiano e Aptiano–Albiano).

De fato, no primeiro cenário, a ausência de notário em vários táxons pode ser facilmente explicada como uma combinação de preservação pobre (ou seja, dados ausentes) e o estágio ontogenético dos espécimes. O segundo cenário (ou seja, múltiplas origens do notário) certamente é o menos parcimonioso dos dois, dada a análise atual. Além disso, foram necessários mais de 80 milhões de anos de evolução dos pterossauros para o primeiro notário aparecer no registro fóssil do clado, sugerindo que a estrutura não evolui facilmente. O notário é uma estrutura complexa, combinando instâncias localizadas de fusão, ossificação de tendões e pelo menos um certo grau de ancoragem muscular. Não pode ser comparado, por exemplo, com a perda paralela de dentes dentro de Pterodactyloidea, que poderia ter evoluído facilmente em duas linhagens diferentes. Nós concebemos a origem primitiva do notário em Pterodactyloidea (ou pelo menos, Lophocratia) como o cenário mais provável, e a presença da estrutura como uma potencial sinapomorfia de pterodáctilídeos primitivos. A presente análise demonstra que este é um cenário possível, considerando os táxons bem preservados.

Além disso, a semelhança na morfologia dos tendões ossificados que conectam as extremidades distais dos espinhos neurais, e o espaço formado entre estes no notário de *A. longicollum* e nos azhdarcóides como *Dsungaripterus weii* (ver Young, 1964), *Tupuxuara leonardii* (IMCF 1052) e Thalassodrominae indet. (AMNH 22567; ver Aires et al. 2013) pode refletir a proximidade filogenética e favorece a interpretação de que o notário é primitivo em Pterodactyloidea. A morfologia basal encontrada em *Ardeadactylus* e *Germanodactylus* (sem fusões extremas, ausência de placa supraneural e de articulação com a escápula) é mantida principalmente nos Thalassodrominae e outros Azhdarchoidea (Fig. 4), o que pode ser em parte verificado também pela similaridade da ocupação do morfoespaço (Fig. 6). Os pteranodontianos mais recentes evoluíram, em seguida, um notário mais robusto e derivado, provavelmente adaptado para voos de longa distância ou altas frequências de batida de asa.

### 1.6.1 Função do notário

As hipóteses de funcionalidade do notário aparentemente estão ligadas ao voo, tornando essa estrutura uma adaptação para resistir às forças de flexão e de torção do corpo durante manobras aéreas e batidas das asas (WITTON & HABIB, 2010). Pterossauros mais primitivos, como o *Rhamphorhynchus*, possuem apófises esterno-costais, que servem como alavanca para os músculos intercostais, que quando se movimentam podem desencadear o estresse na região dorsal. Estas estruturas podem ser indicativas do notário que se desenvolveria em pterossauros derivados, correspondendo a uma demanda estrutural por causa do estresse transmitido ao corpo durante o voo (CLAESSENS et al. 2009). Em indivíduos com esqueleto maduro, a porção distal da escápula (mais convexa) articula com a superfície côncava do notário, formando uma base rígida para o úmero a partir da coluna vertebral (WILKINSON, 2008). A fixação da cintura escapular para evitar o escape aparenta ter uma semelhança funcional com a musculatura de Falconiformes (MEYERS, 1992). Possivelmente unida por uma fina lamina cartilaginosa, esta região tinha restrita mobilidade (BENNETT, 2001) ou era completamente imóvel (WILKINSON, 2008).

Benson et al. (2014) demonstraram aumentos sustentados do tamanho do corpo em multi-linhagens de pterossauros do neojurássico, ao longo de 80 milhões de anos de história evolutiva. De fato, o notário aparece em Pterosauria conjuntamente com o constante aumento de tamanho corpóreo. Está fora do escopo deste trabalho acoplar aumento de tamanho corpóreo com a ocorrência de notário de uma forma confiante que liga um fator a outro, mas é importante ressaltar que o aumento de tamanho em Pterosauria é sincrônico com o aumento da proporção relativa de notário. Como discutido abaixo, vários táxons de pterossauros de tamanho grande do Cretáceo Superior são conhecidos por terem um notário. Aqueles que não apresentam fusões notariais são pouco preservados ou representam espécimes possivelmente imaturos, portanto a ausência não pode ser confirmada como uma característica verdadeira da espécie.

Os Azhdarchoidea e os Pteranodontia representavam diferentes ecomorfotipos, como demonstrado por Martin-Silverstone et al. (2018) e pela ocupação do morfoespaço relativo ao comprimento dos membros (Fig. 6). Os tipos de notário entre estes dois grupos também aparentam ser distintos, tanto no seu

desenvolvimento, quanto na morfologia geral (ver discussão no capítulo 3), o que pode ser resultado de diferenças quanto às proporções dos ossos das asas (e.g. úmeros relativamente maiores em azhdarcóides) e o tipo de stress transmitido por estas na coluna vertebral dorsal ou diferentes contingências filogenéticas devido a uma origem independente. No gráfico da figura 6, *Pteranodon* e *Nyctosaurus*, que são pteranodontianos derivados, apresentam úmero maior que os azhdarcóides, porém estão em uma mesma faixa quanto ao tamanho da ulna, se distanciando dos ornitoqueiróides. A semelhança do notário entre estes dois primeiros e os azhdarcóides se dá na incompleta fusão dos espinhos neurais e nas robustas costelas notariais da primeira vértebra dorsal, porém difere na aquisição da placa supraneural. Como entre essas formas houve a convergência da perda dos dentes, é possível que ocupassem nichos alimentares semelhantes.

### 1.6.2 A evolução do notário em Pterosauria

A estrutura começa a aparecer nos registros fossilíferos do Jurássico Superior em Archaeopteroedactyloidea possivelmente piscívoros que habitavam zonas costeiras de ilhas no oeste do antigo Mar de Tethys, como *Ardeadactylus* (Kimmeridgiano Superior, Calcário Nusplingen: Bennett, 2013) e *Germanodactylus* (Titoniano Inferior, Calcário Solnhofen: Vidovic e Martill, 2017, ver tabela 2 e Fig. 7). Das formas de pterodactilóides basais, houve radiação em dois grupos, no Cretáceo Inferior: Pteranodontia e Azhdarchoidea, nos quais a estrutura seguiu o aumento no tamanho do corpo e aparece apenas em formas significativamente maiores (> 2 metros de envergadura). Um espécime com notário atribuído a *Noriopteris* por Lü et al. (2009a) foi descrito para sedimentos da Formação Tsagan-Tsab (Berriasiano?) da Mongólia. Embora possa pertencer a outro gênero, segundo Hone et al. (2017), se confirmada esta idade, os dsungaripterídeos podem ter a radiação mais antiga com notário dentro dos Pterodactyloidea derivados, possivelmente descendentes de táxons relacionados aos Germanodactylidae, como relatado por Andres et al. (2014). A partir do Barremiano das Ilhas Britânicas, o notário aparece pela primeira vez em Pteranodontia como em *Istiodactylus latidens* (Hooley, 1913) e é registrado mais a leste na Bacia Junggar (Formação Lianmuqin) na Ásia (Tabela 2) em *Dsungaripteris weii* (YOUNG, 1964) e *Noriopteris complicidens* (HONE et al. 2017, ver também Fig. 7 e Tabela 2). A partir do Aptiano, táxons com o notário aparecem com mais

registros nos estratos de Lagerstätten terrestres / lacustres do Grupo Jehol, nordeste da China, no Pteranodontia *Zhenyuanopterus longirostris* da Formação Yixian (LÜ 2010), nos istiodactylídeos *I. sinensis* (ANDRES & JI, 2006) e *Nurhachius ignaciobritoi* (WANG et al. 2005), e no azhdarquídeo *Chaoyangopterus zhangji*, um pouco mais recente, da Formação Jiufotang (WANG & ZHOU, 2003). Ao final do Aptiano, os táxons com um notário continuam avançando para o leste e chegando ao continente americano, apresentando registros nos depósitos lacustres da Formação Crato, nordeste do Brasil, com o Pteranodontia *Arthurdactylus conandoylei* (FREY & MARTILL, 1994) e em um Tapejaridae indeterminado (SAYÃO & KELLNER, 2006), o que possivelmente trata-se de um tendenciamento do registro.

A diversidade aumenta consideravelmente no Albiano, já no ambiente lagunar/marinho da Formação Romualdo (Fig. 7). Entre os Anhanguerida, as fusões nas vértebras dorsais são relatadas em vários estágios, como em *Santandactylus brasiliensis* V-201 (WELLNHOFER et al. 1983), *Anhanguera spielbergi* RGM 401 880 (VELDMEIJER, 2003), *A. robustus* SMNK PAL 1133 (ELGIN, 2014), *Barbosania gracilisrostris* MHNS/00/85 (ELGIN & FREY, 2011), *Brasileodactylus* sp. BSP 1991 I27 (VELDMEIJER et al. 2009), *Tropeognathus mesembrinus* MN 6594-V (KELLNER et al. 2013) e em um Anhangueridae indeterminado (AMNH 22571). Entre os Azhdarchoidea da Formação Romualdo, a literatura relata a presença de notário em *Tupuxuara leonardii* IMCF 1052 (KELLNER & HASEGAWA, 1993), e em um Thalassodrominae indeterminado AMNH 22567 (AIRES et al. 2013; Tabela 2). Ainda no Albiano Superior, *Bennettazhia oregonensis* UNSM 11925 com notário é registrado em sedimentos marinhos da Formação Hudspeth, Estados Unidos (GILMORE, 1928; AVERIANOV, 2014). Do Albiano da Inglaterra, fragmentos de notário são atribuídos a ornitoqueirídeos indeterminados, e descritos para os depósitos retrabalhados de Cambridge Greensand (SEELEY, 1901; UNWIN, 2001). No Cretáceo Superior, houve uma diminuição na diversidade de Pterosauria, especialmente nas formas menores. Padrões de macroevolução que alteraram a preferência por habitat, competição com aves que começaram a se diversificar durante este período, ou mesmo mudanças ambientais que diminuiriam a quantidade de depósitos de Lagerstätten, onde uma alta abundância de pterossauros sempre foi encontrada (DYKE et al. 2009; DEAN et al. 2016). Os últimos pteranodontianos, como *Nyctosaurus*, *Muzquizopteryx* e *Pteranodon*, a apresentaram um notário (WILLISTON, 1903; BENNETT, 2003; FREY et al. 2006), são descritos

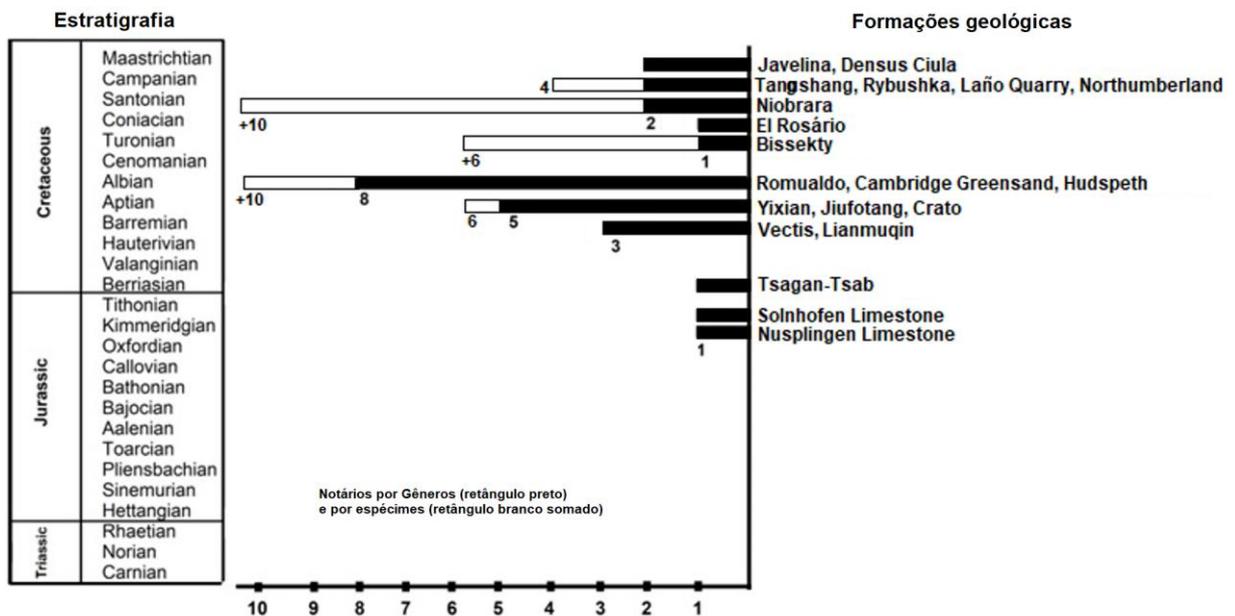
principalmente para o Coniaciano-Santoniano da América do Norte, mas com registros fragmentários até o Maastrichtiano do Marrocos (LONGRICH et al. 2018). A maioria de seus fósseis foram descritos para depósitos marinhos da Formação Niobrara, Centro-Oeste dos Estados Unidos (EATON, 1901; BENNETT, 2001; MARTIN-SILVERSTONE et al. 2017). Entre os Azhdarchoidea do Cretáceo Superior, conservou-se uma relativa diversidade com distribuição geográfica ampla, porém quase todos com morfologia semelhante, apresentando grandes tamanhos, pescoços e rostros muito longos e cristas parietais relativamente menores, quando comparadas com os Thalassodrominae (AVERIANOV, 2014). Normalmente foram fossilizados em ambientes de muita energia, sendo encontrados muito fragmentados. No Turoniano, partes de notário são reportadas para *Azhdarcho lancicollis*, em sedimentos continentais da Formação Bissekty, Uzbequistão (AVERIANOV, 2010: Fig. 7). No Campaniano, para *Zhejiangopterus linhaiensis* em depósitos continentais da Formação Tangshang, China (CAI & WEI, 1994), *Volgadraco bogolubovi* em depósitos marinhos da Formação Rybushka (Rússia) (AVERIANOV et al. 2008) e Azhdarchidae indeterminados em depósitos costeiros de Laño Quarry (Espanha) e Colúmbia Britânica (Canadá) apresentam fragmentos de notário (ASTIBIA et al. 1991; MARTIN-SILVERSTONE et al. 2016; Fig. 7: Tabela 2). No Maastrichtiano, final do Cretáceo, os últimos Azhdarchidae tinham mais de dez metros de envergadura e formas que apresentaram notário, como atestam os materiais incompletos descritos para *Hatzegopteryx thambema*, em sedimentos marinhos da Formação Densus-Çiula, Romênia (VREMIR et al. 2011; AVERIANOV, 2014) e *Quetzalcoatlus northropi*, em sedimentos terrestres da Formação Javelina, Estados Unidos da América (KELLNER & LANGSTON, 1996; KELLNER, 2003) (Fig. 7: Tabela 2).

Tabela 2: Notaria em Pterosauria, como reportado na literatura

| CLADO                   | FAMILIA           | GÊNERO/ESPÉCIE                      | ESPÉCIME  | GEOLOGIA                | IDADE          | REFERÊNCIAS                                 |
|-------------------------|-------------------|-------------------------------------|---|-------------------------|----------------|---|
| Azhdarchoidea           | Azhdarchidae      | <i>Quetzalcoatlus northropi</i>     | ???   | Formação Javelina       | Maastrichtiano | Kellner (2003)                              |
| Azhdarchoidea           | Azhdarchidae      | <i>Hatzegopteryx thambema</i>       | FG GUB R 1083   | Formação Densus-Ciula   | Maastrichtiano | Vremir et al (2011), Averianov (2014)       |
| Azhdarchoidea           | Azhdarchidae      | Azhdarchidae indet.                 | RBCM.EH.2009.019.001  | Formação Northumberland | Campaniano     | Martin-Silverstone et al. (2016)            |
| Azhdarchoidea           | Azhdarchidae      | Azhdarchidae indet.                 | MCNA 8563   | Laño Quarry             | Campaniano     | Astibia et al. (1991), Averianov (2014)     |
| Azhdarchoidea           | Azhdarchidae      | <i>Volgadraco bogolubovi</i>        | SGU 49/104a   | Formação Rybushka       | Campaniano     | Averianov et al (2008)                      |
| Azhdarchoidea           | Azhdarchidae      | <i>Zhejiangopterus linhaiensis</i>  | M1325   | Formação Tangshang      | Campaniano     | Cai & Wei (1994)                            |
| Pteranodontia           | Pteranodontidae   | <i>Pteranodon</i> sp.               | KUVV 16487, YPM 2692, UNSM 50036, FHSM VP 2065, UNSM 50128, YPM 2692, UALVP 24238 e vários outros | Niobrara Chalk          | Santoniano     | Eaton (1910), Bennett (2001, 2003)          |
| Pteranodontia           | Nyctosauridae     | <i>Nyctosaurus gracilis</i>         | FHSM 2148, FMNH P25026, KJ2, CM 11422, YPM 2527 e outros  | Niobrara Chalk          | Santoniano     | Williston (1903), Bennett (2003)            |
| Pteranodontia           | Nyctosauridae     | <i>Muzquizopteryx coahuilensis</i>  | UNAM IGM 8621   | El Rosario Quarry       | Coniaciano     | Frey et al. (2006)                          |
| Azhdarchoidea           | Azhdarchidae      | <i>Azhdarcho lancicollis</i>        | CCMGE7 / 11915, ZIN PH 5/44, ZIN PH 153/44, ZIN PH154 / 44, ZIN PH 6/44                           | Formação Bissekty       | Turoniano      | Averianov (2010, 2014)                      |
| Azhdarchoidea           | ????              | <i>Bennettazhia oregonensis</i>     | USNM 11925, MPUC V.126713   | Formação Hudspeth       | Albiano        | Gilmore (1928)                              |
| Pteranodontia           | Ornithocheiridae  | <i>Ornithocheirus</i>               | ????  | Cambridge Greensand     | Albiano        | Seeley (1901)                               |
| Azhdarchoidea           | Thalassodromidae  | Thalassodrominae indet.             | AMNH 22567  | Formação Romualdo       | Albiano        | Aires et al. (2013)                         |
| Azhdarchoidea           | Thalassodromidae  | <i>Tupuxuara leonardii</i>          | IMCF 1052   | Formação Romualdo       | Albiano        | Kellner & Hasegawa (1993)                   |
| Pteranodontia           | Anhangueridae     | Anhangueridae indet.                | AMNH 22571  | Formação Romualdo       | Albiano        | Observação pessoal                          |
| Pteranodontia           | Anhangueridae     | <i>Anhanguera robustus</i>          | SMNK PAL 1133   | Formação Romualdo       | Albiano        | Elgin (2014)                                |
| Pteranodontia           | Anhangueridae     | <i>Anhanguera spielbergi</i>        | RGM 401 880   | Formação Romualdo       | Albiano        | Veldmeijer (2003)                           |
| Pteranodontia           | Anhangueridae     | <i>Tropeognathus mesembrinus</i>    | MN 6594-V   | Formação Romualdo       | Albiano        | Kellner et al. (2013)                       |
| Pteranodontia           | ????              | <i>Brasileodactylus</i> sp          | BSP 1991 I 27   | Formação Romualdo       | Albiano        | Veldmeijer et al. (2009)                    |
| Pteranodontia           | ????              | <i>Santanadactylus brasiliensis</i> | V -201  | Formação Romualdo       | Albiano        | Wellnhofer et al. (1983)                    |
| Pteranodontia           | Ornithocheiridae  | <i>Barbosania gracilirostris</i>    | MNHS/00/85  | Formação Romualdo       | Albiano        | Elgin & Frey (2011)                         |
| Pteranodontia           | Ornithocheiridae  | <i>Arthurdactylus conandoylei</i>   | SMNK PAL 1132   | Formação Crato          | Aptiano        | Frey & Martill (1994)                       |
| Azhdarchoidea           | Tapejaridae       | Tapejaridae indet.                  | MN 6588-V   | Formação Crato          | Aptiano        | Sayão & Kellner (2006)                      |
| Azhdarchoidea           | Chaoyangopteridae | <i>Chaoyangopterus zhangi</i>       | IVPP V-13397  | Formação Jiufotang      | Aptiano        | Wang & Zhou (2003)                          |
| Pteranodontia           | Istiodactylidae   | <i>Nurhachius ignaciobrito</i>      | IVPP V-13288  | Formação Jiufotang      | Aptiano        | Wang et al. (2005)                          |
| Pteranodontia           | Istiodactylidae   | <i>Istiodactylus sinensis</i>       | NGMC 99-07-011  | Formação Jiufotang      | Aptiano        | Andres & Ji (2006)                          |
| Pteranodontia           | Boreopteridae     | <i>Zhenyuanopterus longirostris</i> | GLGMV 0001  | Formação Yixian         | Aptiano        | Lü (2010)                                   |
| Pteranodontia           | Istiodactylidae   | <i>Istiodactylus latidens</i>       | NHMUK PVR 3877  | Formação Vectis         | Barremiano     | Hooley (1913)                               |
| Azhdarchoidea           | Dsungaripteridae  | <i>Dsungaripterus wei</i>           | V.2777  | Formação Lianmuqin      | Barremiano     | Young (1964)                                |
| Azhdarchoidea           | Dsungaripteridae  | <i>Noriopterus complicitens</i>     | IVPP 4059   | Formação Lianmuqin      | Barremiano     | Hone et al. (2017)                          |
| Azhdarchoidea           | Dsungaripteridae  | <i>Noriopterus complicitens</i>     | GIN 125/1010  | Formação Tsagan-Tsab    | Berriasiano?   | Lü et al. (2009)                            |
| Archaeopterodactyloidea | Germanodactylidae | <i>Germanodactylus cristatus</i>    | BSP 1892 IV 1   | Calcário Solnhofen      | Titônio        | Plieninger (1901), Vidovic & Martill (2017) |
| Archaeopterodactyloidea | Pterodactylidae   | <i>Ardeadactylus longicollum</i>    | SMNS 56603  | Calcário Nusplingen     | Kimmeridgiano  | Plieninger (1907), este estudo              |

No Aptiano-Albiano encontramos a maior diversidade absoluta de notários na América do Sul, onde foi muito bem preservada nos Lagerstätten do Grupo Santana. Possivelmente a chegada a este continente ocorreu via América do Norte, ou atravessando a África diagonalmente. A semelhança entre os táxons da Bacia do Araripe e os do Grupo Jehol na China (WANG & ZHOU, 2003) sugere maior apoio para uma origem norte-americana. A partir do Cretáceo Superior, há uma redução dos registros de notários, especialmente no Hemisfério Sul, principalmente devido à ausência de condições favoráveis à preservação de espécimes frágeis; no entanto, muitos espécimes de *Pteranodon* com notário são verificados no Santoniano da América do Norte.

No Campaniano e Maastrichtiano, numerosos locais com espécimes fragmentados de Azhdarchidae incluindo alguns notários não bem preservados são descritos para a América do Norte e Eurásia, mas espécimes pteranodontianos não preservam a estrutura. É provável que a grande maioria apresentasse um notário apenas no estágio ontogenético adulto. A relativa ausência de registros fossilíferos deve-se, possivelmente, à condição tafonômica, bem como à presença de muitos indivíduos jovens, sem o notário completo, que tendem a morrer em maior número e, portanto, são fossilizados (Fig. 7).



**Figura 7:** A presença de notário em Pterosauria por Gêneros (retângulos pretos) e espécimes (retângulos brancos somados) ao longo do tempo geológico (por períodos e idades) e formações geológicas.

### 1.6.3 Diversidade relativa do notário em Pterosauria no tempo

Segundo Dean et al. (2016), existiam 172 espécies válidas de pterossauros descritas entre 1812 e 2014. Somando-se as descritas até 2018, encontramos na literatura cerca de 174 gêneros (Tabela suplementar – anexo 2). Pelo menos 25 deles apresentam notário, que é cerca de 14,3% do total (Tabela 3), uma proporção que supera ligeiramente a proporção de ocorrências de notário em aves existentes (~13,8%; 1250 espécies em 9,021 espécies; ver Storer, 1982, Samejima & Otsuka, 1984 e James, 2009). No entanto, esses números refletem apenas parcialmente a proporção relativa de notários dentro do grupo, pois as aves estão representadas em um único intervalo de tempo, enquanto os dados de pterossauros abrangem mais de 150 milhões de anos de evolução.

Ao longo do tempo, a importância do notário mudou substancialmente dentro da Pterosauria. Por mais de 80 milhões de anos, o grupo evoluiu e se diversificou sem uma única instância de fusão, como mostrado pelo registro fóssil. A partir do Kimmeridgiano, pelo menos, os picos das árvores de táxons com notário podem ser reconhecidos, considerados como diversidade absoluta (ou seja, número de espécies / gêneros): (i) uma modesta representação no Kimmeridgiano–Titoniano; (ii) uma alta diversidade no intervalo Barremiano–Aptiano–Albiano; e (iii) um pico no Coniaciano–Maastrichtiano (Fig. 8). Os picos da diversidade de notários acompanham de perto os picos gerais da diversidade dos pterossauros. No entanto, esses números absolutos provavelmente são influenciados pela preservação, e as ocorrências de “janelas” tafonômicas no registro fóssil provavelmente favoreceram a preservação de espécimes frágeis, particularmente os estratos Daohugou, Nuspligen / Solnhofen, Araripe / Jehol e os estratos norte-americanos como em Niobrara Chalk. Portanto, a importância relativa dos táxons portadores de notários precisa ser considerada para cada período.

Considerando apenas a importância relativa de táxons com notário, os mesmos picos são preservados, exibindo um aumento global de importância através de um intervalo de cerca de 90 milhões de anos. O primeiro pico é modesto e não ultrapassa 8% dos táxons com notário, limitado aos Archaeopteroidea. O segundo pico (Barremiano-Aptiano-Albiano) varia em torno de ~10–42%, superando amplamente a representatividade de táxons com notários em aves atuais. Após o intervalo no Cenomaniano, o terceiro pico (Cretáceo Superior) dura mais tempo e

mostra que o notário está presente em cerca de 22% a 66% (até 100% no Santoniano, se a estrutura for confirmada para *Bakonydraco*, pouco conhecido) de pterossauros conhecidos para esta época (Tabela 3). O aumento na proporção de táxons de portadores de notário é persistente, mesmo que a diversidade total de pterossauros seja menor que o pico anterior. Isto é verdade especialmente para a transição aptiana-albiana, quando o número de gêneros de pterossauros diminui, enquanto o número de gêneros portadores de notários aumenta. Somente no final do período Cretáceo (Campaniano–Maastrichtiano) é que se pode identificar uma diminuição na proporção de táxons portadores de notários. No entanto, como discutido acima, neste caso, o número de táxons pode ser um subestimado grosso do número real, resultante do viés tafonômico e ontogenético.

Portanto, dentro da Pterosauria, o notário tornou-se uma estrutura mais importante e mais representativa ao longo do tempo. Durante toda a segunda metade da história evolutiva dos pterossauros, independentemente da perda da diversidade através do Cretáceo Superior, os pterossauros portadores de notários se tornaram proporcionalmente mais diversos. Para cada perda de diversidade conhecida (provavelmente muito influenciada pela preservação), há um aumento consistente e substancial da proporção de pterossauros portadores de notário (Fig. 8). Além disso, a partir do Neojurássico, os pterossauros com notário expandiram rapidamente sua distribuição da Europa para a Ásia e a América do Sul, alcançando uma distribuição geográfica panorâmica no Aptiano, um processo que não levou mais de 28 milhões de anos (provavelmente muito mais cedo). Estes dados comprovam a relevância da estrutura em termos funcionais e filogenéticos para o subdesenvolvimento da história evolutiva de Pterosauria.

O arcabouço estratigráfico oferece a oportunidade de estabelecer um panorama de aquisições em termos de evolução dos pterossauros e contextualizar a evolução do notário. Em Pterosauria, o notário parece ter evoluído como uma estrutura básica no Jurássico Médio, logo após o surgimento dos Pterodactyloidea, ou como um caráter definidor do grupo, sincronizado com o incremento do tamanho geral. Outros traços definidores de Pterodactyloidea, precedentes ou síncronos com a presença do notário, são o encurtamento da cauda, junto com o aumento proporcional do pescoço e do crânio. Essas mudanças levaram a um deslocamento para a frente do centro de massa, alterado para uma posição mais avançada na

região dorsal (LÜ et al. 2009b). Isso significa que as fusões da região sacral precederam em muito tempo a fusão da região dorsal, e o notário evoluiu quando os pterossauros já poderiam ser considerados voadores competentes por mais de 80 milhões de anos.

Tabela 3: Número total de generos válidos de Pterosauria por periodo geologico, compilado de cerca de 957 papers publicados entre 1859 até 2018. \* = número total de generos sem repetição por período. Dados gerais no anexo1.

| Idade         | Gêneros válidos de Pterosauria | Gêneros com notário | % de gêneros com notário |
|---------------|--------------------------------|---------------------|--------------------------|
| Norian        | 9                              | 0                   | 0                        |
| Rhaetian      | 3                              | 0                   | 0                        |
| Hettangian    | 1                              | 0                   | 0                        |
| Sinemurian    | 2                              | 0                   | 0                        |
| Pliensbachian | 2                              | 0                   | 0                        |
| Toarcian      | 3                              | 0                   | 0                        |
| Aalenian      | 0                              | 0                   | 0                        |
| Bajocian      | 1                              | 0                   | 0                        |
| Bathonian     | 3                              | 0                   | 0                        |
| Callovian     | 0                              | 0                   | 0                        |
| Oxfordian     | 21                             | 0                   | 0                        |
| Kimmeridgian  | 13                             | 1                   | 7,6                      |
| Tithonian     | 16                             | 1                   | 6,2                      |
| Berriasian    | 4                              | 1                   | 25                       |
| Valanginian   | 1                              | 0                   | 0                        |
| Hauterivian   | 1                              | 0                   | 0                        |
| Barremian     | 7                              | 3                   | 42,8                     |
| Aptian        | 41                             | 4                   | 9,7                      |
| Albian        | 25                             | 8                   | 27,5                     |
| Cenomanian    | 4                              | 0                   | 0                        |
| Turonian      | 4                              | 1                   | 25                       |
| Coniacian     | 2                              | 1                   | 50                       |
| Santonian     | 3                              | 2                   | 66                       |
| Campanian     | 9                              | 3                   | 37,5                     |
| Maastrichtian | 9                              | 2                   | 22                       |
| Total*        | 174                            | 25                  | 14,3                     |

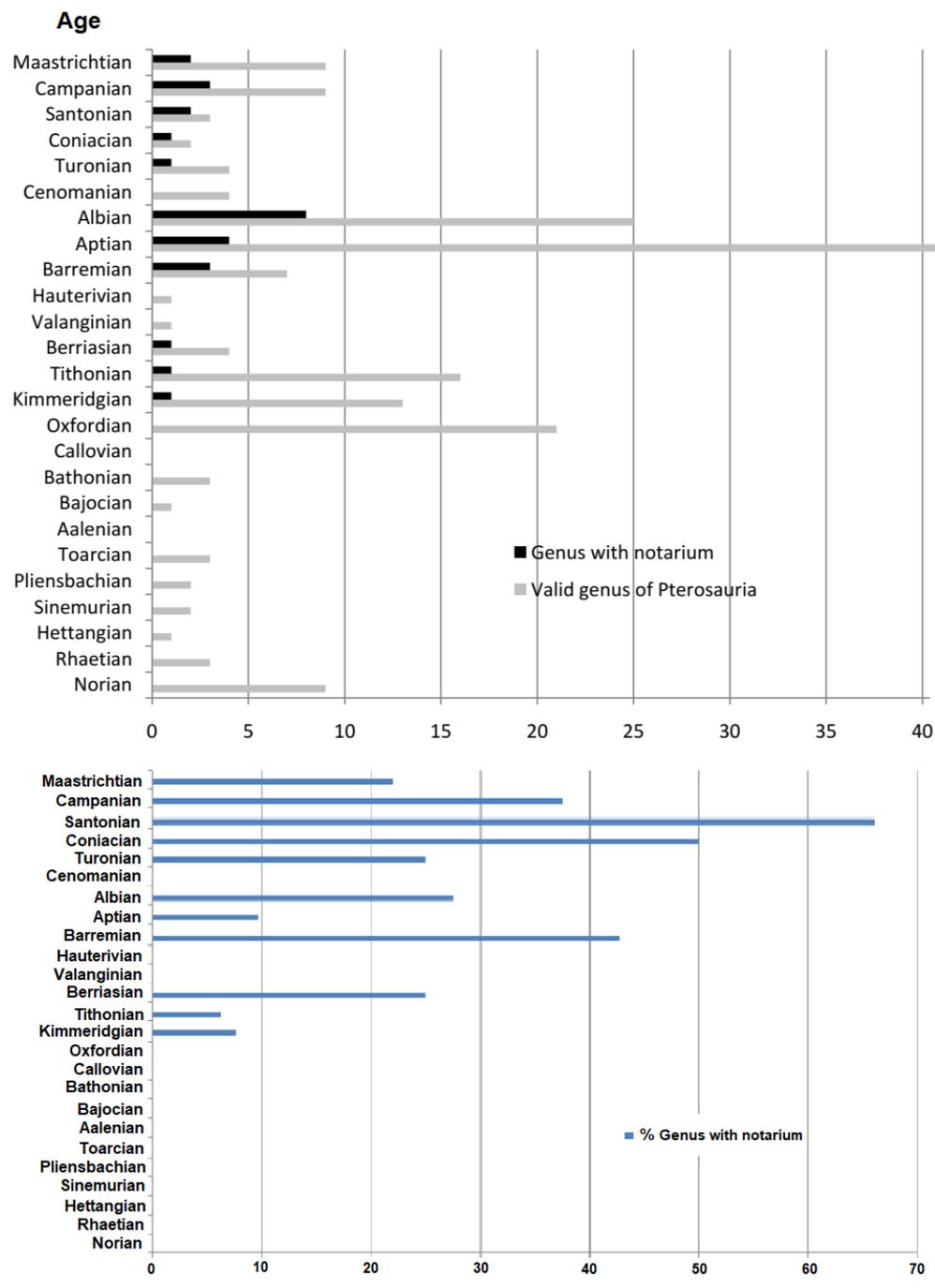


Figura 8 – Diversidade de Pterosauria ao longo do tempo geológico por período. Barras cinza representam a diversidade total de gêneros; barras pretas a diversidade absoluta de gêneros com notário; barras azuis representam a porcentagem da representatividade relative dos gêneros com notário por período. Dados na Tabela 2.

#### 1.6.4 Pterosauria X Aves

A origem do notário em Pterosauria encontra paralelos importantes nos Neornithes, e a comparação da história evolutiva de pterossauros e aves fornece, portanto, alguns elementos comuns a serem notados, particularmente em relação à seqüência de aquisição de caracteres. Dentro dos dinossauros maniraptores, *Archaeopteryx* e grupos mesozóicos extintos de aves (por exemplo, Hesperornithiformes, Enantiornithiformes, Jeholornithiformes), não há registro de fusão das vértebras torácicas, apenas de elementos sacrais (DYKE & KAISER, 2011). Em todas essas formas basais, a cauda era longa, também sem as fusões que caracterizam o pigostilo.

A presença do notário em aves é inquestionavelmente uma condição derivada dos Neornithes (MAYR, 2004). O registro mais antigo da estrutura é a presença de duas vértebras fundidas para um espécime de *Gradiornis welbeckensis* (WAL456.2007), relacionado aos Gruiformes e descrito para depósitos do Paleoceno de Sachsen-Anhalt, Alemanha (MAYR, 2007; 2009). Tinamiformes e Galliformes representam os grupos mais basais na filogenia molecular das aves (JARVIS et al. 2014; CLARAMUNT & CRACRAFT, 2015) que apresentam um notário completo.

Tomando *Archaeopteryx* como uma referência estratigráfica para a origem das aves, o grupo aviano evoluiu através de uma quantidade substancial de tempo antes do aparecimento do notário, e adquiriu a estrutura quando eles já eram voadores competentes e com uma gama completa de adaptações para se mover no ar. As aves tiveram mais de 90 milhões de anos de evolução para testemunhar o aparecimento da estrutura, um período de tempo ~ 12,5% mais longo do que na história evolutiva dos pterossauros, mas de modo algum diferente. Este é o mesmo contexto para a evolução do notário em Pterosauria: as mesmas mudanças de morfologia e quase o mesmo período de tempo.

Estes paralelos na evolução do notário em Pterosauria e Aves sugerem que este conjunto de condições pode representar uma restrição à origem da estrutura. É muito importante enfatizar que o registro fóssil fornece aos pterossauros e aves algumas semelhanças em sua história evolutiva:

(i) A primeira aparição da estrutura dentro de cada grupo exigiu vários milhões de anos de diversificação, especiação e adaptação.

(ii) O notário evoluiu em linhagens derivadas dos grupos, já bem adaptados ao voo.

(iii) As fusões da região sacral evoluíram mais cedo que as fusões da região dorsal.

Destes, entendemos que o notário não é uma estrutura que evoluiu como uma adaptação inicial ao voo, mas sim em táxons que estão adaptados para se movimentarem pelo ar através de outras adaptações anteriores. Entretanto, esses paralelos na história evolutiva dos pterossauros e aves não são síncronos. O primeiro registro de um notário em pterossauros precede o primeiro notário aviário em não menos de 90 milhões de anos. Embora as aves e os pterossauros tenham evoluído juntos do Kimmeridgiano até o Maastrichtiano, ambos não ecoaram os mesmos padrões ecomorfológicos conjuntamente. Parece claro que os pterossauros e as aves não evoluíram o notário ao mesmo tempo, ou nas mesmas restrições paleobiológicas. As aves desenvolveram a estrutura muito mais tarde e, na verdade, muito depois da extinção do último pterossauro. Como apresentado acima, o notário evoluiu em aves durante o Paleoceno, logo após o evento de extinção K-Pg. Outra diferença é a de origem: como se verifica aqui, a origem do notário em Pterosauria pode ser sinapomórfica para os Pterodactyloidea; já para as aves, por outro lado, parece ter evoluído várias vezes, dada a distribuição do caráter em sua filogenia (JAMES, 2009). Também é possível que a própria função da estrutura apresente ligeiras diferenças entre os dois grupos, dada uma maior ênfase na cintura escapular em Pterosauria.

## 1.7 Conclusão

Concluimos que *Ardeadactylus longicollum* apresenta o registro mais antigo do notário até hoje entre todos os animais voadores e que esta característica evoluiu em Archaeoptero-dactyloidea, sendo provavelmente uma sinapomorfia não apenas dos grandes Ornithocheiroidea, mas de um grupo mais amplo. A fusão das vértebras dorsais anteriores em Pterosauria surgiu em algum momento do Jurássico Médio-Superior próximo do Mar de Tétis, ao sul das ilhas da Europa, alcançando relativo sucesso e permanecendo em táxons derivados, atingindo considerável representatividade e diversidade durante o Cretáceo Inferior (Barremiano até o Albiano) e alcançou os últimos táxons no Cretáceo Superior. O Grupo Santana apresenta a maior diversidade de notários por táxon, com dois registros para a Formação Crato e mais de uma dezena para a Formação Romualdo, em parte devido à excelente preservação nos nódulos calcários e à maior presença de diferentes táxons de grande porte.

Durante a história evolutiva de Pterosauria, uma quantidade substancial de tempo foi necessária para o aparecimento do primeiro notário. No entanto, após o primeiro registro, os táxons que carregavam a estrutura se diversificaram e se dispersaram rapidamente, alcançando uma distribuição global dentro de 20 milhões de anos. Os pterossauros portadores do notário tornaram-se proporcionalmente mais frequentes ao longo do tempo, apesar da perda de diversidade no final do período Cretáceo. Um cenário de origem única para o notário é favorecido para Pterosauria, embora um cenário de origem múltipla não possa ser testado dado a preservação e o viés ontogenético que afeta os táxons. A evolução do notário em Aves (Neornithes) é paralela ao processo visto em Pterosauria (Pterodactyloidea) em vários aspectos, sugerindo que a estrutura é uma adaptação madura de voadores competentes.

## **Capítulo 2**

### **Caracterização, origem, ocorrência e evolução do notário em aves**

## Caracterização, origem, ocorrência e evolução do notário em aves

### Resumo

Em Aves, o notário ocorre de forma muito mais variada do que nos pterossauros, podendo apresentar de duas a sete vértebras torácicas fundidas. Neste capítulo, revisamos a literatura sobre a ocorrência, evolução e morfologia do notário em aves, a fim de verificar padrões de diferenças e similaridades nos tipos ecológicos avianos e mapeá-lo como um caráter filogenético. Analisamos aproximadamente 270 espécimes de Neornithes que representam 80% das ordens viventes e alguns fósseis das coleções ornitológicas do Museu Americano de História Natural, Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Museu de História Natural de Taubaté e Museu Paraense Emílio Goeldi. Os materiais foram examinados a olho nu e com lupa estereoscópica para identificar o número de vértebras fusionadas, sítios de fusão e grau de obliteração, suturas, variações ontogenéticas e presença / ausência de estruturas com valor taxonômico que confirmem a presença / ausência do notário. Utilizamos as árvores evolutivas publicadas recentemente, baseadas em estudos moleculares, como referência para sistemática de aves, a fim de verificar a presença do notário, quantas vezes surgiu e atualizar seu status nas ordens de aves modernas. Quando visualizamos a presença do notário em mosaico nos vários grupos dispersos ao longo da filogenia atual dos Neornithes, calibrada por relógios moleculares, podemos observar que a estrutura surge independentemente várias vezes, durante o máximo térmico do Paleógeno (MTPE) em formas predominantemente terrestres se considerarmos tanto a otimização ACCTRAN quanto DELTRAN. Os mais antigos registros de notário em aves são reportados em Galliformes e Gruiformes, e muito provavelmente existiram em grupos coronais de Tinamiformes, Opisthocomiformes e Eurypygiformes e possivelmente nos ancestrais dos outros clados. A morfologia entre esses grupos é semelhante: espinhos neurais convertidos em estruturas únicas (placa espinhal), aberturas intervertebrais pequenas ou ausentes, grandes quilhas ventrais fusionando-se em placas ventrais e processos transversos também fundidos. Em Columbiformes, Mesitornithiformes, Pteroclidiformes, Falconiformes e alguns Passeriformes, o notário é ainda pouco semelhante aos grupos basais, mas devido ao hábito arbóreo, eles são menos compactados, já apresentando sulcos entre os espinhos neurais e espaços intervertebrais relativamente maiores. Phoenicopteriformes, Gruiformes grúideos e Pelecaniformes threskiornitídeos (todos grupos com pernas alongadas), apresentam um notário com perda de estruturas, aumento da pneumaticidade, grandes aberturas intervertebrais e diminuição da fusão entre os espinhos neurais, bem como a redução das quilhas ventrais. O notário reduzido em Suliformes e em alguns Passeriformes, provavelmente é um relicto não funcional e em provável desaparecimento. A evidência morfológica, estatística e filogenética disponível nos permite sugerir como ponto de partida para a origem e função do notário um cenário de florestas durante o Paleógeno, no qual animais que transitam entre o solo e o substrato arbóreo necessitam de maior rigidez em determinados pontos da coluna vertebral para suportar stress ou transferir energia (ou ambos) durante a decolagem. No entanto, para melhor elucidar tal cenário evolutivo, são necessários testes envolvendo análise biomecânica, morfometria, biologia do desenvolvimento e testes genéticos, para encontrar o gene (ou grupo de genes) responsável pela a formação de vértebras fusionadas.

## Characterization, origins, occurrence and evolution of the notarium in birds

### Abstract

In birds, the notarium occurs in a much more varied form than in the pterosaurs, being able to present from two to seven fused thoracic vertebrae. In this chapter, we revised the literature on the occurrence, evolution and morphology of the notarium in birds in order to verify patterns of differences and similarities in the avian ecological types and to map it as a phylogenetic character. We analyze approximately 270 specimens of Neornithes representing 80% of the living orders and some fossils from the ornithological collections of the American Museum of Natural History, Museum of Science and Technology of the Pontificia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Museu de História Natural de Taubaté, and Museu Paraense Emílio Goeldi. They were examined with the naked eye and magnifying glass to identify the number of fused vertebrae, degree and fusion sites, sutures, ontogenetic variations and presence / absence of structures with taxonomic value and confirming the presence / absence of the notarium. We use the most recently published evolutionary trees based on molecular studies as a reference for new bird systematics in order to plot the presence of the notarium and update his status. When we visualize the presence of the notarium in mosaic on the several groups dispersed throughout the current phylogeny of the Neornithes, we can easily conclude that it arises independently several times, during the Paleogene Thermal Maximum (PTM) in predominantly terrestrial forms, if considered ACCTTRAN and/or DELTRAN optimizations. The first records of notarium in birds are in coronal groups of Tinamiformes, Galliformes, psophid Gruiformes, Opisthocomiformes and Eurypygiformes and possibly in the ancestors of the other clades. The morphology between these groups is similar: neural spines converted into single structures (spinal plate), small or absent intervertebral openings, large ventral keels, forming ventral plates and transverse processes fused. In Columbiformes, Mesitornithiformes, Pteroclidiformes, Falconiformes and some Passeriformes are still similar to the basal groups but due to the more arboreal habit, they are less compacted structure, already presenting ridges between the neural spines and relatively much larger intervertebral openings. Phoenicopteriformes, gruid Gruiformes and threskiornitid Pelecaniformes, (birds with elongated legs) present the notarium with loss of structures, increase of the pneumaticity, large intervertebral openings and diminution of the fusion between the neural spines, as well as reduction of the ventral keels. The reduced notarium in Suliformes and in some Passeriformes, which probably is a relict, nonfunctional and in probable disappearance. The available morphological, statistical and phylogenetic evidences, allows us to suggest as a point for the origin and function of the notarium: a scenario of forests during the Paleogene, in which animals that transit between the soil and the arboreal substrate need greater rigidity in certain points of the vertebral column to withstand stress or transfer energy (or both) during takeoff. However, to better elucidate such an evolutionary scenario, tests involving biomechanical analysis, morphometry, developmental biology and genetic testing are needed to find the gene (or group of genes) responsible for the formation of fused vertebrae.

## 2.1 Introdução

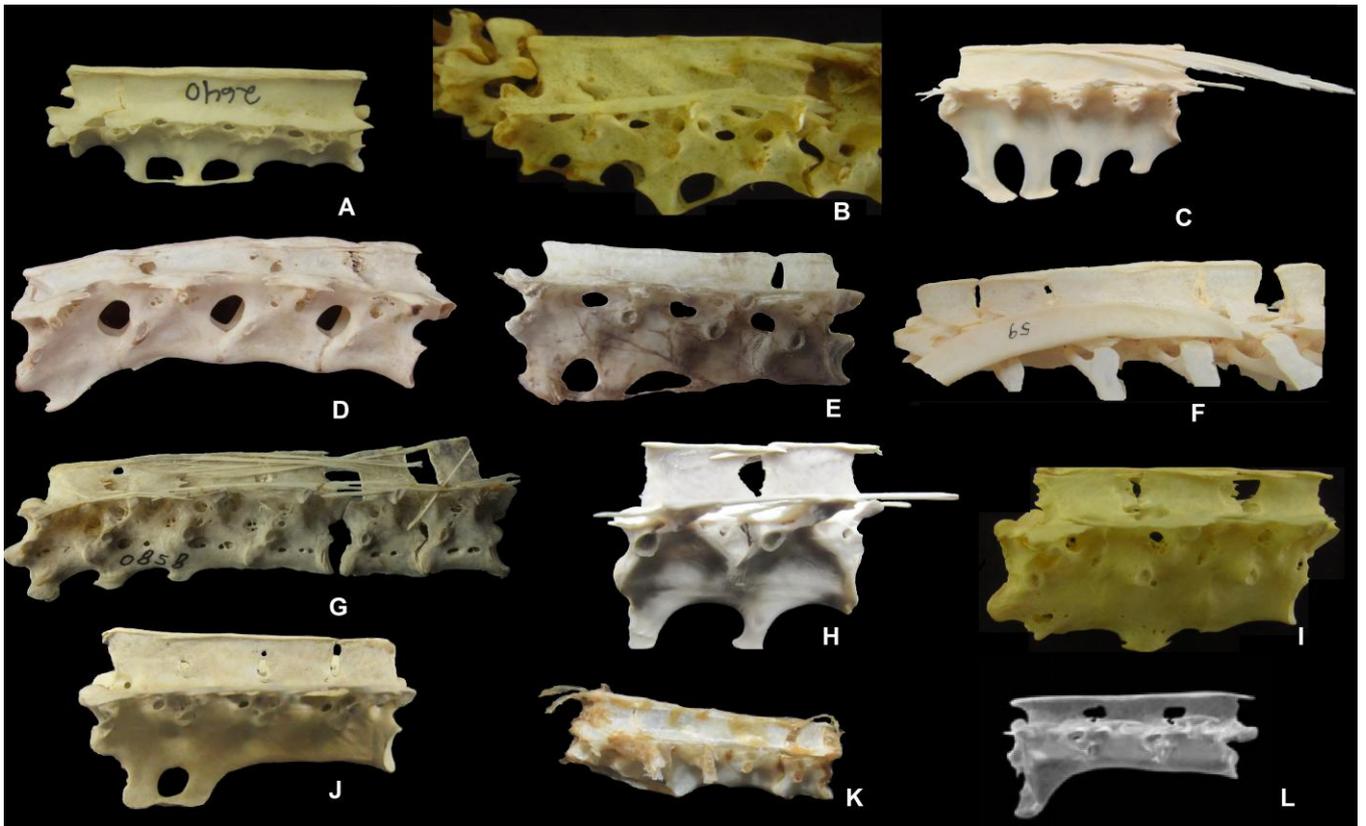
### 2.1.1 Evolução das aves

Atualmente a teoria mais aceita na comunidade científica indica que as aves tenham derivado a partir de pequenos dinossauros terópodes maniraptores emplumados que viviam entre o solo e as árvores se alimentando de insetos e pequenos vertebrados (OSTROM, 1978; DYKE & KAISER, 2011). *Archaeopteryx lithographica*, terópode descrito para o calcário Jurássico de Solnhofen (~150 Ma) na Alemanha é o registro mais antigo para o grupo e já apresentava algumas características avianas típicas, tais como penas assimétricas, fúrcula e asas funcionais, porém com alguns caracteres em estado plesiomórficos, como cauda longa, mão com três dedos separados e com garras longas, além da presença de dentes (OSTROM, 1978; NUDDS et al. 2004; MAYR et al. 2007). Com o aprimoramento da capacidade de voo, foi necessária uma miniaturização do corpo, quando comparado com a maioria dos dinossauros, além de um aumento da pneumatização dos ossos (LEE et al. 2014). Muitos registros de aves primitivas aparecem em depósitos do início do Cretáceo da China, Europa e Américas, exemplificados pelos Confuciusornithidae com bico córneo e pigóstilo (redução e fusão das últimas vértebras caudais), os Enantiornithes arbóreos, e os Hesperornithiformes e Ichthyornithiformes, com dentes especializados para capturar peixes e associados a ambientes marinhos (O'CONNOR et al. 2011; GODEFROIT et al. 2013; WANG et al. 2018). Os Neornithes (formas modernas) surgiram ainda no Cretáceo Superior (~90 Ma) e se diversificaram em Paleognathae – palato apresentando um grande vômer articulado ao pterigóide, representado pelas atuais ratitas e Neognathae – com vômer pequeno e sem articulação com o pterigóide, representado pelas demais aves. Segundo análises moleculares, as neognatas por sua vez, se diversificaram por volta de 85 Ma em dois ramos: Galloanserae (galinhas, patos, faisões, perus, etc.) e Neoaves (NUDDS et al. 2004; ERICSON et al. 2006; CLARAMUNT & CRACRAFT, 2015). Após a extinção K-Pg (~66 Ma), que eliminou os répteis marinhos, pterossauros e todos os dinossauros não-avianos (e muito avianos), abriram-se novas oportunidades para evolução e ocupação de nichos abertos. Principalmente Neoaves sofreu grande diversificação durante o início da Era Cenozóica, dando origem a todos os grupos modernos (e.g. pombos, corujas, falcões, albatrozes, gaivotas, flamingos, etc.) até o mais numeroso deles, os

Passeriformes, que irradiou nas famílias atuais principalmente a partir do Mioceno (ERICSON et al. 2006; JARVIS et al. 2014; KSEPKA & PHILLIPS, 2015; CLARAMUNT & CRACRAFT, 2015).

### 2.1.2 Notário em aves

Nas aves, o notário ocorre morfológicamente de forma bem mais variada do que nos pterossauros, podendo apresentar de duas até cinco vértebras torácicas unidas (Fig. 9), em uma posição pouco mais posteriorizada no tronco. O número total de vértebras na coluna pode variar de 39 em alguns Passeriformes até 63 em cisnes (Anseriformes), tornando muito difícil o estabelecimento de homologias entre as diferentes espécies, especialmente dentre as cervicais (STORER, 1982). O número total de vértebras torácicas pode variar em até sete em Columbiformes, oito em Passeriformes e doze em Anseriformes (SAMEJIMA & OTSUKA, 1984). É considerado como notário quando a estrutura não está fusionada com o sinsacro, existindo pelo menos uma vértebra livre entre ambos. Segundo Samejima e Otsuka (1984), foram confirmadas virtualmente centenas de espécies de aves com vértebras torácicas fusionadas em notário, porém podem existir muitas outras que ainda não foram devidamente analisadas. Normalmente ocorrem de uma a três vértebras livres entre o notário e o sinsacro, podendo estas ser utilizadas para melhor identificar quantas e quais torácicas compõem a fusão notarial (RYDZEWSKI, 1935; STORER, 1982; JAMES, 2009). A completa união dos espinhos neurais recebe o nome de *lamina dorsalis notarii* enquanto que a placa formada pela união completa dos processos transversos recebe o nome de *lamina transversalis notarii*. Esta última, quando perfurada é denominada *foraminae laminae transversalis*, com o espaço entre os processos chamados de *foraminae*, os quais podem ser recobertos com uma lamela óssea muito fina e transparente (RYDZEWSKI, 1935).



**Figura 9:** Diversidade de notários em aves: A – *Nothura maculosa* (Tinamiformes), B – *Pauxi mitu* (Galliformes), C – *Podiceps major* (Podicipediformes), D – *Phoenicopterus chilensis* (Phoenicopteriformes), E – *Columba livia* (Columbiformes), F – *Opisthocomus hoazin* (Opisthocomiformes), G – *Aramus guarauna* (Gruiformes), H – *Phalacrocorax brasilianus* (Suliformes), I – *Platalea ajaja* (Pelecaniformes), J – *Milvago chimango* (Falconiformes), K - *Eurypyga helias* (Eurypygiformes), L – *Sturnus vulgaris* (Passeriformes, modificado de James, 2009). Sem escala.

## 2.2 Objetivos do capítulo

Neste capítulo, é apresentada uma breve revisão bibliográfica sobre a ocorrência, evolução e morfologia do notário nas aves a fim de explorar padrões de diferenças e semelhanças nos tipos ecológicos avianos e mapeá-los na árvore filogenética corrente, objetivando entender sua importância. Como são poucos e relativamente antigos os estudos que enfocam este ponto, achamos por bem analisar a presença/ausência e os prováveis ganhos/perdas da estrutura nos táxons frente às novas árvores evolutivas derivadas da filogenia molecular e publicadas recentemente. Após um trabalho de 1984, houve um hiato de estudos específicos sobre o notário até 2009, quando aumentaram significativamente o número de táxons identificados com a estrutura, pois nos primeiros constavam que ela não estava presente nos Passeriformes e no último foi verificado que havia em muitas espécies do grupo. Virtualmente não há publicações na última década que tratem do notário dentro de um contexto geral em Aves. De posse dessas informações, foram examinados diversos espécimes de esqueletos de aves depositados em quatro grandes coleções no Brasil a fim de revisar e encontrar padrões e variações no número de vértebras fusionadas, tipos de sítios envolvidos na fusão, presença de tendões ossificados, entre outros, com a descrição de suas principais semelhanças e diferenças morfológicas, discutindo sua origem e evolução sob o ponto de vista filogenético, temporal e ecológico. Tais descrições e comparações apresentam muitos pontos inéditos na literatura.

O principal objetivo deste capítulo foi descrever e comparar a morfologia do notário em diferentes grupos de Neornithes e plotar a presença da estrutura em uma superárvore filogenética atualizada, com finalidade de encontrar padrões que possam dar pistas sobre seu surgimento e diversificação dentro do grupo.

## 2.3 Materiais e métodos

Foram analisadas bibliografia, fotografias e espécimes atuais e fósseis de aves com e sem notário das coleções do American Museum of Natural History (New York, USA, AMNH), Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (Porto Alegre, BRA, MCT/PUCRS), Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (Porto Alegre, BRA, MCN-FZB), Museu de História Natural de Taubaté (Taubaté, BRA, MHNT) e Museu Paraense Emílio Goeldi, (Belém, BRA, MPEG). Cerca de 270 espécimes representando aproximadamente 80% das ordens de aves foram examinados ao olho nu e com auxílio de lupa estereoscópica a fim de identificar número de vértebras fusionadas, grau e sítios de fusão, suturas, variações ontogenéticas e presença/ausência de estruturas com valor taxonômico e que confirmem a presença/ausência do notário nos grupos avianos seguindo a metodologia de Storer (1982). Utilizamos as árvores evolutivas com base em estudos moleculares publicadas por Hackett et al. (2008), Jarvis et al. (2014), Prum et al. (2015) e especialmente Claramunt e Cracraft (2015) como referência para nova sistemática de Aves e seu tempo de diversificação datado por relógios moleculares, afim de mapear a presença do notário e atualizar seu status. O esquema utilizado por Storer (1982) para identificar a fusão notarial em aves é o mais indicado:  $N - X - S$ , onde se considera  $N$  = número de vértebras torácicas fusionadas formando o notário;  $X$  = número de vértebras livres e  $S$  = sinsacro (Tabela 4). Foram medidos e computados em tabela o comprimento total longitudinal do úmero, ulna, carpometacarpo, fêmur, tibiotarso e tarsometatarso de 82 esqueletos completos de aves. Para testes estatísticos foram utilizadas ferramentas dos programas Excel e principalmente PAST versão 2.17 (Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis: HAMMER et al. 2001) a fim de efetuar análises de PCA (análise de componentes principais: PEARSON, 1901) com finalidade de visualizar os dados em um quadro multidimensional da variância. Os dados utilizados para testar a variância do notário foram: (i) número máximo de vértebras fusionadas (2–5); (ii) fusão dos centros vertebrais (0–1); (iii) fusão dos espinhos neurais (0–1); (iv) fusão dos processos transversos (0–1); (v) fusão da quilha ventral (0–1) e (vi) tamanho das aberturas intervertebrais (0–3).

## 2.4 Resultados e discussão

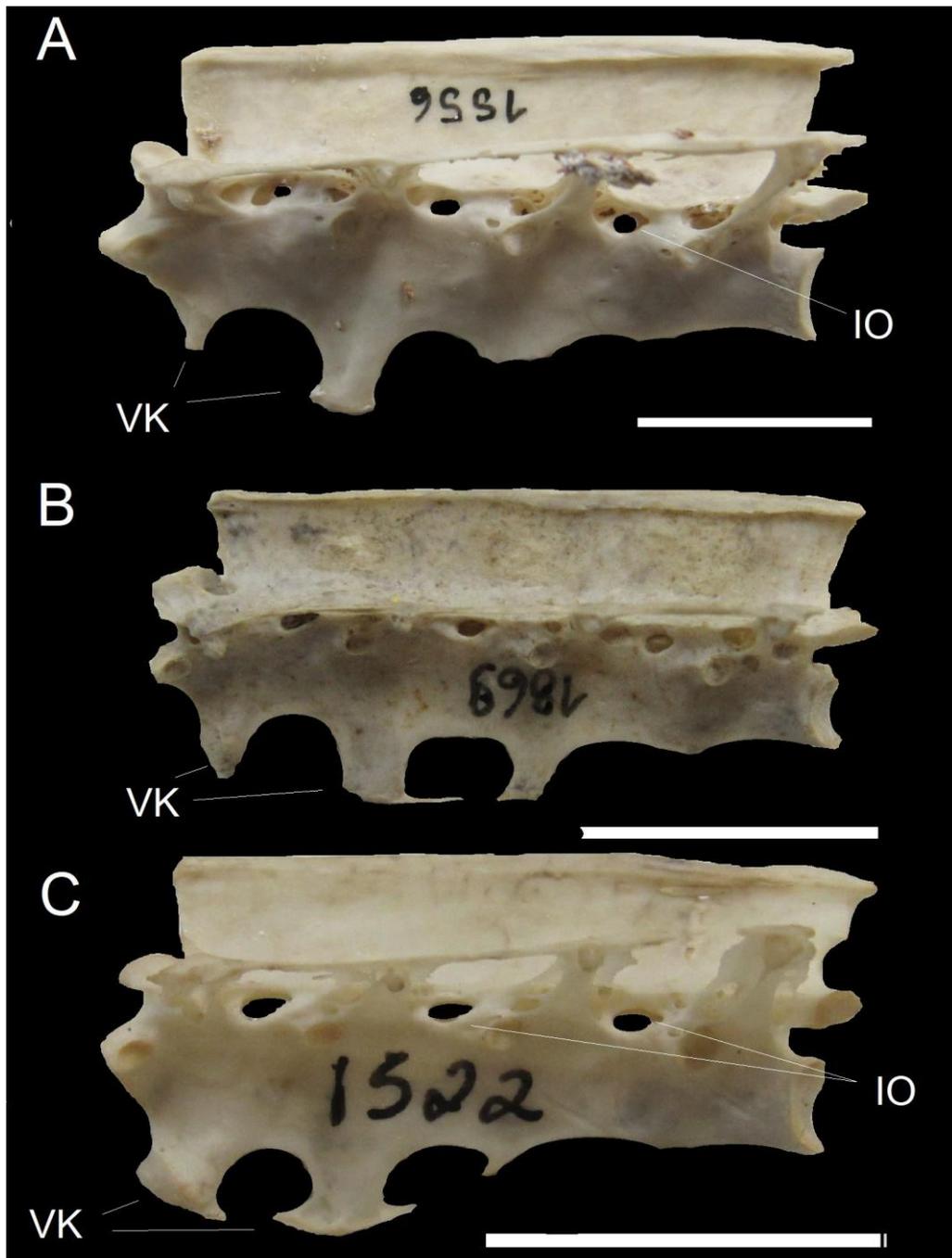
A presença do notário em Aves é inquestionavelmente uma condição derivada dos Neornithes (MAYR, 2004), pois em grupos de dinossauros maniraptores basais, em *Archaeopteryx* e em formas mesozóicas extintas (e.g. Hesperornithiformes, Jeholornithiformes, etc.), não há registro da estrutura até o momento (DYKE & KAISER, 2011). Em embriões de Enantiornithiformes do Cretáceo Superior da Mongólia, Elzanowski (1981) e Varricchio e Jackson (2016) mencionam a existência de fusão de algumas das vértebras torácicas, a qual poderia se tratar de um precursor do notário, porém tal colocação não é totalmente aceita, pois a pouca preservação do espécime não condiciona a uma melhor análise, além do que, a fusão notarial verdadeira é adquirida em fase ontogenética bem posterior à embrionária. O provável registro mais antigo da estrutura até o momento é a presença de duas vértebras unidas para um espécime (WAL456.2007) de *Gradiornis welbeckensis*, táxon fracamente relacionado aos Gruiformes descrito para depósitos do Paleoceno de Sachsen-Anhalt, Alemanha (MAYR, 2007). Os notários completos mais antigos são registrados para Galliformes do Eoceno Inferior da América do Norte (MAYR, 2005).

A seguir, descrevemos e comparamos a morfologia do notário nos diversos grupos de aves modernas nas quais há registro da estrutura e discutimos sobre as suas características distintivas, sua funcionalidade e sua evolução no contexto geral, com base nas recentes filogenias propostas por Jarvis et al. (2014), Claramunt e Cracraft (2015) e Prum et al. (2015).

## 2.4.1 Morfologia do notário em aves

### Paleognathae

O notário é ausente em quase todas as paleognatas, como nos Struthioniformes (avestruzes), Rheiformes (emas), Casuariformes (casuares e emus), Apterygiformes (kiwis), Dinornithiformes (moas extintas) e Aepyornithiformes (ave elefante de Madagascar extinta), que perderam a habilidade de voar. A estrutura está presente unicamente nos Tinamiformes (e.g. inhambus, macucos, perdizes, etc.), endêmicos do Neotrópico, que representa o grupo mais basal na filogenia molecular aviana (JARVIS et al. 2014) a apresentar a fusão das vértebras torácicas. Neste grupo, o notário é geralmente composto de quatro até excepcionais seis vértebras fundidas, seguidas por uma vértebra livre antes do sinsacro (STORER, 1982). Neste caso estão fusionadas por todos os sítios e apresentando a placa espinhal ou "*lamina dorsalis notarii*" muito ossificada em uma estrutura única, não podendo ser distinguidos os espinhos neurais entre si (Fig.10A). Os tendões ossificados formam um feixe compacto com pequenas quilhas que partem do topo da placa espinhal, mas sem cruzar as suas laterais. Os corpos vertebrais são soldados, sem marca alguma de sutura nos adultos, e as zigapófises se tornam indistintas; os espaços intervertebrais são arredondados e com pequeno diâmetro, quase totalmente fechados em *Nothura* (Fig. 10A) e um pouco maiores em *Rhynchotus*. As extremidades dos processos transversos são unidas por feixes de tendões ossificados, mas não ocorrem laminas ósseas finas entre estes. Quilhas ventrais (ou processos ventrais) estão presentes nas três primeiras torácicas, podendo estar ligadas pela extremidade por um tendão ossificado muito fino, que geralmente se perde na preparação do esqueleto. A quilha ventral da segunda vértebra é a maior nas três espécies analisadas neste estudo (Fig. 10), e sua curvatura parece ter algum valor taxonômico. Enquanto que a quilha da primeira e da terceira vértebra são muito reduzidas em *Rhynchotus rufescens* MCP 1556 (Fig. 10A), somente a terceira reduz em *Crypturellus tataupa* (espécime MCP 1522: Fig. 10C).

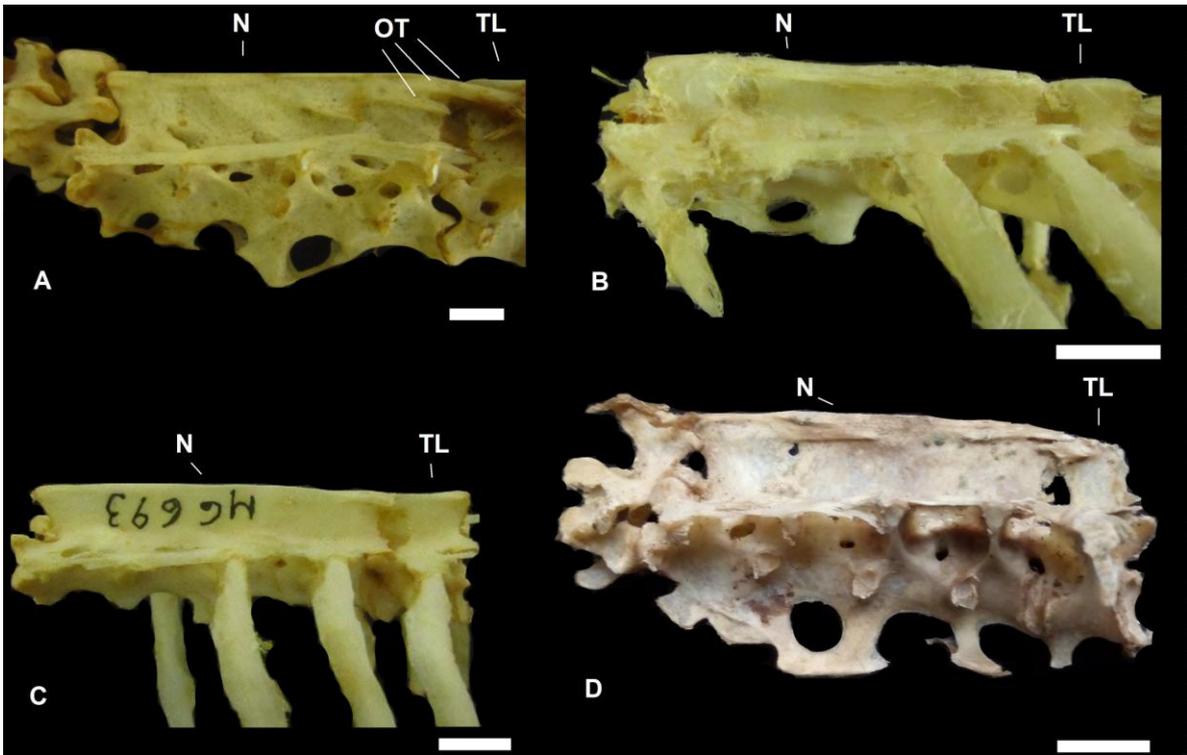


**Figura 10:** Exemplos de notários de Tinamiformes: em A, *Rhynchotus rufescens* MCP 1556, em B, *Nothura maculosa* MCP 1869 e em C, *Crypturellus tataupa* MCP 1522. VK = quilha ventral. IO = espaço intervertebral. Vista lateral esquerda. Escala = 10mm.

## **Galloanserae**

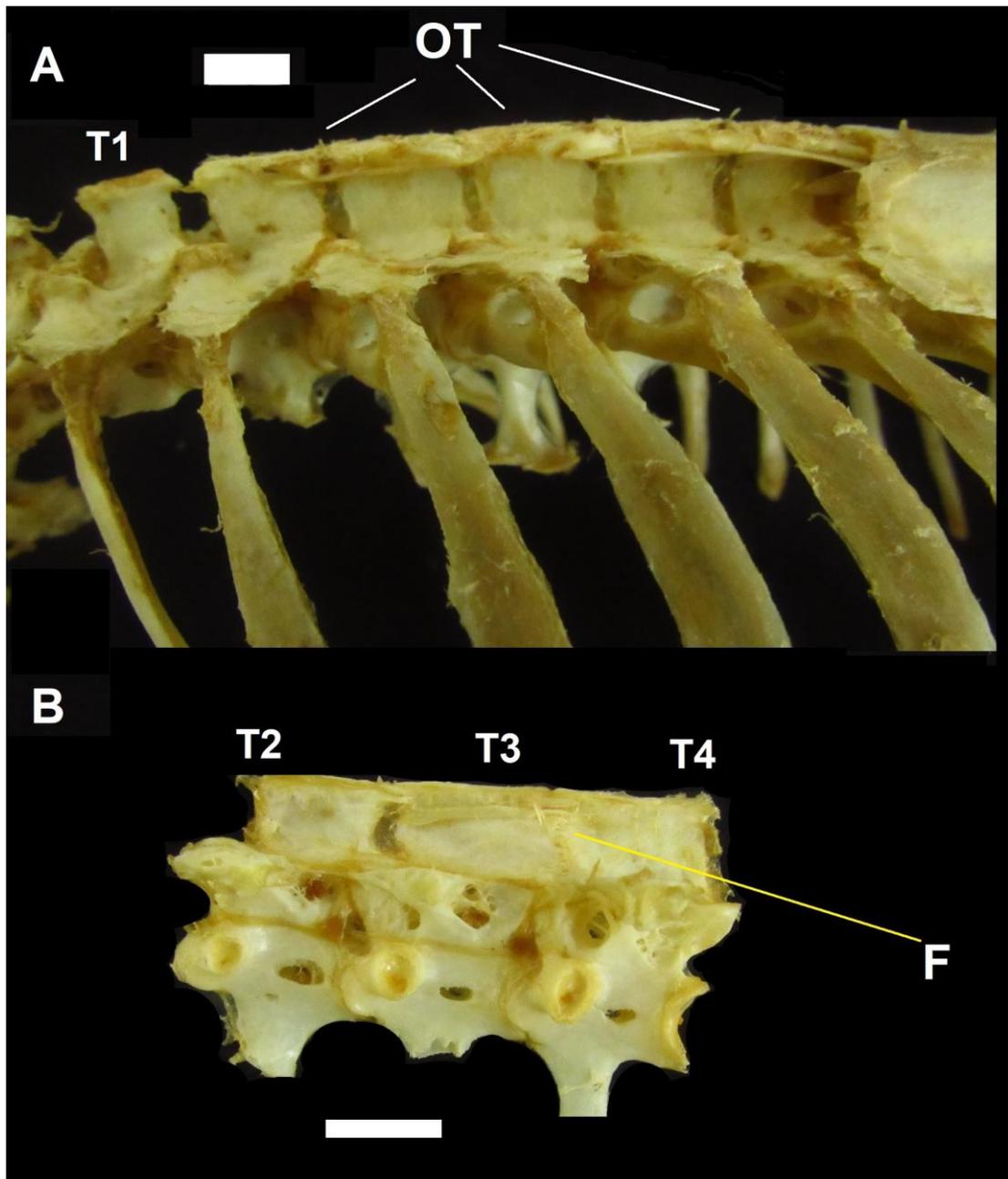
A forma mais comum de notário nos Galloanserae consiste em quatro vértebras fusionadas por todos os sítios, seguidas por uma livre antes do sinsacro (Fig. 11). Algumas espécies apresentam um pequeno número de tendões ossificados nos espinhos neurais das últimas torácicas (RYDZEWSKI, 1935; STORER, 1982).

No estágio adulto, ocorre a formação da placa espinhal e não há distinção entre os espinhos neurais; e apesar de não ocorrer a fusão do centro com a próxima torácica livre (penúltima), a porção caudal dos tendões ossificados que se uniram sobre os espinhos no notário, se estende por sobre o ápice desta, conectando-a conjuntamente (Fig. 11) e restringindo seus movimentos. Os centros vertebrais são soldados, não deixando a marca da sutura visível, as zigapófises desaparecem e os espaços intervertebrais restantes são relativamente pequenos. Ocorre a fusão dos processos transversos pelas extremidades distais, e em algumas espécies uma lamina óssea fina e transparente recobre os espaços restantes entre eles. Os processos ventrais ou quilhas ocorrem em todas as vértebras do notário e de forma mais robusta na terceira, podendo haver ossificação na sua extremidade e fusão em maior ou menor grau com as adjacentes, dependendo da espécie. Em *Gallus gallus* (Fig. 11D) e em muitos Phasianidae, a fusão forma uma estrutura óssea mais larga que une a primeira com a segunda torácica e mais delgada que une a segunda com a terceira, sendo denominada de “placa ventral” (RYDZEWSKI, 1935).



**Figura 11:** Exemplos de notários de Galliformes: em A, *Pauxi mitu* MG 1936, em B, *Pipile cujubi* MG 3208, em C, *Ortalis motmot* MG 693 e em D, *Gallus gallus* (coleção particular de ASSA). Legenda: N = notário, TL = torácica livre, OT = tendões ossificados. Vista lateral esquerda. Escala = 10mm.

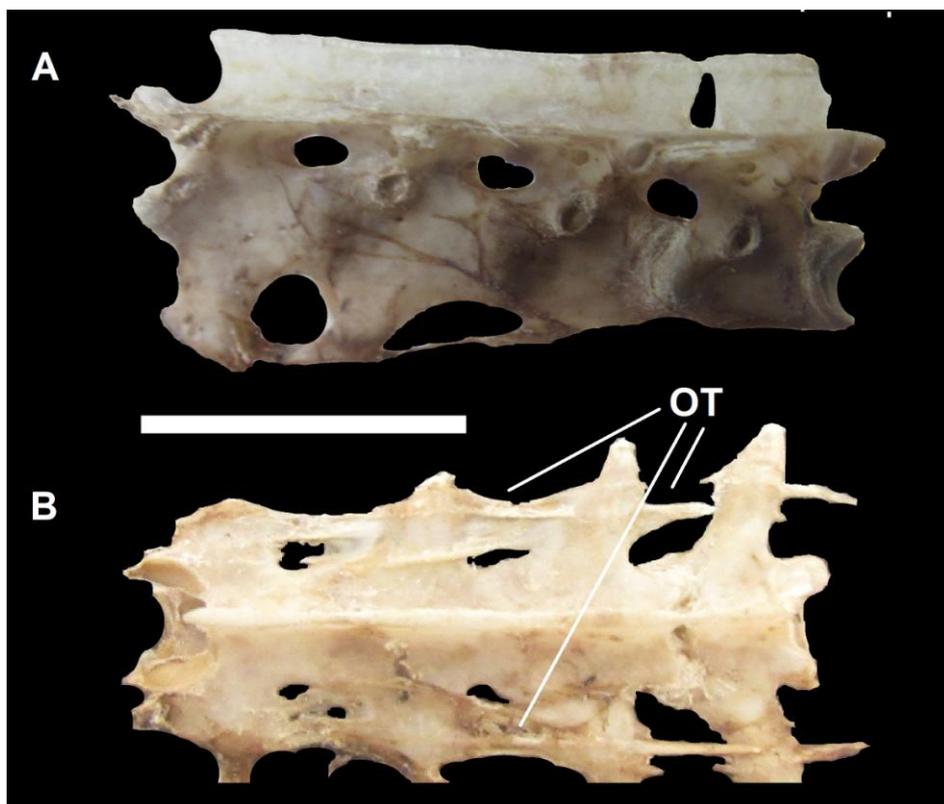
Já no seu grupo irmão, os Anseriformes (e.g. patos, gansos, cisnes, etc.), o número total de vértebras torácicas pode variar entre sete e doze, dependendo da espécie (SAMEJIMA & OTSUKA, 1984). Quase todos os gêneros extintos e atuais não formam notário, mais alguns como *Anas* e *Branta*, possuem muitos tendões ossificados que une horizontalmente os ápices dos espinhos neurais das vértebras torácicas (WORTHY & OLSON, 2002), o que pode indicar que houve um tipo de evolução convergente que enrijece a região torácica da coluna (JAMES, 2009). Na presente análise, foi identificada a presença mais consistente de tendões ossificados que se unem e se compactam por sobre os espinhos neurais em indivíduos das espécies *Tachyeres brachypteros* (“pato das Falklands”) e *Chloephaga picta* (“ganso de Magalhães”), que segundo análises de DNA mitocondrial são relacionadas proximamente na filogenia, dentro da Tribo Tadornini (DONNE-GOUSSÉ et al. 2002). Ambos são habitantes típicos do sul da América do Sul, com hábitos terrestrializados, voando muito pouco e se alimentando basicamente de gramíneas (DEL HOYO et al. 1992). Em *T. brachypteros* (Fig. 12A), os tendões ossificados se estendem na forma de feixes a partir da segunda vértebra torácica até fundirem-se rigidamente com o sinsacro, formando uma faixa compacta que mantém as vértebras unidas e com pouca mobilidade. Números menores destes ligamentos mineralizados cruzam por sobre os processos transversos, especialmente entre a terceira e a quarta vértebra torácica. Em *C. picta* (Fig. 12B), os tendões são mais discretos no ápice dos espinhos neurais, mas ossificam entre estes em algumas vértebras, geralmente a partir da terceira torácica, iniciando uma fusão semelhante ao que ocorre no notário, porém somente nos espinhos e não no centro vertebral. Provavelmente, algum tipo de stress nesta região da coluna induz a perda da mobilidade das vértebras torácicas entre esses anatídeos terrestrializados. O único notário citado para os Anseriformes, em *Anseranas semipalmata*, um tipo de ganso australiano (DYKE & KAISER, 2011) pode não se tratar de um notário verdadeiro e sim um agrupamento e compactação dos tendões entre os processos, como ocorre em *C. picta* (Fig. 12B), que proporciona uma fusão entre os espinhos neurais.



**Figura 12:** Tendões ossificados nas vértebras torácicas de anatídeos da tribo Tadornini (Anseriformes): em A, *Tachyeres brachypteros* MG 3266 e em B, *Chloephaga picta* MG 3282. Formam uma estrutura rígida que une os espinhos neurais reduzindo o movimento das vértebras que permanecem não fusionadas. Legenda: T1, T2 = torácicas, OT = tendões ossificados e F = fusão. Vista lateral esquerda. Escala = 10mm.

## Columbea

Em Columbiformes (pombos, juritis, rolinhas e afins), o padrão mais comum é o que apresenta três a quatro vértebras torácicas fusionadas seguidas por uma livre antes do sinsacro, como visto em *Columba* e *Zenaida* (Fig. 13) Porém, segundo Storer (1982), em alguns indivíduos pertencentes aos gêneros *Staroemas* e *Leucosarcia*, ocorre uma fusão que atinge todas as torácicas, formando uma contínua estrutura rígida. Da mesma forma que Tinamiformes e Galliformes, a placa espinhal é contínua, sem sutura entre os espinhos neurais. Já os tendões são pouco visíveis, sem prolongamentos externos como nos galináceos, mas em alguns indivíduos, há uma conexão com a primeira torácica livre pela extremidade distal do espinho (Fig. 13A). Os centros vertebrais são levemente achatados nas laterais e mostram uma tênue linha de sutura entre si; os espaços intervertebrais são proporcionalmente maiores quando comparados com os Tinamiformes, possivelmente uma morfologia derivada, oriunda de uma maior pneumatização geral do esqueleto, devido a um voo mais efetivo do que nestes últimos. Os processos transversos são recobertos por alguns tendões ossificados dispostos ântero-posteriormente, que chegam até as torácicas livres, e geralmente possuem as laminais ósseas finas entre eles (Fig. 13B). As quilhas ventrais estão presentes nas três primeiras notariais, com a maior situada na primeira (a morfologia pode variar segundo a espécie) e estão conectadas por tendões ossificados ou somente enrijecidos, formando a placa ventral. No extinto *Raphus cucullatus* (“dodô”), apesar de este ter perdido totalmente a capacidade de voo, três vértebras mantiveram-se fusionadas, seguidas por uma livre, indicando sua estreita relação filogenética com os pombos. Trata-se da única ave terrestre que manteve o notário como estrutura relictual (Fig. 14: CLAESSENS et al. 2015; BUFFETAUT, 2016). Pteroclidiformes (“cortiçóis” com 16 espécies) e Mesitornithiformes (“mesites”, com 3 espécies) são grupos que vivem na Ásia e na Oceania, apresentando morfologia externa muito semelhante com os pombos. Possuem respectivamente quatro e três vértebras fusionadas com uma livre antes do sinsacro, feita a exceção para o gênero de mesite *Monias*, que possui somente duas fusionadas e três livres (STORER, 1982).

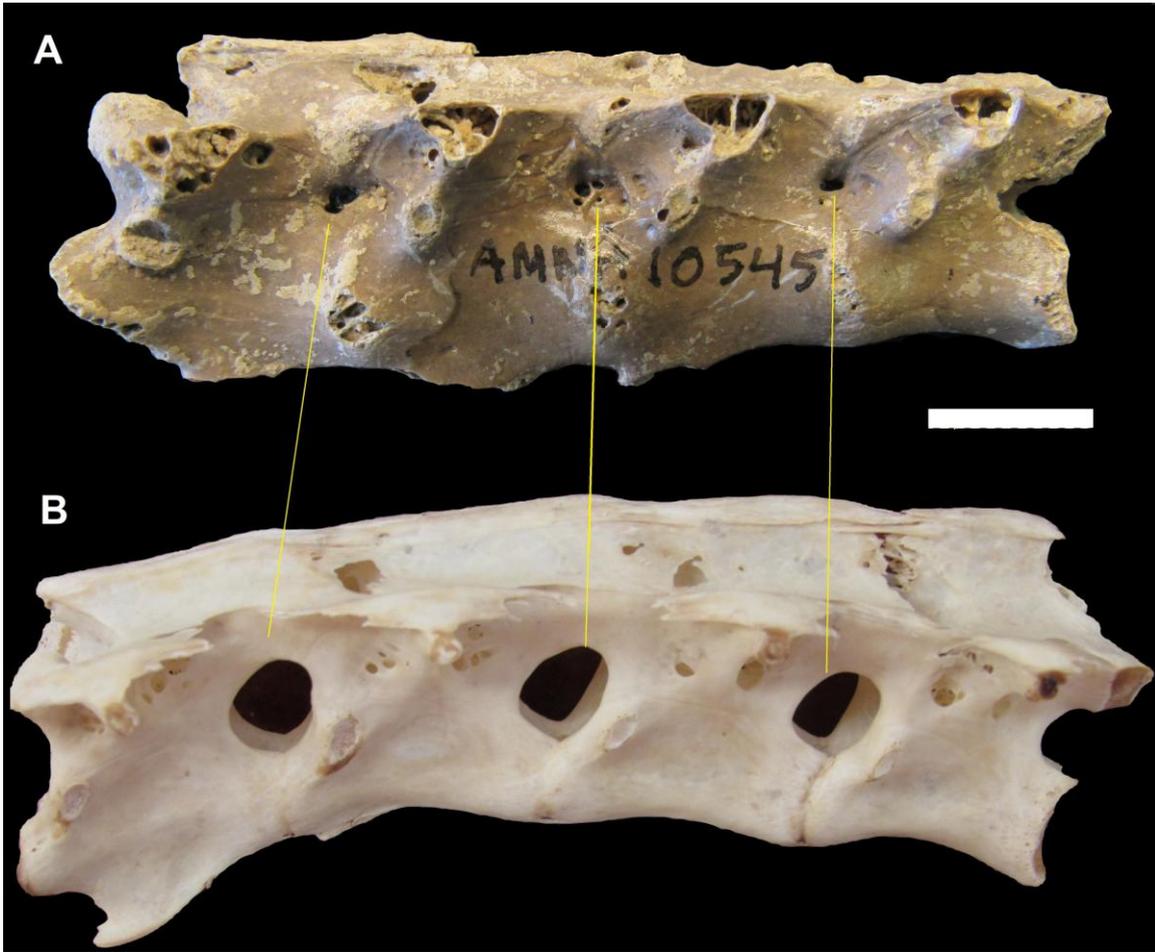


**Figura 13:** Notário de *Columba livia* (Columbiformes – coleção particular de ASSA): em A, vista lateral esquerda e em B, vista dorsal. OT = tendões ossificados. Escala = 10mm.



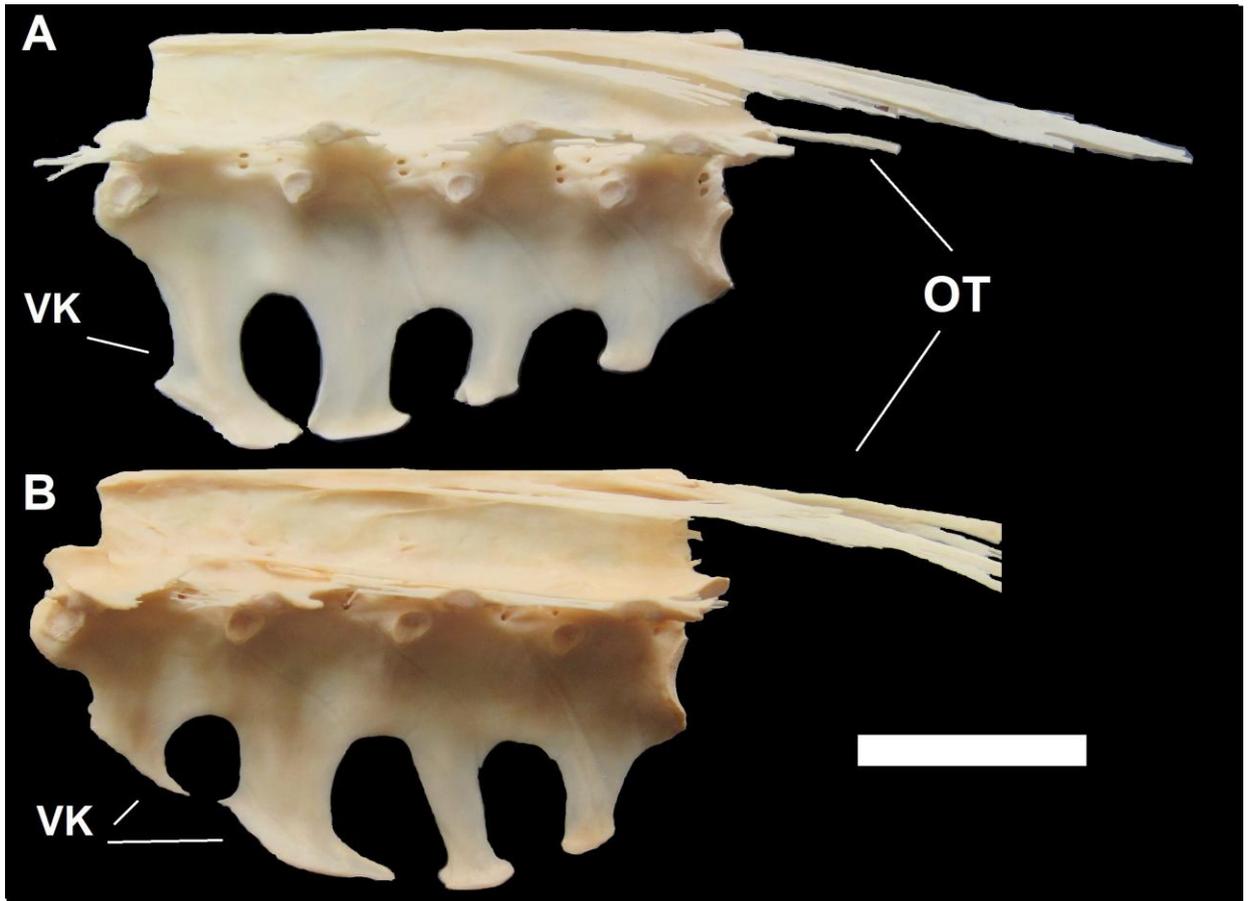
**Figura 14:** Um dos dois únicos esqueletos completos de Dodô (*Raphus cucullatus* - Columbiformes) conhecidos no mundo, “Espécime Port Louis” exposto no Mauritius Institute, Ilhas Maurício. Foto modificada de Claessens et al. (2015).

Em Phoenicopteriformes (flamingos), o padrão de quatro vértebras fusionadas seguidas de uma vértebra livre antes do sinsacro é o único verificado (Fig. 15B). Os espinhos neurais são unidos nas extremidades pelos feixes de tendões ossificados, mas diferentemente de seus parentes próximos, não forma uma placa contínua, apresentando somente uma lamina óssea delgada entre estes, que pode ser perfurada, deixando zonas abertas. Os centros vertebrais apresentam linhas de sutura visíveis entre si, mesmo em adultos, e as aberturas intervertebrais são largas. *Palaelodus ambiguus*, um tipo de flamingo basal fóssil que foi abundante no Mioceno do Hemisfério Norte (Fig. 15A), apresentava o notário mais compacto e com as aberturas intervertebrais bem menores em relação às formas atuais (MAYR, 2015), o que pode indicar um aumento da pneumaticidade na coluna dos flamingos atuais ao longo do tempo. Os processos transversos são curtos e não são unidos nas extremidades e a quilha ventral está presente de forma muito reduzida nas duas primeiras notariais, quase desaparecendo na segunda, sem qualquer conexão entre e si e sem formação de placa ventral.



**Figura 15:** Comparativo entre o notário de Phoenicopteriformes a longo do tempo: Em A, *Palaelodus ambiguus* AMNH 10545, flamingo basal do Mioceno da França e em B, *Phoenicopterus chilensis* MCN 0475, flamingo atual. Detalhe das linhas indicando as aberturas intervertebrais bem maiores na espécie vivente. Escala = 10mm.

Nos Podicipediformes (mergulhões) o arranjo mais comum é de quatro vértebras fusionadas e uma livre antes do sinsacro. A placa neural é inteira e contínua, sem distinção entre os espinhos neurais quando adulto. Os feixes de tendões ossificados se condensam sobre os ápices do notário e se espalham para as laterais na metade final deste, com as extremidades em forma de “pincel” se estendendo por sobre as torácicas livres, mas sem conectar com o sinsacro (Fig. 16). Os centros vertebrais são achatados latero-lateralmente e bem fusionados, sem sinal de sutura e com as zigapófises desaparecendo. Não ocorrem aberturas intervertebrais, mas somente um ou dois forames dispostos verticalmente. Nos processos transversos, alguns poucos feixes de tendões ossificados atravessam longitudinalmente, mas não chegam a formar conexão entre estes; em alguns indivíduos, tendões partem das laterais dos espinhos neurais e fundem-se com a superfície dorsal dos processos transversos. As quilhas ventrais estão presentes em todas as vértebras do notário, mas são maiores nas duas primeiras, nas quais pode haver conexão através de um tendão ossificado afilado. A morfologia das quilhas ventrais pode variar de acordo com a espécie, como visto em *Podiceps major* (Fig. 16A) e *Podiceps cristatus* (Fig. 16B), apresentando diferentes curvaturas, tamanhos e tipos de extremidades, consistindo em caracteres úteis para taxonomia morfológica. Em *Aechmophorus occidentalis*, ocorrem diferenças em relação ao sexo do indivíduo, com machos apresentando mais freqüentemente cinco vértebras fusionadas e uma livre, enquanto que fêmeas apresentam quatro fusionadas e duas livres (STORER, 1982).



**Figura 16:** Notários de Podicipediformes: *Podiceps major* MHNT 1339 (A) e *Podiceps cristatus* MHNT 1469 (B). OT = tendões ossificados, VK = quilha ventral. Vistas laterais esquerdas. Escala = 10mm.

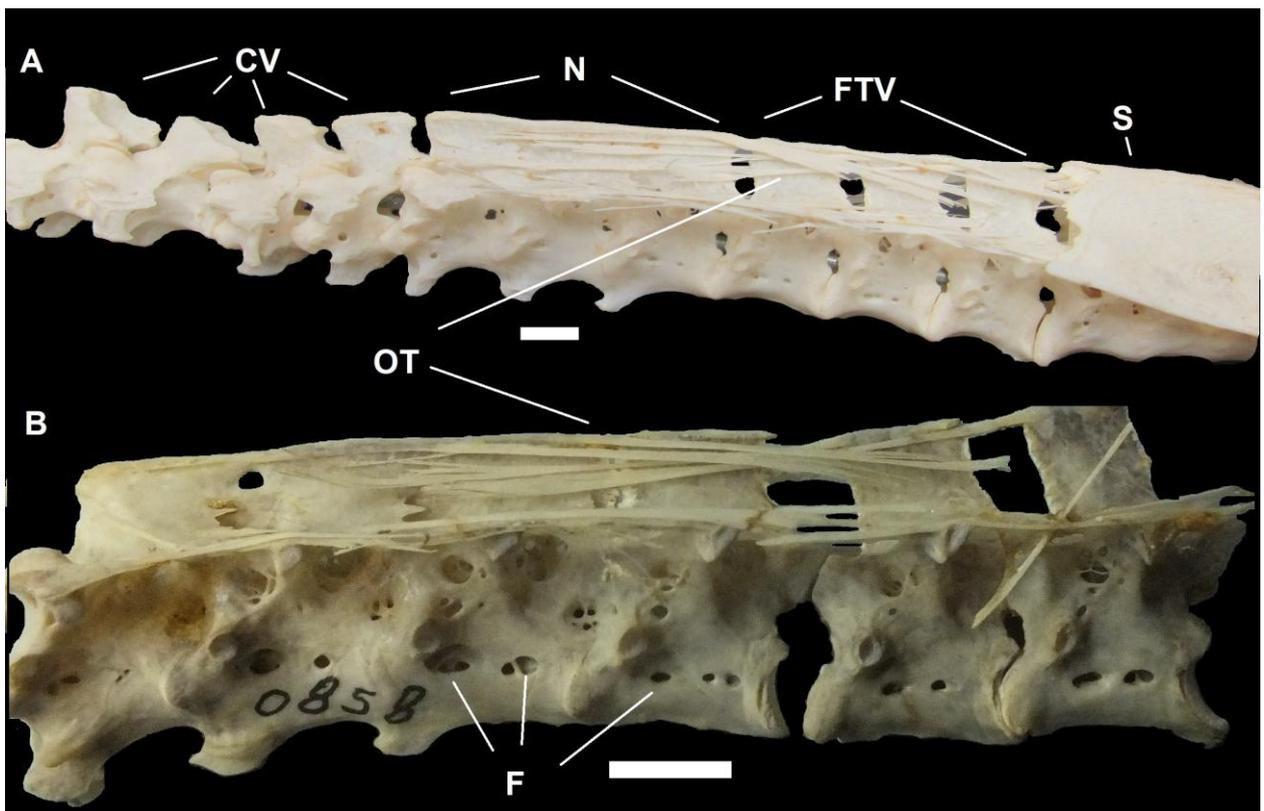
## **Passerea**

Otidæ - Clado formado por Musophagiformes (turacos), Otidiformes (abetardas), Cuculiformes (cucos e papa-léguas), Caprimulgiformes (bacuraus), Nyctibiiformes (urutaus), Apodiformes (beija-flores) e Steatornithiformes (guácharos) (JARVIS et al. 2014). Somente nestes últimos o notário é verificado em uma única espécie que habita fendas rochosas na região amazônica, *Steatornis caripensis*, que apresenta três vértebras fusionadas e uma livre antes do sinsacro (STORER, 1982). Storer (1982) sugere a que a evolução do notário se deu nesta espécie devido às constantes aterrissagens abruptas em substrato duro, que demandariam uma forte pressão na região torácica, necessitando um enrijecimento. Nos Apodiformes, dois gêneros são registrados até o momento com vértebras torácicas fusionadas: *Trochilus* e *Hylocharis*, os quais apresentam fusão entre as duas últimas torácicas diretamente com a cintura pélvica, não sendo classificadas como um notário verdadeiro (RYDZEWSKI, 1935).

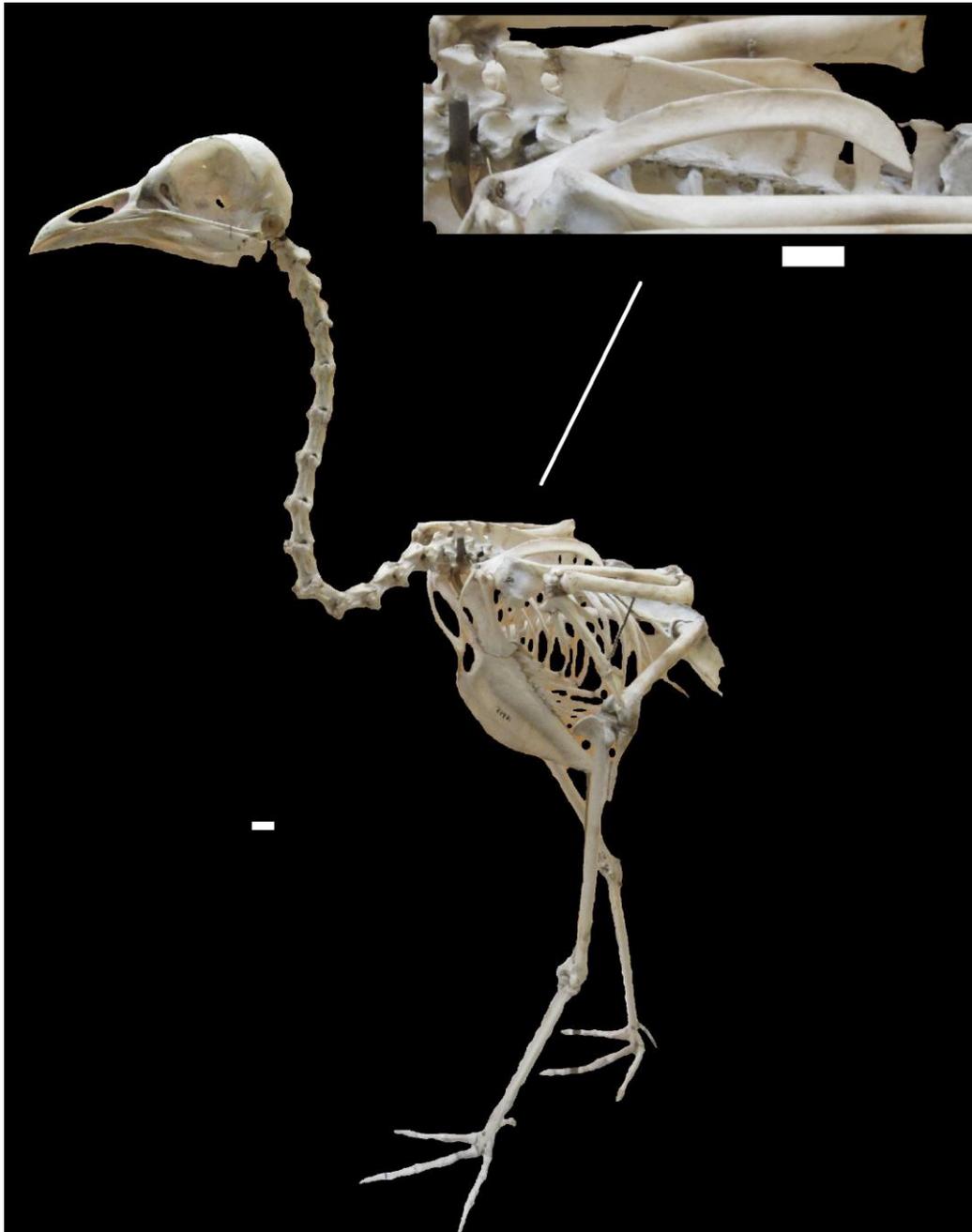
Gruæ – Composto por Opisthocomiformes, Gruiformes e Charadriiformes, dos quais os últimos não possuem notário. Opisthocomiformes são representados atualmente de forma única pela espécie neotropical *Opisthocomus hoazin*, a “cigana-da-Amazônia”. Quando adultos, estas aves apresentam quatro vértebras torácicas fusionadas em notário e uma livre antes do sinsacro (STORER, 1982). São unidas pelos espinhos neurais, pelos centros vertebrais, e pelas extremidades dos processos transversos através de uma lâmina ossificada disposta horizontalmente sobre estes. Não apresenta quilhas e placas ventrais. Alguns detalhes sobre a ontogenia do notário em *O. hoazin* serão discutidos no capítulo 3.

Dentre os Gruiformes, o padrão de fusão pode ser variável, de três vértebras unidas e duas livres (ou vice-versa) em *Grus*, quatro unidas e duas livres em *Psophia* até quatro unidas e duas livres em *Aramus* (STORER, 1982). O mais notável em gruídeos e aramídeos é a presença de uma maior quantia de longos e largos tendões ossificados que unem os espinhos neurais e cruzam pelas suas laterais, desde a última cervical até fixarem-se no sinsacro, como “cabos de sustentação” (HIRAGA et al. 2014, ver também Fig. 17A). Entre os processos espinhosos, a ossificação não é completa e se pode notar a divisão entre estes, com ausência de uma placa espinhal. Os corpos vertebrais são unidos firmemente, deixando uma tênue marca de sutura visível; são bem pneumatizados, apresentando

dois ou três forâmens dispostos horizontalmente nas suas laterais (Fig. 17B), porém as aberturas intervertebrais são reduzidas ou ausentes. Os processos transversos são reduzidos e não formam uma lamina entre si, mas são ligados por feixes de tendões ossificados que partem da primeira notarial, tanto de seu processo quanto de sua lateral do espinho neural. As quilhas ventrais estão presentes nas primeiras três vértebras que formam o notário, mas são reduzidas, baixas e alargadas horizontalmente quando comparadas com outros grupos, não apresentando ligação entre si e não formando placa ventral. Nos Psophiidae (jacamins), o arranjo do notário é diferente, com espinhos neurais unidos em uma placa espinhal e ausência dos feixes de tendões ossificados (Fig. 18).

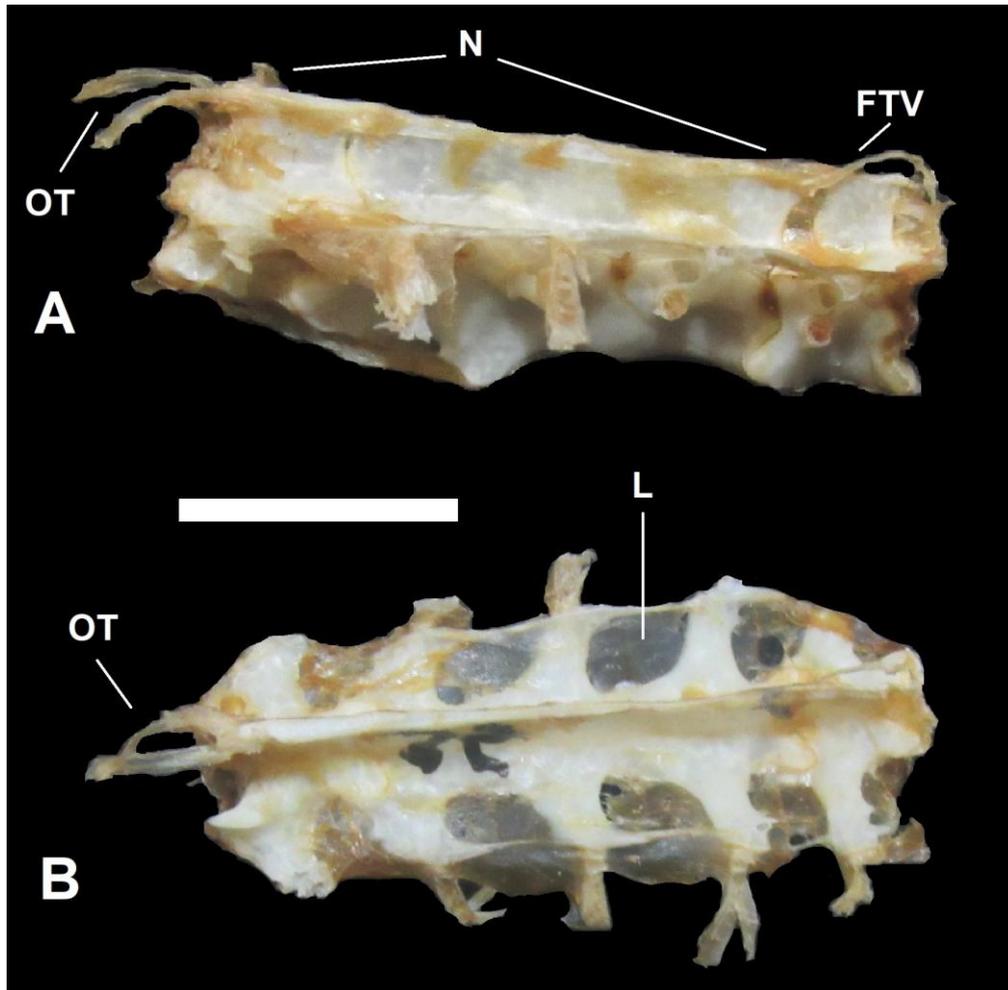


**Figura 17:** Notários de *Aramus guarauna* (Gruiformes) MHNT 1785, indivíduo imaturo com três vértebras formando o notário (A) e MCP 0858, indivíduo adulto com quatro vértebras formando o notário (B). CV = vértebras cervicais, N = notário, FTV = vértebras torácicas livres, S = sinsacro, OT = tendões ossificados e F = forâmens pneumáticos. Vistas laterais esquerdas. Escala = 10mm



**Figura 18:** Esqueleto de *Psophia crepitans* (jacamim), um gruiforme psófiídeo neotropical terrestre e com forma corpórea geral convergente com os Galliformes. Destaque para o notário, que diferentemente dos Gruidae e dos Aramididae, não apresenta tendões ossificados sobre e nas laterais dos espinhos neurais, formando uma placa espinhal, semelhante aos Tinamiformes e Galliformes. Espécime USNM 18995 exposto no Smithsonian Natural History Museum, Washington D.C. Foto obtida com permissão do curador da seção de aves, Christopher Milensky. Vistas laterais esquerda. Escala = 10mm.

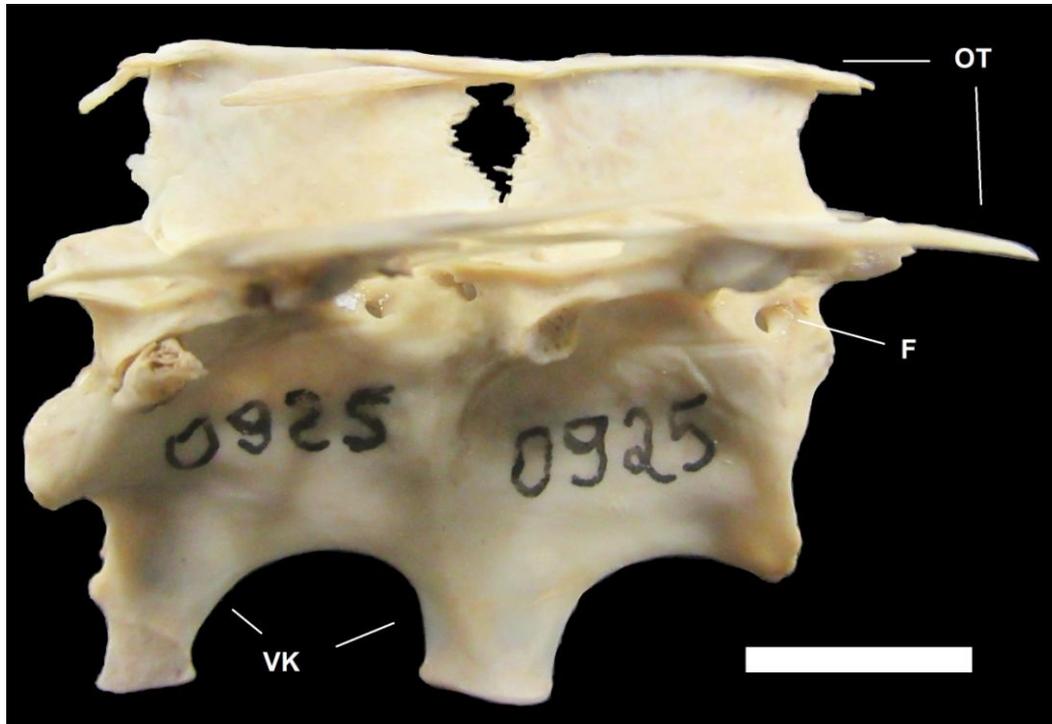
Ardeae – Composto por diversos grupos de aves aquáticas, apresenta o notário somente nos Eurypygiformes, nos Phalacrocoracidae (Suliformes) e nos Threskiornithidae (Pelecaniformes). Em *Eurypyga helias* (Eurypygiformes), o padrão comum no adulto é de quatro vértebras fusionadas e uma livre pré sinsacral (Fig. 19A), apresentando espinhos neurais fusionados que formam a placa espinhal e evidenciam pouco a linha de sutura entre estes. Tendões ossificados aparecem na extremidade anterior do notário, onde se ligam com a última cervical; se estendem de forma compactada sobre o notário sem serem visíveis nas laterais e resultam novamente em feixes na porção caudal, ligando-se com a torácica livre, que também é unida com as demais pelo espinho neural por uma cartilagem interespinal. Os centros vertebrais são firmemente unidos e não apresentam forâmens e nem espaços intervertebrais. Os processos transversos são unidos pela extremidade através de um delgado tendão ossificado e em toda extensão por uma fina lâmina dorsal óssea translúcida (Fig. 19B), que se estende ainda sobre a torácica livre e a porção anterior do sinsacro.



**Figura 19:** Notário de *Eurypyga helias* (Eurypygiformes) MG 35. Em A, vista lateral esquerda e em B, vista superior. N = notário, FTV = vértebra torácica livre, OT = tendão ossificado, L = lamina transversalis notariï. Escala = 10mm.

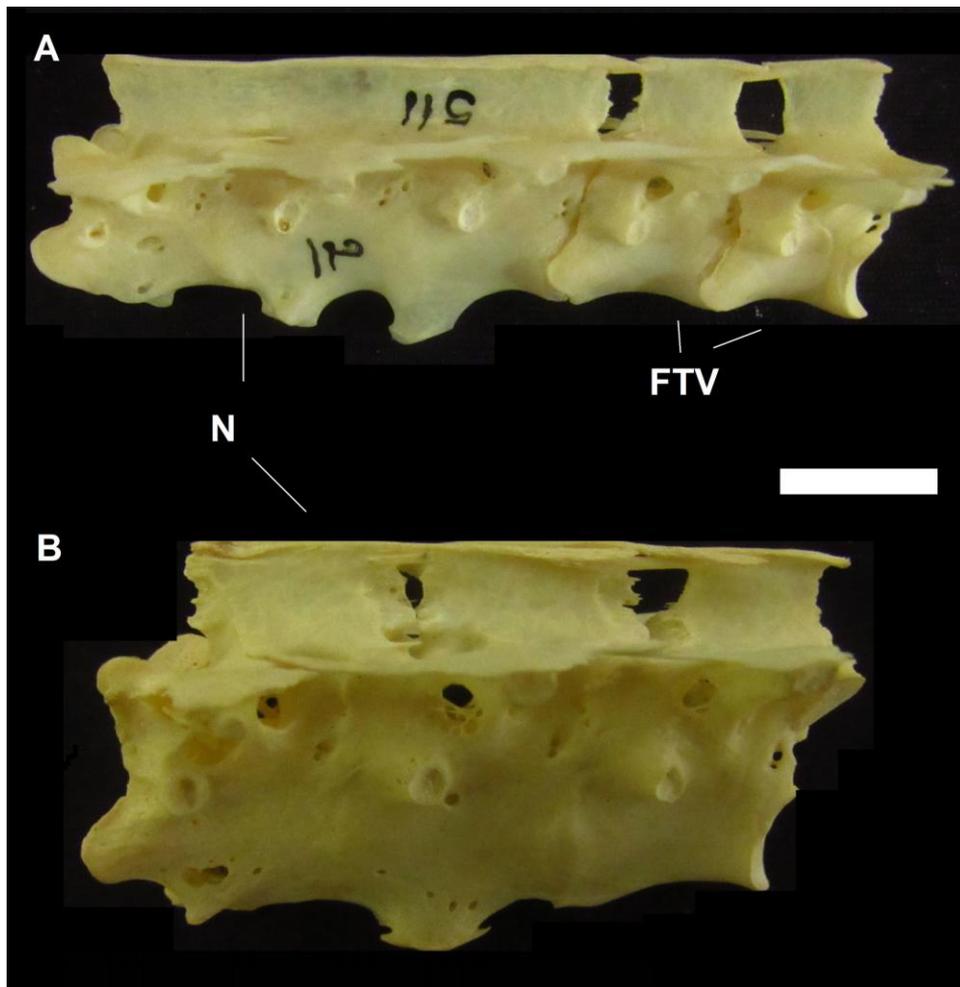
Em *Phalacrocorax brasilianus* (“biguá”), típico de ambientes aquáticos, o notário envolve somente a fusão das duas primeiras vértebras torácicas (Fig. 20). Os espinhos neurais não se apresentam completamente fundidos, com somente a porção apical ligada por tendões ossificados e em alguns indivíduos, um fina lamina cobrindo parcialmente regiões interespinhais. Os dois centros vertebrais são levemente achatados latero-lateralmente e unidos sem deixar linhas de sutura e aberturas intervertebrais em indivíduos adultos, mas apresentam um forame na porção caudal de cada vértebra. Os processos transversos são unificados na extremidade por um tendão ossificado que ocorre horizontalmente; sem apresentar laminas ósseas no seu interior. Ocorrem quilhas ventrais nas duas vértebras

notariais (Fig. 20), mas não se conectam por nenhum tendão, e sua morfologia geral, notadamente a curvatura entre ambas as quilhas pode variar um pouco entre indivíduos e moderadamente entre espécies. Detalhes sobre o desenvolvimento da fusão dos centros vertebrais de *Phalacrocorax* serão discutidos no capítulo 3.



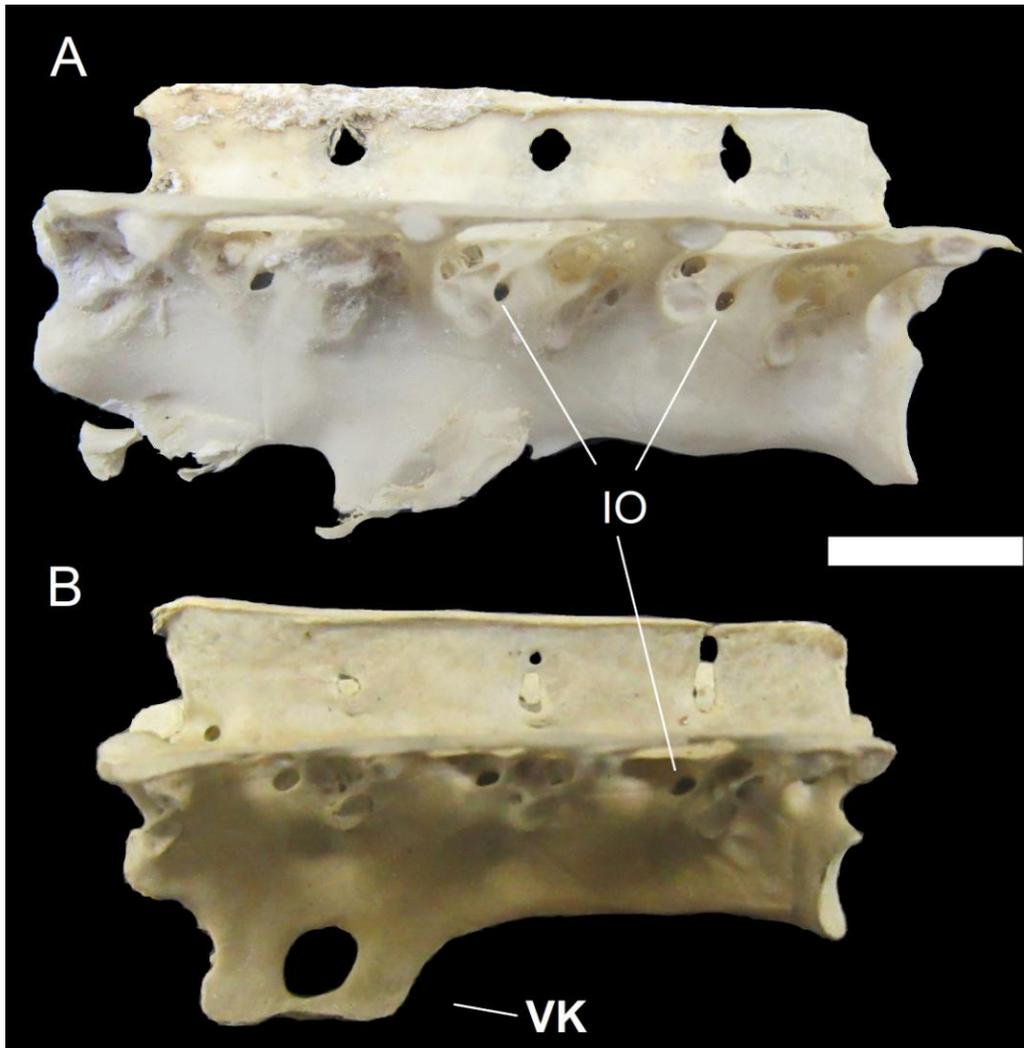
**Figura 20:** Notário de *Phalacrocorax brasilianus* (Suliformes) MCP 0925 com as duas primeiras vértebras torácicas unidas pelo centro. Vista lateral esquerda. OT = tendão ossificado, F = forâmen, VK = quilha ventral. Escala = 10mm.

Dentre os Threskiornithidae, *Plegadis* apresenta quatro vértebras torácicas fundidas e uma livre (STORER, 1982). Os espinhos neurais podem formar uma placa contínua como em *Eudocimus ruber* (guará vermelho: Fig. 21A) ou apresentarem espaços entre si como em *Platalea ajaja* (colheireiro: Fig. 21B), mas com tendões ossificados discretos e unindo os ápices. Os centros vertebrais não apresentam linha de sutura quando nos adultos e são mais pneumatizados, apresentando dois forâmens largos na região medial abaixo do espinho neural em formas de porte maior como *P. ajaja*, enquanto que apresentam três pequenos forâmens dispostos diagonalmente em *E. ruber*. Essas diferenças podem se devido aos colhelheiros utilizarem o voo de forma mais freqüente do que os guarás, que são mais terrestres. Os processos transversos são unidos por tendões ossificados nas extremidades, incluindo algum contato com as torácicas livres. Quilhas ventrais são reduzidas ou ausentes. Ainda em Pelecaniformes, na espécie *Pelecanus erythrorhynchus* ocorre um tipo diferente de fusão, onde as duas últimas vértebras torácicas estão firmemente unidas com o sinsacro e as primeiras estão livres (DYKE & KAISER, 2011). Esta peculiar condição não é classificada como notário e recebe o nome de “Os *Lumbosacrale*” (SAMEJIMA & OTSUKA, 1984) e pode ser uma autapomorfia selecionada devido ao stress local ocasionado provavelmente pelo seu grande tamanho e constante postura semi-ereta.



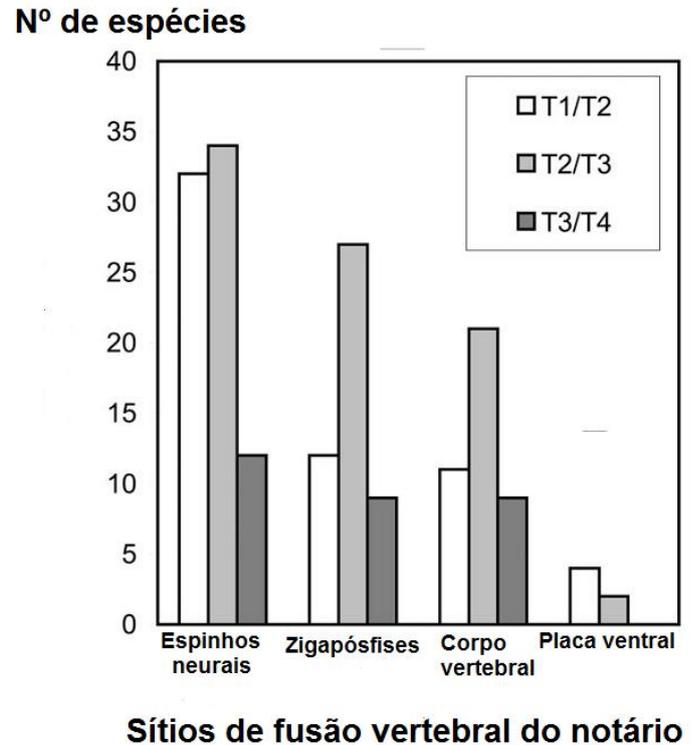
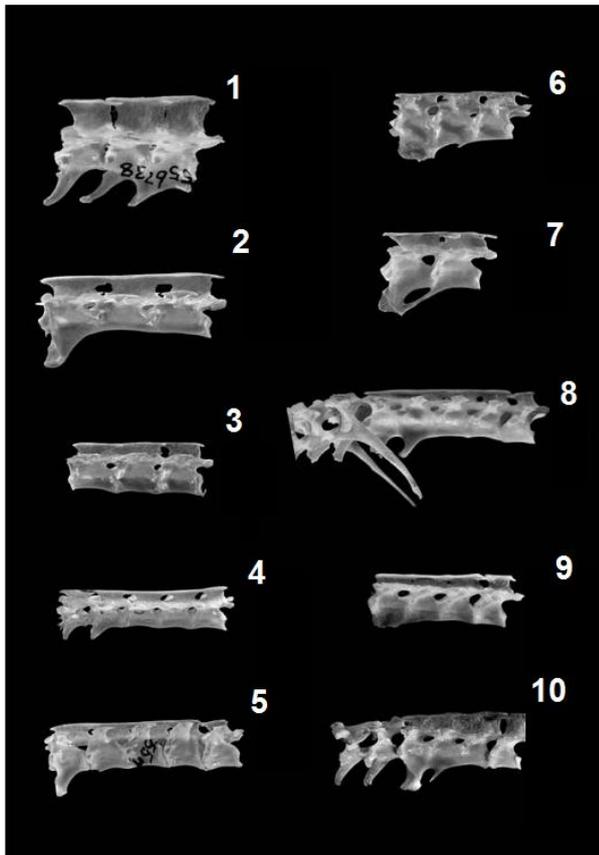
**Figura 21:** Notários de Threskiornithidae (Pelecaniformes): em A, *Eudocimus ruber* MG 511 e em B, *Platalea ajaja* MG 1269 com as três primeiras vértebras torácicas fusionadas. Vistas laterais esquerda. N = notário, FTV = vértebras torácicas livres. Escala = 10mm.

Australaves – Composto por Cariamiformes, Falconiformes, Psittaciformes e Passeriformes: apresenta registro de notário para quase todos os falcões, um psitacídeo e boa parte dos pássaros, com ausência para seriemas (SAMEJIMA & OTSUKA, 1984). Dentre os Falconiformes, a forma predominante é a com quatro vértebras fusionadas e uma pré-sinsacral livre (Fig. 22), exceto algumas espécies do gênero *Falco*, que chegam a apresentar cinco fusionadas quando o indivíduo está em idade avançada (STORER, 1982). A morfologia típica não envolve formação total da placa espinhal, sendo perceptíveis espaços entre os espinhos neurais, maiores nos mais jovens e menores nos adultos, ou dependendo da espécie, uma lâmina óssea muito fina é vista entre a região medial dos processos espinhais. Não ocorrem tendões ossificados em suas laterais. Os centros vertebrais são fortemente unidos, sem linha de sutura aparente, com espaços intervertebrais pequenos e alguns poucos foramens ao seu redor. Como na maioria dos notários em aves, os processos transversos são unidos pelas extremidades distais por uma projeção óssea formada a partir da compactação dos tendões ossificados e disposta horizontalmente. Não ocorre formação da lâmina óssea transversal. Quilhas ventrais estão presentes nas duas primeiras torácicas, unindo-se entre si pela extremidade distal (Fig. 22B). Nos Psittaciformes, o único indício de notário na literatura é reportado em duas fêmeas de *Forpus passerinus* (“tuim-santo”) com três vértebras fusionadas pelo corpo vertebral. Até o presente momento não há registro para nenhum dos demais integrantes do grupo, porém é necessária uma verificação mais detalhada em um número amplo de espécies (SAMEJIMA & OTSUKA, 1984). Nos Cariamiformes, que são terrestrializados, não há registros de notário até o momento.



**Figura 22:** Exemplos de notários de Falconiformes: em A, *Caracara plancus* MCP 2844, e em B, *Milvago chimango* MCP 2179 com quatro primeiras vértebras torácicas fusionadas. Vistas laterais esquerda. IO = espaço intervertebral, VK = quilha ventral. Escala = 10mm.

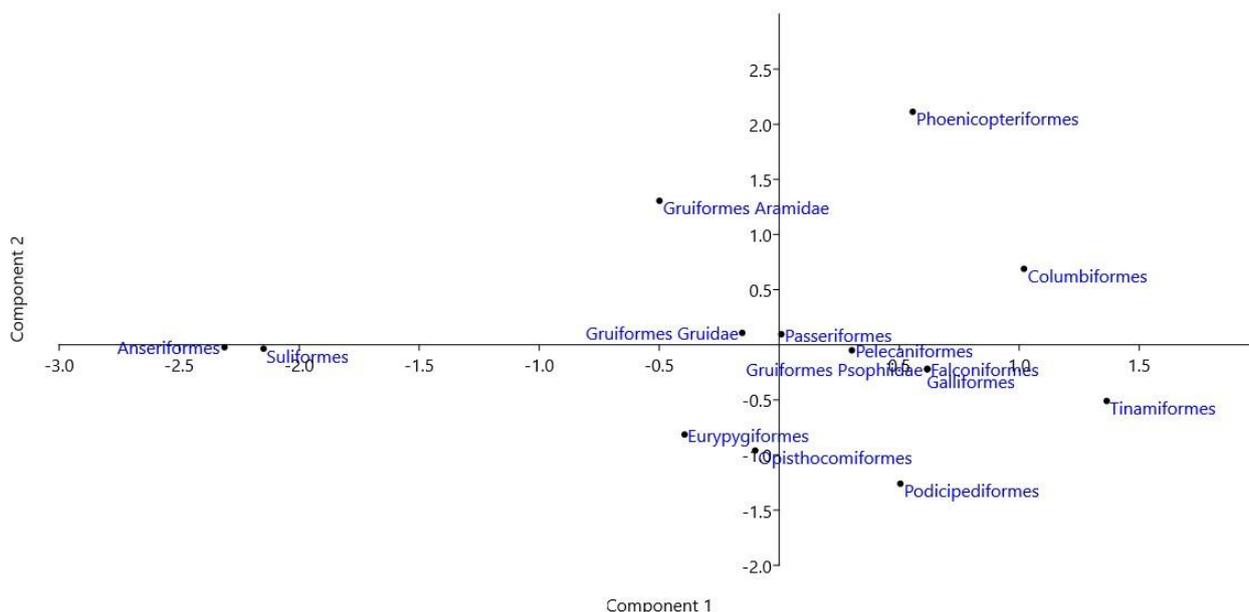
Em Passeriformes ocorre uma gama de tipos de notário, podendo variar o número de vértebras fusionadas e quais sítios estão envolvidos na fusão, e em muitos casos, ocorrendo somente nos espinhos neurais (JAMES, 2009). As vértebras dorsais totalmente fusionadas foram reportadas por James (2009) em espécies das famílias Artamidae (*Artamus fuscus* – 5 vértebras fusionadas.), Vangidae (*Leptopterus chabert* – 5 vért. fus.), Remizidae (*Auriparus flaviceps* – 5, *Remiz pendulinus* – 3 e *Anthoscopus minutus* – 3), Bombycillidae (*Phainopepla nitens* – 3), Sturnidae (*Sturnus vulgaris* – 3: Fig. 6L), Ploceidae (*Ploceus luteolus* – 3), Mimidae (*Toxostoma redivivum* – 3), Alaudidae (*Certhilauda brevirostris* – 3), Laniidae (*Eurocephalus anguitimens* – 3), Rhipiduridae (*Rhipidura leucophrys* – 2) e Fringilidae (*Loxia leucoptera* – 3 e *L. curvirostra* – 2). Algumas espécies com fusão parcial nos corpos vertebrais ou espinhos, aparecem em Cracticidae, Pitilognatidae, Petroicidae, Estrildidae, Turdidae, Muscicapidae, Polioptilidae, Hirundinidae, Cisticolidae e Sylviidae, esta última apenas com os ápices dos espinhos neurais unidos (Fig. 23). Em geral, não ocorre placa espinhal e existem espaços entre os espinhos neurais, com a fusão somente nos ápices através dos tendões ossificados. Os centros vertebrais são unidos parcialmente e a linha de sutura é visível; os espaços intervertebrais são relativamente diminutos, mas em algumas famílias como Fringilidae e Remizidae, são um pouco maiores (Fig. 23). Os processos transversos não são fusionados e em alguns ocorre somente a lâmina transversal. A presença de quilhas ventrais é variável, sendo ausente em Bombycillidae e Remizidae, apenas na primeira torácica em Sturnidae e Artamidae, nas duas primeiras torácicas em Vangidae e Fringilidae, podendo estar unidas ou não. As espécies neotropicais carecem de uma análise mais detalhada sobre a presença e morfologia do notário. Em geral, são poucos os espécimes de Passeriformes em coleções osteológicas, visto que esqueletos de aves pequenas são mais difíceis de serem preparados e também muito frágeis.



**Figura 23:** Notário em Passeriformes em vista lateral esquerda: 1 – *Toxostoma redivivum* (Mimidae), 2 – *Sturnus vulgaris* (Sturnidae), 3 – *Phainopepla nitens* (Bombycillidae), 4 – *Leptopterus chabert* (Vangidae), 5 – *Artamus fuscus* (Artamidae), 6 – *Loxia leucoptera* (Fringilidae), 7 – *Loxia curvirostra* (Fringilidae), 8 – *Auriparus flaviceps* (Remizidae), 9 – *Remiz pendulinus* (Remizidae) e 10 – *Anthoscopus minutus* (Remizidae). Sem escala. Na direita, gráfico de observação de fusão de vértebras torácicas (T1/T2/T3/T4) em Passeri por sítio em números de espécies apresentada em formato de histograma. Preponderam as fusões dos espinhos neurais entre T1–T3, e de zigapóficzes entre T2–T3. As fusões de corpo vertebral entre T2-T3 estão registradas para ~20% das espécies amostradas. As demais instâncias de fusão ocorrem em valores inferiores a 15% da diversidade amostrada Modificado de James (2009).

## 2.4.2 Análise estatística sobre a morfologia do notário

Os dados gerais sobre a morfologia do notário e fórmula notarial em aves foram compilados e podem ser visualizados na Tabela 4 (Anexo 1) e o gráfico resultante da análise de PCA envolvendo tais dados (Fig. 24) é uma síntese do que foi descrito até aqui.



**Figura 24:** Gráfico mostrando a análise de PCA envolvendo os padrões morfológicos das vértebras notariais nas principais ordens de aves. PC1 = 47,5% (número de vértebras fusionadas) e PC2 = 32,9% (tamanho das aberturas intervertebrais).

Quanto à morfologia básica das vértebras notariais, a variação no morfoespaço evidenciou certo distanciamento entre as formas tidas como terrestres basais, como Tinamiformes, Galliformes e Gruiformes e as que adquiriram outros hábitos de vida. A morfologia mais compactada do notário entre esses grupos é semelhante: espinhos neurais convertidos em estruturas únicas (placa espinhal), espaços intervertebrais pequenos ou ausentes, quilhas ventrais grandes e unidas, formando placas ventrais e processos transversos tendendo a união total (Figs. 10, 11, 18 e 19). Notários em Columbiformes, Falconiformes e alguns Passeriformes, são menos compactados, apresentando aberturas entre os espinhos neurais e

espaços intervertebrais relativamente mais largos (Figs. 13, 22 e 23). Phoenicopteriformes, Gruiformes gruídeos e Pelecaniformes tresquiornitídeos, animais de pernas longas que geralmente habitam ambientes alagados, apresentam o notário com tendência a redução, com aumento da pneumaticidade, das aberturas intervertebrais e entre os espinhos, bem como redução das quilhas ventrais (Figs. 15, 17 e 21B). Podicipediformes aquáticos e Pelecaniformes Threskiornitidae menores, como *Eudocimus* (este que vive em florestas) retém a morfologia mais compacta do notário das formas ancestrais (Figs. 16 e 21A). Em *Anseranas*, *Steatornis*, Suliformes Phalacrocoracidae e em alguns Passeriformes, o notário já se apresenta de forma reduzida, o que provavelmente trata-se de um relicto, não funcional e em provável processo de desaparecimento (Figs. 20 e 23).

#### **2.4.3 Funcionalidade do notário em aves**

A principal pergunta que se tem feito a cerca do notário é: “Para que serve esta fusão?” Ou: “Qual a vantagem desta região da coluna vertebral ficar sem movimento em animais voadores?”

Rydzewski (1935) escreve:

*“Até agora ninguém suficientemente compreendeu a formação e o significado funcional do notário (...)”*

*“Acredito que ainda não é possível explicar o significado funcional do notário (...) a hipótese mais aceitável seria admitir que seja uma formação especialmente dependente do tipo de voo”.*

O autor comenta sobre uma possível ligação da existência de notário aliada ao “voo batido” e irregular em aves robustas, como Galliformes que necessitam de muita energia e movimentos bruscos para decolar, porém lembra que falcões têm um voo completamente diferente, mais leve e pouco batido e, ao contrário do que afirmou Eaton (1910), também possuem uma fusão bem marcada. Rydzewski (1935) afirma ter a impressão de que aves que se assentam sobre sua pelve para “catar” alimentos no chão, como *G. gallus*, tem um relativo stress no tórax no momento em que ergue o pescoço para realizar o movimento de deglutição. O reforço nas vértebras torácicas ajudaria a ancorar e dar equilíbrio nesta situação.

Storer (1982) propõe novas hipóteses com finalidade de promover discussões:

*“O valor adaptativo do notário ainda não está claro, as seguintes especulações são oferecidas na esperança de que outros possam tratar do problema em maior profundidade.”*

Storer (1982) compara a existência do notário em diferentes grupos de aves e traz questões quanto a sua evolução e função: por exemplo, quanto à forma dos centros vertebrais, ele afirma que a grande maioria das aves é heterocélica, não fazendo diferença para que ocorra a fusão. Pinguins (sem notário) e cormorões (com notário) são, por outro lado igualmente opistocélicos. O autor menciona que existiam idéias prévias que colocariam a fusão dorsal como uma forma de facilitar a respiração, onde as costelas articulariam com o esterno e com as vértebras formando um tipo de “fole”, porém ele refuta estas idéias mencionando que a grande maioria das aves possui vértebras livres e sua taxa de respiração é a mesma.

Storer (1982) atribui diferentes funções para o notário, dependendo do grupo em que ocorre: a fusão das vértebras acrescenta rigidez na coluna, mas à custa de flexibilidade. Assim, ocorreria uma melhor absorção do impacto quando aves robustas como os galináceos e os tinamídeos aterrisam de forma abrupta, causando um leve choque e, da mesma forma com os pombos que tem asas mais agudas, com uma aterrissagem mais brusca. *Steatornis* vive normalmente em cavernas e, talvez tenha desenvolvido paralelamente a rigidez dorsal pelo choque contra rochas no momento do pouso. Estratégias semelhantes teriam os falconídeos, que segundo o autor, sofrem um choque na coluna quando atacam violentamente as presas com as patas, seja no solo ou em pleno ar.

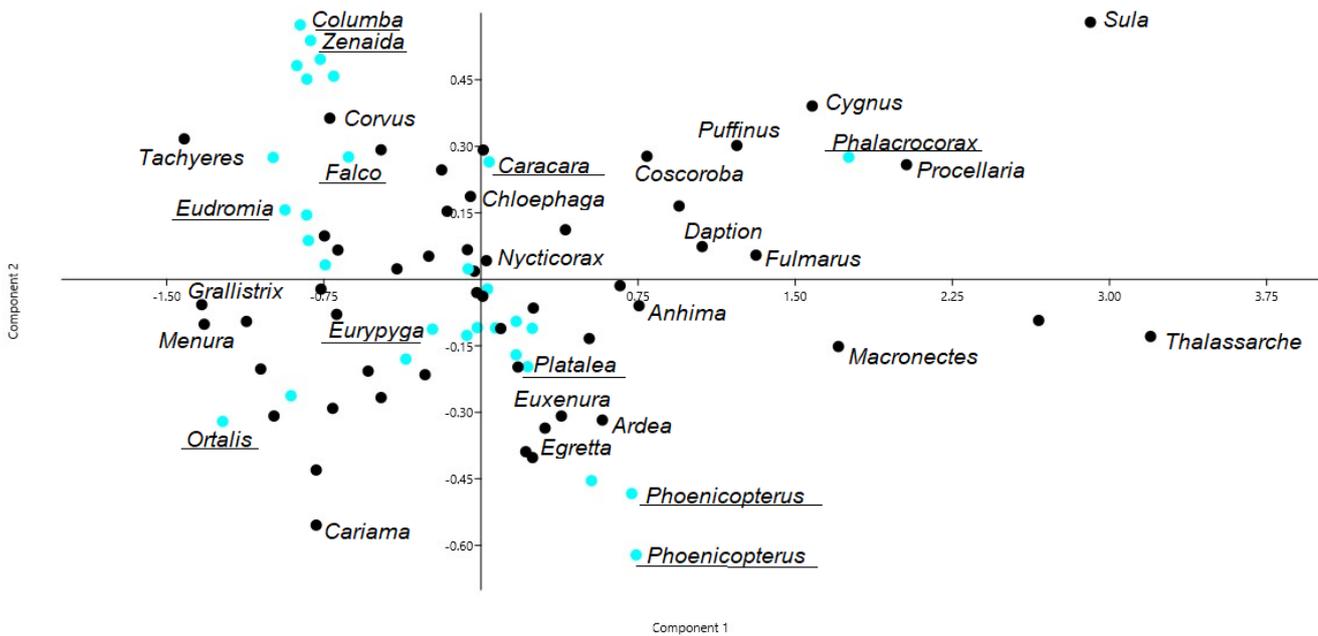
Outra hipótese de Storer (1982) é a de que as aves com pescoço e pernas longas, a exemplo dos ibises, flamingos, gruídeos e aramídeos, quando em voo, teriam um empuxo para baixo na região central do corpo devido à ação da gravidade sobre o centro de massa, necessitando um reforço na região dorsal da coluna. Porém o autor também questiona o porquê de não ocorrer o mesmo tipo de formação em cegonhas, que possuem constituição corpórea semelhante. Samejima e Otsuka (1984) relatam uma precária ocorrência do notário também em um único indivíduo ciconiforme, porém a dúvida permanece, pois algumas garças que também

tem as mesmas características físicas não possuem notário. Para as aves aquáticas, como os Podicipediformes e os Phalacrocoracidae, o autor sugeriu a presença do notário em decorrência da flexão da coluna durante o nado, porém os Gaviiformes que tem o mesmo biótipo não o possuem. Samejima e Otsuka (1984) ao examinarem mais de 300 esqueletos de diversos grupos de aves e observarem essas semelhanças de hábito, concluem que a presença do notário não está relacionada com o estilo de voo. James (2009) dedicou seu estudo ao notário de Passeriformes, afirmando que se trata de uma expressão fenotípica fixa em algumas espécies e grupos taxonômicos maiores, mas variando entre indivíduos de outras espécies. Segundo a autora, o notário está situado em uma região com arcabouço funcional importante, que participa da locomoção, respiração, movimentação da cintura escapular, movimentação de músculos do pescoço, postura bípede e voo. A autora afirma que sua função básica é evitar o movimento entre as vértebras, embora não seja a única, já que existem espécies que tem uma ampliação dos espinhos neurais ou uma aproximação dos corpos vertebrais, outras com tendões ossificados e outras como uma pequena articulação em forma de lingüeta entre os espinhos. O notário, segundo ela, seria uma solução energeticamente mais barata e morfologicamente mais eficaz para esse problema.

A principal hipótese de James (2009) para o notário tanto em Passeriformes quanto em outras aves, é de que a fusão entre as vértebras teria evoluído para formar uma superfície rígida para ancoragem dos músculos do pescoço, baseando-se na observação de que o notário tende a ocorrer em aves que possuem movimentos cervicais intrincados, repetitivos e vigorosos da cabeça para a busca de alimento, escavação com o bico, construção de ninhos e display sexual. Segundo a autora, o voo não tem papel decisivo na evolução do notário.

O tamanho relativo dos membros das aves pode demonstrar algum grau de seu ecomorfoespaço, por exemplo, aves com úmeros muito longos, chegando ao mesmo tamanho das ulnas são aquelas que não possuem voo batido, ou seja, não precisam realizar movimentos vigorosos e repetidos com asas tão freqüentemente (DIAL, 1992). É o caso dos grandes planadores (“soarers”) marinhos, como albatrozes, petréis, gaivotas, etc. que se aproveitam das correntes termiais ascendentes, especialmente oceânicas para se manterem no ar (SCHREIBER & BURGER, 2001). Por outro lado, úmeros menores e mais espessos em relação a

ulna, são encontrados em aves que necessitam um bater de asas vigoroso e freqüente, como nos beija flores e menor grau dos pombos, galináceos, perdizes, etc. (DIAL, 1992). Quando dados de medidas de proporção relativa dos membros anteriores e posteriores de diversos grupos de aves (Tabela 5 – Anexo 1) são plotados em uma análise de morfoespaço (PCA) (Fig. 25), se pode verificar o seguinte quadro:



**Figura 25:** Gráfico mostrando a análise de PCA envolvendo as medidas de proporção relativa do comprimento dos membros (úmero/ulna; úmero/carpometacarpo; úmero/fêmur; úmero/tibiotarso; ulna/carpometacarpo; ulna/fêmur; ulna/tibiotarso; fêmur/tibiotarso) de vários grupos de aves (atuais e fósseis). PC1 = 84,3% (ulna/fêmur), PC2 = 6,9% (úmero/fêmur). Gêneros com notário estão marcados por um círculo azul e com nomes sublinhados; os que não apresentam, por um círculo preto. Nomes foram retirados para evitar a poluição do gráfico.

À esquerda do eixo de PC2 agrupam-se os táxons com características terrestres, como *Eudromia*, *Ortalis*, *Eurypyga*, *Menura* e *Cariama*, todos apresentando úmeros relativamente curtos quando comparados com o fêmur e em menor grau já em formas mais voadoras como pombos (*Columba* e *Zenaida*) e falcões (*Falco* e *Caracara*). De forma destoante, os colheilheiros (*Platalea*) e os flamingos (*Phoenicopterus*) que possuem pernas longas com ulna apresentando tamanho relativo intermediário estão mais distantes do centro, devido ao úmero muito curto. O caso mais extremo é visto no biguá (*Phalacrocorax*) que possui úmero e ulna relativamente longa quando comparado com o fêmur e também possui notário, ainda que muito reduzido. De uma maneira geral, as aves com asas proporcionalmente longas, como as planadoras (*Thalassarche*, *Sula*, *Macronectes*, *Fulmarus*, *Procellaria*, *Puffinus*, etc.) não apresentam notário e sua marca visível no gráfico é a presença de uma ulna alongada. O úmero longo em relação ao fêmur não mostra muita diferença quanto à presença de notário, mas podemos quase descartar a presença deste, quando frente a uma ulna com mais do que 1,5 vezes o tamanho do fêmur. Ulnas relativamente curtas e úmeros com tamanhos próximos ao do fêmur podem ser uma característica de aves com notário, mas não definidora da sua presença.

#### Aspectos biomecânicos

As aves que habitam o nível do solo (“ground-dwellings”), como os Galliformes e os Tinamiformes, ou que forrageiam neste como os Columbiformes, utilizam um voo rápido e forte para fugir ante a ameaça de um predador, se deslocando para longe ou para cima de alguma estrutura, como uma árvore por exemplo. Esse tipo de voo conta com a decolagem a partir de um salto (“jumping take-off”) que requer mecânica especializada, aproveitando a energia e a aceleração geradas pelos membros traseiros e transferida para os dianteiros (DIAL & BIEWENER, 1993; HENRY et al. 2005; HANCOCK et al. 2007; PROVINI et al. 2012). A decolagem é a fase do voo que demanda mais energia: quando altas acelerações são impostas sobre o corpo, e o custo energético do salto usando a reação do solo é menor do que seria se essas aves utilizassem somente batidas de asa como propulsão, porém o benefício é maior em viagens curtas (PARSLEW et al. 2018; PROVINI & ABOURACHID, 2018).

Parslew et al. (2018) através de estudos biomecânicos com modelos robóticos e computacionais, bem como análise de vídeos de animais durante a decolagem, identificam e caracterizam todas as fases da decolagem em aves, determinando onde e quais forças físicas atuam durante esse evento explosivo. Os autores concluem que o centro de gravidade neste momento, está situado em uma linha próxima a frente dos dedos do pé, e que a inclusão da aceleração o retrai para uma posição mais posteriorizada, o que simplificaria uma cinemática de decolagem mais bem sucedida. O salto a partir de um galho apresentaria mais flexibilidade do que o feito a partir do solo, porém com um maior “torque” (movimento de rotação do corpo em razão da aplicação de uma força em um ponto próximo). Segundo Henry et al. (2005), as pré-adaptações para caminhar e correr desse morfotipo de aves, permitem que toda a morfologia das patas traseiras, incluindo sua musculatura, proporcione um sistema de alta potência para os saltos que levarão ao voo. Segundo estes autores, existem muitos estudos biomecânicos sobre a caminhada, corrida e voo das aves, mas quando a questão é o salto na decolagem, recebe pouco escrutínio. Também estudos envolvendo a associação entre os membros locomotores e a coluna vertebral durante a decolagem e o voo são ainda mais escassos.

Os trabalhos citados acima trazem esclarecedores resultados sobre a relação das patas traseiras e das asas com o salto para o voo, porém quase nada tratam sobre o provável estresse causado nas vértebras e o papel destas na dispersão da energia durante a decolagem. Se observarmos o esqueleto de uma ave, o notário estará posicionado muito próximo a linha do centro de massa durante a decolagem, e pode estar relacionado a este fator. A fusão das vértebras dorsais ou torácicas está ligada a mudança de posição do centro de massa que ocorreu nas aves que perderam a cauda longa e adquiriram o pigóstilo, bem como de forma semelhante nos pterossauros Pterodactyloidea (ver Capítulo 1), que também tiveram a cauda encurtada. As aves mais antigas a apresentarem a estrutura, são as terrestres, mas que realizam voos fortes e curtos a fim de escapar de predadores, procurar abrigo ou superar obstáculos (WAIR) (HEERS & DIAL, 2015). Nestas, o notário é uma adaptação mecânica adquirida na fase adulta, pois quando filhotes, não são capazes de alçar estes tipos de decolagem (HANCOCK et al. 2007), porém exercendo vantagem ao facilitar a superação de obstáculos (HEERS & DIAL, 2015). Provavelmente, a região fusionada funciona como um “transferidor de energia

elástica”, pois uma estrutura rígida pode servir de alavanca de forma mais eficiente do que uma estrutura segmentada, como são as vértebras convencionais.

Se a morfologia e musculatura das patas traseiras são capazes de usar o solo como “catapulta” trazendo a energia até as asas (HENRY et al. 2005; PROVINI et al. 2012; HEERS & DIAL, 2015; PROVINI & ABOURACHID, 2018), o notário pode ser um meio de esta energia ser transferida de forma mais eficiente, possibilitando o torque e um salto potente, seguido de vigorosas batidas de asa, originadas por musculatura com fibras vermelhas e alta taxa de mioglobina (DIAL & BEWENER, 1993), que levarão o animal a se deslocar de forma explosiva para um local distante ou mais alto, partindo do solo onde vivem. Aves que saltam de locais altos, contam com o auxílio da gravidade, favorecidas por uma fase de aceleração inicial em voo para baixo, o que reduz a necessidade desse tipo de aplicação de forças.

#### **2.4.4 Evolução do notário aviano no tempo e contexto paleoecológico**

##### **Paleognathae**

Segundo a proposta filogenética utilizando relógios moleculares de Claramunt e Cracraft (2015) (Fig. 26), as Paleognathae tiveram origem no Cretáceo Inferior, possivelmente a mais de 90 Ma. As avestruzes teriam divergido dos demais provavelmente no Cretáceo Superior ou início do Paleoceno (~64 Ma), enquanto que as emas divergiram no fim do Paleoceno (~58 Ma). No início do Eoceno (~ 54 Ma), ainda quando existia a conexão terrestre entre a América do Sul, a Antártida e a Austrália (VEEVERS et al. 1991; LAWVER & GAHAGAN, 1998), houve a divergência entre os ancestrais dos Tinamiformes e das ratitas da Oceania (e.g. casuares, emus, kiwis, etc.). Nesse momento, o clima era muito mais quente e úmido que o atual e havia o predomínio de florestas densas até latitudes próximas aos pólos (MCLOUGHLIN, 2001). Levando em conta que os tinamídeos são os únicos a apresentarem notário e também dentre os Paleognathae, são os que melhor vivem nos solos de ambientes florestados e utilizam estratos baixos arbóreos para se abrigar (BERTELLI, 2016), podemos hipotetizar que, seus ancestrais, assim como as outras ratitas eram habitantes de ambientes abertos, completamente terrestrializados, e, à medida que se tornaram habitantes de florestas no Eoceno, utilizando voos curtos e vigorosos a partir de saltos (“Jumping take off”) para subir

nos galhos, necessitaram de uma estrutura que suportasse o stress desses saltos em sua coluna. Talvez o notário fosse uma aquisição por pressão seletiva desse ambiente, se tornando autapomórfica nos Tinamiformes em relação aos outros Paleognathae.

### **Galloanserae**

Segundo Claramunt e Cracraft (2015), os Neognathae teriam se separado dos Paleognathae por volta de 91 Ma e posteriormente, divergido em Neoaves e Galloanserae, um grupo monofilético que teria surgido por volta de 85 Ma e dado origem aos Galliformes e Anseriformes por volta de 72 Ma. A presença do notário é verificada em todos os Galliformes (e.g. galos, faisões, perus, pavões, codornas, etc.), pelo menos em fósseis desde o Eoceno Inferior da América do Norte e Europa, na família Gallinuloididae, considerada como basal em relação aos demais (MAYR & WEIDIG, 2004; MAYR, 2005). A radiação dos Galliformes modernos se deu no fim do Paleoceno – início do Eoceno (CLARAMUNT & CRACRAFT, 2015) durante o máximo termal do Paleógeno (MTPE: Fig. 26), quando o clima era muito quente e úmido e as florestas avançaram (MCLOUGHLIN, 2001; BOWEN et al. 2004; GINGERICH, 2006; MCIERNEY & WING, 2011), coincidindo com o surgimento dos Tinamiformes, compartilhando de forma paralela com estes, o desenvolvimento do notário. Ainda no fim do Paleoceno, divergiram os Megapodidae da Oceania, no início do Eoceno divergiram os Cracidae e no fim deste, os Numididae, enquanto que Odontophoridae e Phasianidae divergiram e irradiaram no Oligoceno e Mioceno (CLARAMUNT & CRACRAFT, 2015).

Destes grupos, os Cracidae (e.g. mutuns, aracuans, jacus, etc.) que vivem em regiões equatoriais e tropicais do continente americano, mantêm um hábito de viver no solo (“ground dwelling”), mas utilizando estratos baixos e médios para fugir de predadores, se esconderem e dormir, enquanto que as demais famílias têm hábitos um pouco mais terrestrializados, porém utilizando esporadicamente as árvores como local de descanso (GILL, 2007).

De acordo com Fain e Houde (2004), houve muitos exemplos de paralelismo durante a evolução inicial dos clados modernos de aves, então, da mesma forma que nos Tinamiformes, é possível que o notário tenha surgido no estoque inicial de Galliformes do Paleógeno em decorrência do stress causado pelas vigorosas

batidas de asa em um voo forte e repentino para decolar a partir do solo em um salto e chegar até os galhos, e se mantido posteriormente em todas as linhagens descendentes pela relativa pouca mudança de estilo de hábitat e voo.

Nos Anseriformes o notário está ausente nos Anhimidae (tachãs e anhumas), que divergiram no Cretáceo Superior e são morfologicamente distintos dos demais (DYKE & KAISER, 2011). Nos Anatidae (e.g. patos, marrecos, cisnes, gansos, etc.) o notário aparece discretamente, com apenas duas vértebras fusionadas somente para um gênero monoespecífico, *Anseranas semipalmata*, um ganso da Austrália e Nova Guiné que está posicionado na base do cladograma dos anatídeos, considerado como relictos da primeira radiação do grupo, ainda no Cretáceo Superior, tendo sua linhagem derivada das demais por volta de 70 Ma (LIVEZEY, 1986; CLARAMUNT & CRACRAFT, 2015; PRUM et al. 2015). Como os Anseriformes são típicos de habitats abertos, vivendo, se alimentando e reproduzindo em baixios, lagunas, alagadiços e campos (DEL HOYO, 1992) e conservaram esse modo de vida de longa data, sem necessitar árvores para efetuar voos rápidos e verticais, não desenvolveram o notário como os Galliformes. A exceção é *Anseranas*, com seu notário reduzido, que pode ser relictos ancestral de alguma forma arbórea, ou um tipo de convergência de estrutura para uma situação semelhante que envolva a biomecânica na coluna vertebral. Para fins de análise, este gênero é considerado um exemplo de convergência isolado e independente, sendo que sua ordem não tem essa ocorrência de notário mapeada na figura 26.

## **Columbea**

O grande grupo Neoaves teria surgido por volta de 69 Ma, mas diversificado somente após a extinção K–Pg a 66 Ma (Fig. 26), com o surgimento de dois grandes ramos: os Passerea e os Columbea (ERICSON et al. 2006; JARVIS et al. 2014, CLARAMUNT & CRACRAFT, 2015). Columbea é um clado diversificado ao longo do Paleoceno e formado por Columbimorphae (Columbiformes e Mesitornithiformes + Pteroclidiformes) e Mirandornithes (Phoenicopteriformes + Podicipediformes) (SANGSTER, 2005; JARVIS et al. 2014), todos com a presença de notário (STORER, 1982). Os Mirandornithes divergiram dos Columbimorphae ainda no Paleoceno (~60 Ma), porém Phoenicopteriformes e Podicipediformes divergiram

entre si no final do Eoceno - início do Oligoceno (~35 Ma: CLARAMUNT & CRACRAFT, 2015), tendo como táxon irmão, o gênero *Jucintarsus*, uma ave de pernas alongadas, semelhante a uma garça, que viveu no Eoceno da Europa e América do Norte, e tem registro de notário, pelo menos com duas vértebras fusionadas (PETERS, 1987; MAYR, 2014).

Se a presença do notário for condicionada a hábitos terrestres, mas que utilizam estratos arbóreos para dormir, fazendo uso de voos curtos e potentes, como postulamos para Tinamiformes e Galliformes, a sua evolução em Columbea parece ser mais complexa. Nem flamingos e nem mergulhões apresentam hábitos que envolvam voos potentes e rápidos com saltos verticais, mas os pombos e similares ainda se aproximam desta condição, mesmo quando se substituem os locais de abrigos de árvores por rochas ou construções humanas, onde muitas espécies de columbídeos vivem (GILL, 2007). Quando comparados com o modo de vida de grupos terrestrializados mais basais, o notário em pombos aparenta ser relativamente funcional, mas em flamingos, parece não manter sua função, principalmente devido a alta pneumatização e mesmo um tipo de “reversão da fusão” que vem sofrendo a medida que as espécies adquiriram pernas maiores, típicas de habitantes de ambientes alagados e abertos. Em mergulhões, devido à derivação para o hábito semi-aquático, aparentemente o notário permanece estático, sem “atrapalhar”. A hipótese que parece mais plausível é a de que houve um ancestral dos Columbea, com hábitos semelhantes à Tinamiformes/Galliformes no início do Paleoceno, e logo diversificou em várias formas, aproveitando os nichos vagos após a extinção K-Pg: alguns se tornaram voadores um pouco mais eficientes, dando origem aos Columbiformes e similares, que mantiveram o notário com alguma função, enquanto que outro ramo se tornou progressivamente mais aquático, em princípio na forma semelhante a garças, como *Jucintarsus* e depois no Oligoceno, uma dessas se tornou filtradora, como postula Mayr (2014) com o notário perdendo gradativamente a função até os flamingos atuais e com tendência a desaparecer; e outra se tornou mais aquática, como os mergulhões, nos quais o notário ficou com função neutra ou foi cooptado para suportar nova demanda biomecânica.

## Passerea

Os Passerea são o grupo mais diverso de aves atuais, englobando pelo menos 24 ordens, que ocupam uma gama alta de nichos alimentares e de habitats (GILL, 2007; JARVIS et al. 2014). Seus ancestrais mais remotos divergiram no fim do Cretáceo ou início do Paleoceno e irradiaram em várias formas ao longo da era Cenozóica, resultando em muitas convergências evolutivas de formas do bico, estilos de voo, forma das patas e das asas, coloração, entre outras (FAIN & HOUDE, 2004). Esta convergência ocorreu também inclusive na presença do notário, que surgiu de forma independente pelo menos cinco ou seis vezes somente dentro deste grupo. Ao adotarmos a filogenia proposta por Claramunt e Cracraft (2015) e plotarmos a presença do notário de acordo com Storer (1982) e James (2009), observamos a estrutura em quatro dos cinco grandes clados de Passerea: Otidae = 1 vez, Gruae = 1–2 vezes, Ardeae = 1–3 vezes e Australaves = 1–2 vezes. Em Afroaves, não ocorrem registros de notário até o momento, porém ocorrem tendões ossificados nos espinhos neurais em algumas espécies.

Otidae – De acordo com Claramunt e Cracraft (2015), as divergências mais basais de Otidae se deram no Paleoceno em dois grandes ramos, os Otidimorpha (turacos, abertardas e cucos) e Caprimulgimorpha (bacuraus, urutaus, beija-flores, etc.). O grupo que deu origem a *Steatornis* divergiu provavelmente no início do Eoceno, quase conjuntamente com o grupo que deu origem aos urutaus, possivelmente todos derivados de linhagens mais inclinadas a serem arborícolas exclusivos, se levarmos em consideração o grupo irmão dos Caprimulgimorpha basais, os Otidimorpha, cujas formas cursoriais evoluíram somente no Oligoceno. As análises que mostram estes parentescos ainda não existiam no tempo de Storer (1982), porém ajudam a corroborar a origem independente do notário neste táxon proposta por ele. Porém, quanto a causa, talvez fatores relacionados com a decolagem do solo em direção as rochas possam ser mais decisivos do que a aterrissagem.

Gruae – De acordo com Claramunt e Cracraft (2015), os Gruae têm origem antiga, divergindo dos demais Passerea no fim do Cretáceo ou no início do Paleógeno. Logo cedo, no Paleoceno Inferior derivaram nestes, os Opisthocomiformes, representados hoje unicamente pela espécie neotropical *Opisthocomus hoazin*, a “cigana-da-Amazônia”. São aves que se alimentam de

plantas baixas e próximas de zonas alagadas e rentes ao solo, mas se escondem e dormem nas árvores e arbustos medianos (GILL, 2007). Tal condição ecológica leva o animal a subir voando através de salto nestes galhos onde se abriga, mais uma vez mostrando condição semelhante à quase todos os grupos de aves basais que evoluíram nas densas florestas do Paleógeno (FAIN & HOUDE, 2004). Storer (1982) já sugere que o notário possa ter sido uma condição ancestral, pois na época, sem estudos moleculares, *O. hoazin* era colocada próxima dos Galliformes, justamente utilizando o notário como uma das sinapomorfias morfológicas. Porém atualmente, a análise genética os reposicionou na base de Gruae que inclui os Gruiformes e os Charadriiformes (JARVIS et al. 2014). Nestes últimos, que abrigam as gaivotas, maçaricos, quero-queros, narcejas, trinta-réis, batuíras, jaçanãs, pernilongos e o talha-mar, não ocorre registro de notário ou qualquer fusão entre as vértebras torácicas (STORER, 1982).

Já os Gruiformes, que possuem um bom registro fóssil ao longo da Era Cenozóica, com muitas formas basais arbóreas do Eoceno do Hemisfério Norte (MAYR, 2016) e com as formas atuais divididas em dois grandes grupos: Gruoidea (grous, carões e jacamins) e Ralloidea (saracuras, frangos d'água, picaparras, etc.) (FAIN et al. 2007), que seguiram caminhos separados a partir do final do Paleoceno (CLARAMUNT & CRACRAFT, 2015). O notário é somente registrado em Gruoidea, inclusive com o provável registro mais antigo da estrutura até o momento com a presença de duas vértebras fusionadas em *Gradiornis welbeckensis*, descrito para depósitos do Paleoceno da Europa (MAYR, 2007). Nos Ralloidea, habitantes de regiões úmidas e alagadas, não há registro da estrutura até o momento (STORER, 1982). Atualmente somente existem representantes das famílias Gruidae, Psophiidae e Aramidae com notário.

De acordo com Storer (1982) a origem do notário para os Gruidae e os Aramidae pode estar relacionada com a flexura da região torácica imposta pelos movimentos das longas pernas e do pescoço durante o voo, o que segundo o autor, seria convergente com os flamingos e os íbises. Já para os Psophiidae, a presença de notário seria um relicto de ancestrais semelhantes aos grous. Levando em conta a divergência entre Gruidae e Psophiidae estipulada por Claramunt e Cracraft (2015) como tendo ocorrido no Eoceno médio, e a semelhança da forma destes últimos com as aves arbóreas típicas dessa época de grandes florestas, nosso ponto de

vista sugere o inverso: os ancestrais dos gruídeos e aramídeos eram mais semelhantes aos psófídeos, tendo os primeiros derivado suas formas para animais de pernas alongadas, habitantes de regiões alagadas e modificando também o seu notário, com acréscimo de tendões devido ao alongamento do pescoço e aumento na pneumatização por adquirirem maior capacidade de voo. Os Gruidae podem ter seguido um caminho semelhante aos flamingos, mas na questão de reduzirem a fusão do notário devido aos novos hábitos.

Ardeae – Se diversificaram no início do Paleoceno. O grupo mais basal é Phaethontimorphae, que abrigam os Phaethontiformes, ou “rabos de palha” com três espécies pelágicas atuais e os Eurypygiformes, com duas espécies de floresta: *Rhynochetos jubatus* (“kagu”) endêmico da Nova Caledônia, e *Eurypyga helias* (“pavãozinho do Pará”) habitante da região neotropical (GIL, 2007) com um ancestral comum entre ambas no início do Eoceno (CLARAMUNT & CRACRAFT, 2015). O notário ocorre somente nos Eurypygiformes, que são os mais terrestrializados (STORER, 1982). Os demais Ardeae são denominados por alguns autores como Aequornithia, um grande grupo de aves aquáticas que ocupam vários ecoespaços, composto pelos Gaviiformes (gavias), Sphenisciformes (pinguins), Procelariiformes (albatrozes, petréis e pardelas) Suliformes (fragatas, atobás e cormorões), Ciconiiformes (cegonhas e jabirús) e Pelecaniformes (e.g. pelicanos, íbises, garças, colheireiros, etc.) (FAIN & HOUDE, 2004; FLOYD, 2008; SIGRIST, 2009; JARVIS et al. 2014). Destes, somente os Suliformes e os Pelecaniformes têm presença de notário em somente uma família cada (STORER, 1982; SAMEJIMA & OTSUKA, 1984). Os únicos Suliformes com notário são os membros da família Phalacrocoracidae (cormorões: STORER, 1982), com três gêneros atuais que derivaram de ancestrais semelhantes aos atobás no início do Oligoceno, por volta de 35 Ma (CLARAMUNT & CRACRAFT, 2015). Nos Phalacrocoracidae, que são destoantes no gráfico da figura 25, o notário pode ser um relicto filogenético de ancestrais terrestres, sem função aparente, o que pode ser sugerido por se tratar apenas de duas vértebras unidas apenas pelo centro. Não é improvável que a estrutura esteja desaparecendo gradativamente.

Nos Pelecaniformes, um grupo diverso que é cosmopolita e com algumas divergências entre autores na questão taxonomica, o notário ocorre somente na

família Threskiornithidae (colhelheiros, íbises, caraúnas, etc.), os quais geralmente apresentam três vértebras torácicas fusionadas com duas livres antes do sinsacro.

A observação da filogenia molecular de Claramunt e Cracraft (2015) mostra que os Threskiornithidae divergiram de um estoque de pelecaniformes basais ainda no final do Paleoceno, consistindo no grupo mais basal dentro destes, nos permitindo hipotetizar que o notário é um caráter primitivo no grupo e que foi perdido à medida que as formas foram derivando para ocupar nichos de aves marinhas, pelágicas e planadoras, as quais não necessitavam voos rápidos e fortes para alcançar substratos arbóreos. A morfologia semelhante ao dos Galliformes e Tinamiformes do notário de *Eudocimus*, que faz uso freqüente de plantas altas para se abrigar indica uma possível descendência de ancestrais convergentes com essas formas. Outros como *Platalea*, que se tornaram maiores e com pescoço mais comprido, não utilizando tanto estes espaços, podem ter diminuído a funcionalidade do notário, evidenciado pela maior pneumaticidade e fusão parcial dos espinhos neurais, assim como de forma paralela ocorreu nos flamingos e gruídeos.

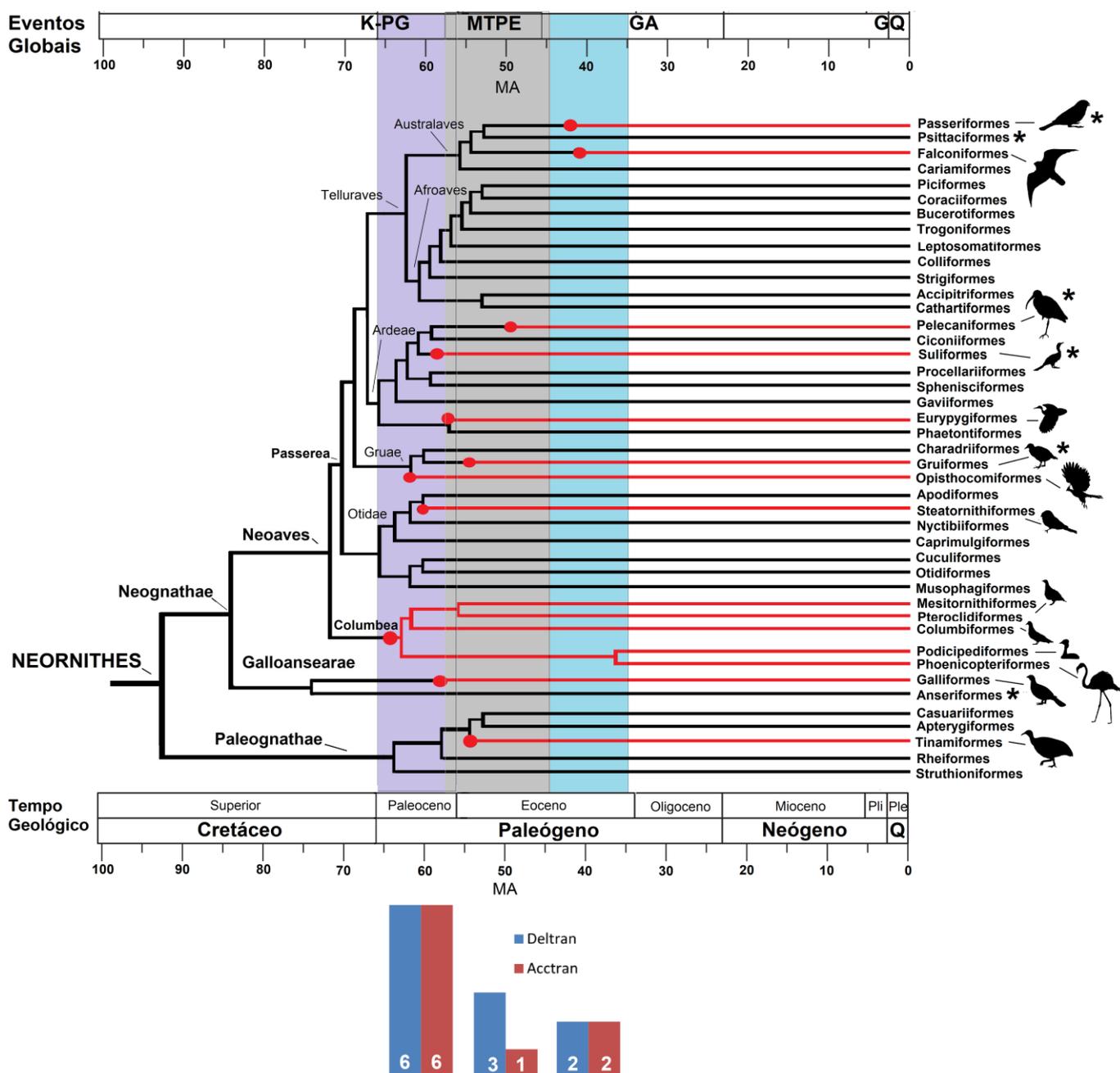
Australaves – De acordo com Jarvis et al. (2014) e Claramunt & Cracraft (2015), Australaves + Afroaves formam um grande clado denominado Telluraves, grupo irmão de Ardeae e que teria surgido e se diversificado no Paleoceno. Australaves comporta os Cariamiformes (seriemas e formas extintas de grande porte, como as “aves do terror” sul-americanas), Falconiformes (falcões e gaviões), Psittaciformes (papagaios, cacatuas, periquitos e araras) e Passeriformes (pássaros e corvos).

Os Falconiformes aparecem como fósseis desde o Eoceno Inferior da Europa (MAYR, 2006), e, dos onze gêneros atuais, nove apresentam notário. Os dois únicos gêneros que não apresentam notário, segundo Storer (1982), são *Herpetotheres* (acauã) e *Micrastur* (falcão-caburé) que vivem a maior parte do dia no estrato médio ou alto das árvores, se alimentando de serpentes ou outros pequenos vertebrados arbóreos (SICK, 1997; SIGRIST, 2009). Devido a ausência da estrutura, Storer (1982) sugeriu que estes dois gêneros não fizessem parte dos falcões e sim dos Accipitriformes, porém as análises moleculares de Claramunt e Cracraft (2015) posicionam *Micrastur* como um falconiforme basal, tendo se separado dos demais no fim do Eoceno. Os demais falcões modernos teriam origem a partir do Mioceno.

Os Passeriformes se dividem em dois grandes grupos: Passeri (ou Oscines), e Tyranni (CLARAMUNT & CRACRAFT, 2015), com registro de notário até o momento somente nas chamadas “aves canoras” do clado Passeri, os quais, segundo James (2009), apresentam cerca de doze vezes a evolução independente da fusão notarial em diferentes espécies. Segundo a autora, o padrão de expressão fenotípica do notário está fixo entre algumas espécies e, entre grupos taxonômicos maiores, porém varia intra-especificamente em outros.

Dentre as Australaves, o surgimento do notário se apresenta mais complexo do que nos demais grupos, pois aparentemente ocorreram diversos surgimentos independentes. Os Falconiformes são os mais basais a apresentarem a estrutura, porém as formas que tem notário são os táxons mais derivados de falconídeos que teriam surgido a partir do Oligo-Mioceno, segundo estimativas moleculares (JARVIS et al. 2014). Os registros de notário em forma de mosaico nos Passeriformes e o único em Psittaciformes contribuem para a dificuldade em relacionar sua função e origem, embora sejam grupos irmãos. Ambos representam aves derivadas que irradiaram principalmente a partir do Mioceno, mas compartilham um ancestral comum no Paleoceno (CLARAMUNT & CRACRAFT, 2015), possivelmente uma forma terrestre/arborícola, o que pode sugerir que o notário seja apenas um caractere relictual, manifesto em algumas linhagens, mas sem função aparente. James (2009) sugere que em Passeriformes, o notário não esteja relacionado a atividade de voar e, talvez a stress sofrido devido a movimentações freqüentes do pescoço na procura por alimento, o que, aparentemente é bem difícil de visualizar, pois Passeriformes tem pescoços relativamente curtos em relação á outras aves (e.g. Anseriformes) e uma diversidade grande de formas de alimentação, que não parecem estar relacionadas com movimentos bruscos da coluna, ainda mais por se tratarem de animais miniaturizados e leves.

Nas Afroaves, que são um grupo bem diverso e que ocupam vários tipos de nichos ecológicos, como Accipitriformes (águias, harpias), Cathartiformes (abutres e condores), Strigiformes (corujas), Colliformes (rabos-de-junco), Leptosomiformes (cucos-de-Madagascar), Trogoniformes (trogons), Bucerotiformes (calaus e popas), Coraciiformes (urdus e abelharucos) e Piciformes (tucanos e pica-paus), não tem registro de formação do notário até o presente momento para nenhuma espécie, porém foram pouco estudadas com essa finalidade (STORER, 1982).



**Figura 26:** Superárvore dos Neornithes construída a partir de Jarvis et al. (2014), Prum et al. (2015) e Claramunt e Cracraft (2015) e nomenclatura atualizada através do The World Bird Database. Tempo de surgimento obtivo através de relógios moleculares por Claramunt e Cracraft (2015) que estão relacionados com eventos climáticos globais do Cenozóico. Círculos vermelhos identificam linhagens em que surge o notário. O asterisco (\*) indica presença variável dentro da ordem. Ocorrência em Anseriformes e Psittaciformes não representada, pois o notário está presente em apenas um gênero de cada uma destas ordens. Legenda: K-PG = limite Cretáceo–Paleógeno; MTPE = Máximo Termal do Paleoceno–Eoceno; GA = Glaciação Antártica; GQ = Glaciação Quaternária. Silhuetas livres de Phylopic.com construídas por Darren Naish, T. McCormack, T. Keeseey, Feran Sayol e pelo autor (ASSA).

Assumimos que o notário tenha surgido quase conjuntamente com o ponto de diversificação dos táxons, pois dispomos de pouca informação sobre os fósseis com a estrutura preservada para estes principais momentos, porém evidências em Galliformes e Gruiformes (MAYR, 2007) indicam que a estrutura surgiu realmente cedo nos seus portadores. Neste estudo, visualizamos a presença do notário em diversos grupos dispersos por toda a filogenia atual dos Neornithes, obtida através de diversas análises moleculares (HACKETT et al. 2008; JARVIS et al. 2014; PRUM et al. 2015; CLARAMUNT & CRACRAFT, 2015) (Fig. 26), e podemos concluir sem dificuldades que este surge de forma independente pelo menos de seis até onze vezes nos grupos mais inclusivos (dependendo da opção de otimização, ACCTRAN ou DELTRAN), podendo ser ainda maior no interior dos mesmos. Porém, talvez tenha surgido menos vezes do que aparentava anteriormente, devido à proximidade entre muitos clados, dado o avanço das análises filogenéticas moleculares atuais, que não existia no tempo de Storer (1982).

Ao utilizarmos as hipóteses ACCTRAN que atribui a origem de um caráter a um nível mais abrangente, privilegiando uma origem anterior, seguida por uma reversão ou DELTRAN, que privilegia o aparecimento mais tardio de condições idênticas (homoplasias: SWOFFORD & MADDISON, 1987), verificamos o “boom” de surgimento de grupos com notário para o Paleoceno (Fig. 26) em qualquer um dos dois cenários, com seis eventos. Anseriformes e Galliformes podem representar um evento comum no Cretáceo Superior, mas essa hipótese foi descartada a priori nesta análise pela ausência de registro fóssil, incongruência com o registro molecular e ocorrência limitada em Anseriformes. Da mesma forma, a ocorrência limitada em Psitaciformes favorece a interpretação de um evento independente que não justifica a referência desta Ordem na figura 26. Falconiformes e Passeriformes também foram considerados eventos independentes, porém foram apresentados por sua ocorrência em diversas espécies. Observa-se, porém que uma origem comum a ambos (e a Psitaciformes) não altera a análise.

Segundo o recente estudo de Field et al. (2018), todas as aves atuais tem ancestrais que foram habitantes do solo (“ground dwellings”), que sobreviveram a extinção no final do Cretáceo, a qual causou um deflorestamento global, eliminando as outras linhagens de aves arbóreas, como Enantiornithes. De acordo com os autores, durante o máximo-termal do Paleógeno (MTPE), com a subida de

temperatura ao longo do Paleoceno e culminando no início do Eoceno e o novo aumento das florestas úmidas, ocorreu uma grande diversificação de novas linhagens que foram ocupando diferentes nichos de forma progressiva durante a era Cenozóica (Fig. 26). Justamente nesse cenário inicial, com formas predominantemente terrestres, vivendo em solo, mas se adaptando às densas florestas (MCLOUGHLIN, 2001; BOWEN et al. 2004; GINGERICH, 2006; MCIERNEY & WING, 2011), é que aparecem os primeiros registros de notário nas aves, em grupos coronais de Tinamiformes, Galliformes, Gruiformes psófídeos, Opisthocomiformes e Eurypygiformes (MAYR, 2006, 2007, 2014) e possivelmente nos ancestrais dos demais clados que apresentam a estrutura (BOCHENSKI & BOCHENSKI, 2008; BOCHENSKI et al. 2013; ver Fig. 26). Os surgimentos seguintes vão se dando nos interiores dos grandes grupos, mas em menor escala do que a grande diversificação do Paleoceno, com três eventos DELTRAN no início e dois no fim do Eoceno (podendo ser três, caso os Phalacrocoracidae adquiriram a estrutura de forma independente no limite entre o Eoceno e o Oligoceno). Se levarmos em conta o número de táxons com notário que surgem em relação ao total de grupos avianos que irradiam, é possível verificar um incremento de cerca de 25% de ordens com notário no fim do Paleoceno, cerca de 28% do total no final do Eoceno Inferior e cerca de 34% do total ao final do Eoceno Superior. Esta condição demonstra um valor real de incremento, que ao final do Eoceno representa algo além do simples fato do surgimento de ordens com notário acompanharem a diversificação normal das aves. Existe algum fator que determinou o maior surgimento de táxons com notário (em valores absolutos) durante o MTPE, que aqui assumimos tratar-se do avanço das florestas. Grupos avianos com notário aparentemente seguem o roteiro com as condições seguintes: (i) recuperação dos ecossistemas após o evento K-PG; (ii) grupos ancestrais habitantes do solo; (iii) gradativo aumento da temperatura e avanço das florestas; (iv) diversificação em vários nichos que utilizam substrato arbóreo, especialmente nas formas adultas – muitos notários surgem; (v) declínio de surgimentos quando as florestas começam a recuar e (vi) diversificação para novos nichos de locais abertos – notários tendem a ficarem sem função, perderem grau de fusão (relictos) ou desaparecerem em linhagens descendentes.

## **Os grupos que nunca apresentaram notário**

Em muitos deles, como apontam Samejima e Otsuka (1984) e James (2009), não foram verificadas com mais atenção a presença ou ausência de vértebras torácicas fusionadas, podendo o número total de grupos com notário estar ainda subestimado. Os que comprovadamente não apresentam a estrutura são as ratitas terrestrializadas ao extremo (e.g. emas, avestruzes, casuares, kiwis, etc.), as quais não sabemos ainda se perderam completamente a estrutura de algum ancestral ou se nunca a apresentaram; os grupos predominantemente arbóreos ou que habitam por mais tempo substratos médios e altos (e.g. cucos, pica-paus, tucanos, beija-flores, calaus, corujas, trogons, papagaios e muitos pássaros); pingüins e grupos de planadores marinhos, como gaivotas, fragatas, albatrozes, petréis, etc. Possivelmente os ancestrais destes ou perderam a estrutura cedo, ou nunca passaram por um estágio “galimorfo” que necessitava um notário para reforçar sua coluna vertebral durante o salto do solo para as árvores.

## **2.5 Conclusão**

Neste capítulo verificamos a morfologia e a presença do notário de uma forma geral em aves e sua visualização sobreposta a uma árvore evolutiva moderna, em conjunto com estudos publicados que envolvem relógio molecular e tempo de diversificação das linhagens de Neornithes, paleoambiente, paleoclima e paleobiogeografia do início da Era Cenozóica. Esse cenário desperta idéias e principalmente questões quanto a origem da estrutura e sua relação com a ecologia aviana. A morfologia do notário em grupos basais, como Galliformes e Tinamiformes, de hábitos terrestres é muito semelhante, envolvendo um número maior de vértebras fusionadas, uma maior compactação dos tendões ossificados e dos centros vertebrais, com aberturas intervertebrais ausentes ou pequenas. O registro fóssil mais antigo inequívoco de notário em aves remonta a grupos coronais de Galliformes do Paleoceno-Eoceno. Nesse contexto, um cenário evolutivo que coloca esta estrutura como subproduto de hábitos terrestrializados, mas que necessitam um voo forte para alcançar estratos arbóreos e que causam stress na coluna vertebral é muito plausível. Como aponta o mapeamento do caractere em uma filogenia molecular aviana ampla e calibrada, ao contrário do que ocorre nos

Pterosauria, o notário surge independentemente diversas vezes dentro de Neornithes ainda dentro do Paleógeno, durante o MTPE.

Existiu um pulso de diversificação dos grupos modernos de aves durante o Paleoceno e Eoceno, e como sugere Field et al. (2018) todos são descendentes de formas terrestres, sobreviventes ao evento K-Pg. No momento em que as florestas ocupam novamente grandes extensões do globo após a recuperação dos ecossistemas, as então aves terrestres começam a explorar este ambiente e derivar para ocupá-lo, necessitando de mudanças para o deslocamento vertical e, por consequência no seu esqueleto para suportar um voo rápido e forte. E é nesse contexto que surgem os primeiros registros de notário dentre as aves, de forma paralela em pelo menos no mínimo sete nodos diferentes, podendo ser até onze em grupos mais inclusivos ou dezenas em grupos internos. Grupos que portam notário seguem em frente, derivam para outros tipos de hábitos, como os Passeriformes, Phoenicopteriformes e os Phalacrocoracidae no Oligo-Mioceno, mas mantêm a estrutura, com visível redução, como visto no comparativo entre formas extintas e atuais de flamingos. Podemos concluir então que o notário é uma estrutura que evoluiu múltiplas vezes em aves em momentos próximos do máximo termal do Paleógeno, e que suas versões mais completas, bem fusionadas, compactas e antigas estão em grupos com forte ligação com o solo, mas que utilizam substratos médios para se esconder.

**Capítulo 3: Padrões no desenvolvimento ontogenéticos no notário:  
comparativo entre Pterosauria e Aves atuais**

## **Padrões no desenvolvimento ontogenéticos no notário: comparativo entre Pterosauria e Aves atuais**

### **Resumo**

Os arcossoauros voadores (e.g. Pterosauria e Aves), apresentam uma estrutura conspícua originada a partir da fusão das vértebras truncais: o notário. A fusão geralmente envolve duas a seis ou sete diferentes vértebras (dorsal em pterossauros ou torácica em aves) e em muitos casos, também a última cervical. A fusão das vértebras truncais pode ocorrer em diferentes graus, unindo apenas os corpos vertebrais, os espinhos neurais, os processos transversos, os processos ventrais, apenas alguns ou mesmo todos esses locais. Tanto em Pterosauria como em Aves, o desenvolvimento do notário aparentemente segue uma sequência de fusão na direção crânio-caudal, mas a ordem correta de cada ponto onde as vértebras se juntam pode apresentar pequenas variações. Poucos estudos focalizaram no desenvolvimento da fusão notarial, e o objetivo deste estudo é identificar a seqüência de fusão do notário, incluindo como ocorre a obliteração dos corpos vertebrais e espinhos neurais em pterossauros com base na análise de espécimes fósseis e nos esqueletos de diversos grupos de aves que possuem essa estrutura. Neste estudo, foram analisados diversos fósseis de pterossauros com coluna vertebral preservada e coleções osteológicas de aves que possuem o notário como base para comparações, afim de identificar diferentes estágios ontogenéticos e tipos de fusão que ocorrem durante a fase de formação da estrutura. Foram identificadas seis ou sete fases de desenvolvimento suficientes para produzir um esquema no qual se podem visualizar alguns estágios de desenvolvimento dessa estrutura. Observa-se a sequência cranio-caudal da fusão, mas apenas nas “verdadeiras dorsais”, tanto nos pterossauros como nas aves, mas a união com a última cervical dorsal ocorre mais tarde. Os tendões ossificados estão presentes em vários grupos e são importantes para unir os espinhos neurais sempre precedendo a fusão notarial, que geralmente ocorre começando do topo até a base dos espinhos. Os corpos vertebrais, por outro lado, fusionam na direção ventro-dorsal, como visto em algumas aves. A importância de identificar o desenvolvimento do notário em Pterosauria pode ser útil para questões filogenéticas e morfofuncionais, e este trabalho pretende iniciar e motivar novos estudos envolvendo embriologia, histologia, biomecânica e outras ferramentas que possam elucidar melhor as questões relacionadas à evolução e desenvolvimento de o notário.

## **Ontogenetic patterns in the notarium: comparative between Pterosauria and living birds**

### **Abstract**

The flying archosaurs, Pterosauria and Aves, present a conspicuous structure originated from fusion of the truncal vertebra: the notarium. The fusion usually involves two to six or seven different vertebrae (dorsal in pterosaurs or thoracic in birds) and in many cases, also the last dorsalized cervical. The fusion of the truncated vertebrae can be occur in different degrees, joining only the vertebral bodies, the neural spines, the transverse processes, the ventral processes, only some or even all these sites. In both Pterosauria and Aves, the development of the notarium follow a sequence of fusion in the cranio-caudal direction, but the correct order of each point where the vertebrae join may present slight variations. Few studies focused in the development of fusion in truncal vertebrae, and the point of this study is identify the sequence of fusion of the notarium, included how occurs the obliteration of the vertebral bodies and neural spines in pterosaurs based in analysis of fossil specimens and the skeletons of diverse groups of birds that have this structure. Were analyzed fossil collection of pterosaurs and collections of extant birds that have notarium and identify six or seven stages of development enough to produce a scheme to visualize some stages of development of this structure. The cranium-caudal sequence of fusion is observed, but only in the "true dorsals", both in pterosaurs and birds, but the union with the last dorsalized cervical occurs later. The ossified tendons are present in various groups and are important for joining the neural spines before fusion, which usually occurs from the top to the base of spines. The vertebral bodies fuse in ventro-dorsal direction, as seen in some birds. The importance of identify the development of the notarium in Pterosauria may be useful for phylogenetic and morphofunctional questions, and this work intends to iniate and motivate new studies involving embryology, histology, biomechanics and other tools can better elucidate questions related to the evolution and development of the notarium.

### 3.1 Introdução

Os arcossauros voadores (Pterosauria e Aves), apresentam uma estrutura conspícua originada a partir da fusão das vértebras truncais: o notário. A fusão geralmente envolve duas a seis ou sete diferentes vértebras (dorsais em pterossauros ou torácicas em aves) e em muitos casos, também a última cervical. A fusão das vértebras truncais pode ocorrer em diferentes graus, unindo apenas os corpos vertebrais, os espinhos neurais, os processos transversos, os processos ventrais, apenas alguns ou mesmo todos esses locais. Muito poucos estudos tratam sobre o desenvolvimento ontogenético e padrão de fusão do notário em pterossauros, o mesmo ocorrendo em Aves. A exceção pode ser considerada para *Gallus gallus*, no qual foi verificado que a união das vértebras torácicas começa no sentido crânio-caudal por volta de 105 dias após a eclosão do pintainho, primeiramente pelos espinhos neurais, depois avançando no corpo vertebral e zigapófises, na sequência fusionando os processos ventrais e por fim os processos transversos, completando a estrutura em torno de 165–170 dias pós-eclosão (Fig. 27: HOGG, 1982). Ou seja, em torno de 60 dias, o processo de formação do notário está completo. No entanto, seu período de desenvolvimento é notoriamente curto quando comparado com o tempo de vida dos animais na natureza, o que faz de *Gallus* um modelo pobre para entender as demais aves e mesmo pterossauros. Um período curto de desenvolvimento do notário certamente contribui para os registros reduzidos de espécimes que apresentam a estrutura em fase ontogenética intermediária presentes nas coleções osteológicas e principalmente no registro fóssil. James (2009) afirma ainda que fusões incompletas, tais como somente espinhos neurais unidos pela extremidade, existem em maior número nos Passeriformes. Porém a autora não considera a ontogenia, isto é, vários espécimes analisados no seu trabalho, podem estar ainda em processo de fusão. Nos Pterosauria, a principal referência para o entendimento da ontogenia do notário está em Bennett (2001): alguns espécimes juvenis de *Pteranodon* apresentam o centro vertebral da primeira dorsal mais largo que os demais, ausência de postexapófises e presença de uma sutura dividindo a faceta capitular da costela notarial em duas partes. De acordo com o autor, alguns indivíduos mostram claramente diferentes graus de fusão do notário: por exemplo, o espécime FHSM VP 2065 não apresenta nenhuma vértebra unida, UNSM 50128 registra quatro dorsais formando o notário,



### **3.2 Objetivos do capítulo**

Neste capítulo pretendemos identificar os padrões de ocorrência da fusão e qual a sequência de soldagem das vértebras que formam o notário, tanto em Pterosauria, quanto em Aves. Através de análise de diversos espécimes atuais e fósseis, procuramos identificar em quais estágios de fusão se encontravam os corpos vertebrais, espinhos neurais e processos transversos, a fim de estabelecer uma ordem de como ocorre o processo de soldagem e quais são seus sinais mais evidentes quando observamos a morfologia externa. Também objetivamos verificar as diferenças e as semelhanças entre os padrões de fusão nos dois grupos, tanto em espécimes analisados, quanto na bibliografia e em fotos de materiais de outras coleções cedidas pelos pesquisadores responsáveis.

### **3.3 Materiais e métodos**

Foram analisadas a bibliografia disponível sobre fusão das vértebras troncals em aves e pterossauros, fotografias de espécimes de pterossauros depositados nas coleções do Naturalis Biodiversity Center, Leiden, NED (RGM) – 1 espécime) e do Iwaki Fossil and Coal Museum, Iwaki, JPN (IMCF – 1 espécime), analisados pessoalmente espécimes fósseis e réplicas das coleções paleontológicas do Natural History Museum, London, UK (NHM - 34 espécimes), Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, GER (SMNS – 42 spcm), Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München, GER (BSP – 35 espécimes) e American Museum of Natural History, New York, USA (AMNH – 23 espécimes). Esqueletos de aves atuais foram analisados a partir das coleções do Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, BRA (MCT/PUCRS – 85 espécimes), Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, BRA (MCN-FZB – 60 espécimes), Museu de História Natural de Taubaté, Taubaté, BRA (MHNT – 22 espécimes) e Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, BRA (MG – 104 espécimes). Os espécimes foram verificados a olho e nu e com auxílio de lupa estereoscópica, objetivando identificar o número de vértebras fusionadas, grau de fusão, linhas de sutura, tendões ossificados, variações ontogenéticas e presença/ausência de cartilagem interespinal além de estruturas formadas pelo processo de ossificação, segundo critérios de Stark (1992) e

Watanabe e Matsuoka (2013). Foi utilizada luz incidente do lado oposto ao campo de visão para verificar se as estruturas intervertebrais são transparentes ou translúcidas, com finalidade de testar o seu grau de ossificação.

### **3.4 Resultados e discussão**

#### **Espinhas neurais e tendões ossificados**

Tanto nos fósseis que preservam o notário, quanto em muitos espécimes de aves atuais, podemos observar que o início do desenvolvimento notarial começa geralmente entre a primeira e a segunda ou mais raramente entre a segunda e a terceira “dorsais verdadeiras”, isto é, após a última “cervical dorsalizada” (cervicodorsal). Nas Aves o processo inicia-se na fase de maturação esquelética, (aproximadamente no mesmo momento ontogenético em que começa a fusão do tarsometatarso, por volta de 20 a 22 semanas de vida em *Gallus gallus* (Fig. 27: HOGG, 1982; THOMAS et al. 2016). Primeiramente, ocorre o início da ossificação dos ligamentos (ou tendões) supraespinhais, que estão postados em quase toda a região dorsal do animal, especialmente sobre a porção apical dos espinhos neurais, situados em sentido horizontal, começando nas imediações das últimas cervicais e estendendo-se até a região sacral, por vezes, conectando firmemente com o sinsacro (diferentemente dos tendões em dinossauros ornitópodes, que estão geralmente dispostos em feixes cruzados nas laterais das vértebras vide ORGAN, 2006). Em Aves os ligamentos ossificados são presentes em uma grande quantidade de espécies, mas com destaque para Gruiformes, Podicipediformes e Anseriformes (Fig. 12, 15 e 17 do capítulo anterior, vide JAMES, 2009; HIRAGA et al. 2014). Em fósseis, é mais difícil a sua observação, pois os eventos tafonômicos tendem a não preservar os tendões que ainda não estiverem unidos e compactados aos espinhos neurais. Quando não estão devidamente mineralizados, tendem a não serem preservados pelos processos tafonômicos. Também geralmente são descartados durante o processo de preparação dos esqueletos em coleções ornitológicas (ALVARENGA, 2017 – comunicação pessoal).

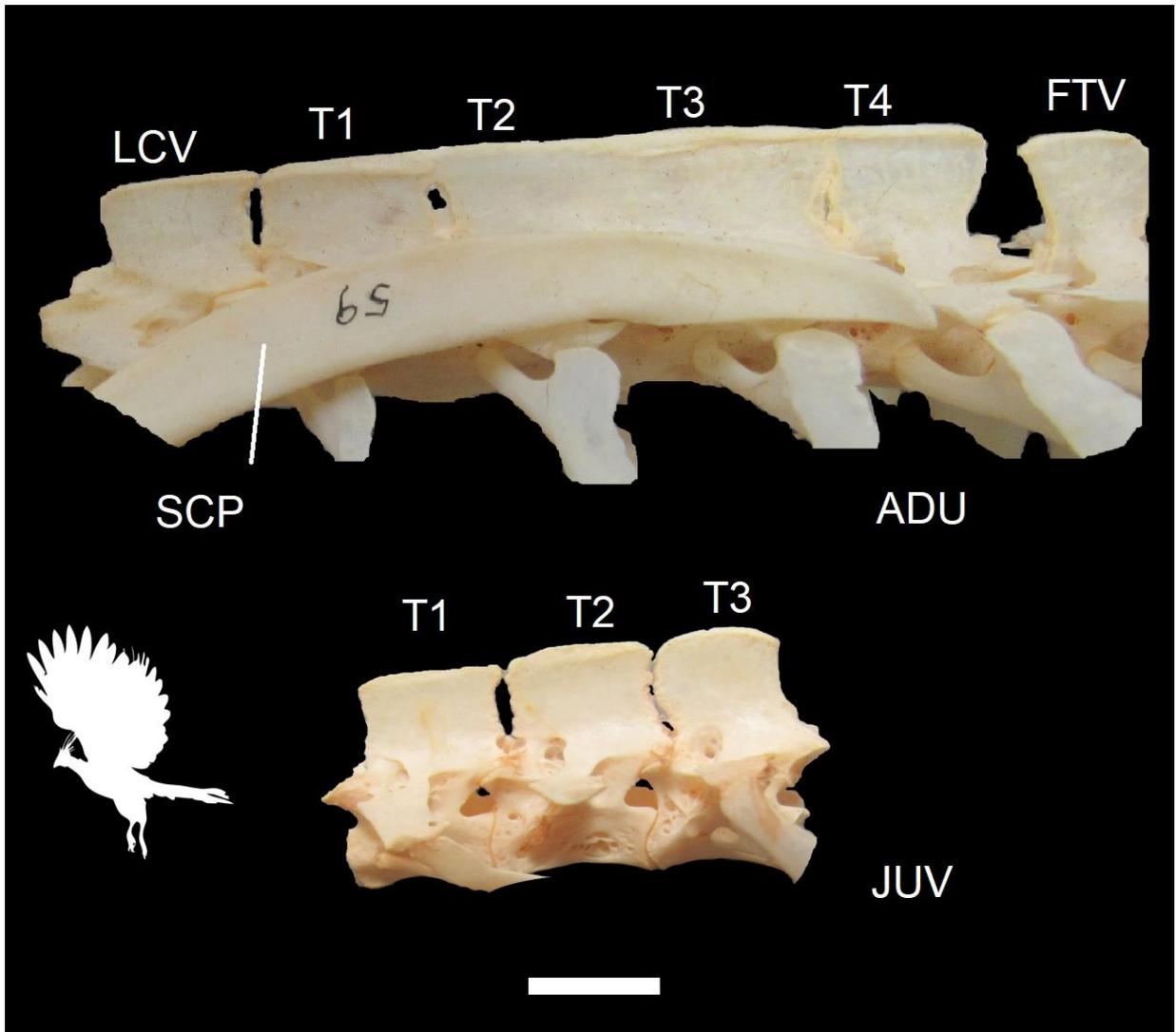
A partir de um segundo momento, quando os tendões formam um feixe engrossado e compacto sobre o topo dos espinhos neurais, começa um processo de ossificação a partir de pequenos centros, geralmente próximo ao topo destes espinhos, gradativamente se estendendo pela cartilagem interespinal. Geralmente

ocorre a união em um sentido dorso-ventral, como se fosse um movimento do tipo “zíper”. Esse padrão de união é mais visivelmente percebido em pterossauros, porém em algumas aves, a união se dá inicialmente em alguns pontos difusos ao longo dos processos espinhosos, como visto no juvenil de *Opisthocomus hoazin* MHNT 929 (Fig. 28). O espécime juvenil MHNT 929 não está ainda fusionado, mas apresenta pequenas projeções levemente ossificadas entre os espinhos neurais das três primeiras vértebras torácicas, indicando um provável início de união entre estes; já o espécime adulto MHNT E59, apresenta quatro espinhos neurais fusionados, com união completa entre a segunda e terceira notariais, parcial entre a terceira e quarta e entre a primeira e segunda notariais. Uma pequena projeção ossificada também ocorre entre os ápices dos espinhos da primeira notarial e da última cervical, indicando provável fusão, quando em idade mais avançada.

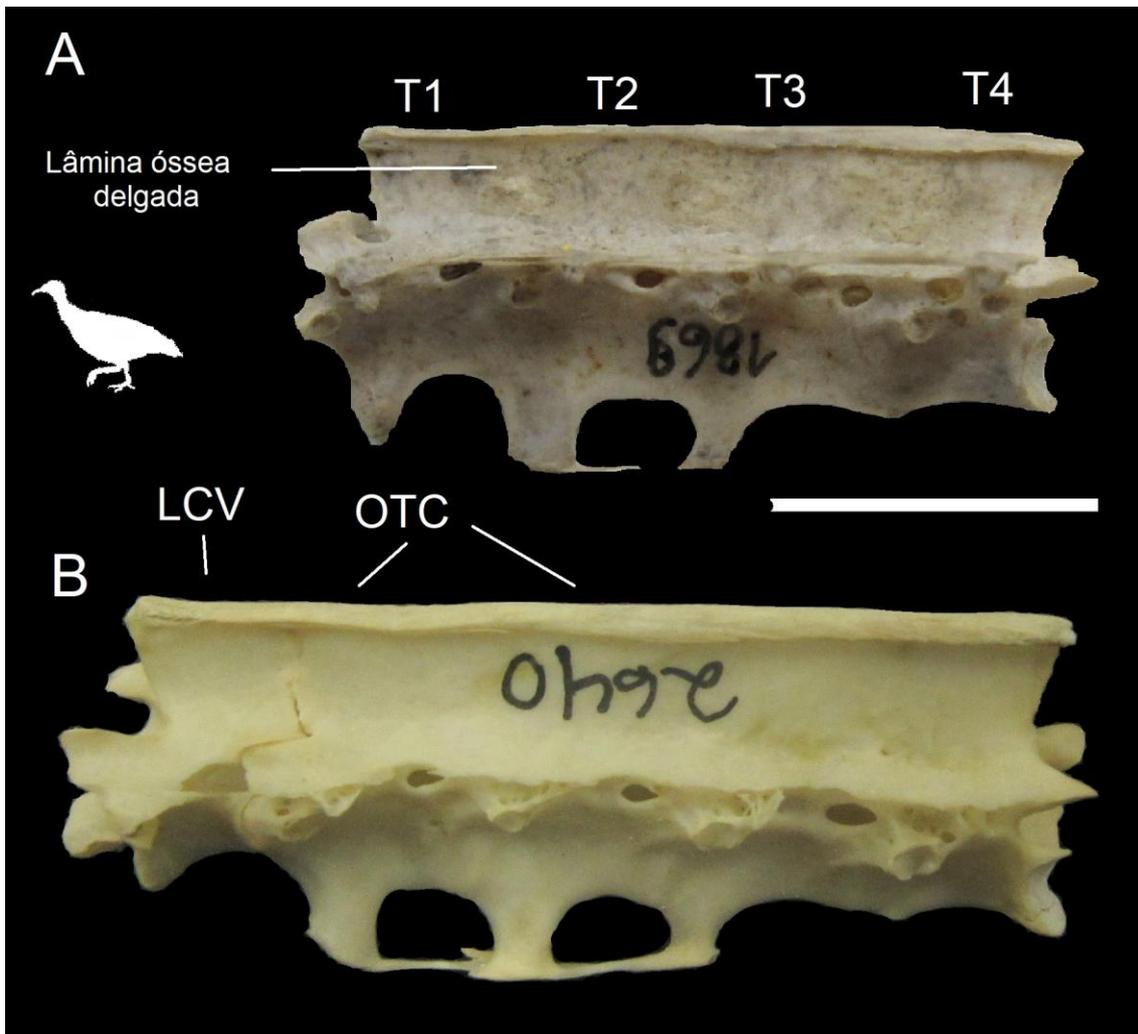
O fechamento começa primeiro geralmente entre as duas ou três primeiras dorsais (torácicas) e levemente mais tardio nas subseqüentes, até atingir o número de vértebras estipulado geneticamente para o notário em cada espécie (com algumas variações que fazem com que haja uma ou duas a mais unidas além do normal (STORER, 1982). A fusão neste sentido pode estar relacionada a algum mecanismo que recapitula a união entre esclerótomos subseqüentes através de suas metades cranial e caudal, que formavam uma estrutura única ainda na fase mesenquimal, durante o período embrionário (GILBERT & BARRESI, 2016).

Quando o processo de união dos espinhos está em curso no sentido crânio caudal, um pouco antes de atingir as últimas dorsais, começa a ossificação da primeira dorsal com a última “cervical dorsalizada” (C9 em pterossauros e variável em aves), que em muitos casos fusiona-se completamente com as demais após somente o notário ter atingido o limite de dorsais fusionadas. Essa situação pode ser observada em *Nothura maculosa* (Fig. 29), em dois espécimes que se apresentam em distintos estágios de desenvolvimento: o mais jovem com as quatro notariais fusionadas, mas ainda apresentando uma lâmina delgada óssea entre os espinhos neurais, o que torna possível distingui-los individualmente, enquanto que o outro mais maduro, já apresenta uma placa contínua, com tendões compactados e início de fusão com a última cervical. Em alguns Anseriformes e Gruiformes gruídeos, esses ligamentos nunca chegam a se compactar em uma estrutura única, ossificando em vários feixes afilados distintos, alguns se conectando com o sinsacro

enquanto que outros cruzam as laterais dos espinhos neurais apenas adentrando na musculatura costal (ALVARENGA, 2017, comunicação pessoal).



**Figura 28:** Comparativo entre um notário de *Opisthocomus hoazin* imaturo (MHNT 959, abaixo) e adulto (MNHT E59, acima). Note que no espécime juvenil ainda não apresenta vértebras fusionadas, porém já aparecem pequenos pontos de ossificação entre os espinhos neurais da segunda e terceira vértebra torácica. No adulto, a ossificação e fusão são avançadas, começando também pequenos pontos de contato com a última cervical. T = torácicas notariais, FTV = torácica livre, LCV = última cervical, SCP = escápula, ADU = espécime adulto, JUV = espécime juvenil. Silhueta de Phylopic. Escala = 10mm.



**Figura 29:** Notários de *Nothura maculosa*: em A, indivíduo jovem (MCP 1869), com quatro vértebras fusionadas, mas com uma lâmina óssea delgada entre os espinhos neurais, permitindo distinguir cada um deles. Em B, indivíduo com idade mais avançada mostrando uma placa espinhal completa, sem distinção entre os espinhos neurais e um feixe de tendões ossificados e compactados, formando uma espécie de crista, inclusive unindo a última cervical, que está semi-fusionada ao notário. T = torácicas notariais, OTC = tendões ossificados compactados, LCV = última cervical. Escala = 10mm.

Devido à boa qualidade na preservação, muitos espécimes fósseis de pterossauros coletados na Formação Niobrara, no Kansas e especialmente na Formação Romualdo, na Bacia do Araripe, é possível visualizar algumas das fases de desenvolvimento da fusão do notário. Os ligamentos ossificados podem ser vistos em *Ornithocheirae* e *Thalassodrominae*, e de forma bem conspícua em *Pteranodon*, no qual se agrupam e fundem-se para formar uma grande placa supraneural (BENNETT, 2001).

Em *Anhanguera santanae* AMNH 22555, Veldmeijer et al. (2009) afirmam que não ocorrem vértebras dorsais fundidas em um notário, porém quando observamos em maior detalhe, tais vértebras possuem aparência de um tipo de "pré-notário" imaturo, no qual ainda não começou a soldagem vertebral. A porção apical dos espinhos neurais apresenta suas margens anteriores e posteriores direcionadas no sentido da vértebra adjacente, deixando-as muito aproximadas, o que facilitaria uma posterior conexão através de ossificação dos tendões e de forma endocondral na cartilagem. Este espécime representaria um estágio juvenil, no qual os tendões que unem os espinhos ainda não estariam completamente ossificados. Nota-se na quinta vértebra que o espinho neural é alargado, fornecendo o espaço para a faceta de articulação com a escápula, indicando que caso o animal estivesse vivo por mais tempo, muito provavelmente formaria um notário, o que pode ter implicações filogenéticas, já que em muitas matrizes, a espécie possui caractere indicando ausência da estrutura.

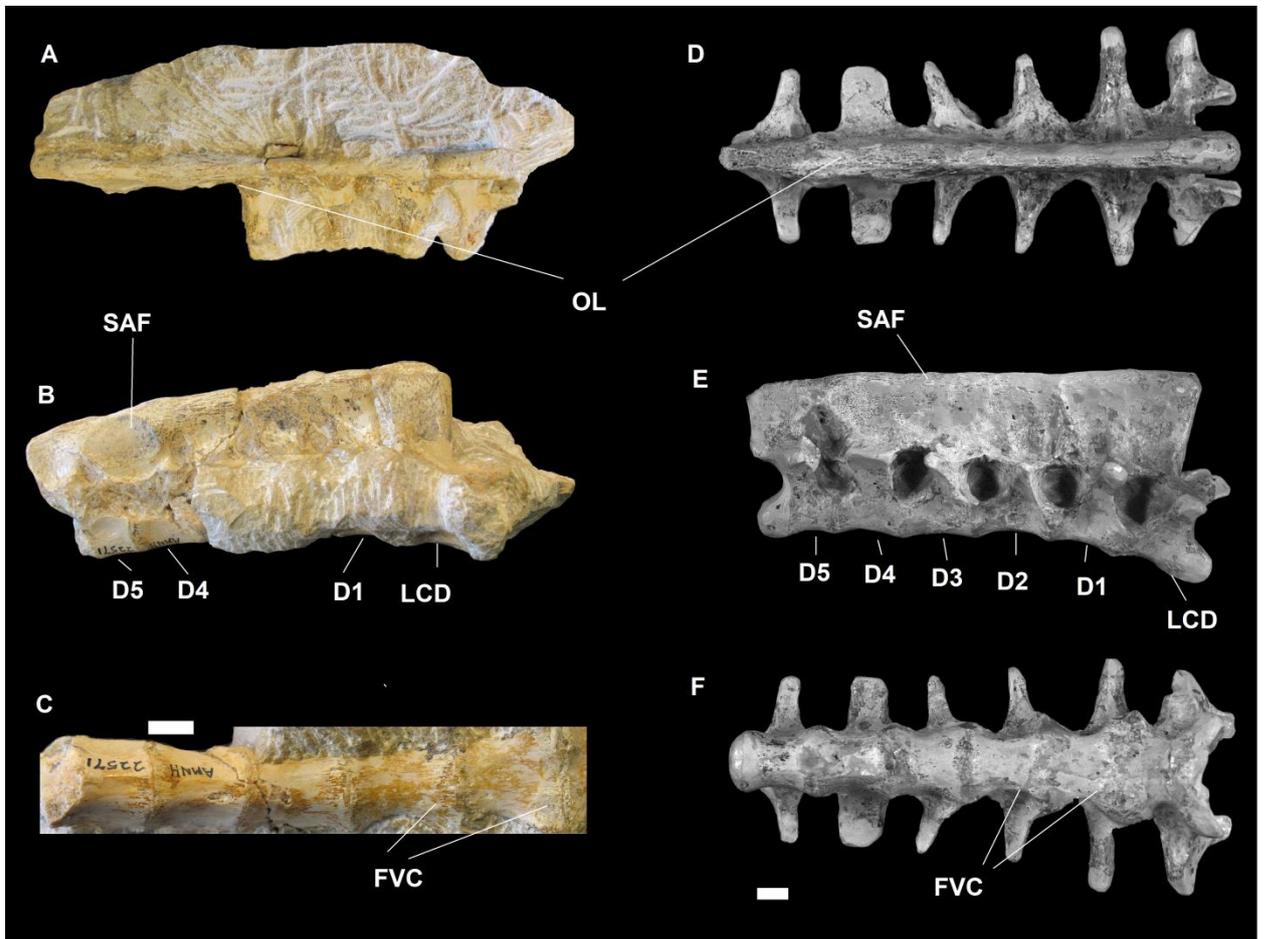
O mesmo caso ocorre com *Brasileodactylus* sp. BSP 1991 I27, cujas vértebras não estão fundidas, a não ser aparentemente pelo corpo vertebral entre a segunda e terceira notariais, porém é perceptível nas laterais do espinho neural da quinta notarial, a presença de superfície de articulação com a escápula, e, embora a quarta esteja ausente neste espécime, trata-se de uma indicação de formação inicial do notário.

No estágio seguinte, observamos a fusão dos espinhos neurais, entre a segunda e terceira e entre a quarta, quinta e sexta notariais em *Santanadactylus brasiliensis* V-201; nas quais, a fusão está mais acentuada entre a quarta e quinta (WELLNHOFER et al. 1983). Este espécime não apresenta os centros vertebrais preservados, mas a região dos espinhos neurais mostra a superfície de articulação

com a escápula bem definida, com a maior parte da faceta situada na lateral da quinta notarial.

Quando comparamos *S. brasiliensis* V-201 com *Tropeognathus mesembrinus* MN 6594-V (KELLNER et al. 2013), podemos verificar a clara semelhança no estágio em que se encontra o desenvolvimento do notário em ambos: união parcial entre os espinhos neurais da segunda e terceira notariais, ausência de união entre a terceira e a quarta, e, novamente uma fusão mais proeminente entre a quarta, quinta e sexta notariais, na zona da faceta escapular. A diferença é que a união dos espinhos desta zona em *T. mesembrinus* é mais avançada do que em *S. brasiliensis* e este último ainda apresenta a última cervical preservada. Elgin (2014) descreve o notário de *Anhanguera robustus* SMNK PAL 1133 e ao observar seu estado semi-fusionado, quando comparado com *A. spielbergi* RGM 401 880 (VELDMEIJER, 2003) (Fig. 30D,E e F), o autor sugere que a condição observada no primeiro é um estado juvenilizado em relação ao segundo, e que posteriormente *A. robustus* se desenvolveria em uma forma semelhante à *A. spielbergi* durante a ontogenia.

Em AMNH 22571 (Fig. 30 A, B e C), um provável Anhangueridae indet., podemos verificar a união entre todas as vértebras pela região apical dos espinhos (entre a segunda e a terceira, o espécime está fraturado, devido a quebra durante a preparação); a fusão ocorre entre mais da metade do comprimento da altura dos espinhos neurais nas cinco dorsais verdadeiras e começando no ápice entre estas e a última cervical dorsalizada (C9 ou primeira notarial), indicando uma fusão tardia com esta. Os tendões ossificados unidos são bem evidentes na região apical, especialmente sobre as últimas, e a faceta para articulação com a escápula ocupa a lateral da quinta e parte da sexta notarial.

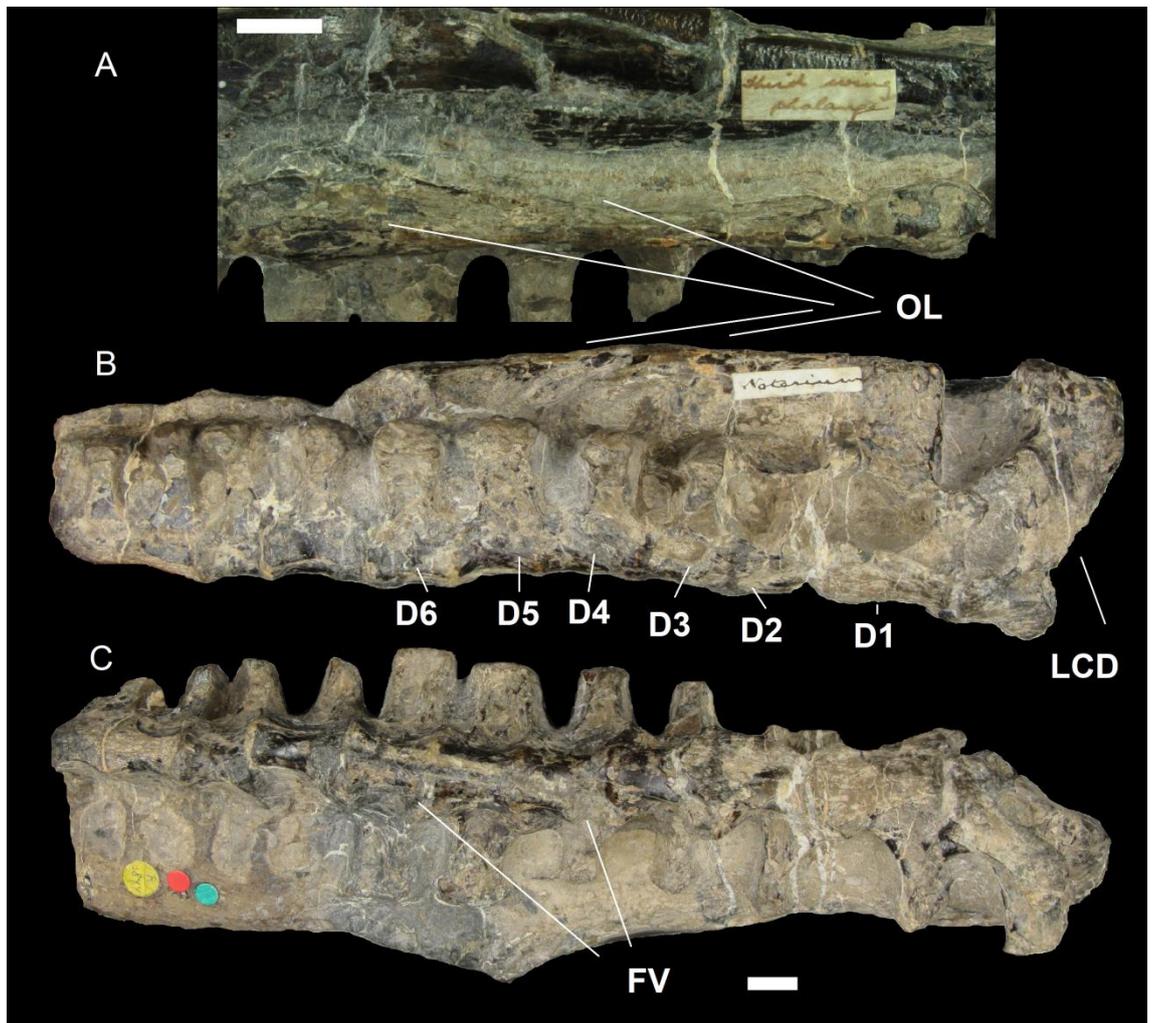


**Figura 30:** Notários de dois pterossauros anhanguerídeos em diferentes estágios ontogenéticos: AMNH 22571 nas vistas dorsal (A), lateral direita (B) e ventral (C); RGM 401 880 nas vistas dorsal (D), lateral direita (E) e ventral (F) (foto cortesia de André J. Veldmeijer e 'A. 't Hooft, Naturalis, Leiden). OL = tendões ossificados, SAF = superfície articular para a escápula, LCD = última cervical dorsalizada, FVC = centros vertebrais com fusão completa (sem linha de sutura), D = vértebras dorsais. Escala = 10mm.

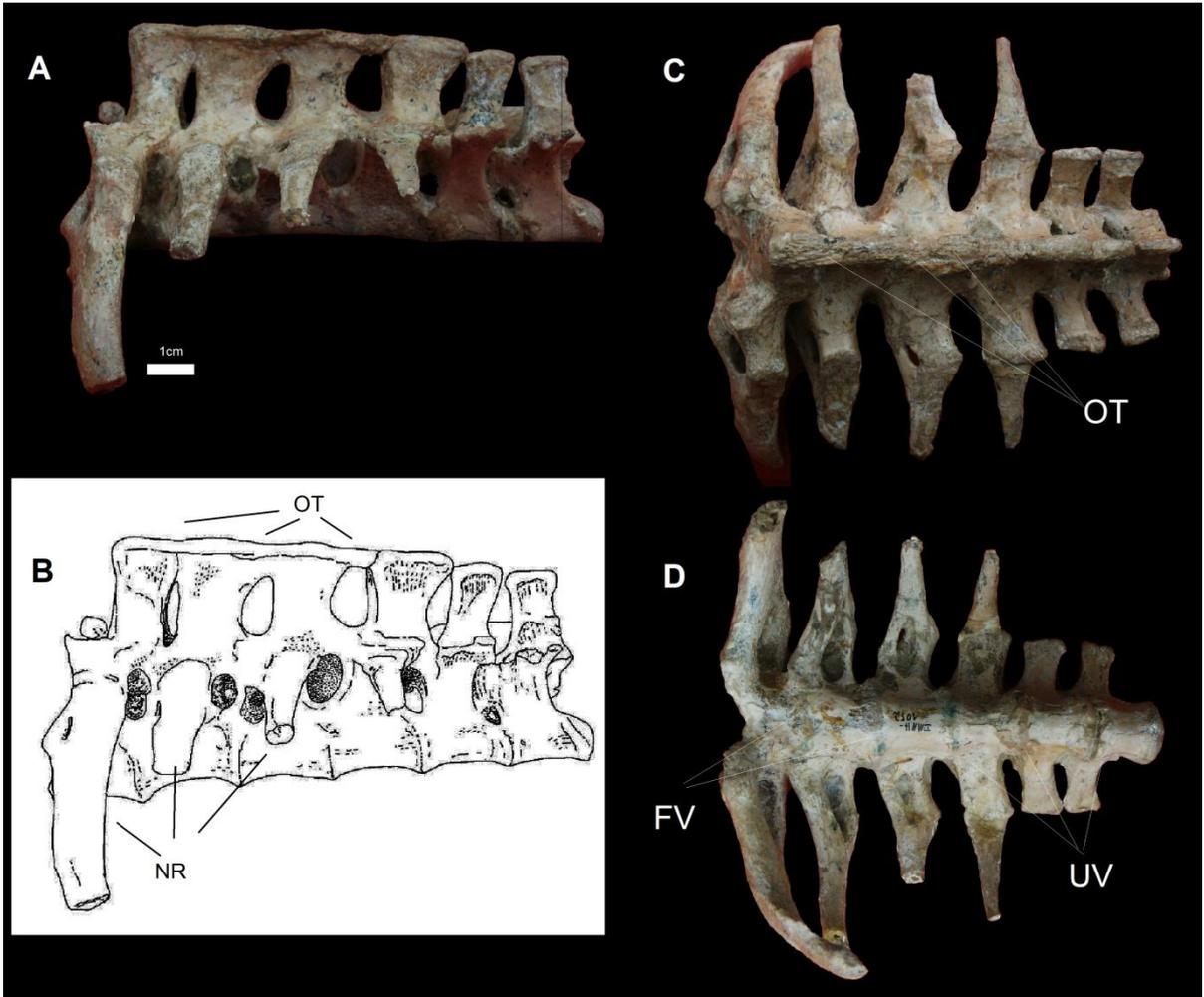
Em *Istiodactylus latidens* NHMUK PVR 3867 (Fig. 31: HOOLEY, 1913) apesar do tipo de preservação que dificulta um pouco a visualização das estruturas ontogenéticas, pode-se observar que todos os espinhos neurais estão firmemente unidos, à exceção da última cervical dorsalizada, que está um pouco deslocada para frente devido a condições tafonômicas. Tendões ossificados podem ser vistos por sobre o topo dos espinhos em todas as vértebras notariais unidas. Por fim, o estágio maduro, onde todos os espinhos neurais estão fusionados em uma estrutura única, incluindo a C9 como primeira notarial, com tendões completamente ossificados unindo as extremidades apicais dos processos espinhosos pode ser observado em *Anhanguera spielbergi* RGM 401 880 (VELDMEIJER, 2003) (Fig. 30D–F). A partir dessas análises e das observadas por Bennett (2001), pode-se traçar uma sequência crânio-caudal partindo geralmente da segunda vértebra notarial (primeira dorsal verdadeira ou D1) para a fusão dos centros vertebrais em Pteranodontia, com uma subsequente fusão do conjunto com a última cervical, porém ainda antes de ocorrer com as últimas notariais. A fusão dos espinhos pode ocorrer de forma independente do corpo vertebral, com a segunda e terceira notariais em um ponto e em outro a região de articulação com a escápula, que pode envolver a terceira-quarta-quinta, ou a quarta-quinta e sexta, conforme a espécie. Esse padrão provavelmente respeita a origem dos centros de ossificação endocondral (HOGG, 1980; STARK, 1992; HALL, 2015), regulados pela expressão de genes HOX (JAMES, 2009).

Nos Thalassodrominae, o notário de *Tupuxuara leonardii* IMCF 1052 (Fig. 32: KELLNER & HASEGAWA, 1993) encontra-se bem preservado, com seis vértebras unidas, evidenciando alguns padrões de fusão comuns aos Azhdarchoidea, como a ausência de placa supraneural para unir os espinhos neurais, com estes unidos somente por tendões ossificados em seus ápices. Este espécime apresenta tal união somente entre a primeira até a quarta notarial, com as duas últimas ainda livres. Entre a primeira e a segunda dorsal, a fusão ocorre em cerca de um terço dos processos espinhosos, com a porção aberta em forma delgada e alongada; entre a segunda e a terceira, a fusão ocupa cerca de 20% da área entre os espinhos e o espaço aberto é ovalado e entre a terceira e a quarta, a fusão está somente na porção distal dos espinhos, resultado em uma área aberta com forma retangular. Thalassodrominae indet. AMNH 22567 (AIRES et al. 2013) apresenta nas sete vértebras que o compõem, fusão na extremidade distal de todos os espinhos neurais

Já *T. leonardii* IMCF 1052 apresenta fusão somente entre as três primeiras notariais e apenas uma faixa delgada de tendões ossificados entre a terceira e a quarta, o que o torna visivelmente um estágio imaturo do anterior. Esse cenário contribui para a sugestão de que a fusão ocorre no sentido crânio-caudal e de forma independente nos centros e nos processos espinhosos. As últimas notariais de *Dsungaripterus weii* (YOUNG, 1964) apresentam morfologia semelhante, somente ocorrendo na região do terço final dos espinhos e nunca em toda a extensão como nos *Pteranodontia* maduros e no *Azhdarchidae* Indet. MCNA 8563 (ASTIBIA et al. 1991).



**Figura 31:** Notário de *Istiodactylus latidens* NHMUK PVR 3867 nas vistas A) dorsal (A), lateral direita (B) e ventral (C). D = vértebras dorsais, LCD = última cervical dorsalizada, OL = tendões ossificados, FV = centros vertebrais fusionados. Escala = 10 mm



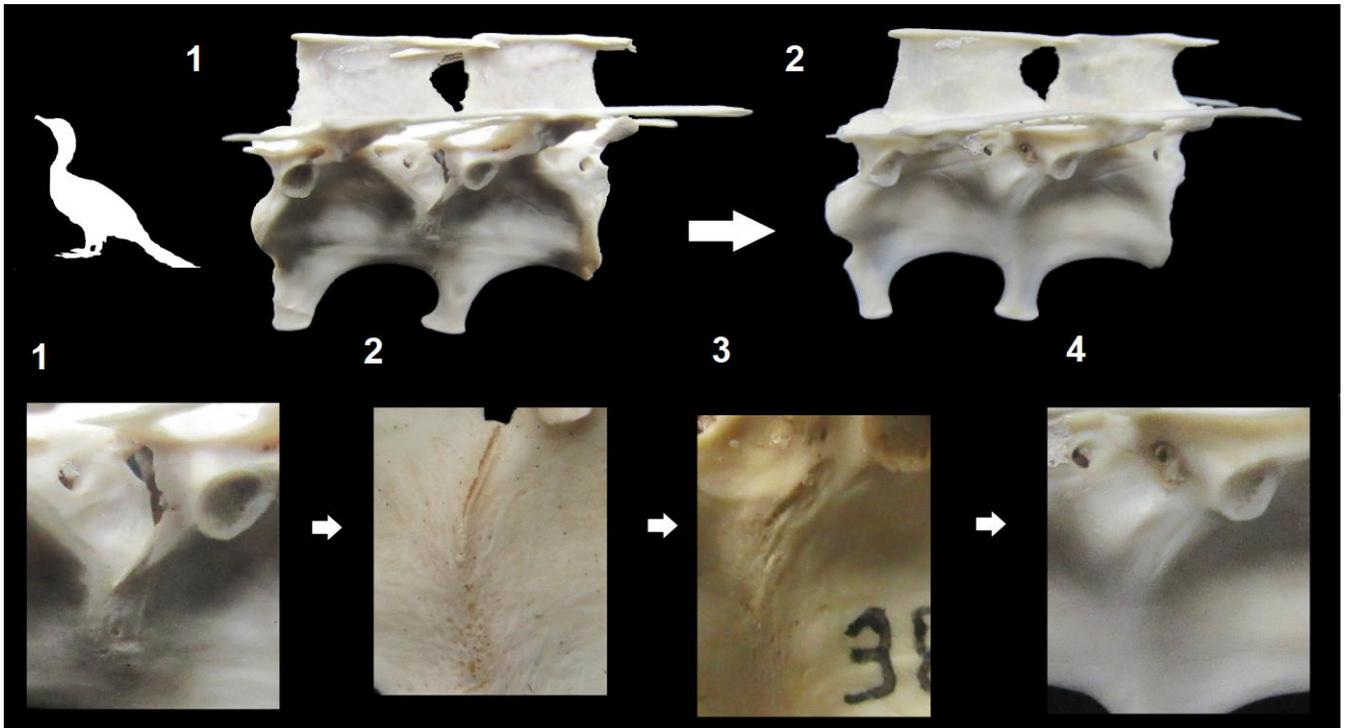
**Figura 32:** Notário de um juvenil de *Tupuxuara leonardii* IMCF 1052 nas vistas lateral esquerda (A e B), dorsal (C) e ventral (D). OT = tendões ossificados, FV = centros vertebrais fusionados. UV = vértebras notariais não fusionadas, NR = costelas notariais. Desenho de Luciano Vidal; fotos cortesia de André J. Veldmeijer. Escala = 10 mm

## O processo de fusão nos centros vertebrais

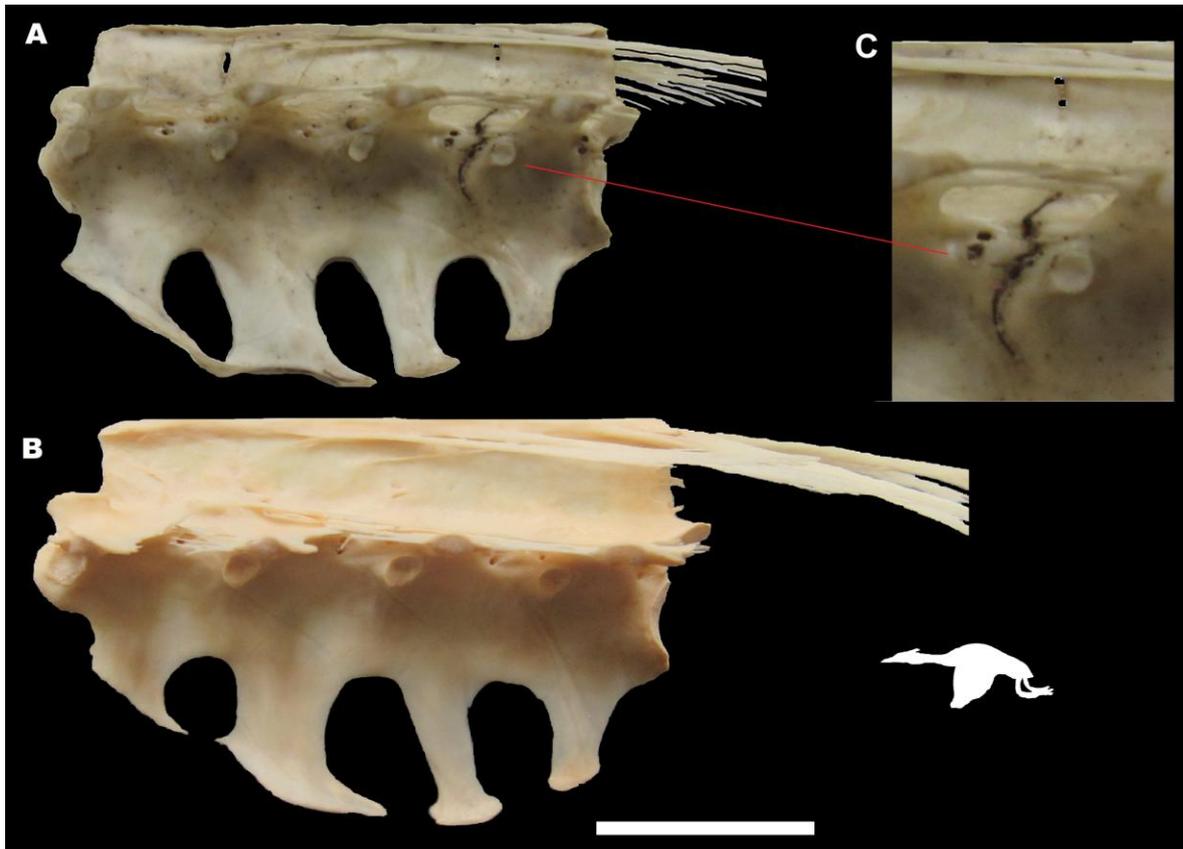
Os centros (ou corpos) vertebrais começam a se unir de forma quase independente dos espinhos, e na maioria dos grupos com início da fusão um pouco depois destes, mas obedecendo a mesma regra: inicia-se nas duas primeiras dorsais verdadeiras, se estende até as últimas notariais, terminando com a fusão da última cervical. Considerando-se cada instância de fusão entre dois corpos vertebrais, o processo começa na porção ventral da cartilagem intervertebral e se direciona em sentido dorsal e do centro para a periferia. Forma-se primeiramente uma linha de sutura e depois ocorre uma ossificação completa, deixando todos os centros das vértebras notariais como uma estrutura tubular ou achatada latero-lateralmente, única e contínua. Existe uma patologia na coluna vertebral de alguns animais, incluindo humanos, denominada “osteochondrite”, na qual ocorre fusão anômala entre os centros vertebrais torácicos; e produzindo a obliteração de estruturas no mesmo sentido (ventro-dorsal) que ocorre no notário, durante a fase de maturação esquelética, entre a adolescência e a idade adulta (BUTLER, 1971) Isso sugere que os mesmos genes HOX que são utilizados para formar o notário, sofrem algum erro de codificação nestes casos.

Observamos uma sequência de fusão neste sentido entre as duas únicas vértebras notariais em indivíduos de várias idades de *Phalacrocorax brasilianus* (Fig. 33) (espécimes MHNT 357, MCP 0925, MCP 3836, MCP 1051, MCP 1539 e MCP 01435) e na última vértebra notarial de *Podiceps major* (MCP 0600, MCP 1834, MCP 2871 e MHNT 1339) (Fig. 34). É bem clara a predominância do início da fusão das vértebras sempre entre a primeira e a segunda dorsais verdadeiras (ou torácicas) e, caso a formação do notário não prossiga nas vértebras subsequentes, permanecem somente estas duas unidas. Tal condição pode ser verificada nos pterossauros *Germanodactylus* (VIDOVIC & MARTILL, 2014) e *Nyctosaurus gracilis* FHSM 2148 (WILISTON, 1903); nas aves da família Phalacrocoracidae (STORER, 1982) e em muitas espécies de Passeriformes (JAMES, 2009). Em *Brasileodactylus* sp. BSP 1991 I27 que apresenta somente a segunda e terceira dorsais fusionadas pelo centro e pelas zigapófises, é mais um indicativo que a fusão começa entre as duas primeiras dorsais verdadeiras, de forma semelhante ao que acontece em *G. gallus* (Fig. 27: HOGG, 1980, 1982). Efetivamente, não são encontrados exemplos de pterossauros e aves onde a sutura esteja parcialmente preservada na região ventral,

com fusão dorsal. Sempre que essa fusão parcial está presente, ela se dá em posição ventral a da sutura remanescente.



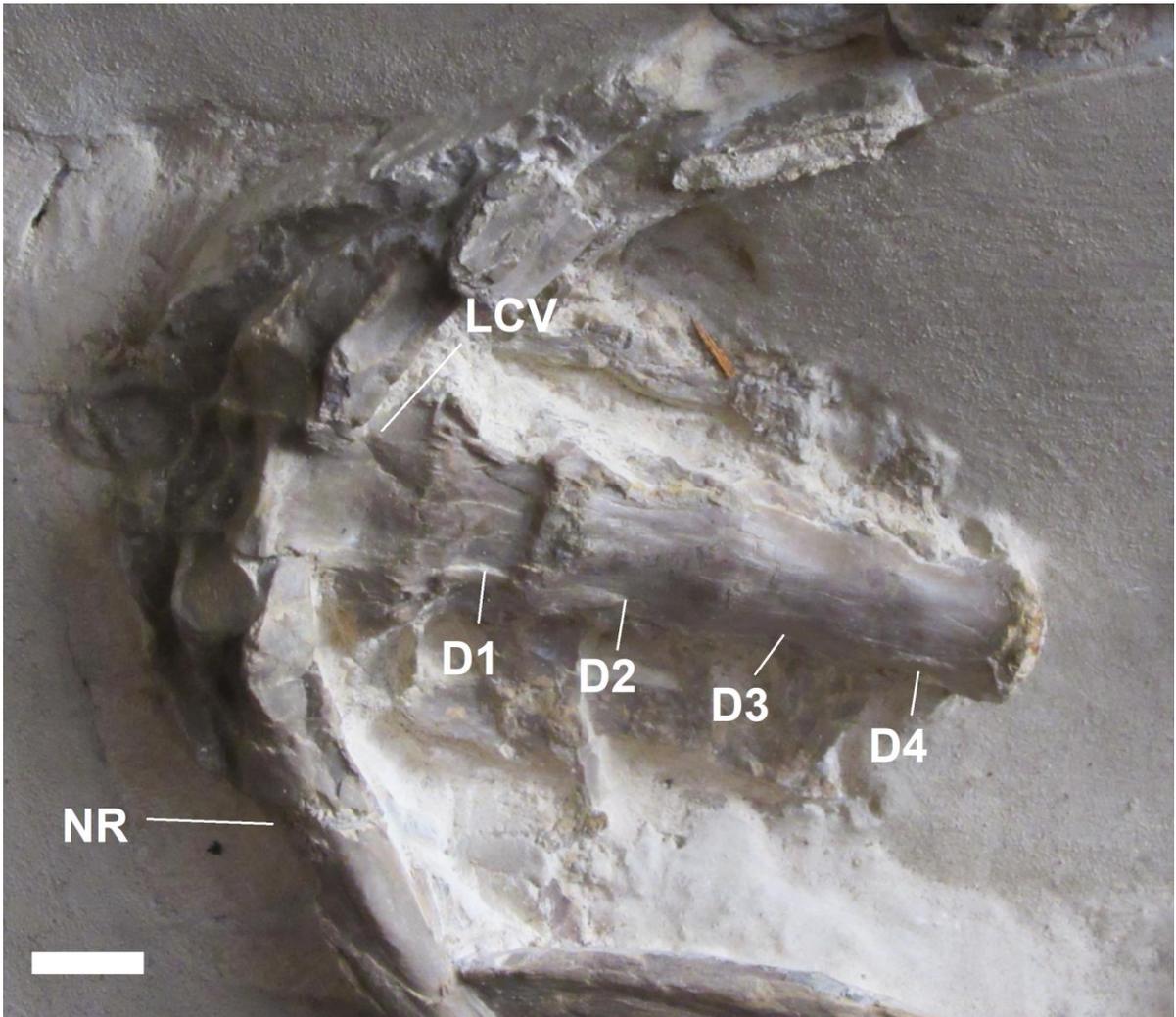
**Figura 33:** Sequencia de fusão do centro vertebral em *Phalacrocorax brasilianus* (Suliformes). Abaixo como ocorre a soldagem no sentido ventro-dorsal do centro vertebral mostrado através de uma sequencia ontogenético com quatro espécimes. Da esquerda para direita: MCP 1539 (1), MHNT 0823 (2), MCP 3836 (3) e MCP 01435 (4). Acima, o notário de MCP 1539 (1) e MCP 01435 (4).



**Figura 34:** Comparativo entre o notário de *Podiceps major* (Podicipediformes): Em A, indivíduo imaturo (MCP 2971) e em B, indivíduo maduro (MHNT 1339). Em C, detalhe dos últimos centros do notário sem fusão completa no imaturo. Nota-se também a fusão incompleta nos espinhos neurais deste. Escala = 10 mm.

Nos pterossauros, os centros vertebrais do notário também se fusionam em momentos diferentes do que os espinhos neurais, geralmente com um pouco de atraso em relação a estes, como por exemplo em *I. latidens* NHMUK PVR 3867, AMNH 22571 e *A. spielbergi* RGM 401 880 (Figs. 30 e 31). Nestes exemplares, onde a placa dorsal está quase completamente formada, os corpos vertebrais estão soldados completamente somente até a terceira e quarta notariais, com as posteriores mantendo a linha de sutura visível. *Pteranodon* sp NHMUK R 3299 (Fig. 35) preserva apenas cinco vértebras fusionadas em vista ventral, com todos os centros completamente unidos, principalmente entre a terceira, quarta e quinta notariais, sem qualquer marca de sutura. Essa condição pode ser mais uma evidência para o processo de fusão ser mais acentuado ou ocorrer primeiramente na zona medial do notário, isto é, entre a primeira e a segunda ou entre a segunda e terceira notariais.

Em *T. leonardii* IMCF 1052 (Fig. 32), as costelas notariais estão bem preservadas na região proximal, evidenciando a articulação dos processos transversos até pelo menos a quarta dorsal, porém sem formar nenhuma placa fusionada entre elas. Quando comparado com o *Thalassodrominae* indet. AMNH 22567 (AIRES et al. 2013), o notário de *T. leonardii* é visivelmente um estágio mais imaturo deste, que apresenta, nas sete vértebras que o compõem, fusão entre todos os centros vertebrais e na extremidade distal de todos os espinhos neurais.



**Figura 35:** Notário de *Pteranodon* sp. NHMUK R 3299 semi-adulto em vista ventral: os centros vertebrais estão completamente fusionados na região ventral e não são vistas linhas de sutura em D2–D4. LCV = última cervical dorsalizada, D = vértebras dorsais, NR = costela notarial. Escala = 10 mm

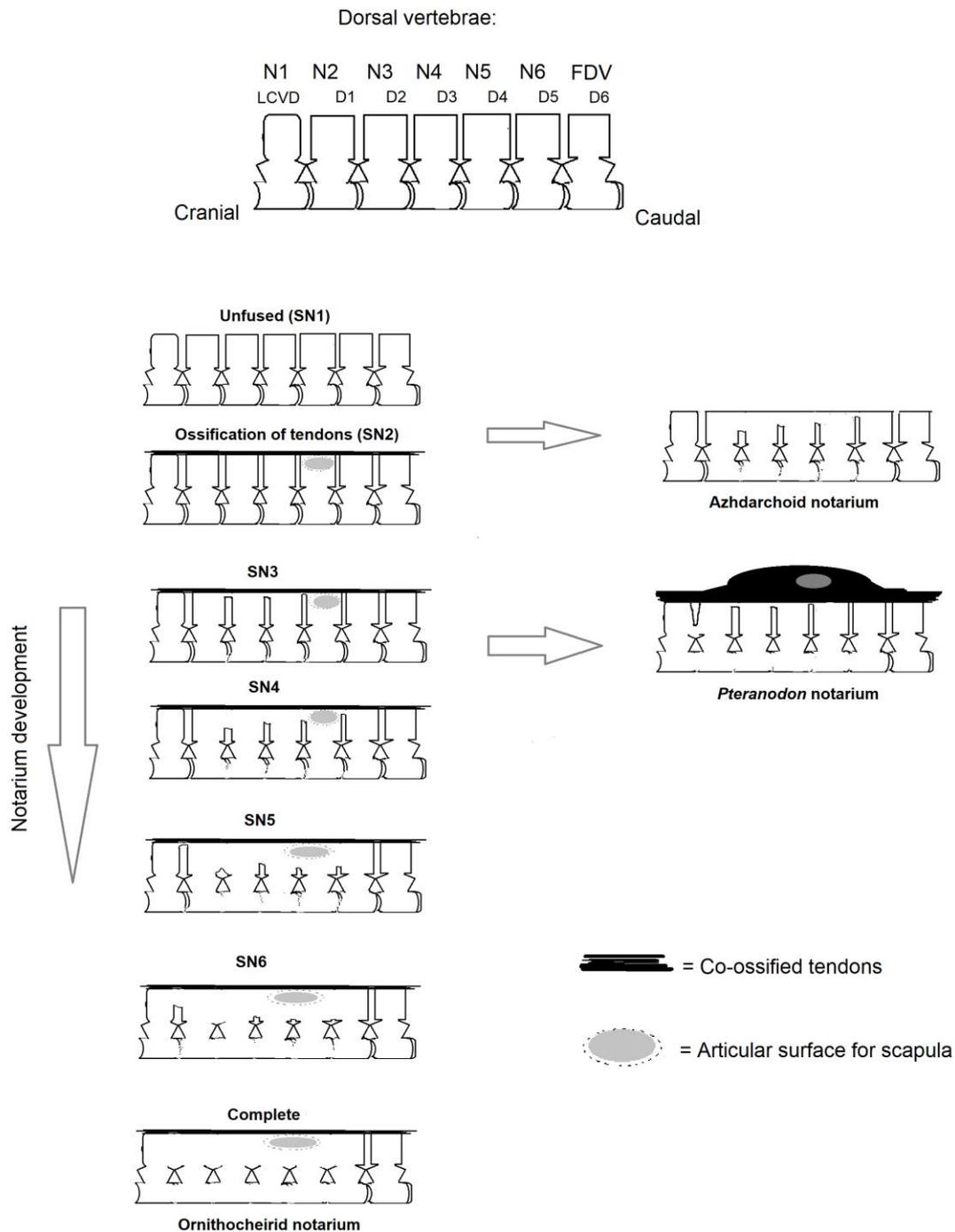
A partir das observações morfológicas realizadas, de forma direta e na bibliografia, foi compilada uma tabela (Tabela 6) mostrando a obliteração entre as vértebras que compõem a coluna dorsal preservada nos Pterosauria, em quais locais ocorrem as fusões notariais e em qual sequência ontogenética o registro fóssil disponibiliza. Na grande maioria dos casos que se pode verificar, especialmente no gênero *Pteranodon* e em *Ornithocheirae* que as três primeiras dorsais verdadeiras (D1, D2 e D3) sempre fusionam antes que as demais, com a segunda e terceira fusionando antes somente em *Brasileodactylus*. Podemos notar que a formação do notário ocorre de forma semelhante tanto nos Pterosauria quanto nas Aves, obedecendo a uma sequência de fusão que começa geralmente entre os espinhos neurais das duas primeiras dorsais verdadeiras, seguindo nas vértebras subjacentes tanto nos espinhos quanto entre os corpos vertebrais até completar o número total de vértebras unidas estabelecido para a espécie (Fig. 36). Quando próximo de completar a fusão entre as últimas dorsais notariais, a ossificação se estende também para a última cervical dorsalizada, formando o notário completo do indivíduo adulto. A união dos espinhos neurais se dá geralmente partindo da região apical após a ossificação dos ligamentos, que se compactam em uma faixa contínua unindo o ápice do notário. Porém em algumas espécies de aves, o processo se inicia de forma mais difusa em vários pontos ao longo do processo espinhoso, no interior da cartilagem interspinal. Os centros vertebrais também obedecem a ordem crânio-caudal, unindo-se a partir da ossificação da cartilagem intervertebral no sentido ventro-dorsal (Fig. 36). Podemos exemplificar através do seguinte esquema seqüencial (onde N = vértebra notarial; “+” = fusão incompleta, com linha de sutura aparente e “-“ = fusão completa, sem linha de sutura aparente):

(a)  $N_2+N_3$ ; b)  $N_2-N_3+N_4$ ; c)  $N_2-N_4+N_x$ ; d)  $N_1+N_2-N_x$ ; e)  $N_1-N_x$  (Fig. 36)

Considerando este esquema, (a) representa as fases SN1 e SN2 da figura 36; (b) representa SN3; (c) representa SN4; (d) representa SN5 e (e) representa SN6. A fusão dos tendões não é representada na fórmula.

**Tabela 6:** Tipos de fusão na coluna vertebral dorsal em Pterosauria a partir de análise direta e dados da literatura. Fórmula: C = cervicais, Dorsais - D1,D2 = sem fusão entre as vértebras; D1+D2 = fusão parcial (sutura aparente); D1-D2 = fusão completa. Em vermelho as vértebras que formam o notário e em azul as que estão fusionadas com o sinsacro (S).

| Taxon                               | Espécime               | Fórmula para coluna vertebral preservada                         | Centros fusionados | Espinhos neurais | Referência                              |
|-------------------------------------|------------------------|--|--------------------|------------------|---|
| <i>Ardeadactylus longicollum</i>    | SMNS 56603             | C9, <b>D1-D2-D3</b> , <b>D4-D5-D6-D7</b> , D8                    | 5                  | Fusionados       | Plieninger (1907), este estudo          |
| <i>Germanodactylus cristatus</i>    | BSP1892 IV1            | <b>D1-D2-D3</b>  | 3                  | ?                | Vidovic & Martill (2017)                |
| <i>Nyctosaurus gracilis</i>         | FHSM 2148              | <b>D1-D2</b>   | 2                  | ?                | Williston (1903)                        |
| <i>Muzquizopteryx coahuilensis</i>  | IGM 8621               | <b>C9-D1-D2-D3-D4-D5</b> , D6, D7, D8, D9, D10, D11, S           | 6?                 | Fusionados       | Frey <i>et al.</i> (2006)               |
| Nyctosauridae indet                 | KJ2                    | <b>D1-D2-D3-D4-D5</b> , D6, D7                                   | 5                  | Fusionados       | Bennett (2003b)                         |
| Nyctosauridae indet                 | FMNH P 25026           | <b>D1-D2-D3</b> , D4, D5   | 3                  | ?                | Williston (1903)                        |
| Nyctosauridae indet                 | CM 11422               | D1, D2, D3, D4, D5, D6, D7                                       | 0                  | ?                | Bennett (2003b)                         |
| Nyctosauridae indet                 | YPM 2527               | D1, D2, D3, D4, D5, D6, D7                                       | 0                  | Fusionados       | Bennett (2001)                          |
| <i>Pteranodon</i> sp                | KJVP 16487             | <b>D1-D2-D3-D4-D5-D6</b> , D7, D8, D9                            | 6                  | Fusionados       | Bennett (2001)                          |
| <i>Pteranodon</i> sp                | UALVP 24238            | <b>D1-D2-D3-D4-D5</b> , D6, D7, D8, D9, <b>D10-D11-D12-S</b>     | 4                  | ?                | Bennett (2001)                          |
| <i>Pteranodon</i> sp                | YPM 2692               | <b>D1-D2-D3-D4-D5-D6</b> , <b>D7-D8</b> , D9                     | 8                  | Fusionados       | Bennett (2001)                          |
| <i>Pteranodon</i> sp                | UNSM 50036             | <b>D1-D2-D3-D4-D5-D6-D7</b> , D8, D9, <b>D10-D11-D12-S</b>       | 5                  | ?                | Bennett (2001)                          |
| <i>Pteranodon</i> sp                | UNSM 50128             | <b>D1-D2-D3-D4</b> , D5, D6, D7, D8, D9, D10, D11                | 4                  | ?                | Bennett (2001)                          |
| <i>Pteranodon</i> sp                | NHM R2931              | <b>D1-D2-D3-D4-D5+D6</b>   | 5                  | ?                | Eaton (1910) Bennett (2001)             |
| <i>Pteranodon</i> sp                | NHM R3299              | <b>D1+D2+D3-D5</b>   | 3                  | inside matrix    | Este estudo                             |
| <i>Pteranodon</i> sp                | YPM 2699               | <b>D1-D2-D3-D4-D5</b>  | 5                  | ?                | Bennett (2001)                          |
| <i>Istiodactylus latidens</i>       | NHMUK 3877             | C9, <b>D1-D2-D3-D4-D5-D6</b> , D7, D8, D9                        | 5-6                | Fusionados       | Este estudo                             |
| <i>Istiodactylus sinensis</i>       | NGMC 99-07-011         | <b>D1-D2-D3-D4-D5</b> , D6, D7                                   | 5                  | ?                | Andres & Ji (2006)                      |
| <i>Nurhachius ignaciobritoi</i>     | IVPP V-13288           | <b>D1-D2-D3-D4-D5-D6</b> , <b>D7-D8</b> , D9, D10, D11           | ?                  | Fusionados       | Wang <i>et al.</i> (2005)               |
| <i>Zhenyuanopterus longirostris</i> | GLGMV 0001             | <b>D1-D2-D3</b> , D4, D5, D6, D7, D8, D9, D10, D11, D12          | 3                  | Fusionados       | Lü (2010)                               |
| <i>Arthuradactylus conandoylei</i>  | SMNK PAL 1132          | <b>D1-D2-D3-D4-D5</b> , D6, D7, D8, D9, <b>D10-D11-D12-S</b>     | 5                  | Fusionados       | Frey & Martill (1994)                   |
| <i>Barbosania gracilirostris</i>    | MNHS/00/85             | <b>D2-D3-D4-D5</b>   | 4                  | Fusionados       | Elgin & Frey (2011)                     |
| <i>Santanadactylus brasiliensis</i> | V-201                  | C9, <b>D1-D2-D3-D4-D5</b> , D6, D7, D8, D9, D10                  | ?                  | Fusionados       | Wellnhofer <i>et al.</i> (1983)         |
| <i>Brasileodactylus</i> sp          | BSP 1991 I 27          | C9, D1, <b>D2-D3</b> , D4, D5, D6, D7, D8, D9, D10               | 2                  | ?                | Veldmeijer <i>et al.</i> (2009)         |
| <i>Tropeognathus mesembrinus</i>    | MN 6594-V              | C8, <b>D1-D2-D3-D4-D5</b> , D6, D7, D8, D9, D10, D11, D12        | 5                  | Fusionados       | Kellner <i>et al.</i> (2013)            |
| <i>Anhanguera spielbergi</i>        | RGM 401 880            | C7, C8, <b>C9-D1-D2-D3-D4-D5</b> , D6, D7, D8, D9, D10, D11, D12 | 6                  | Fusionados       | Veldmeijer (2003)                       |
| <i>Anhanguera robustus</i>          | SMNK PAL 1133          | C8, <b>C9+D1-D2-D3-D4-D5</b> , D6, D7, D8?                       | 4                  | Fusionados       | Elgin (2014)                            |
| Anhangueridae indet.                | AMNH 22571             | <b>C9-D1-D2-D3-D4-D5</b>   | 5                  | Fusionados       | Este estudo                             |
| <i>Ornithocheirus</i> sp            | ?????                  | <b>D3-D4-D5</b>  | 0                  | Fusionados       | Seeley (1901)                           |
| <i>Noriopterus complicitens</i>     | GIN 125/1010           | <b>D1-D2-D3-D4-D5?</b>   | 5?                 | Fusionados       | Lü <i>et al.</i> (2009a)                |
| <i>Noriopterus complicitens</i>     | IVPP 4059              | <b>Dx-Dy?</b>  | 2                  | ?                | Hone <i>et al.</i> (2017)               |
| <i>Dsunganpteropus weii</i>         | V 2777                 | <b>D5-D6-D7</b> , D8, D9, D10, D11, S                            | 3                  | Fusionados       | Young (1964)                            |
| <i>Chaoyangopterus zhangii</i>      | IVPP V-13397           | <b>Dx-Dy?</b>  | ?                  | Fusionados?      | Wang & Zhou (2003)                      |
| Tapejaridae indet.                  | MN 6588-V              | C9, <b>D1-D2-D3-D4</b> , D5, D6, D7, D8, D9, <b>D10-D11-S</b>    | 4                  | Fusionados       | Sayão & Kellner (2006)                  |
| <i>Tupuxuara leonardii</i>          | IMCF 1052              | C9, <b>D1-D2-D3-D4</b> , D5, D6                                  | 4                  | Fusionados       | Kellner & Hasegawa (1993)               |
| Thalassodrominae indet.             | AMNH 22567             | C7, C8, C9, <b>D1-D2-D3-D4-D5-D6-D7</b>                          | 5                  | Fusionados       | Aires <i>et al.</i> (2013)              |
| <i>Bennettazhia oregonensis</i>     | USNM 11925 (Cast AMNH) | <b>D5-D6?</b>  | 2                  | ?                | Gilmore (1928), este estudo             |
| <i>Azhdarcho lancicollis</i>        | ZIN PH 153/44          | <b>Dx-Dy-Dz?</b>   | 3                  | ?                | Averianov (2010)                        |
| <i>Azhdarcho lancicollis</i>        | ZIN PH 6/44            | <b>D5-D6?</b>  | 2                  | ?                | Averianov (2010)                        |
| <i>Azhdarcho lancicollis</i>        | CCMGE 7/11915          | <b>D1-D2-D3?</b>   | 3                  | ?                | Averianov (2010)                        |
| <i>Zhejiangopterus linhaiensis</i>  | M1325                  | <b>D1-D2-D3-D4-D5-D6</b> , D7, D8, D9, D10, D11, D12             | 6                  | ?                | Cai & Wei (1994)                        |
| <i>Zhejiangopterus linhaiensis</i>  | M1328                  | C7, <b>D1-D2-D3-D4-D5-D6</b> , D7, D8, D9, D10, D11, D12, S      | 6                  | ?                | Cai & Wei (1994)                        |
| <i>Volgadraco bogolubovi</i>        | SGU 49/104a            | <b>D3-D4-D5-D6?</b>  | 4                  | ?                | Averianov <i>et al.</i> (2008)          |
| Azhdarchidae indet.                 | RBCM.EH.2009.019.001   | <b>Dx-Dy-Dz?</b>   | 3                  | Fusionados       | Martin-Silverstone <i>et al.</i> (2016) |
| Azhdarchidae indet.                 | MCNA 8563              | <b>Dx-Dy-Dz?</b>   | 3                  | Fusionados       | Astibia <i>et al.</i> (1991)            |
| <i>Hatzegopteryx thambema</i>       | FG GUB R 1083          | ?????  | ?                  | ?                | Vremir <i>et al.</i> (2011)             |
| <i>Quetzalcoatlus northropi</i>     | ?????                  | ?????  | ?                  | ?                | Kellner (2003)                          |



**Figura 36:** Diagrama mostrando como ocorre a fusão do notário em pterossauros baseando-se nos estágios encontrados nos fósseis e em comparativos com aves. N = vértebra notarial, FDV = vértebra dorsal livre, LCVD = última vértebra cervical-dorsalizada, D = vértebra dorsal, SN = “estágio notário” (veja texto).

A partir deste quadro, foi construída uma sequência hipotética da formação do notário (SN ou “estágio notário”) em Pterosauria baseado no que há disponível no registro fóssilífero e em esqueletos de aves atuais (Fig. 36):

SN1 – Notário não fusionado, quando as vértebras não estão co-ossificadas em nenhum sítio, porém estão muito próximas, unidas por tendões ricos em colágeno, especialmente entre os espinhos neurais e nas suas laterais e entre os processos transversos (Fig. 36). Ocorre em juvenis de espécies que apresentam notário na fase adulta, e em alguns grupos de aves que não chegam a formar a estrutura, como em alguns Anseriformes, Procelariiformes, Charadriiformes, Cathartiformes e alguns Passeriformes (Cap. 2). Entre os fósseis, *Anhanguera santanae* AMNH 22555 aparenta se enquadrar nesse ponto.

SN2 – Início da co-ossificação dos tendões (Fig. 36), que estão unidos em um largo feixe em linha reta no topo dos espinhos neurais, ancorando e servindo de base para uma posterior fusão dos processos espinhais; podem ocorrer também nas laterais destes e sobre os processos transversos em algumas espécies de aves; muito comum em Anseriformes e Gruiformes gruídeos (Cap. 2), o que sugere que muitos que perderam o notário, estacionam neste estágio. A ossificação dos tendões epineurais sempre precede a fusão notarial das vértebras, mas nem sempre é o fator que a causa, portanto é independente em seu surgimento da posterior formação do notário. Nos pterossauros Pteranodontidae, esses tendões estão em maior número. Surge a faceta de articulação com a escápula nas laterais da quarta vértebra dorsal (quinta notarial) em Ornithocheiroidea e formas relacionadas: *Brasileodactylus* sp BSP 1991 I27 aparenta estar no intervalo entre este estágio e o subsequente (Fig. 37).

SN3 - Início da fusão no corpo vertebral e no topo dos espinhos neurais em maior escala entre a primeira e segunda dorsal e menor escala entre a terceira e quarta, últimas dorsais ainda apresentam ossificação (Fig. 36). Pode ocorrer em diferentes velocidades, em algumas espécies com mais rapidez nos processos espinhosos e em outras nos corpos vertebrais, mas geralmente não sincronizada. *Tupuxuara leonardii* IMCF 1052 encontra-se nessa fase (Fig. 32 e 36).

SN4 – A ossificação avança nos espinhos neurais em todas as dorsais verdadeiras que formam o notário (número total é variável nas espécies); existe uma predominância, especialmente em Pterosauria de a fusão percorrer o sentido crânio caudal dos espinhos, com mais avanço nas primeiras (Fig. 36). Em Ornithocheiroidea, observa-se mais ossificação entre as duas primeiras e entre a terceira, quarta e quinta, exatamente na zona da faceta de articulação e menos entre a segunda e terceira dorsais. Os centros vertebrais estão bem avançados na fusão. *Santanadactylus brasiliensis* V-201, *Dsungaripterus weii* V-2777 e *Thalassdrominae* AMNH 22567, podem representar esta etapa (Fig. 36).

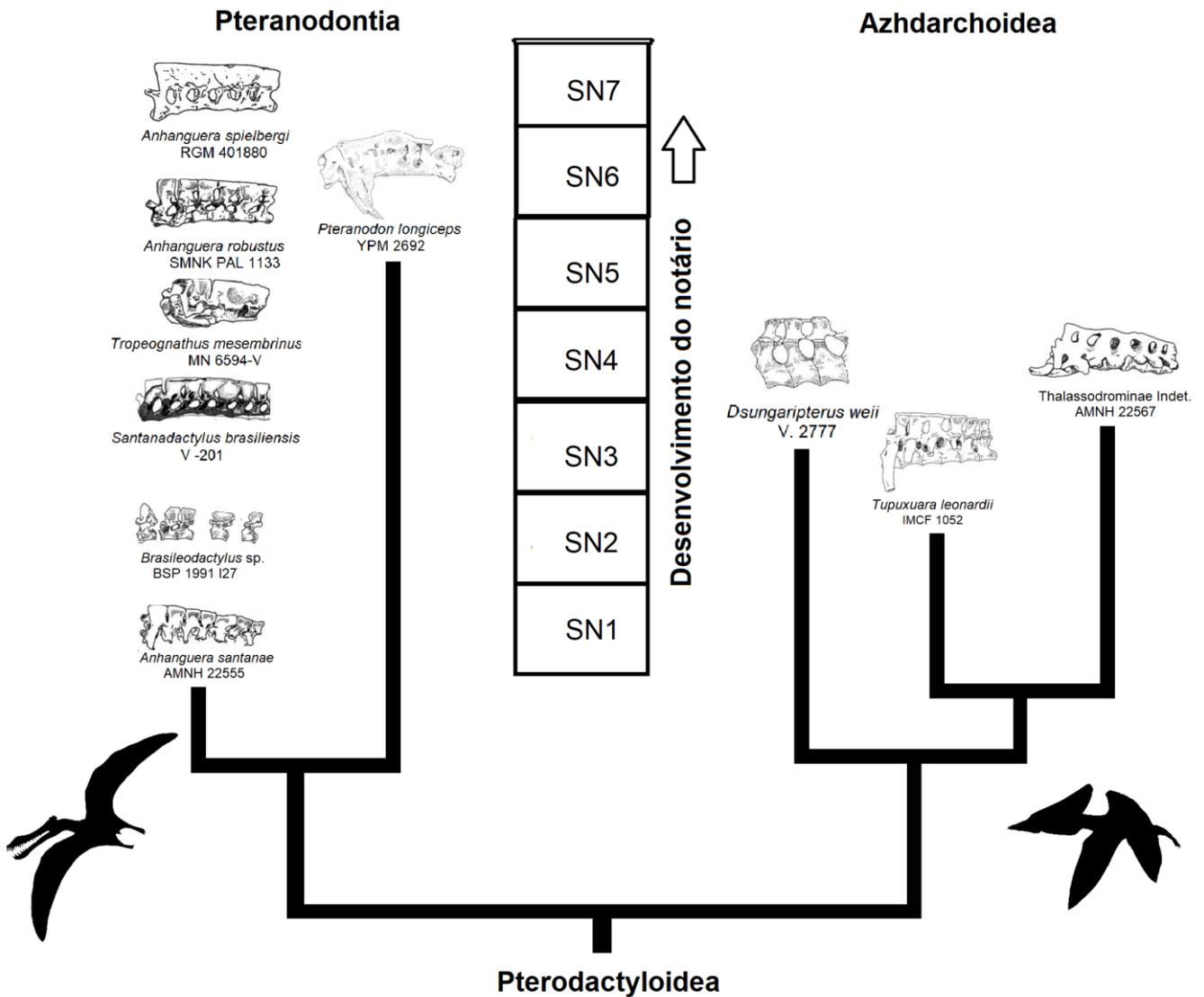
SN5 - Primeira e segunda dorsais verdadeiras estão completamente fundidas, tanto no centro, quanto nos espinhos; a faceta escapular aumenta, estendendo-se entre a quarta dorsal para a terceira e um pouco na quinta; início da ossificação no topo do espinho entre a última cervical dorsalizada e a primeira dorsal verdadeira (Fig. 36). *Tropeognathus mesembrinus* MN 6594-V e *Anhanguera robustus* SMNK PAL 1133 estão próximos a este intervalo.

SN6 - A placa espinhal esta praticamente fundida, apenas alguns espaços com um terço do comprimento total dos espinhos neurais existem entre estes, próximo das zigapófises (Fig. 36); a ossificação entre a última cervical dorsalizada e as demais notariais avança um pouco mais lentamente; *Ardeadactylus longicollum* SMNS 56603, *Anhangueridae* AMNH 22571 e *Pteranodon longiceps* YPM 2692 se encontram neste intervalo.

Notário completo (SN7) - Todos os espinhos e corpos vertebrais são completamente fundidos, incluindo a última cervical, formando uma estrutura contínua. *Anhanguera spielbergi* RGM 401880 (Fig. 30) é o espécime mais completo, que melhor representa este estágio final. *Pteranodon* sp NHMUK R 3299 possivelmente esteja próximo do estágio final equivalente (Fig. 35).

O desenvolvimento do notário de *Pteranodon* segue um caminho diferente da sequencia comum aos ornitoqueiróides, como pouca fusão entre a região média dos espinhos neurais, o que é provavelmente uma forma divergente nos primeiros estágios: a ênfase ocorre nos tendões ossificados que se condensam formando a placa supraneural que posteriormente incluirá a faceta escapular; ao invés de ocorrer nas laterais dos espinhos (Fig. 36 e 37). Semelhantemente, o notário dos azdarcóides diverge quanto a fusão nos espinhos neurais, sendo estas mais reduzidas do que nos demais pterossauros. Este, porém é um quadro que pode ser alterado com a descoberta de novos espécimes com notário preservado.

Esses passos também podem ser aplicados na formação do notário na maioria das aves, pois seguem padrão semelhante de sequencia de fusão (vide HOGG, 1982). O que as diferencia é a ausência de placa supraneural, de faceta de articulação com a escápula, de costelas notariais engrossadas e pela presença em algumas espécies de placa ou processos ventrais unidos, os quais inexistem nos pterossauros. Apesar de não se condensarem como nos Pterosauria, os ligamentos ossificados são freqüentes nas Aves, em algumas espécies em maior, em outras em menor número, porém possuem igual importância no enrijecimento da coluna e no processo de formação inicial do notário.



**Figura 37:** Desenvolvimento do notário em Pterodactyloidea baseado nos materiais fósseis descritos na literatura e neste estudo. Os Pteranodontia são os que possuem um maior número de espécimes, especialmente os que são encontrados na bacia do Araripe, que permitem estabelecer uma sequencia ontogenética. *Pteranodon* tem uma formação da fusão dos espinhos neurais mais enfatizada nos tendões e os Azhdarchoidea apresentam poucos espécimes completos descritos. Siluetas livres de Phylopic por FunkMonk e Dmitry Bogdanov. Desenhos dos notários por Luciano Vidal.

### 3.5 Conclusão

Através das observações obtidas neste estudo, podemos verificar semelhanças e diferenças na formação do notário entre os grupos de Pterosauria e entre estes e as Aves. Apesar de poucos espécimes fósseis que apresentam a estrutura preservada e menos ainda os descritos na literatura, com o auxílio de materiais esqueléticos de aves atuais, podemos traçar um provável caminho para o desenvolvimento do notário, o qual obedece a uma sequência fixada geneticamente. Quando tratamos o processo de obliteração individual entre cada vértebra individualmente, identificamos que o padrão usual de ossificação, é do tipo endocondral, começando no interior da cartilagem intervertebral e atingindo áreas próximas até a completa transformação de duas vértebras em uma unidade única. Nos centros vertebrais, a tendência mostra começar a ossificar na região da base e seguir em direção ao topo, como visto tanto nas aves (e.g. *Podiceps* e *Phalacrocorax*), quanto nos pterossauros (e.g. *Pteranodon* e *Tupuxuara*) que estavam em estágios anteriores de desenvolvimento. Nos espinhos neurais, a ossificação parte do ápice e desce até a base, dependendo de uma pré-ossificação dos tendões, que estão estabelecidos sobre os ápices dos espinhos. Esses ligamentos primeiramente se tornam rígidos para dar certa estabilidade na região dorsal, limitando seu movimento, para que depois seja estabelecida a fusão no restante da(s) vértebra(s), começando nos centros pela porção basal e depois nos espinhos, até terminar na região medial do notário.

Do ponto de vista seqüencial, concluímos que o padrão usual mais comum é o que começa entre as duas primeiras dorsais verdadeiras (D1,D2) e seguindo no sentido posterior, por fim juntando com a última cervical dorsalizada (C9 em pterossauros e variável nas aves) quase conjuntamente com as últimas notariais. Os espinhos parecem respeitar mais essa sequência do que os centros em pterossauros, porém em aves os eventos são aparentemente mais sincrônicos.

A ossificação dos tendões supra-espinais precede a formação do notário e é necessária para fornecer uma estabilidade para posterior fusão dos centros; ocorre em diferentes graus de compactação, disposição e quantidade de ligamentos dependendo do grupo taxonômico. Seu estabelecimento não necessariamente implica de forma obrigatória em formação do notário, como visto em algumas aves (e.g. Anseriformes e Passeriformes), porém a formação do notário é sempre

precedida pelo início da ossificação dos tendões. Essa ossificação que não é serial (ela ocorre na estrutura como um todo) progride em paralelo com a fusão dos elementos vertebrais, que por sua vez apresentam um processo de fusão serial. Em pterossauros, facetas de articulação para a escápula, assim como outras estruturas, nunca aparecem sem que tenha ocorrido pelo menos a fusão de N2–N3 (=D1–D2); quando estas facetas estão presentes, nunca surgem depois da fusão da última cervical.

Foram identificados pelo menos três caminhos possíveis na ontogenia do notário em Pterosauria: (i) o modo mais primitivo visto em *Ardeadactylus* e nos Azhdarchoidea, no qual após o estabelecimento de um feixe delgado de tendões mineralizados sem formação de placa supraneural, a ossificação é incompleta nos espinhos neurais e processos transversos, e completa em todos os centros vertebrais e zigapófises; não ocorre faceta de articulação com a escápula e nos azdarcóides ocorre fusão da primeira costela notarial; (ii) o modo dos Ornithocheirae, no qual ocorre ossificação completa de todos os espinhos neurais em estágio adulto, formando uma placa contínua com faceta de articulação para escápula entre o terceiro e quarto processo neural, porém sem a placa supraneural; ossificação completa nos centros vertebrais e zigapófises e intermediária nos processos transversos; sem fusão da primeira costela notarial; e (iii) o modo dos pteranodontídeos derivados, no qual os espinhos neurais não fusionam em sua metade inferior, mas ocorre a formação de uma grande placa supraneural como produto da ossificação de um denso feixe de tendões, abrigando a faceta de articulação com a escápula; centros vertebrais fusionados e em alguns casos, fusão mais acentuada nos processos transversos; primeira e segunda costelas notariais largas e fusionadas no corpo vertebral.

#### **IV. Conclusões gerais**

Após abordar diferentes aspectos sobre o notário, como a sua evolução e a distribuição em Pterosauria no capítulo 1, a evolução e caracterização morfológica e sua distribuição nos grupos de aves no capítulo 2 e o seu desenvolvimento ontogenético e padrões de fusão no capítulo 3, se pode concluir o presente estudo verificando consideráveis avanços no conhecimento sobre esta estrutura:

- Identificação do registro mais antigo do notário em Pterosauria para o Jurássico Superior da Alemanha, tendo evidenciado o caractere como uma sinapomorfia mais abrangente dentro de Pterodactyloidea;
- A descrição das diferenças entre o notário de vários grupos de aves e seu posicionamento frente as novas filogenias moleculares, bem como o registro fóssil apontam para um surgimento da estrutura no Paleoceno em diversos grupos terrestres, mas que utilizam espaços altos para se abrigar. A morfologia mais compacta do notário, com ocorrência de fusão em todos os sítios vertebrais e a baixa pneumaticidade está presente em grupos mais basais, como Galliformes, Tinamiformes e Gruiformes;
- Identificação de estágios da sequencia de fusão das vértebras que compõem o notário, começando a partir da primeira ou segunda dorsal, se estendendo até a última notarial (geralmente quarta torácica nas aves e sexta dorsal nos pterossauros), de forma independente nos espinhos neurais, fortemente influenciados pelos tendões ossificados no ápice, e nos centros vertebrais, nos quais a ossificação começa em zonas periféricas e se dirige até a zona medial. A fusão com a última cervical é um dos últimos eventos da formação do notário completo;
- Identificação de uma pequena relação entre a presença de notário e a proporção dos ossos longos dos membros, especialmente o comprimento do úmero e da ulna frente ao fêmur, que tendem a ser menores.

Passos futuros no estudo do notário:

- Estudo da perda gradativa da fusão do notário pode ser feita mediante análise nas coleções osteológicas que contém mais espécies que apresentem o notário, especialmente dentre os Passeriformes, e formas com ausência da estrutura, como Psittaciformes, Bucerotiformes, Piciformes e demais formas arborícolas pouco estudadas neste quesito;
- Análises que possam medir o grau de estresse na coluna vertebral durante o salto e durante o bater de asas em aves com e sem notário (ex.: análise biomecânica computacional com modelos robóticos e virtuais, utilizando também filmagens - ver Parslew et al. 2018);
- Identificação das forças físicas atuantes em cada região da coluna de aves a partir de sensores específicos posicionados nas vértebras;
- Utilizar sequencias ontogenéticas maiores para identificação de estágios de desenvolvimento do notário, ou monitorar através de técnicas de embriologia uma criação de galináceos domésticos, dada a inviabilidade de utilizar animais selvagens;
- Verificar como começa o processo de fusão entre os espinhos neurais mediante análise histológica dos tendões e ligamentos da coluna, especialmente os dorsais antes e depois da ossificação e como os osteócitos invadem a cartilagem intervertebral;
- Identificar o gene HOX (ou grupo de genes) que são responsáveis por dar início ao processo de formação do notário, neutralizá-lo para que não ocorra a formação da estrutura e observar como se dará a locomoção e o voo do animal adulto; tentar ativá-lo ou transportar para uma espécie de ave que naturalmente não apresenta a fusão das vértebras e observar se ocorre formação da estrutura e se ela interfere na sua locomoção e voo.

## V. Referências bibliográficas

- AIRES, A.S.S., KELLNER, A.W.A., MÜLLER, R.T., DA SILVA, L.R.; PACHECO, C.P., DIAS DA SILVA, S. 2013. New postcranial elements of the Thalassodrominae (Pterodactyloidea, Tapejaridae) from the Romualdo Formation (Aptian-Albian), Santana Group, Araripe Basin, Brazil. **Palaeontology**, v.57, n.2, p.343–355.
- ALVARENGA, H.M.F.; HÖFLING, E. 2003. Systematic revision of the Phorusrhacidae (Aves: Ralliformes). **Papéis Avulsos de Zoologia**, v.43, n.4, p.55–91.
- ANDRADA, E.; RODE, C.; SUTEDJA, Y.; NYAKATURA, J.A.; BLICKHAN, R. 2014. Trunk orientation causes asymmetries in leg function in small bird terrestrial locomotion. **Proceedings of the Royal Society B**, v.281, p. 1–9.
- ANDRES, B.; CLARK, J., XU, X. 2014. The earliest pterodactyloid and the origin of the group. **Current Biology**, v.24, p.1–6.
- ANDRES, B., JI, Q. 2006. A new species of *Istiodactylus* (Pterosauria; Pterodactyloidea) from the Lower Cretaceous of Lianoning, China. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v.26, n.1, p.70–78.
- ANDRES, B., MYERS, T.S. 2013. Lone Star Pterosaurs. **Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh**, v. 103, n.3-4, p.383–398.
- ASTIBIA, H.; BUFFETAUT, E.; BUSCALIONI, A.D.; CAPPETTA, H.; CORRAL, C.; ESTES, R. GARCIA-GARMILLA, F.; JAEGER, J.J.; JIMENEZ-FUENES, E.; LE LOEUFF, J.; MAZIN, J.M.; ORUE-ETXEBERRÍA, X.; PEREDA-SUBERBIOLA, J.; POWELL, J.E.; RAGE, J.C.; RODRÍGUEZ-LAZARO, J.; SANZ, J.L.; TONG, H. 1991. The fossil vertebrates from Laño (Basque Country, Spain); new evidence on the composition and affinities of the Late Cretaceous continental faunas of Europe. **Terra Nova**, v.2, p.460–466.
- AVERIANOV, A. 2010. The Osteology of the *Azhdarcho lancicollis* Nessov, 1984 (Pterosauria, Azhdarchidae) from the Late Cretaceous of Uzbekistan. **Proceedings of the Zoological Institute RAS**, v.314, n.3, p.264–317.
- AVERIANOV, A. 2014. Review of taxonomy, geographic distribution, and paleoenvironments of Azhdarchidae (Pterosauria). **Zookeys**, v. 432, p.1–107.
- AVERIANOV, A.O.; ARKHANGELSKY, M.S.; PERVUSHOV, E.M. 2008. A New Late Cretaceous Azhdarchid (Pterosauria, Azhdarchidae) from the Volga Region. **Paleontological Journal**, v.42, n. 6, p.634–642.
- BAUMEL, J.J.; WITMER, L.M. 1993. Osteologia. In: BAUMEL, J.J. (Ed.) 1993. **Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium**. 2nd Ed. Nuttall Ornithological Club, Massachusetts. p.45–132.

- BENNETT, S.C. 2001. The osteology and functional morphology of the Late Cretaceous pterosaur *Pteranodon*. Part I: General description of osteology. **Palaeontographica Abteilung A**, v.260, p.1–112.
- BENNETT, S. C. 2003. Morphological evolution of the pectoral girdle in pterosaurs: myology and function. In: BUFFETAUT, E.; MAZIN J.M. (eds.) 2003. **Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs**, Geological Society Special Publication, v.217, p.191–215.
- BENNETT, S.C. 2003. New crested specimens of the Late Cretaceous pterosaur *Nyctosaurus*. **Paläontologische Zeitschrift**, v. 77, p.61–75
- BENNETT, S.C. 2007. A second specimen of the pterosaur *Anurognathus ammoni*. **Palaontologische Zeitschrift**, v.81, n.4, p.376–398.
- BENNETT, S.C. 2013. New information on body size and cranial display structures of *Pterodactylus antiquus*, with a revision of the genus. **Paläontologische Zeitschrift**, v.87, l.2, p.269–289.
- BENNETT, S.C. 2013. The morphology and taxonomy of the pterosaur *Cycnorhamphus*. **Neues Jahrbuch für Paläontologie Abhandlungen**, v.267, p.23–41
- BERTELLI, S. 2016. Advances on tinamou phylogeny: an assembled cladistic study of the volant palaeognathous birds. **Cladistics**, v.2, p.1–24.
- BOCHENSKI, Z.; BOCHENSKI, Z.M. 2008. An Old World hummingbird from the Oligocene: a new fossil from Polish Carpathians. **Journal of Ornithology**, v.149, p.211–216.
- BOCHENSKI, Z.M.; TOMEK, T.; WERTZ, K.; SWIDNICKA, E. 2013. The third nearly complete passerine bird from the early Oligocene of Europe. **Journal of Ornithology**, v.154, p.923–931.
- BUFFETAUT, E. 2016. Fusion incomplète du notarium chez le Dodo (*Raphus cucullatus*). In: **Résumés des communications du Congrès de l'Association Paléontologique Française**, Rouen, Normandie 2016, p.23.
- BUTLER, R.W. 1971. Spontaneous anterior fusion of vertebral bodies. **The Journal of Bone and Joint Surgery**, v.53, n.2, p.230–235.
- CAI, Z.; WEI, F. 1994. *Zhejiangopterus linhaiensis* (Pterosauria) from the Upper Cretaceous of Linhai, Zhejiang, China. **Vertebrata Palasiatica**, v.32, n.3, p.181–194.
- CLAESSENS, L.P.A.M.; O'CONNOR, P.M.; UNWIN, D.M. 2009. Respiratory evolution facilitated the origin of pterosaur flight and aerial gigantism. **PLOS ONE**, v.4, i.2, p.1–8.

- CLARAMUNT, S.; CRACRAFT, J. 2015. A new time tree reveals Earth history Imprint on the evolution of modern birds. **Science Advances**, e.1501005, p.1–13.
- DALLA VECCHIA, F.M.; BOSCH, R.; FORTUNY, J.; GALOBART, A. 2014. The pterodactyloid pterosaur from the Lower Cretaceous of Brazil at the CosmoCaixa Science Museum (Barcelona, Spain). **Historical Biology**, v.27, n.6, p.729–748.
- DEAN, C.D.; MANNION, P.D.; BUTLER, R.J. 2016. Preservational bias controls the fossil record of pterosaurs. **Palaeontology**, v.59, n.2, p.225–247.
- DEL HOYO, J.; ELLIOTT, A.; SARGATAL, J.; CHRISTIE, D.A. 1991. **Handbook of the Birds of the World**. Vol. 1: Ostrich to Ducks. Lynx Editions, Barcelona. 38p.
- DIAL, K.P. 1992. Avian forelimb muscles and nonsteady flight: Can birds fly without using the muscles in the wing? **The Auk**, v.109, n.4, p.874–885.
- DIAL, K.P. 2003. Wing-assisted incline running and the evolution of flight. **Science**, v.299, p.402–404.
- DIAL, K.P. 2003. Evolution of avian locomotion: Correlates of flight style, locomotor modules, nesting biology, body size, development, and the origin of flapping flight. **The Auk**, v.120, n.4, p.941–952.
- DIAL, K.P.; BIEWENER, A.A. 1993. Pectoralis muscle force and power output during different modes of flight in pigeons (*Columba livia*). **The Journal of Experimental Biology**, v.176, p.31–54.
- DIETL, G.; SCHWEIGERT, G. 2004. The Nusplingen Lithographic Limestone - a "Fossil lagerstaette" of Late Kimmeridgian Age from the Swabian Alb (Germany). **Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia**, v.110, n.1, p.303–309.
- DONNE-GOUSSÉ, C.; LAUDET, V.; HÄNNI, C. 2002. A molecular phylogeny of Anseriformes based on mitochondrial DNA analysis. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 23, p.339–356.
- DYKE, G.J.; KAISER, G. 2011. **Living Dinosaurs: The Evolutionary History of Modern Birds**. Wiley-Blackwell Publishing. Oxford. 431 p.
- DYKE, G.J.; MCGOWAN, A.J.; NUDDS, R.L.; SMITH, D. 2009. The shape of pterosaur evolution: evidence from the fossil record. **Journal of Evolutionary Biology**, v.22, p.890–898.
- DYKE, G.J.; NUDDS, R.L. 2009. The fossil record and limb disparity of enantiornithines, the dominant flying birds of the Cretaceous. **Lethaia**, v.42, p.258–254.
- EATON, G. F. 1910. Osteology of *Pteranodon*. **Memmory of the Connecticut Academy of Artistics and Science**, v.2, p.31–38.

ECK, K.; ELGIN, R.A.; FREY, E. 2011. On the osteology of *Tapejara wellnhoferi* KELLNER 1989 and the first occurrence of a multiple specimen assemblage from the Santana Formation, Araripe Basin, NE-Brazil. **Swiss Journal of Palaeontology**, v.130, p.277–296.

ELGIN, R.A. 2014. **Paleobiology, Morphology and Flight Characteristic of Pterodactyloid Pterosaurs**. PhD Thesis. Doctorate of Philosophy, Faculty of Chemistry and Geological Sciences of the University of Heidelberg, Heidelberg, Germany, 376 p.

ELGIN, R.A.; FREY, E. 2011. A new ornithocheirid, *Barbosania gracilirostris* gen. et sp. nov. (Pterosauria, Pterodactyloidea) from the Santana Formation (Cretaceous) of NE Brazil. **Swiss Journal of Palaeontology**, v.130, p.259–276.

ELGIN, R.A.; FREY, E. 2012. A nearly complete ornithocheirid pterosaur from the Aptian (Early Cretaceous) Crato Formation of NE Brazil. **Acta Paleontologica Polonica**, v.57, n.1, p.57–110.

ELZANOWSKI, A. 1981. Embryonic bird skeletons from the Late Cretaceous of Mongolia. **Palaeontologia Polonica**, v.42, p.47–179.

ERICSON, P.G.P.; ANDERSON, C.L.; BRITTON, T.; ELZANOWSKI, A.; JOHANSSON, U.S.; KÄLLERSJÖ, M.; OHLSON, J.I.; PARSONS, T.J.; ZUCCON, D.; MAYR, G. 2006. Diversification of Neoaves: integration of molecular sequence data and fossils. **Biology Letters**, v.2, n.4, p.543–547.

EYTON, T.C. 1869. **Osteologia Avium: A sketch of the osteology of birds**. V.2 Oxford University Pub., 235 p.

FAIN, M.G.; HOUDE, P. 2004. Parallel radiations in the primary clades of birds. **Evolution**, v. 58, n.11, p. 2558–2573.

FAIN, M.G.; KRAJEWSKI, C.; HOUDE, P. 2007. Phylogeny of “core Gruiformes” (Aves: Grues) and resolution of the Limpkin–Sungrebe problem. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v.43, n.2, p.515–529.

FARRIS, J. S. 1970. Methods for computing Wagner trees. **Systematic Zoology** v.19, p.83–92.

FELSENSTEIN, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using bootstrap. **Evolution**, v.39, p.783–791.

FIELD, D.J.; BERCOVICI, A.; BERV, J.S.; DUNN, R.; FASTOVSKY, D.E.; LYSON, T.R.; VAJDA, V.; GAUTHIER, J.A. 2018. Early evolution of modern birds structured by global forest collapse at the end-Cretaceous mass extinction. **Current Biology**, v.28, p.1825–1831.

FITCH, W. M. 1971. Toward defining the course of evolution: minimum change for a specific tree topology. **Systematic Zoology**, v.20, p.406–416.

- FLOYD, T. 2008. **Smithsonian Field Guide to the Birds of North America**. Harper Collins Publishing, New York. 512p.
- FREY, E.; BUCHY, M.C.; STINNESBECK, W.; GONZÁLEZ, A.G.; DI STEFANO A. 2006. *Muzquizopteryx coahuilensis* n.g., n. sp., a nyctosaurid pterosaur with soft tissue preservation from the Coniacian (Late Cretaceous) of northeast Mexico (Coahuila). **Oryctos**, v. 6, p.19–40.
- FREY, E.; MARTILL, D. M. 1994. A new pterosaur from the Crato Formation (Lower Cretaceous) of Brazil. **Neues Jahrbuch für Paläontologie Abhandlungen**, v.194, p.379–412
- FREY, E.; MEYER, C.A.; TISCHLINGER, H. 2011. The oldest azhdarchoid pterosaur from the Late Jurassic Solnhofen Limestone (Early Tithonian) of Southern Germany. **Swiss Journal of Geology**, v. 104, suppl.1, p.35–55.
- FRICKHINGER, K.A. 1994. **Die fossilien von Solnhofen**. Goldschneck-Verlag, Suttgart. 336 p.
- GAO, C.; CHIAPPE, L.M.; MENG, Q.; O'CONNOR, J.K.; WANG, X.; CHENG, X.; LIU, J. 2008. A new basal lineage of Early Cretaceous birds from China and its implications on the evolution of the avian tail. **Palaeontology**, v.51, n.4, p.775–791.
- GAO, C.; MORSCHAUSER, E.M.; VARRICCHIO, D.J.; LIU, J.; ZHAO, B. 2012. A Second Soundly Sleeping Dragon: New anatomical details of the Chinese troodontid *Mei long* with Implications for phylogeny and taphonomy. **PLOS One**, v.7, n.9, p.1–17.
- GILL, F.B. 2007. **Ornithology**. 3<sup>rd</sup> Ed. W.H. Freeman and Company, New York. 758p.
- GILMORE, C.W. 1928. A new pterosaurian reptile from the marine Cretaceous of Oregon. **Proceedings of the United States National Museum**, v.73, p.1–5.
- GINGERICH, P.D. 2006. Environment and evolution through the Paleocene–Eocene thermal maximum. **Trends in Ecology and Evolution**, v.21 n.5, p.246–253.
- GODEFROIT, P.; CAU, A.; DONG-YU, H.; ESCUILLIÉ, F.; WENHAO, W.; DYKE, G. 2013. A Jurassic avialan dinosaur from China resolves the early phylogenetic history of birds. **Nature**, v.498, p.359–362.
- GOLDBERG, P.M. 1999. Statistical comparisons of the osteology of Southwestern Columbidae. **Journal of Archaeological Science**, v. 26, p.1459–1471.
- GOLOBOFF, P.A.; FARRIS, J.S.; NIXON, K.C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics**, v.24, p.7747–86.
- HAMMER, O.; HARPER, D.A.T.; RYAN, P.D. 2011. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. **Palaeontologia Electronica**, v.4, l.1, art.4, 9pp.

- HANCOCK, J.A.; STEVENS, N.J.; BIKNEVICIUS, A.R. 2007. Whole-body mechanics and kinematics of terrestrial locomotion in the elegant-crested Tinamou *Eudromia elegans*. **Ibis**, v. 149, p.605–614.
- HAUSER, D. I.; W. PRESCH. 1991. The effect of ordered characters on phylogenetic reconstruction. **Cladistics**, v.7, p.243–265.
- HEERS, A.M.; DIAL, K.P. 2015. Wings versus legs in the avian *bauplan*: Development and evolution of alternative locomotor strategies. **Evolution**, v.69, n.2, p.305–320.
- HENRY, H.T.; ELLERBY, D.J.; MARSH, R.L. 2005. Performance of guinea fowl *Numida meleagris* during jumping requires storage and release of elastic energy. **The Journal of Experimental Biology**, v. 208, p.3293–3302.
- HIRAGA, T.; SAKAMOTO, H.; NISHIKAWA, S.; MUNEUCHI, I.; UEDA, H.; INOUE, M.; SHIMURA, R.; UEBAYASHI, A.; YASUDA, N.; MOMOSE, K.; MASATOMI, H.; TERAOKA, H. 2014. Vertebral formula in red-crowned Crane (*Grus japonensis*) and hooded crane (*Grus monacha*). **Journal of Veterinary and Medical Sciences**, v.76, n.4, p.503–508.
- HOGG, D. A. 1982. Fusions occurring in the postcranial skeleton of the domestic fowl. **Journal of Anatomy**, v.135, n.3, p.501–512.
- HONE, D.W.E.; JIANG, S.; XU, X. 2017. A taxonomic revision of *Noriopteris complicidens* and Asian members of the Dsungaripteridae. In: HONE, D.W.E.; WITTON, M.P.; MARTILL, D.M. (eds) **New Perspectives on Pterosaur Palaeobiology**. Geological Society, London, Special Publications, 455.
- HOOLEY, R.W. 1913. On the skeleton of *Ornithodesmus latidens*, an Ornithosaur from the Wealden Shales of Atherfield (Isle of Wight). **Quarterly Journal of the Geological Society**, v.69, p.372–422.
- HOUDE, P.W. 1988. Palaeognathous birds from the Early Tertiary of the Northern Hemisphere. **Publications of the Nuttall Ornithological Club**, v.22, p.1–148.
- HWANG, S.H.; NORELL, M.A.; QIANG, J.; KEQIN, G. New specimens of *Microraptor zahoianus* (Theropoda: Dromaeosauridae) from Northeastern China. **American Museum Novitates, Bulletin of The American Museum of Natural History**, v. 3381, p.1–44.
- JAMES, H.F. 2009. Repeated evolution of fused thoracic vertebrae in songbirds. **The Auk**, v.126, n.4, p.862–872.
- JAMES, H.F.; OLSON, S.L. 1991. Description of thirty-two New species of birds from the Hawaiian Islands. Part II: Passeriformes. **Ornithological Monographs**, No. 45, p.1–92.

- JARVIS, E.D. et al. 2014. Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds. **Science**, v.346, i. 6215, p.1320–1331.
- JENKINS, F.A.; SHUBIN, N.H.; GATESY, S.M.; PADIAN, K. 2001. A diminutive pterosaur (Pterosauria: Eudimorphodontidae) from the Greenlandic Triassic. **Bulletin Museum of Comparative Zoology**, v.156, n.1, p.151–170.
- JEPSEN, G.J. 1966. Early Eocene Bat from Wyoming. **Science**, v.154, p.1333–1338.
- KELLNER, A. W. A. 2003. Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group. In: BUFFETAUT, E.; MAZIN, J.M. (eds.) 2003.**Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs**. Geological Society of London, Special Publications, 217, p.1051–1017.
- KELLNER, A.W.A. 2004. New information on the Tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea) and discussion of the relationships of this clade. **Ameghiniana**, v.41, p.521–534.
- KELLNER, A.W.A.; CAMPOS, D. A. 2007. Short note on the ingroup relationships of the Tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea). **Boletim do Museu Nacional, Nova Série Geologia**, v.75, p.1–15.
- KELLNER, A.W.A.; CAMPOS, D. A.; SAYÃO, J.M.; SARAIVA, A.A.F.; RODRIGUES, T.; OLIVEIRA, G.; CRUZ, L.A.; COSTA, F.R.; SILVA, H.P.; FERREIRA, J.S. 2013. The largest flying reptile from Gondwana: a new specimen of *Tropeognathus* cf. *T. mesembrinus* Wellnhofer, 1987 (Pterodactyloidea, Anhangueridae) and other large pterosaurs from the Romualdo Formation, Lower Cretaceous, Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v.85, n.1, p.113–135.
- KELLNER, A.W.A.; HASEGAWA Y. 1993. Postcranial skeleton of *Tupuxuara* (Pterosauria, Pterodactyloidea, Tapejaridae) from the Lower Cretaceous of Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 13 (3 Suppl), 44A, abstract
- KELLNER, A.W.A.; 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 Monographs**, n.17, National Science Museum, Tokyo.
- KSEPKA, D.T.; PHILLIPS, M.J. 2015. Avian diversification patterns across the K-Pg boundary: Influence of calibrations, datasets and model misspecification. **Annals of Missouri Botanical Garden**, v.100, p.300–328.
- LAWVER, L.A.; GAHAGAN, L.M. 1998. Opening of Drake Passage and its impact on Cenozoic ocean circulation. In: CROWLEY, T.J.; BURKE, K.C. (Eds.) 1998. **Tectonic boundary conditions for climate reconstructions**. Oxford Monographs on Geology and Geophysics, v.39, p.212–223.

- LEE, M.S.Y.; CAU, A.; NAISH, D.; DYKE, G.J. 2014. Sustained miniaturization and anatomical innovation in the dinosaurian ancestors of birds. **Science**, v.345, i.6196, p.562–566.
- LIPSCOMB, D. L. 1992. Parsimony, homology and the analysis of multistate characters. **Cladistics** v.8, p.45–65.
- LIVEZEY, B.C. 1986. A phylogenetic analysis of recent anseriform genera using morphological characters. **The Auk**, v.103, p.737–754.
- LONGRICH, N.R.; MARTILL, D.M.; ANDRES, B. 2018. Late Maastrichtian pterosaurs from North Africa and mass extinction of pterosauria at the Cretaceous-Paleogene boundary. **Plos Biology**, v.16, n.3, p.1–38.
- LÜ, J. 2010. A new boreopterid pterodactyloid pterosaur from the Early Cretaceous Yixian Formation of Liaoning Province, Northeastern China. **Acta Geologica Sinica**, v.84, n.2, p.241–246.
- LÜ, J.; AZUMA, Y.; DONG, Z.; BARSBOLD, R.; KOBAYASHI, Y.; LEE, Y.N. 2009. New material of dsungaripterid pterosaurs (Pterosauria: Pterodactyloidea) from western Mongolia and its palaeoecological implications. **Geological Magazine** v. 146, p.690–700.
- LÜ, J.; GAO, Y.; LIU, J.; MENG, Q.; JI, Q. 2006. New material of the pterosaur *Eopteranodon* from the Early Cretaceous Yixian Formation, Western Liaoning, China. **Geological Bulletin of China**, v.25, n.5, p.565–571.
- LÜ, J.; GAO, Y.; XING, L.; LI, Z.; JI, Q. 2007. A new species of *Huaxiapterus* (Pterosauria: Tapejaridae) from the Early Cretaceous of Western Liaoning, China. **Acta Geologica Sinica**, v.81, n.5, p.683–687.
- LÜ, J.; JI, Q. 2005. A New Ornithocheirid from the Early Cretaceous of Liaoning Province, China. **Acta Geologica Sinica**, v.79, n.2, p.157–163.
- LÜ, J.; UNWIN, D.M.; JIN, X.; LIU, Y.; JI, Q. 2009. Evidence for modular evolution in a long-tailed pterosaur with a pterodactyloid skull. **Proceedings of The Royal Society B**, v. 277, p.383–389.
- LÜ, J.; UNWIN, D.M.; XU, L.; ZHANG, X. 2008. A new azhdarchoid pterosaur from the Lower Cretaceous of China and its implications for pterosaur phylogeny and evolution. **Naturwissenschaften**, v.95, n.9, p.891–897.
- MALLO, M.; WELLIK, D.M.; DESCHAMPS, J. 2010. *Hox genes* and regional patterning of the vertebrate body plan. **Developmental Biology**, v.1, n.344, p.7–15.
- MARTIN, L.D.; ZHOU, Z.; HOU, L.; FEDUCCIA, A. 1998. *Confuciusornis sanctus* compared to *Archaeopteryx lithographica*. **Naturwissenschaften**, v.85, p.286–289.

- MARTIN-SILVERSTONE, E.; GLASIER, J.R.N.; ACORN, J.H.; MOHR, S.; CURRIE, P.J. 2017. Reassessment of *Dawndraco kanzai* Kellner, 2010 and reassignment of the type specimen to *Pteranodon sternbergi* Harksen, 1966. **Vertebrate Anatomy Morphology Palaeontology**, v.3, p.47–59.
- MARTIN-SILVERSTONE, E.; SYKES, D.; NAISH, D. 2018. Does postcranial palaeoneurology provide insight into pterosaur behaviour and lifestyle? New data from the azhdarchoid *Vectidraco* and the ornithocheirids *Coloborhynchus* and *Anhanguera*. *Palaeontology*, **Palaeontology**. doi:10.1111/pala.12390
- MARTIN-SILVERSTONE, E.; WITTON, M.P.; ARBOUR, V.M.; CURRIE, P.J. 2016. A small azhdarchoid pterosaur from the latest Cretaceous, the age of flying giants. **Royal Society Open Science** 3: 60333. <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.160333>.
- MAYR, G. 2002. A new specimen of *Salmila robusta* (Aves: Gruiformes: Salmilidae n. fam.) from the Middle Eocene of Messel. **Paläontologische Zeitschrift**, v.76, n.2, p.305–316.
- MAYR, G. 2004. Phylogenetic relationships of the early Tertiary Messel rails (Aves, Messelornithidae). **Senckenbergiana lethaea**, v.84, n.1, p.317–322.
- MAYR, G. 2005. New specimens of the Early Eocene stem group galliform *Paraortygoides* (Gallinuloididae), with comments on the evolution of a crop in the stem lineage of Galliformes. **Journal of Ornithology**, v.147, p.31–37.
- MAYR, G. 2006. A new raptorial bird from the Middle Eocene of Messel, Germany. **Historical Biology**, v.18, n.2, p.99–106.
- MAYR, G. 2007. The birds from the Paleocene Fissure Filling of Walbeck (Germany). **Journal of Vertebrate Paleontology**, v.27, n.2, p.394 – 408.
- MAYR, G. 2009. **Paleogene Fossil Birds**. Springer-Verlag, Heidelberg. 260 pp.
- MAYR, G. 2014. The Eocene *Juncitarsus* – its phylogenetic position and significance for the evolution and higher-level affinities of flamingos and grebes. **Comptes Rendus Palevol**, v.13, p.9–18.
- MAYR, G. 2015. Cranial and vertebral morphology of the straight-billed Miocene phoenicopteriform bird *Palaelodus* and its evolutionary significance. **Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology**, v.254, p.18–26.
- MAYR, G. 2016. On the taxonomy and osteology of the Early Eocene North American Geranoididae (Aves, Gruoidea). **Swiss Journal of Paleontology**, v.135, n.2, p.315–325.
- MAYR, G.; POHL, B.; HARTMAN, S.; PETERS, D.S. 2007. The tenth skeletal specimen of *Archaeopteryx*. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v.149, p. 97–116.

- MAYR, G.; RUBILAR-ROGERS, D. 2010. Osteology of a new giant bony-toothed bird from the Miocene of Chile, with a revision of the taxonomy of Neogene Pelagornithidae. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v.30, n.5,p.1313–1330.
- MAYR, G.; WEIDIG, I. 2004. The Early Eocene bird *Gallinuloides wyomingensis* - a stem group representative of Galliformes. **Acta Palaeontologica Polonica**, v.49, n.2, p.211–217.
- MCIERENEY, F.A.; WING, S.L. 2011. The Paleocene-Eocene Thermal Maximum: A perturbation of carbon cycle, climate, and biosphere with implications for the future. **Annual Review of Earth and Planetary Sciences**, v.39, p.489–516.
- MCLELLAND, J. 1990. **A Colour Atlas of Avian Anatomy**. Wolfe Publishing. 127 p.
- MCLOUGHLIN, S. 2001. The breakup history of Gondwana and its impact on pre-Cenozoic floristic provincialism. **Australian Journal of Botany**, v.49, p.271–300.
- MEYERS, R. A. 1992. Morphology of the shoulder musculature of the American kestrel *Falco sparverius* (Aves), with implications for gliding flight. **Zoomorphology**, v.112, p.91–103.
- NAISH, D.; WITTON, M.P. 2017. Neck biomechanics indicate that giant Transylvanian azhdarchid pterosaurs were short-necked arch predators. **PeerJ**, v.5, p.1–28. doi:10.7717/peerj.2908
- NESBITT, S.J.; CLARKE, J. A. 2016. The anatomy and taxonomy of the exquisitely preserved Green River Formation (Early Eocene) lithornithids (Aves) and the relationships of Lithornithidae. **American Museum Novitates, Bulletin of The American Museum of Natural History**, n.406, p.1–93.
- NUDDS, R.L.; DYKE, G.J.; RAYNER, J.M.V. 2004. Forelimb proportions and the evolutionary radiation of Neornithes. **Proceedings of the Royal Society B**, v.271, p. 324–327.
- O'CONNOR, J. CHIAPPE, L.; BELL, A. 2011. Pre-modern birds: Avian divergences in the Mesozoic. In: DYKE, G.J.; KAISER, G. (Eds.). 2011. **Living Dinosaurs: The Evolutionary History of Modern Birds**. Wiley-Blackwell Pub. Oxford. 449p.
- OLSON, S.L.; JAMES, H.F. 1991. Descriptions of thirty-two new species of birds from the Hawaiian Islands: Part I. Non-Passeriformes. **Ornithological Monographs**, No. 45, p.1–88.
- OSTROM, J.H. 1978. The Osteology of *Compsognathus longipes* WAGNER. **Zitteliana**, v.4, p.73–118.
- PARSLEW, B.; SIVALINGAM, G.; CROWTHER, W. 2018. A dynamics and stability framework for avian jumping take-off. **Royal Society Open Science**, v.5, p.1–17.

- PEARSON, K. 1901. On lines and planes of closest fit to systems of points in space. **Philosophical Magazine**, v.2 n.6, p.559–572
- PETERS, D.S. 1987. *Juncitarsus merkei* n. sp. stützt die Ableitung der Flamingos von Regenpfeifervögeln (Aves: Charadriiformes: Phoenicopteridae). **Courier Forschungsinstitut Senckenberg**, v.97, p.141–155.
- PLIENINGER, F. 1901. Beiträge zur Kenntnis der Flugsaurier. **Palaeontographica** v.48, p.65–90.
- PLIENINGER, F. 1907. Die pterosaurier der Juraformation Schwabens. **Palaeontographica**, v.53, p.219–316.
- PROVINI, P.; ABOURACHID, A. 2018. Whole-body 3D kinematics of bird take-off: key role of the legs to propel the trunk. **The Science of Nature**, v.105, p.1–12.
- PROVINI, P.; TOBALSKE, B.W.; CRANDELL, K.E.; ABOURACHID, A. 2012. Transition from leg to wing forces during take-off in birds. **The Journal of Experimental Biology**, v.215, p.4115–4124.
- PROVINI, P.; ZHOU, Z.; ZHANG, F. 2009. A new species of the basal bird *Sapeornis* from the Early Cretaceous of Liaoning, China. **Vertebrata Palasiatica**, v.47, n.3, p.194–207.
- PRUM, R. O.; BERV, J.S.; DORNBURG, A.; FIELD, D.J.; TOWNSEND, J.P.; LEMMON, E.M.; LEMMON, A.R. 2015. A comprehensive phylogeny of birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing. **Nature**, v.526, p.569–573.
- RICH, P.V.; MCEVEY, A.R.; BAIRD, R.F. 1985. Osteological comparison of the Scrub-birds, *Atrichornis*, and Lyrebirds, *Menura* (Passeriformes: Atrichornithidae and Menuridae). **Records of the Australian Museum**, v.37, p.165–191.
- RYDZEWSKI, W. 1935. Études sur le notarium chez les oiseaux. **Acta Ornithologica Musei Zoologici Polonici**, v.1, p.403–427.
- SAMEJIMA, M.; OTSUKA, J. 1984 Observations on the number of thoracic vertebrae and the presence of notarium in birds. **Tori**, v.33, p.29–38.
- SANGSTER, G. 2005. A name for the flamingo–grebe clade. **Ibis**, v.147, p.612–615.
- SANZ, J.L.; CHIAPPE, L.M.; BUSCALIONI, A.D. 1995. The osteology of *Concornis lacustris* (Aves: Enantiornithes) from the Lower Cretaceous of Spain and a reexamination of its phylogenetic relationships. **American Museum Novitates, Bulletin of The American Museum of Natural History**, v.3133, p.1–24.

- SAYÃO, J.M.; KELLNER, A.W.A. 2006. Novo esqueleto parcial de pterossauro (Pterodactyloidea, Tapejaridae) do Membro Crato (Aptiano), Formação Santana, Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. **Estudos Geológicos**, v.16, n.2, p.16–40.
- SCHMID, D.U.; LEINFELDER, R.R.; SCHWEIGERT, G. 2005. Stratigraphy and palaeoenvironments of the Upper Jurassic of Southern Germany – A Review. **Zitteliana B26**, p.31–41.
- SCHREIBER, E.A.; BURGER, J. 2001. Seabirds in the marine environments. In: SCHREIBER, E.A.; BURGER, J. 2001 (Eds). **Biology of Marine Birds**. CRC Press, London. 741p.
- SCHWEIGERT, G. 1999. Erhaltung und Einbettung Von Belemniten im Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zona, Schwabische Alb) **Stuttgarter Beitr Naturkunde B**, v.273, p.1–35.
- SEELEY, H.G. 1901. **Dragons of the Air**. Meuthuen and Co. Publishing, London. 239 p
- SERENO, P.C. 1994. The pectoral girdle and forelimb of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis* , **Journal of Vertebrate Paleontology**, v.13, n.4, p.425–450
- SERENO, P.C.; MARTÍNEZ, R.N.; ALCOBER, O.A. 2013. Osteology of *Eoraptor lunensis* (Dinosauria, Sauropodomorpha). **Journal of Vertebrate Paleontology**, v.32, supp. 6, p.83–179.
- SICK, H. 1997. **Ornitologia Brasileira**. Editora Nova Fronteira, Rio de Janeiro. 912 p.
- SIGRIST, T. 2009. **Avifauna Brasileira: The avis brasilis field guide to the birds of Brazil**, 1ª edição, São Paulo: Editora Avis Brasilis. 607p.
- SIMMONS, N.B.; SEYMOUR, K.L.; HABERSETZER, J.; GUNNELL, G.F. 2008. Primitive Early Eocene bat from Wyoming and the evolution of flight and echolocation. **Nature**, v.451, p.818–822.
- STORER, R.W. 1982. Fused thoracic vertebrae in birds: Their occurrence and possible significance. **Journal of Yamashima Orntithological Institute**. v.14, p.86–95.
- SWOFFORD, D.L.; MADDISON, W.P. 1987. Reconstructing ancestral character states under Wagner parsimony. **Mathematical Biosciences**, v.87, p.199–229.
- THOMAS, R.; SADLER, P.; COOPER, J. 2016. Developmental osteology of Cross-bred red junglefowl (*Gallus gallus* L. 1758) and the implications for ageing chickens from archaeological sites. **International Journal of Osteoarchaeology**, v.26,n.1, p.176–188.

UNWIN, D.M. 2001. An overview of the pterosaur assemblage from the Cambridge Greensand (Cretaceous) of Eastern England. **Mitt. Museum Naturkunde Berlin, Geowiss.** Reihe 4, p.189–221.

UNWIN, D. M. 2003. On the phylogeny and evolutionary history of pterosaurs. In: BUFFETAUT, E.; MAZIN, J.M. (eds.) 2003. **Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs.** Geological Society of London, Special Publications, 217, p.1391–90.

UNWIN, D.M. 2006. **The Pterosaurs from Deep Time.** Pearson Education Inc. NY. 347 p.

VARRICCHIO, D.J.; JACKSON, F.D. 2016. Reproduction in Mesozoic birds and evolution of the modern avian reproductive mode. **The Auk**, v.133, n.4, p.654–684.

VEEVERS, J.J.; POWELL, C.M.; ROOTS, S.R. 1991. Review of seafloor spreading around Australia. I. Synthesis of the patterns of spreading. **Australian Journal of Earth Sciences**, v.38, p.373–389.

VELDMEIJER, A. J. 2003. Description of *Coloborhynchus spielbergi* sp. Nov. (Pterodactyloidea) from the Albian (Lower Cretaceous) of Brazil. **Scripta Geologica**, v.125, p.35–139.

VELDMEIJER, A. J.; MEIJER, H. J. M.; SIGNORE, M. 2009. Description of pterosaurian (Pterodactyloidea: Anhangueridae, *Brasileodactylus*) remains from the Lower Cretaceous of Brazil. **DEINSEA**, v.13, p.9–40.

VIDOVIC, S.U.; MARTILL, D.M. 2017. The taxonomy and phylogeny of *Diopecephalus kochi* (Wagner, 1837) and '*Germanodactylus rhamphastinus*' (Wagner, 1851). In: HONE, D. W. E.; WITTON, M. P.; MARTILL, D. M. (eds) **New Perspectives on Pterosaur Palaeobiology.** Geological Society, London, Special Publications, 455, p.1–23.

VISCOR, G.; FUSTER, J.F. 1987. Relationships between morphological parameters in birds with different flying habits. **Comparative Biochemistry and Physiology**, v. 87A, n.2, p.231–249.

VON MEYER, H. 1854. Briefl. Mitt. An Prof. Bronn. **Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie**, p.47–58. Stuttgart.

VREMIR, M.; DYKE, G.J.; CSIKI, Z. 2011. Late Cretaceous pterosaurian diversity in the Transylvanian and hateg basins (Romania): new results. **Eight Romanian Symposium on Palaeontology**, Abstracts Volume. Bucharest, p.131–132.

WALTON, D.W.; WALTON, G.M. 1970. Post-cranial osteology of bats. In: SLAUGHTER, B.H.; WALTON, D.W. (Eds). 1970. **About bats.** Southern Methodist University Press. Dallas, USA, p.93–126.

- WANG, M.; STIDHAM, T.A.; ZHOU, Z. 2018. A new clade of basal Early Cretaceous pygostylian birds and developmental plasticity of the avian shoulder girdle. **PNAS**, [www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1812176115](http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1812176115), p. 1–6.
- WANG, X., KELLNER, A.W.A.; JIANG, S.; CHENG, X. 2012. New toothed flying reptile from Asia: close similarities between early Cretaceous pterosaur faunas from China and Brazil. **Naturwissenschaften**, v.99, n.4, p.249–257.
- WANG, X.; KELLNER, A.W.A.; JIANG, S.; MENG, X. 2009. An unusual long-tailed pterosaur with elongated neck from western Liaoning of China. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v.81, n.4, p.793–812.
- WANG, X., KELLNER, A.W.A., ZHOU, Z., CAMPOS, D.A. 2005. Pterosaur diversity and faunal turnover in Cretaceous terrestrial ecosystems in China. **Nature**, v.437, n.6, p.875–879.
- WANG, X.; ZHOU, Z. 2003. A new pterosaur (Pterodactyloidea, Tapejaridae) from the Early Cretaceous Jiufo Tang Formation of Western Liaoning, China and its implications for biostratigraphy. **Chinese Science Bulletin**, v.43, n.1, p.16–23.
- WANG, X.; ZHOU, Z.; ZHANG, F.; XU, X. 2002. A nearly completely articulated rhamphorhynchoid pterosaur with exceptionally well-preserved wing membranes and “hairs” from Inner Mongolia, northeast China. **Chinese Science Bulletin**, v.47, n.3, p.226–234.
- WATANABE, J. & MATSUOKA, H. 2013. Ontogenetic change of morphology and surface texture of long bones in the Gray Heron (*Ardea cinerea*, Ardeidae). **Paleornithological Research** v.279, p.279–306.
- WEDEL, M.J. 2008. Evidence for Bird-Like Air Sacs in Saurischian Dinosaurs. **Journal of Experimental Zoology**, v.311a, i. 8, p.611–628.
- WEIDIG, I. 2010. New birds from the Lower Eocene Green River Formation, North America. **Records of the Australian Museum**, v.62, p.29–44.
- WELLNHOFER, P. 1968. Über *Pterodactylus kochi* (Wagner, 1837). **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Abhandlungen**, v.132, n.1, p.97–126.
- WELLNHOFER, P. 1970. Die Pterodactyloidea (Pterosauria) der Oberjura-Plattenkalke Süddeutschlands. **Bayerische Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Wissenschaftlichen Klasse, Abhandlungen** v. 141, p.1–133.
- WELLNHOFER, P. 1974. *Campylognathoides liasicus* (Quenstedt). An Upper Liassic Pterosaur from Holzmaden – The Pittsburgh Specimen. **Annals of the Carnegie Museum**, v. 45, p.5–34.

- WELLNHOFER, P. 1991. Pterosaurs: **The Illustrated Encyclopedia of Prehistoric Flying Reptiles**. Salamander Books Ltd. 192 p.
- WELLNHOFER, P.; BUFFETAUT, E.; GIGASE, P. 1983, A pterosaurian notarium from the Lower Cretaceous of Brazil. **Palaöntologie Zeitschrift**, v.357, p.147–157.
- WILKINSON, M.T. 2008. Three-dimensional geometry of a pterosaur wing skeleton, and its implications for aerial and terrestrial locomotion. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v.154, p.27–69.
- WILLISTON, S.W. 1903. On the osteology of *Nyctosaurus (Nyctodactylus)*, with notes on American pterosaurs. **Field Columbian Museum Publications, Geological Series**, v.2, p.125–163.
- WITTON, M.P. 2013. **Pterosaurs: Natural History, Evolution, Anatomy**. Princeton University Press. 291 p.
- WITTON, M.P. 2017. Pterosaurs in Mesozoic food webs: a review of fossil evidence. In: HONE, D. W. E.; WITTON, M. P.; MARTILL, D. M. (eds) **New Perspectives on Pterosaur Palaeobiology. Geological Society, London, Special Publications**, 455, p.1–17.
- WITTON, M.P.; HABIB, M. B. 2010. On the size and flight diversity of giant pterosaurs, the use of birds as pterosaur analogues and comments on pterosaur flightlessness. **PLOS ONE**, v.5, n.11, p.1–18.
- WORTHY, T.H.; OLSON, S.L. 2002. Relationships, adaptations and habits of the extinct duck *Euryanas finschi*. **Notornis**, v.49, p.1–17.
- WU, W.H.; ZHOU, C.F.; ANDRES, B. 2017. The toothless pterosaur *Jidapterus edentus* (Pterodactyloidea: Azhdarchoidea) from the Early Cretaceous Jehol Biota and its paleoecological implications. **Plos One**, v.12, n.9, p.1–33.
- XU, X.; ZHENG, X.; SULLIVAN, C.; WANG, X.; XING, L.; WANG, Y.; ZHANG; O'CONNOR, J.K.; ZHANG, F.; PAN, Y. 2015. A bizarre Jurassic maniraptoran theropod with preserved evidence of membranous wings. **Nature**, v.521, n.7550, p. 70–73.
- YOUNG, C.C. 1964. On a new pterosaur from Sikiang, China. **Vertebrata Palasiatica**, v.3, p.223–233.
- ZHANG, F.; ZHOU, Z.; HOU, L.; GU, G. 2001. Early diversification of birds: Evidence from a new opposite bird. **Chinese Science Bulletin**, v.46 n. 1, p.945–949.
- ZHOU, C.F. 2010. New material of *Chaoyangopterus* (Pterosauria: Pterodactyloidea) from the Early Cretaceous Jiufotang Formation of western Liaoning, China. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Abhandlungen**, v.257, n.3, p.341–350.

ZHOU, Z.; WANG, X. 2000. A New Species of *Caudipteryx* from the Yixian Formation of Liaoning, Northeast China. **Vertebrata Palasiatica**, v.38, n.2, p.111–127.

ZHOU, Z.; ZHANG, F. 2002. A long-tailed, seed-eating bird from the Early Cretaceous of China. **Nature**, v.418, p.405–409.

## Anexo 1

Para acessar a posição filogenética de *Ardeadactylus longicollum* SMNS 56603 e *Germanodactylus cristatus* BSP 1892 IV1, utilizamos a análise filogenética através do programa TNT versão 1.5 para Microsoft Windows (Goloboff *et al.*, 2008) usando busca heurística TBR e máxima parcimônia. A análise filogenética foi baseada Wang *et al.* (2012), com 106 caracteres. A partir da análise original, um total de 21 terminais foram usados, representando os que possuem a coluna vertebral melhor preservada, afim de reduzir proporcionalmente os “missing data”, com e sem notário. A codificação para o caractere 65 de *Tropeognathus mesembrinus* foi alterada, para presença de notário neste táxon, segundo Kellner *et al.* (2013). *A. longicollum* foi inserido na análise, de acordo com a descrição e exame direto, com 75 caracteres codificados (71% de 106), incluindo a presença de notário. *G. cristatus* também foi inserido na análise e codificado a partir de exame direto e referências disponíveis para o espécime BSP 1892 IV1 (Plieninger, 1901), com 83 caracteres codificados (78% de 106), incluindo a presença de notário (reportada por Vidovic & Martill, 2017). A análise resultou em duas árvores mais parcimoniosas com o comprimento de 206 passos, sumarizadas pelo consenso estrito (Fig. 4; IC = 0.68; IH = 0.32; IR = 0.70; RC = 0.47).

### *Ardeadactylus longicollum*

1010101010 300010???0 0010???011 0101000?01 111????1?? 1??0??0010  
100?100111 01??000??? ???2111152 030?1?2?12 222???

### *Germanodactylus cristatus*

1010101000 300020???0 0011000001 1101210?02 21???111?? ?000??0000  
1010100111 01??000??? 00?2111?52 03101?2122 222???

### *Tropeognathus mesembrinus*

0010101000 3000110200 101?????00 1101001001 2101020121 1001010000  
100?1????? ?????????? ?????????? ?????????? ???????

**Tabela 1: Medidas de comprimento dos ossos longos de Pterosauria (mm) de espécimes completos obtidos através de análise direta e de bibliografia. Dez índices de proporcionalidade (razão) foram entre determinados elementos.**

| Taxon                                | Espécime         | Grupo                | Idade            | Natário | Índice braquial | Índices         |            |            |            |            | Medidas de comprimento |            |            |       |                 | Referências               |
|--------------------------------------|------------------|----------------------|------------------|---------|-----------------|-----------------|------------|------------|------------|------------|------------------------|------------|------------|-------|-----------------|---------------------------|
|                                      |                  |                      |                  |         |                 | Ulna/metacarpal | Ulna/femur | Ulna/tibia | Ulna/femur | Ulna/tibia | Femur/tibia            | Ulna/Rádus | Metacarpal | Fémur | Tíbia/tibioarco |                           |
| <i>Eudimorphodon comptonellus</i>    | MFGN VP 3393     | Rhamphorhynchidae    | Late Triassic    | A       | 0,9             | 2,15            | 2,39       | 1,02       | 0,99       | 0,87       | 18,1                   | 20,1       | 8,4        | 19,7  | 20,2            | Jenkins et al (2001)      |
| <i>Eudimorphodon rosenfeldi</i>      | MFSN 1797        | Rhamphorhynchidae    | Late Triassic    | A       | 0,73            | 1,92            | 2,39       | 1,02       | 0,99       | 0,68       | 40,5                   | 55         | 21         | 37    | 54,2            | Jenkins et al (2001)      |
| <i>Eudimorphodon ranzii</i>          | MCSNB 2888       | Rhamphorhynchidae    | Late Triassic    | A       | 0,72            | 1,62            | 2,24       | 1,58       | 1,02       | 1,16       | 47                     | 65         | 29         | 41    | 25,5            | Jenkins et al (2001)      |
| <i>Pteroncaurus zambelli</i>         | MCSNB 3359       | Rhamphorhynchidae    | Late Triassic    | A       | 0,8             | 2,26            | 2,82       | 1,29       | 0,97       | 0,75       | 38,5                   | 48         | 17         | 37    | 49              | Jenkins et al (2001)      |
| <i>Preaenacanthus buffarini</i>      | MFSN 1770        | Rhamphorhynchidae    | Late Triassic    | A       | 0,76            | 2,25            | 2,95       | 0,95       | 0,95       | 1          | 32                     | 42         | 14,2       | 44    | 44              | Jenkins et al (2001)      |
| <i>Anurognathus amanoi</i>           | NS               | Rhamphorhynchidae    | Late Jurassic    | A       | 0,72            | 3,7             | 1,27       | 1,75       | 1,11       | 0,82       | 18,5                   | 25,5       | 5          | 14,5  | 20,2            | Bennett (2007)            |
| <i>Anurognathus amanoi</i>           | BSP 19221.42     | Rhamphorhynchidae    | Late Jurassic    | A       | 0,69            | 2,9             | 4,18       | 1,77       | 1,11       | 0,69       | 32                     | 46         | 11         | 27    | 39              | Bennett (2007)            |
| <i>Jeholopterus ningchengensis</i>   | VPP V12705       | Rhamphorhynchidae    | Middle Jurassic  | A       | 0,69            | 3,26            | 4,68       | 2,22       | 1,78       | 0,8        | 62                     | 89         | 19         | 40    | 50              | Wang et al (2002)         |
| <i>Rhamphorhynchus longicauda</i>    | BSP 1938.593     | Rhamphorhynchidae    | Late Jurassic    | A       | 0,6             | 1,2             | 2,28       | 1,16       | 1,02       | 0,93       | 2                      | 15         | 14         | 15    | 14              | Este estudo               |
| <i>Rhamphorhynchus sp</i>            | SMNS 51470       | Rhamphorhynchidae    | Late Jurassic    | A       | 0,61            | 1,57            | 1,07       | 1,14       | 1,31       | 0,74       | 41                     | 30         | 26         | 38    | 51              | Este estudo               |
| <i>Rhamphorhynchus gemmingsi</i>     | NMS R4125        | Rhamphorhynchidae    | Late Jurassic    | A       | 0,57            | 1,8             | 3,14       | 2          | 0,96       | 0,82       | 38                     | 66         | 21         | 33    | 48,5            | Gross (1937)              |
| <i>Scaphognathus crassirostris</i>   | SMNS 93935       | Rhamphorhynchidae    | Late Jurassic    | A       | 0,6             | 2,6             | 4,36       | 1,5        | 1,36       | 0,68       | 29                     | 48         | 11         | 32    | 39              | Este estudo               |
| <i>Campanolophus hesperus</i>        | CM 11424         | Rhamphorhynchidae    | Early Jurassic   | A       | 0,83            | 2,18            | 2,62       | 1,6        | 1,27       | 0,79       | 50,3                   | 60,3       | 23         | 37,6  | 47,4            | Wellnhofer (1974)         |
| <i>Dorygnathus bathensis</i>         | SMNS 60914       | Rhamphorhynchidae    | Late Jurassic    | A       | 0,57            | 1,8             | 3,31       | 2,43       | 1,82       | 0,75       | 42                     | 73         | 22         | 30    | 40              | Este estudo               |
| <i>Dorygnathus bathensis</i>         | MBS 1920.16      | Rhamphorhynchidae    | Late Jurassic    | A       | 0,6             | 2,1             | 3,5        | 2,04       | 1,44       | 0,75       | 80                     | 133        | 38         | 65    | 82              | padian (2008)             |
| <i>Dorygnathus bathensis</i>         | MBS 1905.15      | Rhamphorhynchidae    | Late Jurassic    | A       | 0,61            | 2,03            | 3,28       | 1,98       | 1,5        | 0,75       | 65                     | 105        | 32         | 53    | 70              | padian (2008)             |
| <i>Sordes plicatus</i>               | Casi R1.0044     | Rhamphorhynchidae    | Late Jurassic    | A       | 0,57            | 1,2             | 2,08       | 1,55       | 1,01       | 0,65       | 30                     | 52         | 25         | 33,5  | 51              | Este estudo               |
| <i>Dimorphodon sp</i>                | GSM 1346         | Rhamphorhynchidae    | Early Jurassic   | A       | 0,77            | 2,32            | 3          | 1,34       | 0,96       | 0,72       | 79                     | 102        | 34         | 76    | 105,4           | Unwin (1988)              |
| <i>Dimorphodon modiolus</i>          | YH 2000          | Rhamphorhynchidae    | Middle Jurassic  | A       | 0,68            | 1,69            | 2,46       | 1,6        | 1,18       | 0,74       | 44                     | 64         | 26         | 40    | 54              | Lu et al (2009)           |
| <i>Wukongopterus li</i>              | VPP V15113       | Rhamphorhynchidae    | Middle Jurassic  | A       | 0,62            | 1,68            | 2,71       | 1,74       | 1,17       | 0,67       | 38,7                   | 62,1       | 22,9       | 35,6  | 52,8            | Wang et al (2009)         |
| <i>Ctenochasma elegans</i>           | BSP 1875.XIV.501 | Ctenochasmatoidea    | Late Jurassic    | A       | 0,75            | 0,9             | 1,2        | 1,6        | 1,14       | 0,71       | 15                     | 20         | 16,5       | 12,5  | 17,5            | Bennett (2007)            |
| <i>Ctenochasma elegans</i>           | BSP 1867.II.1    | Ctenochasmatoidea    | Late Jurassic    | A       | 0,82            | 0,9             | 1,21       | 1,47       | 1,04       | 0,7        | 15                     | 18,2       | 16,5       | 12,3  | 17,5            | Bennett (2007)            |
| <i>Ctenochasma elegans</i>           | BSP 1935.124     | Ctenochasmatoidea    | Late Jurassic    | A       | 0,73            | 0,74            | 1,1        | 1,5        | 0,95       | 0,63       | 38,5                   | 52,5       | 52         | 35    | 55              | Bennett (2007)            |
| <i>Pterodaustro guinazui</i>         | MHN UNSL GED-V   | Ctenochasmatoidea    | Early Cretaceous | A       | 0,77            | 1,14            | 1,25       | 1,66       | 1,25       | 0,87       | 19,3                   | 24,8       | 16,8       | 14,23 | 19,73           | Codomoni & Chiappe (2004) |
| <i>Cynorhynchus suevicus</i>         | GPI 80           | Ctenochasmatoidea    | Late Jurassic    | A       | 0,8             | 1               | 1,33       | 0,89       | 0,72       | 0,64       | 66                     | 88,2       | 110,7      | 77,5  | 121             | Bennett (2013)            |
| <i>Boreopterus cuie</i>              | JZMP 04-07-3     | Archaeopterygiformes | Early Cretaceous | A       | 0,74            | 0,59            | 0,85       | 0,54       | 0,54       | 0,64       | 79                     | 110        | 94         | 82    | 82              | Bennett (2013)            |
| <i>Aerodactylus scolopaceus</i>      | BSP 1917.18a     | Archaeopterygiformes | Early Cretaceous | A       | 0,63            | 1,11            | 1,37       | 1,32       | 1,34       | 0,82       | 37                     | 47         | 35         | 34,7  | 48,3            | Wellnhofer (1970)         |
| <i>Pterodactylus anteus</i>          | BSP AS 1739      | Archaeopterygiformes | Late Jurassic    | A       | 0,67            | 0,9             | 1,07       | 0,88       | 0,97       | 0,71       | 31,5                   | 47         | 35         | 29    | 40,5            | Wellnhofer (1970)         |
| <i>Pterodactylus microrhynch</i>     | BSP 1911.131     | Archaeopterygiformes | Late Jurassic    | A       | 0,76            | 0,71            | 0,92       | 1,19       | 1,01       | 0,72       | 25                     | 32,5       | 30,5       | 30,3  | 41,7            | Wellnhofer (1970)         |
| <i>Pterodactylus kochi</i>           | S165             | Archaeopterygiformes | Late Jurassic    | A       | 0,75            | 1,04            | 1,38       | 1,39       | 1,01       | 0,72       | 28,5                   | 42,3       | 30,5       | 30,3  | 41,7            | Wellnhofer (1970)         |
| <i>Archaeopteryx longicauda</i>      | SMNS 56603       | Archaeopterygiformes | Late Jurassic    | A       | 0,73            | 0,6             | 0,88       | 0,78       | 0,78       | 0,66       | 78                     | 106        | 100        | 99    | 149             | Plieninger (1907)         |
| <i>Gemmadactylus thomphastinus</i>   | BSP 64.AS.1      | Archaeopterygiformes | Late Jurassic    | A       | 0,6             | 0,85            | 1,42       | 1,49       | 1,08       | 0,72       | 60                     | 100        | 70         | 67    | 92              | Wellnhofer (1970)         |
| <i>Aurornis xanaduensis</i>          | NMB SH 110       | Archaeopterygiformes | Late Jurassic    | A       | 0,75            | 0,65            | 0,87       | 1,04       | 0,71       | 0,68       | 62,4                   | 82,9       | 94,6       | 79    | 116             | Frey et al (2011)         |
| <i>Zhenyuanopterus longirostris</i>  | GLGMV 0001       | Archaeopterygiformes | Early Cretaceous | N       | 0,8             | 0,91            | 1,13       | 1,24       | 1,31       | 1,05       | 210                    | 262        | 230        | 210   | 200             | Lu (2010)                 |
| <i>Athridactylus conomydelyi</i>     | SMNK PAL 1132    | Ornithocheiroidea    | Early Cretaceous | N       | 0,73            | 1,01            | 1,37       | 1,64       | 1,33       | 0,81       | 330                    | 313        | 227        | 190   | 234             | Frey & Masiell (1994)     |
| <i>Barbosania gracilirostris</i>     | SMNK PAL 3854    | Ornithocheiroidea    | Early Cretaceous | N       | 0,63            | 0,94            | 1,49       | 1,57       | 1,25       | 0,79       | 160                    | 353        | 169        | 161   | 302             | Elgin & Frey (2012)       |
| <i>Anhangurania robustus</i>         | SMNK 1133        | Ornithocheiroidea    | Early Cretaceous | N       | 0,74            | 1,04            | 1,71       | 1,4        | 1,15       | 0,79       | 290                    | 390        | 227        | 277   | 338             | Elgin & Frey (2012)       |
| <i>Istiodactylus sinensis</i>        | VPP V13288       | Ornithocheiroidea    | Early Cretaceous | N       | 0,63            | 0,78            | 1,25       | 1,5        | 1,46       | 0,96       | 120                    | 190        | 152        | 126   | 130             | Wang et al (2005)         |
| <i>Nyctosaurus gracilis</i>          | NGMC 99-07-11    | Ornithocheiroidea    | Early Cretaceous | N       | 0,57            | 0,95            | 1,43       | 1,66       | 1,28       | 0,76       | 133,5                  | 233,7      | 162,3      | 140   | 182,5           | Andres & Ji (2006)        |
| <i>Nyctosaurus sp</i>                | Williston 1903   | Pteranodontoidea     | Late Cretaceous  | N       | 0,6             | 0,38            | 0,64       | 1,77       | 1,08       | 0,6        | 87                     | 144        | 224        | 81    | 133             | Williston (1903)          |
| <i>Pteranodon ingens</i>             | KJZ              | Pteranodontoidea     | Late Cretaceous  | N       | 0,5             | 0,29            | 0,58       | 1,98       | 1,69       | 0,85       | 72,3                   | 142        | 243        | 71,4  | 83,7            | Bennett (2003)            |
| <i>Pteranodon sp</i>                 | YPM 2493         | Pteranodontoidea     | Late Cretaceous  | N       | 0,68            | 0,44            | 0,65       | 1,54       | 1,02       | 0,66       | 202                    | 296        | 454        | 192   | 290             | Eaton (1910)              |
| <i>Pteranodon sp</i>                 | AMNH 4908        | Pteranodontoidea     | Late Cretaceous  | N       | 0,67            | 0,44            | 0,65       | 1,54       | 1,02       | 0,66       | 202                    | 296        | 454        | 192   | 290             | Bennett (2001)            |
| <i>Pteranodon sp</i>                 | UIPI R197        | Pteranodontoidea     | Late Cretaceous  | N       | 0,71            | 0,45            | 0,63       | 1,36       | 0,95       | 0,69       | 168                    | 234        | 366        | 171   | 246             | Bennett (2001)            |
| <i>Pteranodon sp</i>                 | CU-45062         | Pteranodontoidea     | Late Cretaceous  | N       | 0,74            | 0,43            | 0,58       | 1,46       | 1,03       | 0,7        | 172                    | 232        | 400        | 158   | 225             | Bennett (2001)            |
| <i>Dsungaripterus wei</i>            | V.277            | Azhdarchoidea        | Early Cretaceous | N       | 0,41            | 0,41            | 0,58       | 1,35       | 1,11       | 0,81       | 125                    | 300        | 300        | 221   | 270             | Young (1964)              |
| <i>Noripterus complicidens</i>       | VPP RV 73001     | Azhdarchoidea        | Early Cretaceous | N       | 0,65            | 0,45            | 0,69       | 1,35       | 1,11       | 0,65       | 71                     | 109        | 156        | 80,2  | 161             | Young (1973)              |
| <i>Noripterus sp</i>                 | GIN 125/1010     | Azhdarchoidea        | Early Cretaceous | N       | 0,77            | 0,52            | 0,73       | 1,11       | 1,07       | 0,65       | 84                     | 118,6      | 161        | 106   | 181             | Lu et al (2009)           |
| <i>Tapejara wellnhoferi</i>          | SMNK PAL 1137    | Azhdarchoidea        | Early Cretaceous | A       | 0,68            | 0,64            | 0,94       | 1,18       | 1,07       | 0,87       | 69,4                   | 101,5      | 107        | 82,5  | 94              | Eck et al (2011)          |
| <i>Sinopterus dongi</i>              | D5225            | Azhdarchoidea        | Early Cretaceous | A       | 0,67            | 0,64            | 0,92       | 1,18       | 1,07       | 0,71       | 59                     | 88         | 95         | 74    | 104             | Wang & Zhou (2003)        |
| <i>Sinopterus dongi</i>              | BXGM V0011       | Azhdarchoidea        | Early Cretaceous | A       | 0,7             | 0,64            | 0,92       | 1,18       | 1,07       | 0,71       | 59                     | 88         | 95         | 74    | 104             | Wang & Zhou (2003)        |
| <i>Huaxipterus benxiensis</i>        | GSM 03-11-001    | Azhdarchoidea        | Early Cretaceous | A       | 0,52            | 0,46            | 0,69       | 1,06       | 0,77       | 0,72       | 62                     | 119        | 133        | 112   | 154             | Lu et al (2007)           |
| <i>Huaxipterus ji</i>                | SMN 03-11-001    | Azhdarchoidea        | Early Cretaceous | A       | 0,67            | 0,59            | 0,88       | 1,17       | 0,82       | 0,7        | 79                     | 117        | 132        | 100   | 141             | Andres (2017)             |
| <i>Huaxipterus carollatus</i>        | ZMNH M8131       | Azhdarchoidea        | Early Cretaceous | A       | 0,69            | 0,52            | 0,75       | 1,23       | 0,73       | 0,59       | 79,7                   | 114        | 152        | 92,5  | 155             | Andres (2017)             |
| <i>Eopteranodon li</i>               | D5236            | Azhdarchoidea        | Early Cretaceous | A       | 0,71            | 0,65            | 0,86       | 1,06       | 0,82       | 0,66       | 69                     | 96         | 106        | 60    | 117             | Lu et al (2006)           |
| <i>Eopteranodon li</i>               | MGF 1053         | Azhdarchoidea        | Early Cretaceous | N       | 0,8             | 0,65            | 0,81       | 0,97       | 0,73       | 0,68       | 291                    | 355        | 355        | 298   | 398             | Andres (2017)             |
| <i>Tupuxuaia bonariensis</i>         | HGM H11305A      | Azhdarchoidea        | Early Cretaceous | A       | 0,62            | 0,47            | 0,64       | 1,02       | 0,75       | 0,73       | 86                     | 103        | 140        | 102   | 139             | Lu et al (2008)           |
| <i>Chaoyangopterus chaoyangensis</i> | VPP V13397       | Azhdarchoidea        | Early Cretaceous | A       | 0,69            | 0,5             | 0,69       | 0,64       | 0,63       | 0,93       | 133                    | 185        | 133        | 208   | 268             | Wang & Zhou (2003)        |
| <i>Chaoyangopterus zhangji</i>       | LPN-R 00076      | Azhdarchoidea        | Early Cretaceous | A       | 0,77            | 0,52            | 0,72       | 1,02       | 0,69       | 0,68       | 78                     | 110,5      | 149,4      | 107,7 | 158             | Zhou (2010)               |
| <i>Jidapterus eolentis</i>           | RPCS 030366CY    | Azhdarchoidea        | Early Cretaceous | A       | 0,69            | 0,52            | 0,75       | 1,12       | 0,76       | 0,67       | 78,6                   | 113,6      | 150,1      | 100,6 | 148,1           | Wu et al (2017)           |
| <i>Eozhangopterus liaoxiensis</i>    | GSM 03-11-002    | Azhdarchoidea        | Early Cretaceous | A       | 0,73            | 0,66            | 0,9        | 1,29       | 0,76       | 0,58       | 90                     | 122        | 135        | 94    | 160             | Lu & Ji (2005)            |
| <i>Zhangopterus liaoxiensis</i>      | M1233            | Azhdarchoidea        | Late Cretaceous  | N       | 0,58            | 0,4             | 0,69       | 1,05       | 0,88       | 0,61       | 137                    | 234        | 336        | 222   | 265             | Cai & Wei (1994)          |

**Tabela 4:** Padrões de fusão das vértebras torácicas em Dinosauria avianos compilados na literatura e em espécimes analisados pessoalmente (segundo metodologia de Storer, 1982)

| Ordem                    | Família             | Gênero                | Tendões ossificados | Espinhos neurais | Corpo vertebral | Processos transversos | Placa ventral | Fórmula            |
|--------------------------|---------------------|-----------------------|---------------------|------------------|-----------------|-----------------------|---------------|--------------------|
| <b>Dinosauria - Aves</b> |                     |                       |                     |                  |                 |                       |               |                    |
| Maniraptoriformes        | Dromaeosauridae     | todos                 | -                   | NF               | NF              | NF                    | NF            | NF                 |
| Archaeopterygiformes     | Archaeopterygidae   | <i>Archaeopteryx</i>  | -                   | NF               | NF              | NF                    | NF            | NF                 |
| Jeholornithiformes       | Jeholornithidae     | <i>Jeholornis</i>     | -                   | NF               | NF              | NF                    | NF            | NF                 |
| Confuciusornithiformes   | Confuciusornithidae | <i>Confuciusornis</i> | -                   | NF               | NF              | NF                    | NF            | NF                 |
| Enantiornithiformes      | Enantiornithidae    | <i>Eoalulavis</i>     | -                   | NF               | NF              | NF                    | NF            | NF                 |
| Ichthyornithiformes      | Ichthyornithidae    | <i>Ichthyornis</i>    | -                   | NF               | NF              | NF                    | NF            | NF                 |
| Hesperornithiformes      | Hesperornithidae    | <i>Hesperornis</i>    | -                   | NF               | NF              | NF                    | NF            | NF                 |
| Hesperornithiformes      | Baptornithidae      | <i>Baptornis</i>      | -                   | NF               | NF              | NF                    | NF            | NF                 |
| Struthioniformes         | Struthionidae       | <i>Strutio</i>        | -                   | NF               | NF              | NF                    | NF            | NF                 |
| Struthioniformes         | Rheidae             | <i>Rhea</i>           | -                   | NF               | NF              | NF                    | NF            | NF                 |
| Casuariiformes           | Casuariidae         | <i>Casuar</i>         | -                   | NF               | NF              | NF                    | NF            | NF                 |
| Casuariiformes           | Dromaiidae          | <i>Dromaius</i>       | -                   | NF               | NF              | NF                    | NF            | NF                 |
| Apterygiformes           | Apterygidae         | <i>Apteryx</i>        | -                   | NF               | NF              | NF                    | NF            | NF                 |
| Dinornithiformes         | Dinornithidae       | <i>Dinornis</i>       | -                   | NF               | NF              | NF                    | NF            | NF                 |
| Tinamiformes             | Tinamidae           | <i>Tinamus</i>        | -                   | X                | X               | X                     | X             | 4-1-S              |
| Tinamiformes             | Tinamidae           | <i>Rhynchotus</i>     | -                   | X                | X               | X                     | X             | 6-1-S              |
| Tinamiformes             | Tinamidae           | <i>Nothura</i>        | -                   | X                | X               | X                     | X             | 4-1-S              |
| Anseriformes             | Anseranatidae       | <i>Anseranas</i>      | -                   | ?                | X               | ?                     | ?             | 2-?-S              |
| Anseriformes             | Anatidae            | <i>Anas</i>           | X                   | NF               | NF              | NF                    | NF            | NF                 |
| Anseriformes             | Anatidae            | <i>Branta</i>         | X                   | NF               | NF              | NF                    | NF            | NF                 |
| Anseriformes             | restante            | <i>restante</i>       | -                   | NF               | NF              | NF                    | NF            | NF                 |
| Galliformes              | Phasianidae         | <i>Gallus</i>         | -                   | X                | X               | X                     | X             | 4-1-S              |
| Galliformes              | Phasianidae         | <i>Pauxi</i>          | -                   | X                | X               | X                     | X             | 4-1-S              |
| Galliformes              | Cracidae            | <i>Ortalis</i>        | x                   | X                | X               | X                     | X             | 4-1-S              |
| Galliformes              | Numididae           | <i>Numida</i>         | -                   | X                | X               | X                     | X             | 4-1-S              |
| Galliformes              | restante            | <i>restante</i>       | -                   | X                | X               | X                     | X             | 4-1-S, 3-2-S, 5-1- |

|                     |                  |                       |   |    |    |    |    |                     |
|---------------------|------------------|-----------------------|---|----|----|----|----|---------------------|
| Podicipediformes    | Podicipedidae    | <i>Podiceps</i>       | - | -  | X  | -  | -  | 4-2-S               |
| Podicipediformes    | Podicipedidae    | <i>Aechmophorus</i>   | - | X  | X  | X  | X  | 5-1-S               |
| Phoenicopteriformes | Phoenicopteridae | <i>Phoenicopterus</i> | - | X  | X  | X  | -  | 4-1-S               |
| Columbiformes       | Columbidae       | <i>Columba</i>        | - | X  | X  | x  | X  | 4-0-S               |
| Columbiformes       | Columbidae       | <i>Zenaida</i>        | - | X  | X  | x  | X  | 4-1-S               |
| Columbiformes       | Columbidae       | <i>Goura</i>          | - | X  | X  | x  | X  | 3-1-S               |
| Columbiformes       | Columbidae       | <i>Raphus</i>         | - | X  | X  | X  | X  | 3-1-S               |
| Pteroclidiformes    | Pteroclididae    | <i>Pterocles</i>      | - | X  | X  | X  | X  | 4-1-S               |
| Mesitornithiformes  | Mesitornithidae  | <i>Mesitornis</i>     | - | ?  | ?  | ?  | ?  | 3-1-S               |
| Mesitornithiformes  | Mesitornithidae  | <i>Monias</i>         | - | ?  | ?  | ?  | ?  | 2-3-S               |
| Cuculiformes        | todos            | <i>todos</i>          | - | NF | NF | NF | NF | NF                  |
| Musophagiformes     | todos            | <i>todos</i>          | - | NF | NF | NF | NF | NF                  |
| Otidiformes         | todos            | <i>todos</i>          | - | NF | NF | NF | NF | NF                  |
| Caprimulgiformes    | Steatornithidae  | <i>Steatornis</i>     | ? | ?  | ?  | ?  | ?  | 3-1-S               |
| Caprimulgiformes    | todos            | <i>todos</i>          | - | NF | NF | NF | NF | NF                  |
| Opisthocomiformes   | Opisthocomidae   | <i>Opisthocomus</i>   | - | X  | X  | X  | -  | 4-2-S               |
| Gruiformes          | Gruidae          | <i>Grus</i>           | X | X  | X  | -  | -  | 3-3-S, 3-2-S, 2-3-S |
| Gruiformes          | Psophiidae       | <i>Psophia</i>        | ? | X  | X  | X  | -  | 4-2-S               |
| Gruiformes          | Aramidae         | <i>Aramus</i>         | X | X  | X  | -  | -  | 3-3-S, 4-2-S        |
| Gruiformes          | Ralloidea        | todos                 | - | NF | NF | NF | NF | NF                  |
| Charadriiformes     | todos            | todos                 | - | NF | NF | NF | NF | NF                  |
| Phaethontiformes    | todos            | todos                 | - | NF | NF | NF | NF | NF                  |
| Eurypygiiformes     | Eurypygidae      | <i>Eurypyga</i>       | ? | ?  | ?  | ?  | ?  | 4-1-S, 3-2-S        |
| Eurypygiiformes     | Rhinochetidae    | <i>Rhinochetus</i>    | ? | ?  | ?  | ?  | ?  | 4-1-S               |
| Gaviiformes         | todos            | todos                 | - | NF | NF | NF | NF | NF                  |
| Sphenisciformes     | todos            | todos                 | - | NF | NF | NF | NF | NF                  |
| Procellariiformes   | todos            | todos                 | - | NF | NF | NF | NF | NF                  |
| Pelecaniformes      | Pelecanidae      | <i>Pelecanus</i>      | - | X  | X  | X  | ?  | 2f-S*               |

|                         |                   |                      |   |    |    |    |    |              |
|-------------------------|-------------------|----------------------|---|----|----|----|----|--------------|
| Pelecaniformes          | Threskiornithidae | <i>Plegadis</i>      | - | X  | X  | x  | x  | 4-1-S        |
| Pelecaniformes          | Threskiornithidae | <i>Platalea</i>      | - | X  | X  | x  | x  | 3-2-S        |
| Pelecaniformes          | Threskiornithidae | maioria              | - | X  | X  | x  | x  | 3-2-S        |
| Suliformes              | Phalacrocoracidae | <i>Phalacrocorax</i> | - | x  | X  | x  | x  | 2-2-S        |
| Ciconiiformes           | Ciconiidae        | todos                | - | NF | NF | NF | NF | NF           |
| Accipitriformes         | todos             | todos                | - | NF | NF | NF | NF | NF           |
| Strigiformes            | todos             | todos                | - | NF | NF | NF | NF | NF           |
| Coliiformes             | todos             | todos                | - | NF | NF | NF | NF | NF           |
| Leptosomiformes         | todos             | todos                | - | NF | NF | NF | NF | NF           |
| Trogoniformes           | todos             | todos                | - | NF | NF | NF | NF | NF           |
| Bucerotiformes          | todos             | todos                | - | NF | NF | NF | NF | NF           |
| Piciformes              | todos             | todos                | - | NF | NF | NF | NF | NF           |
| Coraciiformes           | todos             | todos                | - | NF | NF | NF | NF | NF           |
| Cariamiformes           | todos             | todos                | - | NF | NF | NF | NF | NF           |
| Falconiformes           | Falconidae        | <i>Falco</i>         | - | X  | X  | X  | X  | 5-1-S, 4-1-S |
| Falconiformes           | Falconidae        | <i>Milvago</i>       | - | X  | X  | X  | X  | 4-1-S        |
| Falconiformes           | Falconidae        | <i>Caracara</i>      | - | X  | X  | X  | X  | 4-1-S        |
| Falconiformes           | Falconidae        | <i>Herpetotheres</i> | - | NF | NF | NF | NF | NF           |
| Falconiformes           | Falconidae        | <i>Micrastur</i>     | - | NF | NF | NF | NF | NF           |
| Falconiformes           | Falconidae        | 6 gêneros            | - | X  | X  | ?  | ?  | 4-1-S        |
| Psittaciformes          | Psittacidae       | <i>Forpus</i>        | - | x  | x  | -  | -  | 3-1-S        |
| Psittaciformes          | todos             | todos                | - | NF | NF | NF | NF | NF           |
| Apodiformes             | Trochilidae       | <i>Trochilus</i>     | - | x  | x  | x  | -  | 2f-S*        |
| Apodiformes             | Trochilidae       | <i>Hylocharis</i>    | - | x  | x  | x  | -  | 2f-S*        |
| Passeriformes - Tyranni | todos             | todos                | - | NF | NF | NF | NF | NF           |
| Passeriformes - Passeri | Artamidae         | <i>Artamus</i>       | - | X  | -  | x  | x  | 3-2-S        |
| Passeriformes - Passeri | Vangidae          | <i>Leptopterus</i>   | - | X  | X  | X  | -  | 4-1-S        |
| Passeriformes - Passeri | Ptiliognatidae    | <i>Phainopepla</i>   | - | X  | X  | X  | -  | 3-2-S        |
| Passeriformes - Passeri | Sturnidae         | <i>Sturnus</i>       | - | X  | X  | X  | X  | 3-2-S        |
| Passeriformes - Passeri | Mimidae           | <i>Toxostoma</i>     | - | X  | X  | X  | X  | 3-2-S        |

|                         |                |                     |   |   |   |   |   |              |
|-------------------------|----------------|---------------------|---|---|---|---|---|--------------|
| Passeriformes - Passeri | Remizidae      | <i>Anthoscopus</i>  | - | X | X | X | X | 3-2-S        |
| Passeriformes - Passeri | Remizidae      | <i>Remiz</i>        | - | X | X | X | X | 4-1-S        |
| Passeriformes - Passeri | Remizidae      | <i>Auriparus</i>    | - | X | X | X | X | 5-1-S        |
| Passeriformes - Passeri | Fringillidae   | <i>Loxia</i>        | - | X | X | X | X | 3-2-S, 2-3-S |
| Passeriformes - Passeri | Cracticidae    | <i>Gymnorhina</i>   | - | x | - | - | - | 2-3-S        |
| Passeriformes - Passeri | Rhipiduridae   | <i>Rhipidura</i>    | - | x | x | - | - | 2-3-S        |
| Passeriformes - Passeri | Laniidae       | <i>Eurocephalus</i> | - | X | X | - | - | 3-2-S        |
| Passeriformes - Passeri | Laniidae       | <i>Lanius</i>       | - | x | x | - | - | 2-3-S        |
| Passeriformes - Passeri | Petroicidae    | <i>Petroica</i>     | - | x | - | - | - | 2-3-S        |
| Passeriformes - Passeri | Ploceidae      | <i>Ploceus</i>      | - | X | X | X | - | 3-2-S        |
| Passeriformes - Passeri | Estrildidae    | <i>Neochmia</i>     | - | X | - | - | - | 3-2-S        |
| Passeriformes - Passeri | Estrildidae    | <i>Lonchura</i>     | - | - | X | - | - | 2-3-S        |
| Passeriformes - Passeri | Turdidae       | <i>Turdus</i>       | - | x | - | - | - | 2-3-S        |
| Passeriformes - Passeri | Muscicapidae   | <i>Monticola</i>    | - | x | - | - | - | 2-3-S        |
| Passeriformes - Passeri | Poliophtilidae | <i>Poliophtila</i>  | - | x | - | - | - | 2-3-S        |
| Passeriformes - Passeri | Alaudidae      | <i>Alauda</i>       | - | x | x | - | - | 2-3-S        |
| Passeriformes - Passeri | Hirundinidae   | <i>Tachycineta</i>  | - | x | x | - | - | 2-3-S        |
| Passeriformes - Passeri | Cisticolidae   | <i>Cisticola</i>    | - | x | x | - | - | 2-3-S        |
| Passeriformes - Passeri | Sylviidae      | <i>Megalurus</i>    | - | x | - | - | - | 2-3-S        |

Legenda: Fórmula : nº de vértebras com fusão – vértebras livres – S= sinsacro.

x= pouca fusão com sutura aparente, X = fusão intermediária, XX= fusão extrema, NF = não ocorre fusão

**Tabela 5:** Medidas de comprimento (mm) dos ossos longos de diversas espécies de aves representando boa parte das ordens viventes e alguns espécimes fósseis obtidos apartir de análise direta e da bibliografia. Índices de proporção relativa (razão) entre os elementos.

| Taxon                           | Espécime    | Grupo | Idade      | Notário | Índices de proporção relativa |                |            |             | Medidas de comprimento longitudinal (mm) |       |      |                |       |              | Referências             |                 |                 |                 |
|---------------------------------|-------------|-------|------------|---------|-------------------------------|----------------|------------|-------------|--|-------|------|----------------|-------|--------------|-------------------------|-----------------|-----------------|-----------------|
|                                 |             |       |            |         | Umero                         | Carpometacarpo | Ulna/femur | Ulna/fibula | Femur/fibula                             | Umero | Ulna | Carpometacarpo | Femur | Fibulotarsos |                         |                 |                 |                 |
| <i>Eudromia elegans</i>         | USNM 345064 | Aves  | Quaternary | N       | 1.1                           | 1.97           | 1.22       | 0.82        | 1.79                                     | 69.2  | 62.9 | 35             | 56.5  | 83.5         | Nesbitt & Clarke (2016) |                 |                 |                 |
| <i>Eudromia elegans</i>         | USNM 345057 | Aves  | Quaternary | N       | 0.93                          | 1.72           | 1.1        | 0.75        | 1.84                                     | 62.9  | 67.2 | 36.4           | 57    | 83.5         | Nesbitt & Clarke (2016) |                 |                 |                 |
| <i>Eudromia elegans</i>         | USNM 345093 | Aves  | Quaternary | N       | 0.94                          | 1.71           | 1.1        | 0.78        | 1.8                                      | 60.1  | 63.3 | 35             | 54.6  | 77           | Nesbitt & Clarke (2016) |                 |                 |                 |
| <i>Eudromia elegans</i>         | USNM 345016 | Aves  | Quaternary | N       | 1.07                          | 1.67           | 1.03       | 0.74        | 1.78                                     | 58.9  | 63   | 35.2           | 56.8  | 78.6         | Nesbitt & Clarke (2016) |                 |                 |                 |
| <i>Oryzopsis aratus</i>         | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | A       | 1.03                          | 2.07           | 2.76       | 1.51        | 1.92                                     | 290   | 270  | 140            | 105   | 191          | Este estudo             |                 |                 |                 |
| <i>Oryzopsis melanocoryphus</i> | MCP 1851    | Aves  | Quaternary | A       | 1.05                          | 2.08           | 2.35       | 1.28        | 1.94                                     | 200   | 187  | 96             | 85    | 156          | Este estudo             |                 |                 |                 |
| <i>Coscoroba coscoroba</i>      | MCP 1851    | Aves  | Quaternary | A       | 1.05                          | 2.08           | 2.35       | 1.28        | 1.94                                     | 190   | 180  | 102            | 82    | 162          | Este estudo             |                 |                 |                 |
| <i>Tachyeres brachyotus</i>     | MG3288      | Aves  | Quaternary | A       | 1.23                          | 1.83           | 1.27       | 0.91        | 1.48                                     | 121   | 88   | 66             | 77    | 132          | Este estudo             |                 |                 |                 |
| <i>Tachyeres brachyotus</i>     | MG3282      | Aves  | Quaternary | A       | 1.76                          | 1.68           | 1.68       | 0.95        | 1.77                                     | 150   | 149  | 84             | 89    | 137          | Este estudo             |                 |                 |                 |
| <i>Dendrocygna viduata</i>      | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | A       | 0.93                          | 1.64           | 1.88       | 1.07        | 1.77                                     | 201   | 193  | 92             | 51    | 89           | Este estudo             |                 |                 |                 |
| <i>Alamo cornuta</i>            | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | A       | 0.91                          | 2.04           | 2.02       | 1.12        | 2.23                                     | 192   | 210  | 94             | 95    | 170          | Este estudo             |                 |                 |                 |
| <i>Chauna torquata</i>          | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | A       | 0.89                          | 1.95           | 1.95       | 1.09        | 2.23                                     | 205   | 230  | 105            | 105   | 188          | Este estudo             |                 |                 |                 |
| <i>Gallinulae wyomingensis</i>  | MCP 1834    | Aves  | Paleogene  | N       | 0.97                          | 1.84           | 1.13       | 0.81        | 1.87                                     | 46.7  | 46.4 | 26.2           | 41    | 57.4         | Mayr & Weing (2004)     |                 |                 |                 |
| <i>Gallinulae wyomingensis</i>  | MCP 1834    | Aves  | Paleogene  | N       | 0.97                          | 1.84           | 1.13       | 0.81        | 1.87                                     | 46.7  | 46.4 | 26.2           | 41    | 57.4         | Mayr & Weing (2004)     |                 |                 |                 |
| <i>Oryzopsis aratus</i>         | MG593       | Aves  | Quaternary | N       | 1.09                          | 2.01           | 0.84       | 0.61        | 2  | 0.77  | 59   | 54             | 27    | 70           | 96                      | Este estudo     |                 |                 |
| <i>Mitro mitu</i>               | MG 1936     | Aves  | Quaternary | N       | 0.95                          | 2.02           | 1          | 0.68        | 2.11                                     | 1.05  | 0.71 | 110            | 52    | 104          | 153                     | Este estudo     |                 |                 |
| <i>Lepidopteryx verreauxi</i>   | XXX         | Aves  | Quaternary | N       | 0.84                          | 1.44           | 0.98       | 0.69        | 1.7                                      | 1.16  | 0.82 | 0.7            | 38.8  | 39.4         | 55.6                    | Goldberg (1999) |                 |                 |
| <i>Scopelogadus migratorius</i> | XXX         | Aves  | Quaternary | N       | 0.92                          | 1.43           | 0.99       | 0.83        | 1.55                                     | 1.18  | 0.75 | 44.3           | 47.8  | 30.8         | 40.3                    | 53.1            | Goldberg (1999) |                 |
| <i>Zenaidura macroura</i>       | XXX         | Aves  | Quaternary | N       | 0.86                          | 1.37           | 1.13       | 0.83        | 1.58                                     | 1.3   | 0.96 | 0.73           | 33.8  | 38.4         | 24.2                    | 29.4            | 39.8            | Goldberg (1999) |
| <i>Zenaidura macroura</i>       | XXX         | Aves  | Quaternary | N       | 0.84                          | 1.29           | 1.1        | 0.8         | 1.53                                     | 1.31  | 0.95 | 0.72           | 37.3  | 44.9         | 25.2                    | 34.1            | 47.1            | Goldberg (1999) |
| <i>Columba javirostris</i>      | XXX         | Aves  | Quaternary | N       | 0.84                          | 1.42           | 1.13       | 0.86        | 1.67                                     | 1.67  | 1.04 | 0.86           | 50.3  | 59.2         | 36.6                    | 49.2            | 56.8            | Goldberg (1999) |
| <i>Columba javirostris</i>      | XXX         | Aves  | Quaternary | N       | 0.84                          | 1.42           | 1.13       | 0.86        | 1.67                                     | 1.67  | 1.04 | 0.86           | 50.3  | 59.2         | 36.6                    | 49.2            | 56.8            | Goldberg (1999) |
| <i>Columba livia</i>            | XXX         | Aves  | Quaternary | N       | 0.83                          | 1.34           | 1.08       | 0.77        | 1.6                                      | 1.29  | 0.93 | 0.71           | 48    | 57.3         | 35.7                    | 44.2            | 61.6            | Goldberg (1999) |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   | MCP 1834    | Aves  | Quaternary | N       | 0.91                          | 2.16           | 2.38       | 1.3         | 2.35                                     | 2.22  | 2.38 | 1.82           | 200   | 84           | 85                      | 250             | Este estudo     |                 |
| <i>Phaenopertus chilensis</i>   |             |       |            |         |                               |                |            |             |  |       |      |                |       |              |                         |                 |                 |                 |

## Anexo 2

Tabela geral: Total de Gêneros válidos de Pterosauria por idade geológica (em negrito os que apresentam notário)

| Idade          | Gêneros válidos de Pterosauria   | Referências  | Total |
|----------------|--|--|-------|
| Maastrichtiano | <i>Alcione</i><br><i>Arambourgiania</i><br><i>Barbaridactylus</i><br><i>Eurazhdarcho</i><br><b><i>Hatzegopteryx</i></b><br><i>Phosphatodraco</i><br><b><i>Quetzalcoatlus</i></b><br><i>Tethydraco</i><br><i>Simurghia</i>  | Longrich <i>et al.</i> (2018)<br>Frey & Martill (1996)<br>Longrich <i>et al.</i> (2018)<br>Vremir <i>et al.</i> (2013)<br>Buffetaut <i>et al.</i> (2002)<br>Longrich <i>et al.</i> (2018)<br>Lehman <i>et al.</i> (1996)<br>Longrich <i>et al.</i> (2018)<br>Longrich <i>et al.</i> (2018)   | 09    |
| Campaniano     | <i>Aerotitan</i><br><i>Aralazhdarcho</i><br><i>Bogolubovia</i><br><i>Mistralazhdarcho</i><br><i>Montanazhdarcho</i><br><i>Navajodactylus</i><br><i>Piksi</i><br><b><i>Volgadraco</i></b><br><b><i>Zhejiangopterus</i></b>  | Novas <i>et al.</i> (2012)<br>Averianov (2014)<br>Averianov (2014)<br>Vullo <i>et al.</i> (2018)<br>Padian <i>et al.</i> (1995)<br>Sullivan & Fowler (2011)<br>Longrich <i>et al.</i> (2018)<br>Averianov <i>et al.</i> (2008)<br>Cai & Wei (1994)   | 09    |
| Santoniano     | <i>Bakonydraco</i><br><b><i>Nyctosaurus</i></b><br><b><i>Pteranodon</i></b>  | Ösi <i>et al.</i> (2005)<br>Williston (1913), Bennett (2003)<br>Eaton (1910), Bennett (2001)   | 03    |
| Coniaciano     | <i>Alamodactylus</i><br><b><i>Muzquizopteryx</i></b>   | Andres & Myers (2013)<br>Frey <i>et al.</i> (2006)   | 02    |
| Turoniano      | <i>Argentinadraco</i><br><b><i>Azhdarcho</i></b><br><i>Lonchodectes</i><br><i>Lonchodraco</i>  | Kellner & Calvo (2017)<br>Averianov (2010)<br>Rodrigues & Kellner (2013)<br>Rodrigues & Kellner (2013)   | 04    |
| Cenomaniano    | <i>Aetodactylus</i><br><i>Alanaq</i><br><i>Cimoliopterus</i><br><i>Microtuban</i>  | Myers (2010)<br>Ibrahim <i>et al.</i> (2010)<br>Rodrigues & Kellner (2013)<br>Elgin & Frey (2011a)   | 04    |
| Albiano        | <b><i>Anhanguera</i></b><br><i>Araripedactylus</i><br><i>Aussiedraco</i><br><b><i>Barbosania</i></b><br><b><i>Bennethazia</i></b><br><b><i>Brasileodactylus</i></b><br><i>Caiuajara</i><br><i>Camposipterus</i><br><i>Caupedactylus</i><br><i>Cearadactylus</i><br><i>Coloborhynchus</i><br><i>Maaradactylus</i><br><i>Mythunga</i><br><b><i>Ornithocheirus</i></b><br><i>Ornithostoma</i> | Kellner & Tomida (2000)<br>Kellner & Tomida (2000)<br>Kellner <i>et al.</i> (2011)<br>Elgin & Frey (2011b)<br>Averianov (2014)<br>Kellner & Tomida (2000)<br>Manzig <i>et al.</i> (2014)<br>Rodrigues & Kellner (2013)<br>Kellner (2013)<br>Vila Nova <i>et al.</i> (2010)<br>Rodrigues & Kellner (2013)<br>Bantim <i>et al.</i> (2014)<br>Molnar & Thulborn (2008)<br>Seeley (1901)<br>Averianov (2012) | 24    |

|            |                               |                                |    |
|------------|-------------------------------|--------------------------------|----|
|            | <i>Pterodaustro</i>           | Bonaparte (1970)               |    |
|            | <i>Radiodactylus</i>          | Andres & Myers (2013)          |    |
|            | <b><i>Santanadactylus</i></b> | De Buissonjé (1980)            |    |
|            | <i>Tapejara</i>               | Kellner & Campos (2007)        |    |
|            | <b><i>Tupuxuara</i></b>       | Kellner & Campos (1994)        |    |
|            | <b><i>Tropeognathus</i></b>   | Kellner <i>et al.</i> (2013)   |    |
|            | <i>Thalassodromeus</i>        | Kellner & Campos (2002)        |    |
|            | <i>Uktenadactylus</i>         | Rodrigues & Kellner (2009)     |    |
|            | <i>Unwindia</i>               | Martill (2011)                 |    |
| Aptiano    | <b><i>Arthurdactylus</i></b>  | Frey & Martill (1994)          |    |
|            | <i>Aymberedactylus</i>        | Pêgas <i>et al.</i> (2016)     |    |
|            | <i>Beipiaopterus</i>          | Lü (2003)                      |    |
|            | <i>Boreopterus</i>            | Lü & Ji (2005a)                |    |
|            | <i>Cathayopterus</i>          | Wang & Zhou (2006)             |    |
|            | <b><i>Chaoyangopterus</i></b> | Wang & Zhou (2003b)            |    |
|            | <i>Elanodactylus</i>          | Andres & Ji (2008)             |    |
|            | <i>Eozhdarcho</i>             | Lü & Ji (2005b)                |    |
|            | <i>Eopteranodon</i>           | Lü & Zhang (2005)              |    |
|            | <i>Eosipterus</i>             | Ji & Ji (1997)                 | 41 |
|            | <i>Feilongus</i>              | Wang <i>et al.</i> (2005)      |    |
|            | <i>Forfexopterus</i>          | Jiang <i>et al.</i> (2016)     |    |
|            | <i>Gegepterus</i>             | Wang <i>et al.</i> (2007)      |    |
|            | <i>Gladocephaloideus</i>      | Lü <i>et al.</i> (2012b)       |    |
|            | <i>Guidraco</i>               | Wang <i>et al.</i> (2012)      |    |
|            | <i>Hamipterus</i>             | Wang <i>et al.</i> (2014a)     |    |
|            | <i>Haopterus</i>              | Wang & Lü (2001)               |    |
|            | <i>Hongshanopterus</i>        | Wang <i>et al.</i> (2008a)     |    |
|            | <i>Huaxiaopterus</i>          | Lü & Yuan (2005)               |    |
|            | <i>Ikrandraco</i>             | Wang <i>et al.</i> (2014b)     |    |
|            | <b><i>Istiodactylus</i></b>   | Andres & Ji (2006)             |    |
|            | <i>Jidapterus</i>             | Dong <i>et al.</i> (2003)      |    |
|            | <i>Lacusovagus</i>            | Witton (2008)                  |    |
|            | <i>Liaoningopterus</i>        | Wang & Zhou (2003b)            |    |
|            | <i>Liaoxipterus</i>           | Dong & Lü (2005)               |    |
|            | <i>Linlongopterus</i>         | Rodrigues <i>et al.</i> (2015) |    |
|            | <i>Longchengpterus</i>        | Wang <i>et al.</i> (2006)      |    |
|            | <i>Ludodactylus</i>           | Frey <i>et al.</i> (2003)      |    |
|            | <i>Moganopterus</i>           | Lü <i>et al.</i> (2012a)       |    |
|            | <i>Nemicolopterus</i>         | Wang <i>et al.</i> (2008b)     |    |
|            | <i>Ningchengopterus</i>       | Lü (2009b)                     |    |
|            | <i>Nurhachius</i>             | Wang <i>et al.</i> (2005)      |    |
|            | <i>Pangupterus</i>            | Lü <i>et al.</i> (2016)        |    |
|            | <i>Prejanopterus</i>          | Vidarte & Calvo (2010)         |    |
|            | <i>Pterofiltrus</i>           | Jiang & Wang (2011)            |    |
|            | <i>Shenzhoupterus</i>         | Lü <i>et al.</i> (2008)        |    |
|            | <i>Sinopterus</i>             | Wang & Zhou (2003a)            |    |
|            | <i>Tupandactylus</i>          | Kellner & Campos (2007)        |    |
|            | <i>Vectidraco</i>             | Naish <i>et al.</i> (2013)     |    |
|            | <i>Vesperopterylus</i>        | Lü <i>et al.</i> (2017)        |    |
|            | <b><i>Zhenyuanopterus</i></b> | Lü (2010)                      |    |
| Barremiano | <i>Caulkicephalus</i>         | Steel <i>et al.</i> (2005)     |    |

|               |                               |                                |    |
|---------------|-------------------------------|--------------------------------|----|
|               | <i>Domeykodactylus</i>        | Martill <i>et al.</i> (2000)   | 07 |
|               | <b><i>Dsungaripterus</i></b>  | Young (1964)                   |    |
|               | <i>Europejara</i>             | Vullo <i>et al.</i> (2012)     |    |
|               | <b><i>Istiodactylus</i></b>   | Hooley (1913)                  |    |
|               | <i>Lonchognathosaurus</i>     | Maisch <i>et al.</i> (2004)    |    |
|               | <b><i>Noripterus</i></b>      | Hone <i>et al.</i> (2017)      |    |
| Hauteriviano  | <i>Puntanipterus</i>          | Chiappe <i>et al.</i> (1998)   | 01 |
| Valanginiano  | <i>Serradraco</i>             | Rigal <i>et al.</i> (2017)     | 01 |
| Berriasiano   | <i>Eurolimnornis</i>          | Benton <i>et al.</i> (1997)    |    |
|               | <b><i>Noripterus</i></b>      | Lü <i>et al.</i> (2009)        | 04 |
|               | <i>Palaeocursornis</i>        | Kessler & Jurcsák (1984)       |    |
|               | <i>Plataleorhynchus</i>       | Howse & Milner (1995)          |    |
| Titoniano     | <i>Aerodactylus</i>           | Wellnhofer (1970)              |    |
|               | <i>Altmuehlopterus</i>        | Vidovic & Martill (2017)       |    |
|               | <i>Anurognathus</i>           | Bennett (2007)                 |    |
|               | <i>Comodactylus</i>           | Galton (1981)                  |    |
|               | <i>Aurorazhdarcho</i>         | Frey <i>et al.</i> (2011)      | 16 |
|               | <i>Cynorhamphus</i>           | Bennett (2013)                 |    |
|               | <i>Ctenochasma</i>            | Wellnhofer (1970)              |    |
|               | <i>Diopecephalus</i>          | Vidovic & Martill (2017)       |    |
|               | <b><i>Germanodactylus</i></b> | Wellnhofer (1970)              |    |
|               | <i>Gnathosaurus</i>           | Wellnhofer (1970)              |    |
|               | <i>Huanhepterus</i>           | Dong (1982)                    |    |
|               | <i>Herbstosaurus</i>          | Unwin (1996)                   |    |
|               | <i>Pterodactylus</i>          | Wellnhofer (1970)              |    |
|               | <i>Rhamphorhynchus</i>        | Wellnhofer (1975)              |    |
|               | <i>Scaphognathus</i>          | Wellnhofer (1975)              |    |
|               | <i>Wenupteryx</i>             | Codorniu & Gasparini (2013)    |    |
| Kimmeridgiano | <b><i>Ardeadactylus</i></b>   | Plieninger (1907)              |    |
|               | <i>Bellubrunnus</i>           | Hone <i>et al.</i> (2012)      |    |
|               | <i>Cuspicephalus</i>          | Martill & Etches (2013)        |    |
|               | <i>Dermodactylus</i>          | Carpenter <i>et al.</i> (2003) |    |
|               | <i>Harpactognathus</i>        | Carpenter <i>et al.</i> (2003) | 13 |
|               | <i>Kepodactylus</i>           | Harris & Carpenter (1996)      |    |
|               | <i>Mesadactylus</i>           | Jensen & Padian (1989)         |    |
|               | <i>Normannognathus</i>        | Buffetaut <i>et al.</i> (1998) |    |
|               | <i>Orientognathus</i>         | Lü <i>et al.</i> (2015)        |    |
|               | <i>Rhamphorhynchus</i>        | Wellnhofer (1975)              |    |
|               | <i>Scaphognathus</i>          | Wellnhofer (1975)              |    |
|               | <i>Tendaguripterus</i>        | Unwin & Heinrich (1999)        |    |
|               | <i>Utahdactylus</i>           | Czerkas & Mickelson (2002)     |    |
| Oxfordiano    | <i>Archaeoistiodactylus</i>   | Lü & Fucha (2010)              |    |
|               | <i>Batrachognathus</i>        | Rjabinin (1948)                |    |
|               | <i>Cacibupteryx</i>           | Gasparini <i>et al.</i> (2004) |    |
|               | <i>Changchengopterus</i>      | Lü (2009a)                     |    |
|               | <i>Daohugoupterus</i>         | Cheng <i>et al.</i> (2015)     |    |
|               | <i>Darwinopterus</i>          | Lü <i>et al.</i> (2009)        | 21 |
|               | <i>Dendrorhynchoides</i>      | Ji <i>et al.</i> (1999)        |    |
|               | <i>Douzhanopterus</i>         | Wang <i>et al.</i> (2017)      |    |
|               | <i>Fenghuangopterus</i>       | Lü <i>et al.</i> (2010)        |    |
|               | <i>Jeholopterus</i>           | Wang <i>et al.</i> (2002)      |    |

|                                    |                          |                                      |    |
|------------------------------------|--------------------------|--------------------------------------|----|
|                                    | <i>Jianchangopterus</i>  | Lü & Bo (2011)                       |    |
|                                    | <i>Jiangchangnathus</i>  | Cheng <i>et al.</i> (2012)           |    |
|                                    | <i>Kunpengopterus</i>    | Wang <i>et al.</i> (2010)            |    |
|                                    | <i>Kryptodracon</i>      | Andres <i>et al.</i> (2014)          |    |
|                                    | <i>Liaodactylus</i>      | Zhou <i>et al.</i> (2017)            |    |
|                                    | <i>Nesodactylus</i>      | Colbert (1969)                       |    |
|                                    | <i>Qinglongopterus</i>   | Lü <i>et al.</i> (2012)              |    |
|                                    | <i>Pterorhynchus</i>     | Andres <i>et al.</i> (2014)          |    |
|                                    | <i>Sericipterus</i>      | Andres <i>et al.</i> (2010)          |    |
|                                    | <i>Sordes</i>            | Unwin & Bakhurina (1994)             |    |
|                                    | <i>Wukongopterus</i>     | Wang <i>et al.</i> (2009)            |    |
| Calloviano                         | -                        | -                                    | 00 |
| Bathoniano                         | <i>Angustinaripterus</i> | He <i>et al.</i> (1983)              |    |
|                                    | <i>Klobiodon</i>         | O'Sullivan & Martill (2018)          | 03 |
|                                    | <i>Rhamphocephalus</i>   | Dean <i>et al.</i> (2016)            |    |
| Bajociano                          | <i>Angustinaripterus</i> | He <i>et al.</i> (1983)              | 01 |
| Aaleniano                          | -                        | -                                    | 00 |
| Toarciano                          | <i>Allkaruen</i>         | Codorniu <i>et al.</i> (2016)        |    |
|                                    | <i>Campylognathoides</i> | Padian (2008)                        | 03 |
|                                    | <i>Dorygnathus</i>       | Wellnhofer (1974)                    |    |
| Pliensbachiano                     | <i>Rhamphinion</i>       | Padian (1984)                        | 02 |
|                                    | <i>Dimorphodon</i>       | Dean <i>et al.</i> (2016)            |    |
| Sinemuriano                        | <i>Dimorphodon</i>       | Dean <i>et al.</i> (2016)            | 02 |
|                                    | <i>Rhamphinion</i>       | Padian (1984)                        |    |
| Hettangiano                        | <i>Dimorphodon</i>       | Unwin (2001)                         | 01 |
| Rético                             | <i>Arcticodactylus</i>   | Kellner (2015)                       |    |
|                                    | <i>Caviramus</i>         | Fröbisch & Fröbisch (2006)           | 03 |
|                                    | <i>Raeticodactylus</i>   | Kellner (2015)                       |    |
| Noriano                            | <i>Austriadactylus</i>   | Dalla Vecchia <i>et al.</i> (2002)   |    |
|                                    | <i>Austriadraco</i>      | Kellner (2015)                       |    |
|                                    | <i>Bergamodactylus</i>   | Kellner (2015), Dalla Vecchia (2018) |    |
|                                    | <i>Caelestiventus</i>    | Britt <i>et al.</i> (2018)           | 09 |
|                                    | <i>Carniadactylus</i>    | Dalla Vecchia (2009)                 |    |
|                                    | <i>Caviramus</i>         | Kellner (2015)                       |    |
|                                    | <i>Eudimorphodon</i>     | Dalla Vecchia (2013, 2018)           |    |
|                                    | <i>Preondactylus</i>     | Dalla Vecchia (2013, 2018)           |    |
|                                    | <i>Peteinosaurus</i>     | Dalla Vecchia (2013, 2018)           |    |
| Total 174 Gêneros (sem repetições) |                          |                                      |    |

## Referências

Andres B, Clark J, Xu X. 2010. A new rhamphorhynchid pterosaur from the Upper Jurassic of Xinjiang, China, and the phylogenetic relationships of basal pterosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 163–187.

Andres B, Clark J, Xu X. 2014. The Earliest Pterodactyloid and the Origin of the Group. *Current Biology* 24: 1–6.

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, Ji Q. 2008. A new pterosaur from the Liaoning Province of China, the phylogeny of the Pterodactyloidea, and convergence in their cervical vertebrae. *Palaeontology* 51: 453–469.

Andres B, Myers TS. 2013. Lone Star Pterosaurs. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 103: 383–398.

Averianov AO. 2010. The Osteology of the *Azhdarcho lancicollis* Nesson, 1984 (Pterosauria, Azhdarchidae) from the Late Cretaceous of Uzbekistan. *Proceedings of the Zoological Institute RAS* 314: 264–317.

Averianov AO. 2012. *Ornithostoma sedgwicki* – valid taxon of azhdarchoid pterosaurs. *Proceedings of the Zoological Institute RAS* 316: 40–49.

Averianov AO. 2014. Review of taxonomy, geographic distribution, and paleoenvironments of Azhdarchidae (Pterosauria). *Zookeys* 432: 1–107.

- Averianov AO, Arkhangelsky MS, Pervushov EM. 2008. A New Late Cretaceous Azhdarchid (Pterosauria, Azhdarchidae) from the Volga Region. *Paleontological Journal* 42: 634–642.
- Bantim RAM, Saraiva AAF, Oliveira GR, Sayão JM. 2014. A new toothed pterosaur (Pterodactyloidea: Anhangueridae) from the Early Cretaceous Romualdo Formation, NE Brazil. *Zootaxa* 3869: 201–223.
- 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. New crested specimens of the Late Cretaceous pterosaur *Nyctosaurus*. *Paläontologische Zeitschrift* 77: 61–75.
- Bennett SC. 2007. A second specimen of the pterosaur *Anurognathus ammoni*. *Palaontologische Zeitschrift* 81: 376–398.
- Bennett SC. 2013. The morphology and taxonomy of the pterosaur *Cycnorhamphus*. *Neues Jahrbuch für Paläontologie Abhandlungen* 267: 23–41.
- Benton MJ, Cook E, Grigorescu D, Popa E, Tallódi E. 1997. Dinosaurs and other tetrapods in an Early Cretaceous bauxite-filled fissure, northwestern Romania. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 130: 275–292.
- 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.
- Britt BB, Dalla Vecchia FM, Chure DJ, Engelmann, GF, Whiting, MF, Scheetz RD. 2018. *Caelestiventus hanseni* gen. et sp. nov. extends the desert-dwelling pterosaur

record back 65 million years. *Nature Ecology & Evolution* doi:10.1038/s41559-018-0627-y.

Buffetaut E, Grigorescu D, Csiki Z. 2002. A new giant pterosaur with a robust skull from the latest Cretaceous of Romania. *Naturwissenschaften* 89: 180–184.

Buffetaut E, Lepage JJ, Lepage G. 1998. A new pterodactyloid pterosaur from the Kimmeridgian of the Cape de La Hève (Normandy, France). *Geological Magazine* 135: 719–722.

Cai Z, Wei F. 1994. *Zhejiangopterus linhaiensis* (Pterosauria) from the Upper Cretaceous of Linhai, Zhejiang, China. *Vertebrata Palasiatica* 32: 181–194.

Carpenter K, Unwin DM, Cloward K, Miles CA, Miles C. 2003. A new scaphognathine pterosaur from the Upper Jurassic Formation of Wyoming, USA. In: Buffetaut E, Mazin JM. (eds.). *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*. Geological Society of London, Special Publications 217:45–54.

Cheng X, Wang X, Jiang S, Kellner AWA. 2012. A new scaphognathid pterosaur from western Liaoning, China. *Historical Biology* 24: 101–111

Cheng X, Wang X, Jiang S, Kellner AWA. 2014. Short note on a non-pterodactyloid pterosaur from Upper Jurassic deposits of Inner Mongolia, China. *Historical Biology* 27: 749–754.

Chiappe LM, Rivarola D, Romero E, Dávila S, Codorniú L. 1998. 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.

Codorniú L, Carabajal AP, Pol D, Unwin DM, Rauhut, OWM. 2016. A Jurassic pterosaur from Patagonia and the origin of the pterodactyloid neurocranium. *PeerJ* 4: e2311.

Codorniú L, Gasparini Z. 2013. The Late Jurassic pterosaurs from northern Patagonia, Argentina. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 103: 399–408.

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

Czerkas SJ, Mickelson DL. 2002. The first occurrence of skeletal pterosaur remains in Utah. In Czerkas, SJ. *Feathered Dinosaurs and the Origin of Flight*. Blanding, Utah: The Dinosaur Museum: 3–13.

Dalla Vecchia FM 2009. Anatomy and systematics of the pterosaur *Carniadactylus* Gen. N. *rosenfeldi* (Dalla Vecchia,1995). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 115: 159–188.

Dalla Vecchia FM 2013. Triassic Pterosaurs. In: Nesbitt SJ, Desojo JB, Irmis RB. eds. 2013. *Anatomy, Phylogeny and Palaeobiology of Early Archosaurs and their Kin*, *Geological Society Special Publication* 379.

Dalla Vecchia FM 2018. Comments on triassic pterosaurs with a Commentary on the “ontogenetic stages” of Kellner (2015) and the validity of *Bergamodactylus wildi*. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 124: 317–341.

Dalla Vecchia FM, Wild R, Hopf H, Reitner, J. 2002. A crested rhamphorhynchoid pterosaur from the Late Triassic of Austria. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 196–199.

- Dean CD, Mannion PD, Butler RJ. 2016. Preservational bias controls the fossil record of pterosaurs. *Palaeontology* 59: 225–247.
- De Buissonjé PH. 1980. *Santanadactylus brasilensis* nov.gen. nov.sp. a longnecked, large pterosaur from the Aptian of Brazil. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen B* 83:145–172.
- Dong ZM. 1982. On a new Pterosauria (*Huanhepterus quingyangensis* gen.et. sp.nov.) from Ordos, China. *Vertebrata Palasiatica* 20:115–121.
- Dong ZM, Lü J. 2005. A New Ctenochasmatid Pterosaur from the Early Cretaceous of Liaoning Province. *Acta Geologica Sinica* 79:164–167.
- Dong Z, Sun Y, Wu S. 2003. On a new pterosaur from the Lower Cretaceous of Chaoyang Basin, Western Liaoning, China. *Global Geology* 22:1–7.
- Eaton GF. 1910. Osteology of *Pteranodon*. *Memmory of the Connecticut Academy of Artistics and Science* 2: 31–38.
- Elgin RA, Frey E. 2011. A azhdarchoid pterosaur from the Cenomanian (Late Cretaceous) of Lebanon. *Swiss Journal of Geosciences* 104: 1–14.
- Elgin RA, Frey E. 2011. A new ornithocheirid, *Barbosania gracilirostris* gen. et sp. nov. (Pterosauria, Pterodactyloidea) from the Santana Formation (Cretaceous) of NE Brazil. *Swiss Journal of Palaeontology* 130: 259–275.
- Frey E, Buchy MC, Stinnesbeck W, González AG, Di Stefano A. 2006. *Muzquizopteryx coahuilensis* n.g., n. sp., a nyctosaurid pterosaur with soft tissue preservation from the Coniacian (Late Cretaceous) of northeast Mexico (Coahuila). *Oryctos* 6: 19–40.

Frey E, Martill DM, 1994. A new Pterosaur from the Crato Formation (Lower Cretaceous, Aptian) of Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 194: 379–412.

Frey E, Martill DM. 1996. A reappraisal of *Arambourgiania* (Pterosauria, Pterodactyloidea): One of the world's largest flying animals. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 199: 221–247.

Frey E, Martill D, Buchy M. 2003. A new crested ornithocheirid from the Lower Cretaceous of northeastern Brazil and the unusual death of an unusual pterosaur. In: Buffetaut E, Mazin JM. (eds.). *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs. Geological Society Special Publication* 217:56–63.

Frey E, Meyer CA, Tischlinger H. 2011. The oldest azhdarchoid pterosaur from the Late Jurassic Solnhofen Limestone (Early Tithonian) of Southern Germany. *Swiss Journal of Geology* 104: 35–55.

Fröbisch NB, Fröbisch J. 2006. New basal pterosaur genus from the Upper Triassic of the Northern Calcareous Alps of Switzerland. *Palaeontology* 49: 1081–1090.

Galton PM. 1981. A Rhamphorhynchoid Pterosaur from the Upper Jurassic of North America. *Journal of Paleontology* 55: 1117–1122.

Gasparini Z, Fernández M, De La Fuente M. 2004. A new pterosaur from the Jurassic of Cuba. *Palaeontology* 47: 919–927.

Harris JD, Carpenter K. 1996. A large pterodactyloid from the Morrison Formation (Late Jurassic) of Garden Park, Colorado. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* 1996: 473–484.

- He X, Yang D, Su C. 1983. A new pterosaur from the Middle Jurassic of Dashanpu, Zigong, Sichuan. *Journal of the Chengdu College of Geology* 1: 27–33.
- Hone DWE, Jiang S, Xu X. 2017. A taxonomic revision of *Noriopteris complicidens* and Asian members of the Dsungaripteridae. In: Hone DWE, Witton MP, Martill DM. (eds). *New Perspectives on Pterosaur Palaeobiology*. Geological Society, London, Special Publications, 455.
- Hone DWE, Tischlinger H, Frey E, Röper M. 2012. A new non-pterodactyloid pterosaur from the Late Jurassic of Southern Germany. *Plos One* 7: 1–18.
- Hooley RW. 1913. On the skeleton of *Ornithodesmus latidens*, an Ornithosaur from the Wealden Shales of Atherfield (Isle of Wight). *Quarterly Journal of the Geological Society* 69: 372–422.
- Howse SCB, Milner AR. 1995. The pterodactyloids from the Purbeck Limestone Formation of Dorset. *Bulletin of the Natural History Museum, London (Geology)* 51: 73–88.
- Ibrahim N, Unwin, DM, Martill DM, Baidder L, Zouhri S. 2010. A New Pterosaur (Pterodactyloidea: Azhdarchidae) from the Upper Cretaceous of Morocco. *Plos One* 5: e10875.
- Jensen JA, Padian K. 1989. Small pterosaurs and dinosaurs from the Uncompahgre fauna (Brushy Basin Member, Morrison Formation: ?Tithonian), late Jurassic, western Colorado. *Journal of Paleontology* 63:363–374.
- Ji S, Ji Q. 1997. Discovery of a new pterosaur in western Liaoning, China. *Acta Geologica Sinica* 71:115–121.

Ji S, Ji Q, Padian K. 1999. Biostratigraphy of new pterosaurs from China. *Nature* 398:573–574.

Jiang S, Cheng X, Ma Y, Wang X. 2016. A new archaeoptero-dactyloid pterosaur from the Jiufotang Formation of western Liaoning, China, with a comparison of sterna in Pterodactylomorpha. *Journal of Vertebrate Paleontology* 36: e1212058

Jiang S, Wang X. 2011. A new ctenochasmatid pterosaur from the Lower Cretaceous, western Liaoning, China. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 83: 1243–1249.

Kellner AWA. 2013. A new unusual tapejarid (Pterosauria, Pterodactyloidea) from the Early Cretaceous Romualdo Formation, Araripe Basin, Brazil. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 103: 409–421.

Kellner AWA. 2015. Comments on Triassic pterosaurs with discussion about ontogeny and description of new taxa. *Anais Academia Brasileira de Ciências* 87(2): 669–689.

Kellner AWA, Calvo JO. 2017. New azhdarchoid pterosaur (Pterosauria, Pterodactyloidea) with an unusual lower jaw from the Portezuelo Formation (Upper Cretaceous), Neuquén Group, Patagonia, Argentina. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 89: 2003–2012.

Kellner AWA, Campos DA. 1994. A new species of *Tupuxuara* (Pterosauria, Tapejaridae) from the Early Cretaceous of Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 66: 467–473.

Kellner AWA, Tomida Y. 2000. Description of a new species of Anhangueridae (Pterodactyloidea) with comments on the pterosaurfauna from the Santana Formation (Aptian–Albian), northeastern Brazil. *Tokyo, National Science Museum. National Science Museum Monographs*,17: 1–135.

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: 389–392.

Kellner AWA, Campos DA. 2007. Short note on the ingroup relationships of the Tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea. *Boletim do Museu Nacional*. 75: 1–14.

Kellner AWA, Campos DA, Sayão JM, Saraiva AAF, Rodrigues T, Oliveira G, Cruz LA, Costa FR, Silva HP, Ferreira JS. 2013. The largest flying reptile from Gondwana: A new specimen of *Tropeognathus* cf. *T. mesembrinus* Wellnhofer, 1987 (Pterodactyloidea, Anhangueridae) and other large pterosaurs from the Romualdo Formation, Lower Cretaceous, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 85: 113–135.

Kellner, AWA, Rodrigues T, Costa FR. 2011. Short note on a pteranodontoid pterosaur (Pterodactyloidea) from western Queensland, Australia. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 83: 301–308.

Kessler E, Jurcsák T. 1984. Fossil bird remains in the bauxite from Cornet (Romania, Bihor County). *Travaux du Musée d'Histoire Naturelle Grigore Antipa* 25: 393–401.

Lehman TM, Langston W. 1996. Habitat and behavior of *Quetzalcoatlus*: paleoenvironmental reconstruction of the Javelina Formation (Upper Cretaceous), Big Bend National Park, Texas. Abstracts of Papers. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 48A.

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: 1–38.

Lü J, 2003. A new pterosaur: *Beipiaopterus chenianus*, gen. et sp. nov. (Reptilia: Pterosauria) from Western Liaoning Province, China. *Memoir of the Fukui Prefectural Dinosaur Museum* 2: 153–160.

Lü J. 2009. A new non-pterodactyloid pterosaur from Qinglong County, Hebei Province of China. *Acta Geologica Sinica* 83: 189–199.

Lü J. 2009. A baby pterodactyloid pterosaur from the Yixian Formation of Ningcheng, Inner Mongolia, China. *Acta Geologica Sinica* 83: 1–8.

Lü J. 2010. A new boreopterid pterodactyloid pterosaur from the Early Cretaceous Yixian Formation of Liaoning Province, Northeastern China. *Acta Geologica Sinica* 84: 24–246.

Lü J, Azuma Y, Dong Z, Barsbold R, Kobayashi Y, Lee YN. 2009. New material of dsungaripterid pterosaurs (Pterosauria: Pterodactyloidea) from western Mongolia and its palaeoecological implications. *Geological Magazine* 146: 690–700.

Lü J, Bo X. 2011. A New Rhamphorhynchid Pterosaur (Pterosauria) from the Middle Jurassic Tiaojishan Formation of Western Liaoning, China. *Acta Geologica Sinica* 85: 977–983.

Lü J, Fucha X. 2010. A new pterosaur (Pterosauria) from Middle Jurassic Tiaojishan Formation of Western Liaoning, China. *Global Geology* 13: 113–118.

Lü J, Fucha X, Chen J. 2010. A New Scaphognathine Pterosaur from the Middle Jurassic of Western Liaoning, China. *Acta Geoscientica Sinica* 31: 263–266.

- Lü J, Ji Q. 2005. A New Ornithocheirid from the Early Cretaceous of Liaoning Province, China. *Acta Geologica Sinica* 79: 157–163.
- Lü J, Ji Q. 2005. New azhdarchid pterosaur from the Early Cretaceous of western Liaoning. *Acta Geologica Sinica*. 79: 301–307
- Lü J, Ji Q, Wei X, Liu Y. 2012. A new ctenochasmatoid pterosaur from the Early Cretaceous Yixian Formation of Western Liaoning, China. *Cretaceous Research* 34: 26–30.
- Lü J, Liu C, Pan L, Shen C. 2016. A New Pterodactyloid Pterosaur from the Early Cretaceous of the Western Part of Liaoning Province, Northeastern China. *Acta Geologica Sinica* 90: 777–782.
- Lü J, Meng Q, Wang B, Liu D, Shen C, Zhang Y. 2017. Short note on a new anurognathid pterosaur with evidence of perching behaviour from Jianchang of Liaoning Province, China. In: Hone DWE, Witton MP, Martill DM. (Eds). *New Perspectives on Pterosaur Palaeobiology*. Geological Society, London, Special Publications. London: The Geological Society of London. 455: doi:10.1144/SP455.16.
- Lü J, Pu H, Xu L, Wei X, Chang H, Kundrát M. 2015. A new rhamphorhynchid pterosaur (Pterosauria) from Jurassic deposits of Liaoning Province, China. *Zootaxa* 3911: 119–129.
- Lü J, Pu H, Xu L, Wu Y, Wei X. 2012. Largest Toothed Pterosaur Skull from the Early Cretaceous Yixian Formation of Western Liaoning, China, with Comments On the Family Boreopteridae. *Acta Geologica Sinica* 86: 287–293.

- Lü J, Unwin DM, Jin X, Liu Y, Ji Q. 2009. 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, Xu L, Zhang X. 2008. A new azhdarchoid pterosaur from the Lower Cretaceous of China and its implications for pterosaur phylogeny and evolution. *Naturwissenschaften* 95: 891–897.
- Lü J, Unwin DM, Zhao B, Gao C, Shen C. 2012. A new rhamphorhynchid (Pterosauria: Rhamphorhynchidae) from the Middle/ Upper Jurassic of Qinglong, Hebei Province, China. *Zootaxa* 3158: 1–19.
- Lü J, Yuan C. 2005. New tapejarid pterosaur from Western Liaoning, China. *Acta Geologica Sinica*. 79: 453–458.
- Lü J, Zhang B, 2005. New pterodactyloid pterosaur from the Yixian Formation of western Liaoning. *Geological Review* 51: 458–462.
- Maisch MW, Matzke AT, Sun G. 2004. A new dsungaripteroid pterosaur from the Lower Cretaceous of the southern Junggar Basin, north-west China. *Cretaceous Research* 25: 625–634.
- 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: e100005.
- Martill DM. 2011. A new pterodactyloid pterosaur from the Santana Formation (Cretaceous) of Brazil. *Cretaceous Research* 32: 236–243.

- Martill DM, Etches S. 2013. A new monofenestratan pterosaur from the Kimmeridge Clay Formation (Upper Jurassic, Kimmeridgian) of Dorset, England. *Acta Palaeontologica Polonica* 58: 285–294.
- Martill DM, Frey E, Diaz GC, Bell CM. 2000. Reinterpretation of a Chilean pterosaur and the occurrence of Dsungaripteridae in South America. *Geological Magazine* 137:19–25.
- Molnar RE, Thulborn RA. 2008. An incomplete pterosaur skull from the Cretaceous of north-central Queensland, Australia. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro* 65: 461–470.
- Myers TS. 2010. A new ornithocheirid pterosaur from the Upper Cretaceous (Cenomanian–Turonian) Eagle Ford Group of Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 280–287.
- Naish D, Simpson M, Dyke G. 2013. A New Small-Bodied Azhdarchoid Pterosaur from the Lower Cretaceous of England and Its Implications for Pterosaur Anatomy, Diversity and Phylogeny. *Plos One* 8: e58451.
- Novas FE, Kundrat M, Agnolín FL, Ezcurra MD, Ahlberg PE, Isasi MP, Arriagada A, Chafraat P. 2012. A new large pterosaur from the Late Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32: 1447–1452.
- Ösi A, Weishampel DB, Jianu CM. 2005. First evidence of azhdarchid pterosaurs from the Late Cretaceous of Hungary. *Acta Palaeontologica Polonica* 50: 777–787.
- O’Sullivan M, Martill DM. 2018. Pterosauria of the Great Oolite Group (Bathonian, Middle Jurassic) of Oxfordshire and Gloucestershire, England. *Acta Palaeontologica Polonica* 63: 617–644.

Padian K. 1984. Pterosaur remains from the Kayenta Formation (?Early Jurassic) of Arizona. *Palaeontology* 27: 407–413.

Padian K. 2008. The Early Jurassic Pterosaur *Dorygnathus banthensis* (Theodori, 1830). *Special Papers in Palaeontology, The Palaeontological Association, London* 80: 1–64.

Padian K, de Ricqlès AJ, Horner JR. 1995. Bone histology determines identification of a new fossil taxon of pterosaur (Reptilia: Archosauria), *Comptes Rendus de l'Academie des Science, Serie II* (320): 77–84.

Pêgas RV, Leal MED, Kellner AWA. 2016. A Basal Tapejarine (Pterosauria; Pterodactyloidea; Tapejaridae) from the Crato Formation, Early Cretaceous of Brazil. *Plos One* 11: e0162692.

Plieninger F. 1907. Die pterosaurier der Juraformation Schwabens. *Palaeontographica* 53: 219–316.

Rjabinin AN. 1948. Remarks on a flying reptile from the Jurassic of the Kara-Tau. *Akademia Nauk, Paleontological Institute, Trudy*, 15: 86–93.

Seeley HG. 1901. *Dragons of the Air*. London: Meuthuen and Co. Publishing, 239 p.

Rigal S, Martill DM, Sweetman SC. 2017. A new pterosaur specimen from the Upper Tunbridge Wells Sand Formation (Cretaceous, Valanginian) of southern England and a review of *Lonchodectes sagittirostris* (Owen 1874). *Geological Society, London, Special Publications*: 455.5.

Rodrigues T, Jiang S, Cheng X, Wang X, Kellner AWA. 2015. A new toothed pteranodontoid (Pterosauria, Pterodactyloidea) from the Jiufotang Formation (Lower

Cretaceous, Aptian) of China and comments on *Liaoningopterus gui* Wang and Zhou, 2003. *Historical Biology* 27: 782–795.

Rodrigues T, Kellner AWA. 2009. Review of the pterodactyloid pterosaur *Coloborhynchus*. *Zitteliana* B28: 219–228.

Rodrigues T, Kellner AWA. 2013. Taxonomic review of the *Ornithocheirus* complex (Pterosauria) from the Cretaceous of England. *ZooKeys* 308: 1–112.

Steel L, Martill DM, Unwin DM, Winch JD. 2005. A new pterodactyloid pterosaur from the Wessex Formation (Lower Cretaceous) of the Isle of Wight, England. *Cretaceous Research* 26: 686–698.

Sullivan RM, Fowler DW. 2011. *Navajodactylus boerei*, n. gen., n. sp., (Pterosauria, ?Azhdarchidae) from the Upper Cretaceous Kirtland Formation (upper Campanian) of New Mexico. *New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin* 53: 393–404.

Unwin DM. 1996. The fossil record of Middle Jurassic pterosaurs. In: Morales M. (ed.) *The continental Jurassic*. Museum of Northern Arizona Bulletin 60: 291–304.

Unwin DM. 2001. New remains of the pterosaur *Dimorphodon* (Pterosauria: Rhamphorhynchoidea) and the terrestrial ability of early pterosaurs. *Modern Geology* 13: 57–68.

Unwin DM, Bakurina NN. 1994. *Sordes pilosus* and the nature of the pterosaur flight apparatus. *Nature* 371: 62–64.

Unwin DM, Heinrich WD. 1999. On a pterosaur jaw from the Upper Jurassic of Tendaguru (Tanzania). *Mitteln Museum Naturkunde Berlin Geowiss. Reihe* 2: 121–134.

Vidarte CF, Calvo M. 2010. Un nuevo pterosaurio (Pterodactyloidea) en el Cretácico Inferior de La Rioja (España) (A new pterosaur (Pterodactyloidea) from the Lower Cretaceous of La Rioja (Spain)). *Boletín Geológico y Minero* 121: 311–328.

Vidovic SU, Martill DM. 2017. The taxonomy and phylogeny of *Diopecephalus kochi* (Wagner, 1837) and ‘*Germanodactylus rhamphastinus*’ (Wagner, 1851). In: Hone DWE, Witton MP, Martill DM. (eds). *New Perspectives on Pterosaur Palaeobiology*. Geological Society, London, *Special Publications* 455: 1–23.

Vila Nova BC, Kellner AWA, Sayão JM. 2010. Short Note on the Phylogenetic Position of *Cearadactylus Atrox*, and Comments Regarding Its Relationships to Other Pterosaurs. *Acta Geoscientica Sinica* 31 Supp.1: 73–75.

Vremir MTS, Kellner AWA, Naish D, Dyke GJ. 2013. A New Azhdarchid Pterosaur from the Late Cretaceous of the Transylvanian Basin, Romania: Implications for Azhdarchid Diversity and Distribution. *Plos One* 8: e54268.

Vullo R, Marugán-Lobón JS, Kellner AWA, Buscalioni AD, Gomez B, De La Fuente M, Moratalla JJ. 2012. A new crested pterosaur from the Early Cretaceous of Spain: The first European tapejarid (Pterodactyloidea: Azhdarchoidea). *Plos One* 7: 1–12.

Vullo R, Garcia G, Godefroit P, Cincotta A, Valentin X. 2018. *Mistralazhdarcho maggii*, gen. et sp. nov., a new azhdarchid pterosaur from the Upper Cretaceous of southeastern France. *Journal of Vertebrate Paleontology*. Online edition: e1502670. doi:10.1080/02724634.2018.1502670

Wang X, Campos DA, Zhou Z, Kellner AWA. 2008. A primitive istiodactylid pterosaur (Pterodactyloidea) from the Jiufotang Formation (Early Cretaceous), northeast China. *Zootaxa* 1813: 1–18.

- Wang X, Jiang S, Zhang J, Cheng X, Yu X, Li Y, Wei G, Wang, X. 2017. New evidence from China for the nature of the pterosaur evolutionary transition. *Scientific Reports* 7: 42763. 1–9.
- Wang X, Kellner AWA, Jiang S, Cheng X. 2012. New toothed flying reptile from Asia: close similarities between early Cretaceous pterosaur faunas from China and Brazil. *Naturwissenschaften* 99: 249–257.
- Wang X, Kellner AWA, Jiang S, Cheng X, Meng X, Rodrigues T. 2010. New long-tailed pterosaurs (Wukongopteridae) from western Liaoning, China. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 82: 1045–1062
- Wang X, Kellner AWA, Jiang S, Meng X. 2009. An unusual long-tailed pterosaur with elongated neck from western Liaoning of China. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 81: 793–812.
- Wang X, Kellner AWA, Jiang S, Wang Q, Ma Y, Paidoula Y, Cheng X, Rodrigues T, Meng X, Zhang J, Li N, Zhou Z. 2014. Sexually dimorphic tridimensionally preserved pterosaurs and their eggs from China. *Current Biology* 24: 1323–1330.
- Wang X, Kellner AWA, Zhou Z, Campos DA. 2005. Pterosaur diversity and faunal turnover in Cretaceous terrestrial ecosystems in China. *Nature* 437: 875–879.
- Wang X, Kellner AWA, Zhou Z, Campos DA. 2007. A new pterosaur (Ctenochasmatidae, Archaeopterygiformes) from the Lower Cretaceous Yixian Formation of China. *Cretaceous Research* 28: 2245–260.
- Wang X, Kellner AWA, Zhou Z, Campos DA. 2008. Discovery of a rare arboreal forest-dwelling flying reptile (Pterosauria, Pterodactyloidea) from China. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 1983–1987.

- Wang L, Li L, Duan Y, Cheng SL. 2006. A new istiodactylid pterosaur from western Liaoning, China. *Geological Bulletin of China* 25:737–740.
- Wang X, Lü J. 2001. Discovery of a pterodactyloid pterosaur from the Yixian Formation of western Liaoning, China. *Chinese Science Bulletin* 45:447–454.
- Wang X, Rodrigues T, Jiang S, Cheng X, Kellner AWA. 2014. An Early Cretaceous pterosaur with an unusual mandibular crest from China and a potential novel feeding strategy. *Scientific Reports* 4: 1–9.
- Wang X, Zhou Z. 2003. A new pterosaur (Pterodactyloidea, Tapejaridae) from the Early Cretaceous Jiufotang Formation of Western Liaoning, China and its implications for biostratigraphy. *Chinese Science Bulletin* 43: 16–23.
- Wang X, Zhou Z. 2003. Two new pterodactyloid pterosaurs from the Early Cretaceous Jiufotang Formation of Western Liaoning, China. *Vertebrata Palasiatica* 41:34–41.
- Wang X, Zhou Z, Zhang F, Xu X. 2002. A nearly completely articulated rhamphorhynchoid pterosaur with exceptionally well-preserved wing membranes and “hairs” from Inner Mongolia, northeast China. *Chinese Science Bulletin* 47: 226–234.
- Wang X, Zhou Z. 2006. Pterosaur assemblages of the Jehol Biota and their implication for the Early Cretaceous pterosaur radiation. *Geological Journal* 41: 405–418.
- Wellnhofer P. 1970. Die Pterodactyloidea (Pterosauria) der Oberjura Plattenkalke Süddeutschlands. *Bayerische Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Wissenschaftlichen Klasse, Abhandlungen* 141: 1–133.

Wellnhofer P. 1974. *Campylognathoides liasicus* (Quenstedt). An Upper Liassic Pterosaur from Holzmaden – The Pittsburgh Specimen. *Annals of the Carnegie Museum* 45: 5–34.

Wellnhofer P. 1975. Die Rhamphorhynchoidea (Pterosauria) Der Oberjura Plattenkalke Süddeutschlands. *Palaeontographica Abteilung A* 148: 1–33.

Williston SW. 1903. On the Osteology of *Nyctosaurus* (*Nyctodactylus*), with notes on American pterosaurs. *Field Columbian Museum Publications, Geological Series* 2: 125–163.

Witton MP. (2008). A new azhdarchoid pterosaur from the Crato Formation (Lower Cretaceous, Aptian?) of Brazil. *Palaeontology* 51: 1289–1300.

Young CC. 1964. On a new pterosaur from Sikiang, China. *Vertebrata Palasiatica* 3: 223–233.

Zhou CF, Gao KQ, Yi H, Xue J, Li Q, Fox RC. 2017. Earliest filter-feeding pterosaur from the Jurassic of China and ecological evolution of Pterodactyloidea. *Royal Society Open Science* 4: 160672.



Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul  
Pró-Reitoria de Graduação  
Av. Ipiranga, 6681 - Prédio 1 - 3º. andar  
Porto Alegre - RS - Brasil  
Fone: (51) 3320-3500 - Fax: (51) 3339-1564  
E-mail: [prograd@pucrs.br](mailto:prograd@pucrs.br)  
Site: [www.pucrs.br](http://www.pucrs.br)

