

es sobre o padrão de
geografia das pterossauros (Archosauria, Pterosauria)

MARCELA MANSO SAYA¹
BRUNO CAVALCANTE MENEZES²
PEDRO SEYFERTH R. ROMÉN³

Abstract

Pterosauria are an extinct group of flying archosaurs living through the Mesozoic Era, reaching a large diversity of form and size. Despite fossils of pterosaurs are known for over 200 years, their biogeography remains obscure and controversial. The lack of agreement among scientists regarding the group phylogeny worsened this scenario, directly hindering paleobiogeographical studies. In the beginning of the Mesozoic Era, when the continents were interconnected, the pterosaur fauna was restricted to the present-day Europe, especially during the Triassic (Norian). By the end of the Mesozoic Era, the pterosaurs showed a wide distribution, mainly the Azhdarchidae. In this context, the lack of a biogeographical pattern of sequences of vicariance events suggests that dispersion events can be the probable cause of speciation. According to our re-analysis of published phylogenies, two small biogeographical clades encompassed the species from Brazil and China (which belong to the groups Anhangeridae and Tapejaridae) during the Lower Cretaceous, mainly the Aptian-Albian interval, with some species presenting a global distribution. The lack of material from Africa hinders a more precise approach about the distribution. Establishing biogeographical patterns for groups with a flying habit is a difficult task. These individuals showed a great capacity to overcome geographic barriers, constraining the effect of vicariance. Furthermore, rare occurrences and incomplete preservations of members of the group in the fossil record have difficult the proposition of phylogenies including all known species. This becomes evident when we are looking for phylogenies, which are proposed mainly with species coming from *fossil Lagerstätten*. Therefore, there is a natural bias in the samples of pterosaurs concerning global distribution, which indicates many gaps in the paleobiogeographical history. Attempts were made in order to enlighten some of the relations among pterosaurs from different continents. These, however, need to be better empirical support, in order to establish the processes which originated the real time-spatial configuration for these volant archosaurs. So, with the current

knowledge about the relationships of taxa, it is not possible to indicate neither dispersion nor vicariance as predominant biogeographical process in the group history.

Key words: Cosmopolitism, Dispersion, *Fossillagerstätten*, Gondwana.

Introdução

Pterossauros são um grupo extinto de arcossauros voadores, que surgiram no Triássico Superior (Noriano) e se estenderam até o final do Cretáceo (Maastrichiano). Durante toda a era Mesozoica, atingiram grande diversidade de formas e tamanho (figura 1). Atualmente, são conhecidas 118 espécies (Barrett *et alii*, 2008; Butler *et alii*, 2009). Possuem distribuição global, ocorrendo em 237 formações ao longo de todos os continentes (Wellnhofer, 1991; Hammer & Hickerson, 1999; Kellner, 2006; Barrett *et alii*, 2008). Este cosmopolitismo se torna claro se considerarmos altos níveis hierárquicos, no entanto, os pterossauros apresentam algumas distribuições restritas em níveis taxonômicos menos inclusivos. Tomemos como exemplo a espécie *Pterodaustro guinazui*, que ocorre exclusivamente na Argentina (Bonaparte, 1970; Chiappe *et alii*, 2000; Kellner, 2001), enquanto o grupo ao qual pertence, Ctenochasmatidae é encontrado em ambos os hemisférios (Dong & Lu, 2005; Martill *et alii*, 2006).



FIGURA 1 Representação artística de um pterossauro em vida, *Anhanguera blittersdorffi*. Desenho de Maurílio Oliveira.

Apesar de serem conhecidos há pouco mais de 200 anos (Cuvier, 1801), aspectos da biogeografia dos pterossauros ainda permanecem relativamente obscuros e controversos. A falta de consenso por parte dos pesquisadores no que se refere à filogenia do grupo provavelmente foi um dos fatores que contribuiu para este cenário, havendo atualmente propostas de cinco autores diferentes (Kellner, 2003, 2004; Unwin, 2003, 2005; Andrés & Ji, 2008; Wang *et alii*, 2009; Lu *et alii*, 2009). Estas variam desde a nomenclatura empregada

para os clados, até na topologia das árvores filogenéticas. Apesar das divergências, há um consenso nas filogenias no que diz respeito a dividi-los tradicionalmente em dois grandes grupos: um agrupamento merofilético com as formas basais que viveram durante os períodos Triássico e Jurássico, chamados de “Rhamphorynchoidea” (segundo Wellnhofer, 1991) ou “não Pterodactyloides” (segundo Kellner, 2003); e o grupo monofilético chamado Pterodactyloidea, que surgiu em algum momento durante o Período Jurássico e continuou até o final do Período Cretáceo. Obviamente, o agrupamento merofilético não deve ser considerado em um debate biogeográfico.

Além disso, outro motivo de controvérsia deve-se ao fato de se tratar de um grupo de animais voadores que poderiam, em tese, transpor as barreiras biogeográficas tradicionalmente associadas a organismos terrestres não voadores. Nos grupos terrestres de arcossauros, como Dinosauria, os eventos de vicariância conduzidos pela fragmentação dos continentes intercalados por períodos de expansão de distribuição são considerados fatores determinantes para sua distribuição diferencial (Milner & Norman, 1984; Russell, 1993; Fastovsky & Weishampel, 1996; Sampson *et alii*, 1998; Sereno 1997, 1999; Sereno *et alii* 1996; **Goldberg & Garcia, 2000; Lieberman 2003**). Dentro destas hipóteses, a fragmentação dos continentes e a formação de mares epicontinentais criaram barreiras para a distribuição destes organismos e estariam associadas a eventos de vicariância. Ressalta-se, ainda, que tais eventos estariam afetando também outros grupos de organismos terrestres, como tartarugas e crocodilos (detalhes nos capítulos 9 e 10 deste livro). Já em Pterosauria as barreiras geradas por tectônica de placas não afetariam de maneira tão determinante a evolução do grupo por meio de eventos de vicariância, gerando cladogêneses. Assim, a distribuição das espécies não seria limitada sobremaneira por barreiras biogeográficas físicas (como mares originados após a fragmentação de placas continentais) da forma como ocorre com outros répteis terrestres. Esta realidade representa uma limitação para este grupo, uma vez que associações de eventos de vicariância e cladogênese podem ser mascaradas pela capacidade de transpor barreiras para a maioria dos organismos terrestres.

Além da limitação relacionada à ampla distribuição do grupo, há também um problema amostral. Os registros no Gondwana são raros, desde as primeiras descobertas no Jurássico da Tanzânia (Reck, 1931), um total de 30 localidades são conhecidas: 17 na América do Sul, nove na África, cinco na Oceania e uma na Índia (Kellner, 2001; Barret *et alii*, 2008). As espécies brasileiras tornaram-se conhecidas em todo o mundo, englobando algumas das mais importantes descobertas (Kellner & Tomida, 2000; Kellner & Campos, 2002; Unwin & Martill, 2007). Isto se deve basicamente à grande quantidade de fósseis provenientes do Grupo Santana (segundo Valença *et alii*, 2003), Cretáceo da Bacia do Araripe, e sua excelente preservação, incluindo esqueletos em três dimensões e tecidos moles (Kellner, 1996; Kellner & Campos, 1998; Kellner & Tomida, 2000). A ocorrência destes répteis alados na América do Sul não está restrita ao Brasil: fósseis de pterossauros são encontrados também na Argentina (Bonaparte, 1970; Montanelli, 1987; Lee, 1994; Chiappe *et alii*, 2000; Kellner *et alii*, 2003; Chiappe *et alii*, 2004; Codorniú & Gasparini, 2007; Kellner *et alii*, 2007), e em menor escala no Chile (Casamiquela & Chong-Dias, 1978; Bell & Padian, 1995; Martill *et alii*, 2000; Martill *et alii*, 2006), Peru e Venezuela, estes dois últimos basicamente restritos a ossos isolados (Bennett, 1989; Kellner & Moody, 2003). Se levarmos em conta que durante a Era Mesozoica os continentes sul-

americano e africano estavam unidos, e tratando-se de animais voadores, era de se esperar que o padrão de registros se estendesse também ao segundo continente. Em contraste a esta ideia, está o fato das ocorrências africanas estarem restritas a poucos ossos isolados provenientes de nove países (Galton, 1980; Dalla Vecchia *et alii*, 2001; Kellner *et alii*, 2007), nestes destacam-se os depósitos continentais da Formação Tendaguru na Tanzânia (Reck, 1931; Unwin & Heinrich, 1999; Sayão & Kellner, 2001 a, b; Costa & Kellner, 2009) e do Marrocos (Kellner & Mader, 1996, 1997; Mader & Kellner, 1997; Pereda-Superbiola *et alii*, 2003; Kellner *et alii*, 2007). Desta forma, frente ao incompleto conhecimento acerca das relações filogenéticas em Pterosauria, objetivamos apresentar os pontos mais consistentes sobre a evolução do grupo e também discutir seu provável contexto biogeográfico.

Material e Métodos

A interpretação biogeográfica histórica sobre grupos totalmente extintos é mais complexa, pois ocorre a limitação de dados advindos de grupos cuja ecologia, capacidade de dispersão e relacionamento filogenético não são plenamente conhecidos. Os princípios da análise biogeográfica foram debatidos por muitos autores (*e.g.*, Nelson & Platnick, 1981; Patterson 1981; Page, 1988, 1994; Morrone & Crisci, 1995; Hunn & Upchurch, 2001). A essência dos métodos de Biogeografia Cladística e *Event-based* consistem no efeito da formação das barreiras biogeográficas sobre a evolução dos organismos. A interrupção do fluxo gênico em uma população ancestral é o principal evento para especiação. Identificar barreiras e associá-las a esse evento é a forma mais consistente de reconstruir a biogeografia e a evolução do grupo (ver Morrone & Crisci, 1995, para uma revisão). Deve-se, portanto, partir da filogenia do grupo que está sendo estudado e verificar as implicações biogeográficas que podem estar relacionadas aos eventos de cladogênese. Dessa maneira, a coincidência de dados advindos de duas áreas de questionamento científico completamente diferentes aumenta a confiança na validade dos resultados obtidos (Cox & Moore, 2005). Dentro deste contexto, em uma análise biogeográfica, ter conhecimento a respeito da filogenia dos grupos em estudo, principalmente a determinação de seu monofletismo, é fundamental (Santos & Amorim, 2007).

Ao buscar informações filogenéticas sobre o grupo, percebemos que as análises eram compostas por poucos táxons, geralmente provenientes de *Lagerstätten*. Nestes depósitos, além da grande quantidade de exemplares, estes são geralmente mais completos e melhor preservados, podendo ser descritos mais detalhadamente. Assim, as filogenias apresentam grande quantidade de espécimes de poucas localidades, e não uma amostragem global, o que seria fundamental para a elaboração de uma proposta biogeográfica robusta. Agravando este problema, nenhuma das propostas filogenéticas publicadas inclui espécies africanas. Estes registros geralmente associam fragmentos ou ossos isolados a grandes grupos taxonômicos, devido ao seu registro muito incompleto, que impossibilita a associação a gêneros e espécies conhecidas, ou a novas unidades taxonômicas (*e.g.*, Kellner & Mader, 1997; Wellnhofer & Buffetaut, 1999; Knoll, 2000; Sayão & Kellner, 2001a, b; Costa & Kellner, 2009).

A proposição de uma biogeografia sem uma boa base filogenética torna-se praticamente inviável e pode ser considerada incorreta por alguns autores (Platnick & Nelson, 1988; Santos & Amorim, 2007). Segundo esta corrente, nem mesmo a Panbiogeografia escaparia ilesa.

Este método vem sofrendo muitas críticas, pois, em muitas situações, sua aplicação utiliza o tratamento sistemático de uma forma acrítica (Morrone & Crisci, 1995; Santos & Amorin, 2007). Platnick & Nelson (1988) rejeitam o uso de proximidades geográficas para o estabelecimento de traços, porque consideram a informação cladística um pré-requisito para qualquer análise biogeográfica. Além disso, e conforme mencionado, a heterogeneidade do registro do grupo implica em uma falta de acuidade na aplicação de métodos que não utilizam informação filogenética, mas permitem associações entre áreas de endemismos (como, por exemplo, a Análise de Parcimônia de Endemismos, PAE). Desta forma, não utilizamos nenhum método de biogeografia cladística, e nos detivemos a uma comparação dos padrões de distribuição dos pterossauros à luz das filogenias existentes. A partir daí elaboramos uma discussão levantando os problemas e suas possíveis interpretações para a distribuição atualmente conhecida para o grupo. Para isso, usamos os cladogramas de Wang *et alii* (2009), por se tratar da proposta mais recente. A análise de Wang *et alii* (2009) é composta por 52 espécies, representando apenas 44,6% do total das espécies válidas para o grupo (cálculo com base no levantamento de Barret *et alii*, 2008). Além desta, foi utilizada a matriz de Andres & Ji (2008), que apresenta o maior número de táxons. Nesta, são apresentadas 62 espécies, correspondendo a pouco mais da metade das espécies descritas (52,5%). A baixa amostragem destas análises significa que a diversidade filogenética estimada deve ser tratada com cautela em análises biogeográficas.

Análise Filogenética

Para o estudo, reanalisamos as matrizes publicadas por Andres & Ji (2008) e Wang *et alii* (2009), utilizando o programa TNT v.1.0 (Goloboff, 1999). A reanálise foi efetuada através de uma busca heurística, com 10.000 réplicas, utilizando-se o algoritmo TBR (*tree bisection reconnection*), construindo uma árvore de consenso estrito com as árvores mais parcimoniosas (Goloboff *et alii*, 2008). As topologias alcançadas são similares entre si, indicando uma confiabilidade nos resultados e, conforme esperado, obteve-se resultados idênticos aos publicados pelos autores originais (três árvores igualmente parcimoniosas de 327 passos com a matriz de Andres & Ji, 2008; e 207 árvores de 232 passos com a matriz de Wang *et alii*, 2009). Porém, o cálculo dos consensos estritos gerou mais politomias do que as apresentadas nas árvores publicadas originalmente (Andres & Ji, 2008; Wang *et alii*, 2009), correspondendo a hipóteses mais conservadoras. Enquanto a reanálise de Wang *et alii* (2009) resultou em um consenso estrito com poucas politomias, apenas em ramos terminais (figura 2), a reanálise dos dados de Andres & Ji (2008) gerou uma politomia generalizada nos ramos referentes aos indivíduos mais basais (figura 3). Apesar da má resolução do consenso estrito de Andres & Ji (2008), esta análise foi considerada, por apresentar maior quantidade de táxons relevantes para uma discussão paleobiogeográfica. A utilização do consenso estrito de Wang *et alii* (2009) serviu como base filogenética para a abordagem biogeográfica, uma vez que politomias em grupos terminais não possuem uma grande influência em inferências biogeográficas de grandes grupos (Sanmartíñ & Ronquist, 2004), como é o caso do presente estudo.

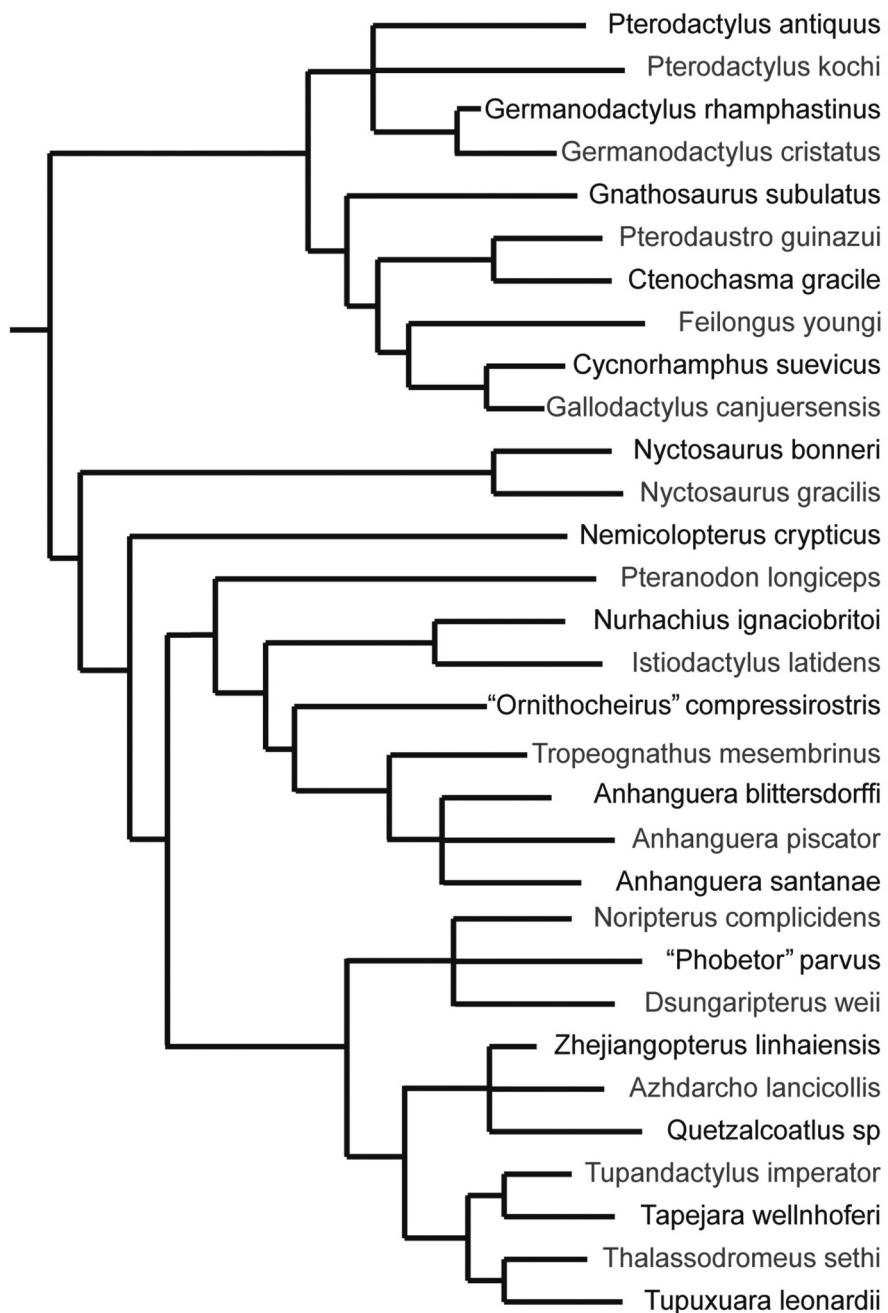


FIGURA 2 Cladograma de consenso estrito dos Pterodactyloidea, obtido a partir da matriz de Wang et alii (2009).

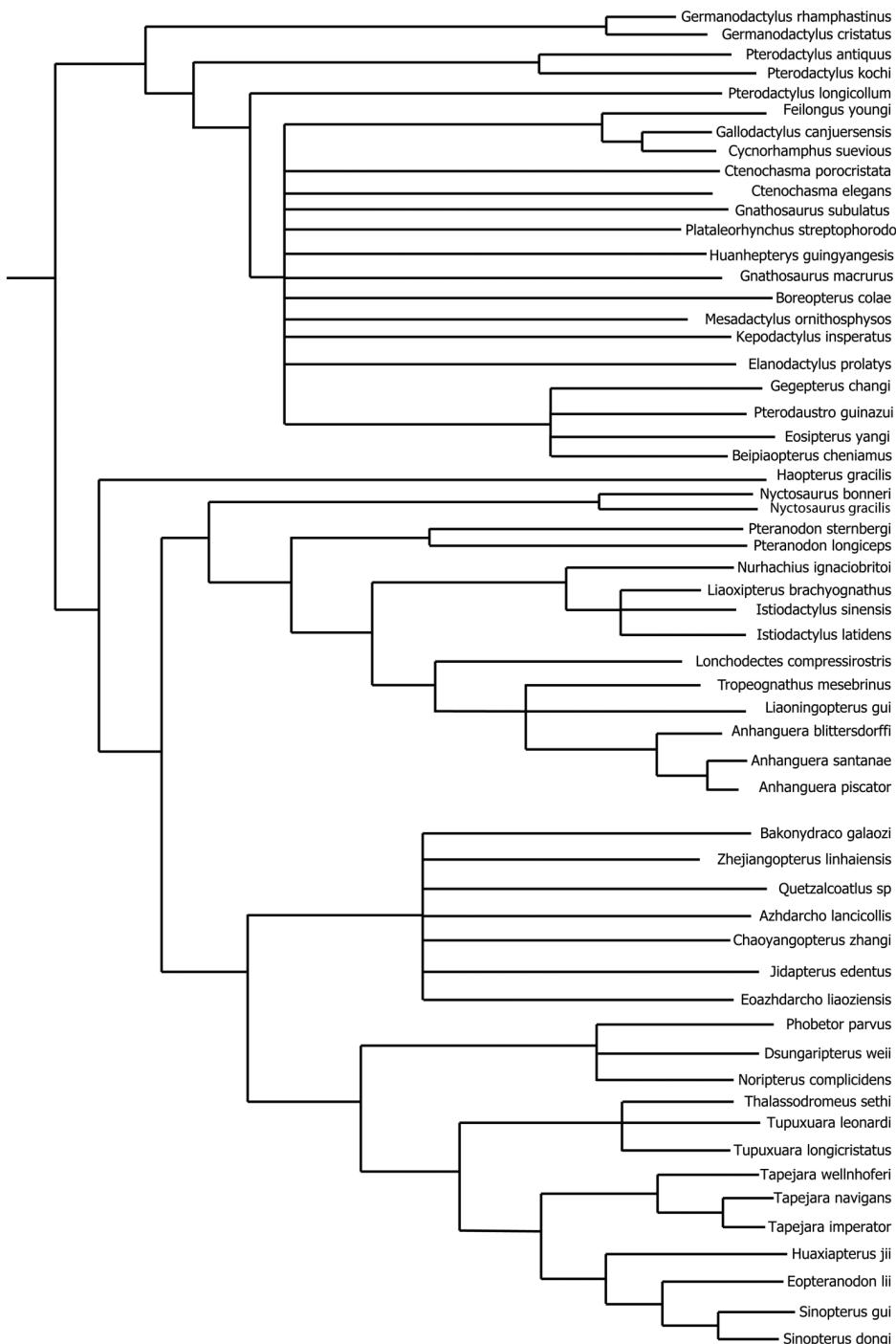


FIGURA 3 Cladograma de consenso estrito dos Pterodactyloidea, obtido a partir da matriz de Andres & Ji (2008).

A análise visual das distribuições geográfica e temporal dos táxons utilizados nas análises (figura 4) não permite sugerir padrões coincidentes de eventos de vicariância e cladogênese, conforme observado em outros grupos de organismos terrestres. Um dos poucos padrões encontrados em ambas as análises (Andrés & Ji, 2008; Wang *et alii*, 2009) refere-se ao clado Tapejaridae, composto por indivíduos primariamente da China e Brasil (figura 5). Observa-se a relação de grupos-irmão entre espécies da China e do Brasil em diferentes linhagens da família. Este padrão poderia indicar algum fenômeno repetido e poderia servir de base para uma inferência biogeográfica. Na análise de Andrés & Ji (2008), observou-se que o grupo tradicionalmente denominado Anhangueridae (segundo Kellner, 2003; Andrés & Ji, 2008), formado pelas espécies brasileiras (*Anhanguera piscator*, *A. santanae*, *A. blittersdorffi*, *Tropeognathus mesembrinus*) agrupou-se com uma espécie chinesa (*Liaoningopterus giui*), apresentando em sua base uma politomia. Este clado apresentou também *Lonchodectes crompressirostris*, uma espécie europeia como grupo-irmão sucessivo. Nos demais ramos, uma politomia generalizada, aliada à presença de indivíduos de regiões diferentes do globo, torna difícil a visualização de outros padrões de distribuição.

Uma grande divergência na topologia de Archaeopterodactyloidea foi observada em ambas as análises. Em Wang *et alii* (2009), há formação de um agrupamento englobando as formas mais derivadas, composto por *Gnathosaurus subulatus* (Alemanha), *Pterodaustro guinazui* (Argentina), *Ctenochasma gracile* (Alemanha), *Feilongus youngi* (China), *Cynorhamphus suevicus* (França) e *Gallodactylus canjuersensis* (Alemanha). Em contraste, na análise de Andrés & Ji (2008), não há definição de um ramo, colapsado em uma politomia. Este é representado por espécies da transição Juro-Cretácica, constituindo um grupo considerado cosmopolita por apresentar representantes de ambos os hemisférios. Curiosamente, apesar de *Pterodaustro* possuir uma idade similar a de depósitos brasileiros com registro de pterossauros, encontra-se mais proximamente relacionado às formas europeias. Esta relação, considerando o estágio atual de conhecimento sobre o grupo, não pode ser explicada.

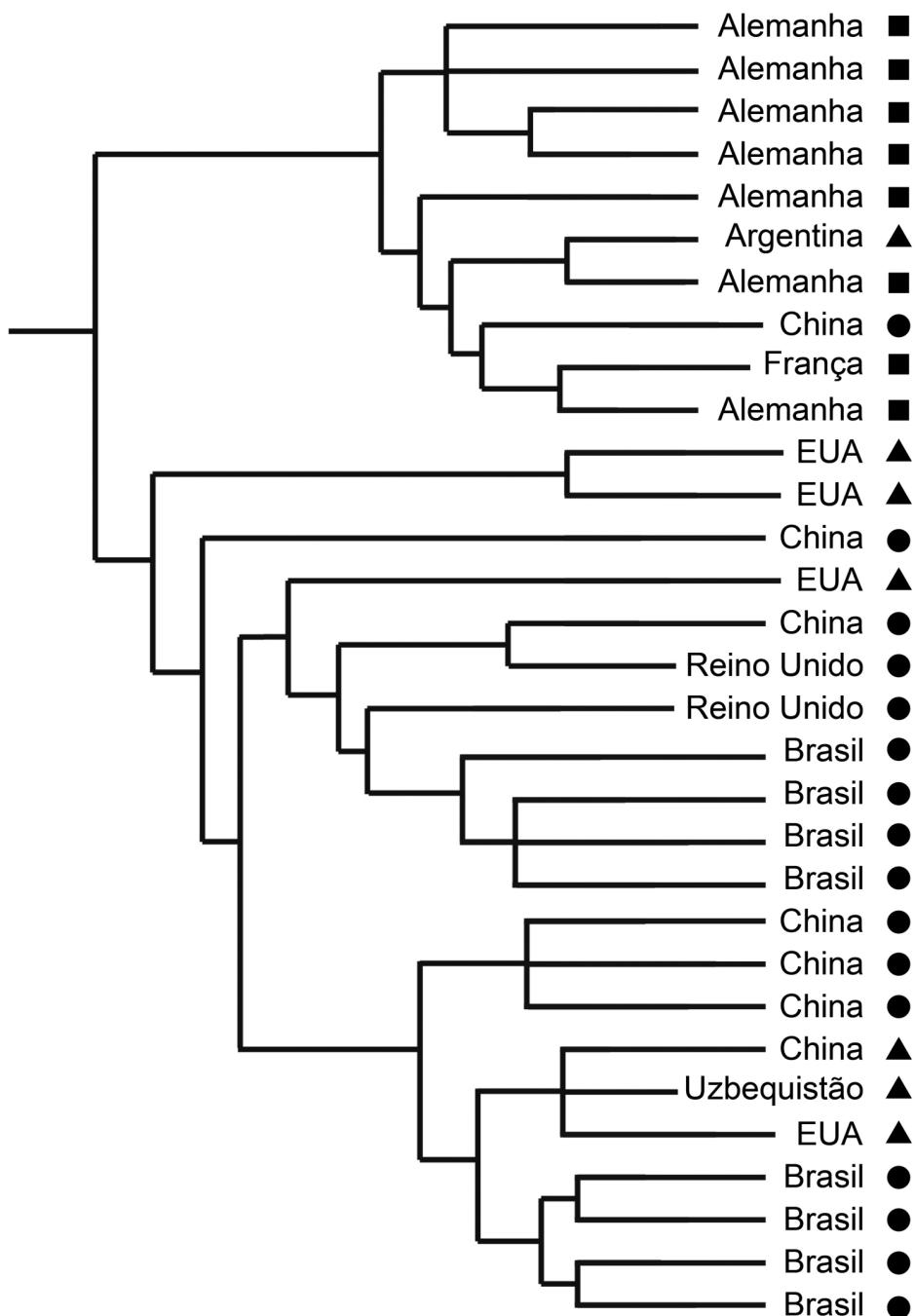


FIGURA 4 Cladograma de área obtido a partir da análise de Wang *et alii* (2009). Os símbolos representam as idades, considerando-se: < Jurássico Superior; =Cretáceo Inferior; p Cretáceo Superior.

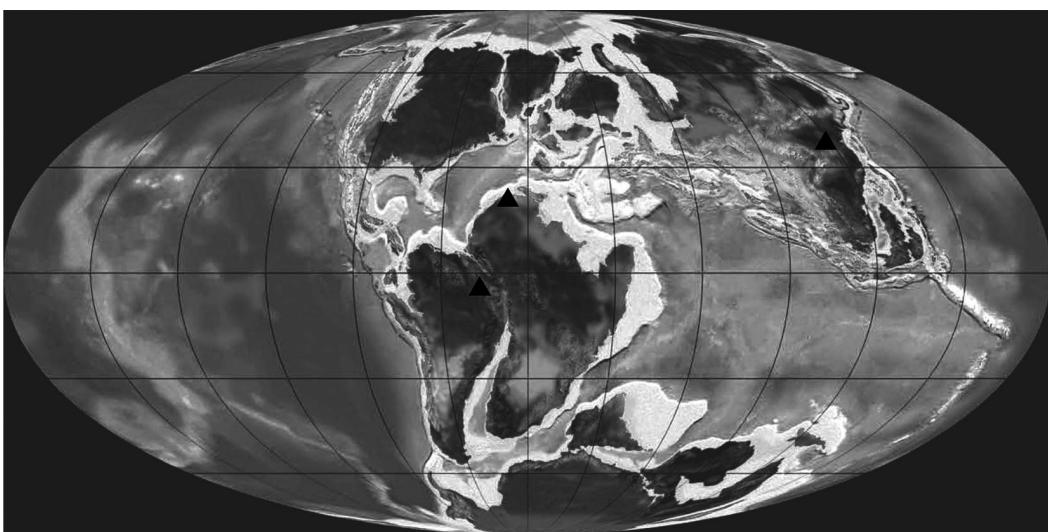


FIGURA 5 Mapa do Cretáceo Inferior, entre 150 e 100 milhões de anos (modificado de Blakey, 2010), assinalando as áreas de ocorrência dos registros de Tapejaridae (p).

Considerações Biogeográficas

A Era Mesozoica foi caracterizada por grandes mudanças na distribuição das massas continentais e suas conexões, atribuídas à tectônica e variações eustáticas. A fragmentação das placas continentais provavelmente refletiu um profundo efeito na evolução dos organismos de distribuição continental, como os pterossauros. Há muito tempo, os efeitos gerais das placas tectônicas na evolução dos organismos vêm sendo reconhecidos, a exemplo dos Dinosauria (Sereno, 1999; Upchurch *et alii*, 2002), provável grupo-irmão de Pterosauria. O cenário biogeográfico entre os dois grupos, entretanto, é inverso: no início da Era Mesozoica, quando as massas continentais estavam interconectadas, as faunas de dinossauros apresentaram relativamente pouco provincialismo (Sereno, 1999; Langer *et alii*, 2009), enquanto que os pterossauros estavam restritos a uma área na atual Europa, principalmente durante o Triássico (Noriano). Ao final da Era Mesozoica, as faunas de dinossauros eram distintas em cada massa continental (Upchurch *et alii*, 2002), enquanto que os pterossauros apresentaram sua maior distribuição, em especial o grupo dos Azhdarchidae (Andres & Ji, 2008). Neste contexto, a ausência de eventos de vicariância associados a cladogêneses indica que extinções locais e/ou eventos de dispersões estão associados às relações de grupos-irmão reconstruídas nas filogenias.

De acordo com as análises, um pequeno clado englobou as espécies da China e do Brasil durante o Cretáceo Inferior, principalmente ao longo do intervalo Aptiano-Albiano. Alguns destes chegaram a apresentar distribuição global (Wang & Zhou, 2003a, b). O início deste período é geralmente caracterizado por altas taxas de espalhamento oceânico, vulcanismo e excessivo CO₂ atmosférico (aquecendo a temperatura superficial), e importantes alterações paleogeográficas (Weissert *et alii*, 2003). A formação de áreas contendo corpos aquosos

isolados como aqueles observados nos grupos Jehol (China) e Santana (Brasil), provavelmente forneceram um arcabouço que explicaria os padrões de radiação destas biotas. No entanto o significado do aumento da temperatura, provocado pelo acúmulo de CO₂ atmosférico, e dos bolsões de umidade como barreiras vicariantes, ainda não são totalmente conhecidos. Se de fato tiverem contribuído para os processos de especiação, neste caso a distribuição dos pterossauros poderia ser resultante também de processos vicariantes de natureza menos expressiva no registro geológico do que os tradicionais eventos de grande magnitude, como aqueles causados pela movimentação dos continentes.

As grandes mudanças paleogeográficas durante o Cretáceo Inferior a leste da Ásia e áreas adjacentes poderiam fornecer pistas para explicar a dispersão dos organismos ao longo da Biota de Jehol (Zhou *et alii*, 2003; Zhou, 2004). Esta região estava isolada do resto da Laurásia desde a metade do Jurássico. A disposição paleogeográfica nesta época apontava para o seguinte padrão: Leste da Ásia estava separado da Sibéria pelo pequeno oceano Mongol-Okhotsk; o mar epicontinental de Turgai existia entre a Ásia Central e a Europa; a conexão continental de Tarium-Junggar começava a se romper. Na China, o bloco do norte era separado do sul pelas montanhas Qilian-Qinling-Dabie (Enkin *et alii*, 1992; Upchurch *et alii*, 2002). Este isolamento pode ter acarretado no surgimento de áreas de endemismo. O que se verificou, no entanto, foi que este isolamento não direcionou as trocas faunísticas. A assembleia de pterossauros do início da Biota de Jehol (antes do isolamento) apresenta certa semelhança com a do final do Jurássico da Europa (Wang & Lu, 2001; Wang *et alii*, 2002; Wang & Zhou, 2003). A assembleia de Yixian mostra-se ainda menos derivada e compreende muitos imigrantes desta região, como os da Bacia de Solnhofen (Wang & Zhou, 2003, 2006). Alguns autores sugeriram que os pterossauros de Yixian estariam evolutivamente entre as formas de Solnhofen e do Grupo Santana (Wang & Lu, 2001; Wang & Zhou, 2003). Na análise de Andrés & Ji (2008), observamos a presença de *Geopterus changi* e *Eosipterus yangi* em politomia com espécies da Europa, cujos táxons de Solnhofen estão representados por *Gnathosaurus* e pelas duas espécies de *Ctenochasma*. Associadas a estes, encontram-se formas da Inglaterra (*Plataleorynchus streptophorodo*), França (*Cynorhamphus suevicus*), Estados Unidos (*Mesadactylus ornithosphyros*) e Argentina (*Pterodautro guinazui*). Isto mostra, mesmo não havendo resolução suficiente para detalhar as relações entre as áreas, que o grupo dos Archaeopterodactyloidea já apresentava uma distribuição cosmopolita entre o final do Jurássico e início do Cretáceo. Ao que parece, a capacidade de vôo dos pterossauros permitia que estes ultrapassassem o tipo de barreira paleogeográfica imposta à maioria dos organismos terrestres, resultando em um maior intercâmbio faunístico.

Na Formação Jiufotang, o grupo dos Anhangueridae está representado por *Liaoningopterus* (Wang & Zhou, 2003b), correspondendo ao maior pterossauro descrito até o momento para a Biota de Jehol (Wang & Zhou, 2006). Os representantes dos Anhangueridae são usualmente grandes, com alta capacidade de vôo (Witmer *et alii*, 2003), e fundamentalmente encontrados em estratos de idade aptiana a cenomaniana (Wellnhofer 1991; Kellner & Tomida, 2000; Unwin, 2001; Barret *et alii*, 2008). Evidências deste grupo não incluídas nas análises filogenéticas mostraram o seu registro nas seguintes formações: Dzun-Bayin, Aptiano-Albiano da Mongólia (Bakhurina & Unwin, 1995; Kellner & Tomida, 2000); Alcântara, Albiano do Brasil (Elias *et alii*, 2007); Paw Paw, Albiano do Texas (Lee 1994; Kellner & Tomida, 1996); no

Cambridge Greensand, Albiano da Inglaterra (Kellner, 1990; Kellner & Tomida 2000; Unwin 2001); Kem-Kem, Cretáceo Superior do Marrocos (Mader & Kellner 1999; Wellnhofer & Buffetaut, 1999) (figura 6). De acordo com o agrupamento formado na análise de Andrés & Ji (2008), *Liangopterus gui* encontra-se em uma politomia na base dos Anhangueridae, clado constituído nas filogenias apenas pelas formas brasileiras encontradas na Formação Romualdo. É notável que fósseis referentes aos Anhangueridae tenham sido encontrados na porção média da Formação Yixian, corroborando a ideia de que este grupo provavelmente teve sua origem a Oeste de Liaoning e espalhou-se posteriormente para outros continentes (Wang & Zhou, 2006). Conforme observado em nossas análises, os pterossauros chineses são mais basais do que aqueles encontrados no Brasil e outros depósitos de mesma idade ao redor do mundo. É provável que com a regressão do mar epicontinental de Turgai, somado ao fechamento do Oceano Mongol-Okhotsk e a consolidação da Eurásia, tenha ocorrido uma troca maior entre os organismos da fauna de Jehol e do resto do mundo, no início do Cretáceo (Luo *et alii*, 2003; Zhou *et alii*, 2003).

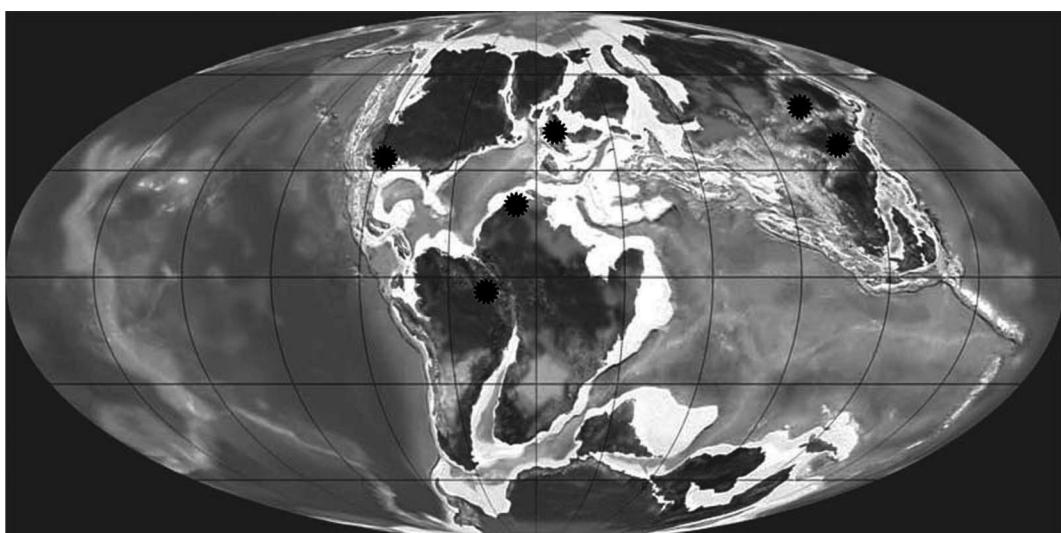


FIGURA 6 Mapa do Cretáceo Inferior, entre 150 e 100 milhões de anos (modificado de Blakey, 2010), assinalando as áreas de ocorrência dos registros de Anhangueridae (●).

A ausência de uma hipótese viável, que explique o padrão de distribuição observado para os pterossauros pelo Pacífico, torna mais plausível a utilização do continente africano como ligação entre as biotas sul-americanas e asiáticas. Seguindo os padrões paleogeográficos do início do Cretáceo, era de se esperar encontrar registros da conexão China-Brasil ao longo de todo o continente africano. Uma tentativa de se estabelecer uma aproximação entre as faunas de Anhangueridae do Brasil e Norte da África foi proposta por Elias *et alii* (2007). A presença de similaridades morfológicas entre dentes isolados provenientes da Bacia de São Luis-Grajaú com aqueles descritos para a Formação Kem Kem no Marrocos (Kellner & Mader, 1997; Wellnhofer & Buffetaut, 1999) sugeriam uma relação paleobiogeográfica próxima entre ambas

as biotas, durante a transição do Cretáceo Inferior para o Superior (Elias *et alii*, 2007). Embora os poucos dados disponíveis que embasam a comparação entre os pterossauros da América do Sul e da África se direcionem neste sentido, ainda é prematuro concluir esta similaridade de biotas. Fato agravado pela hipótese ser formulada com base em evidências indiretas, sem a aplicação de métodos biogeográficos robustos.

A ausência de dados filogenéticos que sustentem esta corrente de migração China-África-América do Sul está associada diretamente à falta de informações mais precisas a respeito dos pterossauros da África. Um problema amostral dificulta as inferências relacionadas a estes organismos. Faz-se necessário o descobrimento de espécimes mais completos e informativos, inseridos num contexto filogenético que apontem a ligação dos répteis alados da Ásia e América do Sul.

Ao final da Era Mesozoica, os padrões de distribuição dos pterossauros tornam-se ainda mais difíceis de serem estabelecidos. Existe uma tendência a atribuir uma configuração cosmopolita a um dos últimos grupos presentes no registro fóssil, os Azhdarchidae (Kellner & Langston, 1996; Unwin, 2003, 2005; Henderson & Peterson, 2006; Butler *et alii*, 2009; Watabe *et alii*, 2009). O fato deste grupo apresentar as maiores proporções corpóreas observadas até o presente, com envergadura inicialmente estimada em 10 metros (ver Andrés & Ji, 2008, para uma revisão), gera uma indução a este raciocínio. Apesar de não estar representativamente presente nas filogenias (exceto por *Azhdarcho lancicollis*, *Zhejiangopterus linhaiensis* e *Quetzalcoatlus* sp.), alguns autores inferiram a distribuição dos Azhdarchidae, baseados em espécimes fragmentados atribuídos a este grupo (Unwin, 2003, 2005; Watabe *et alii*, 2009). Estas ideias associavam a grande quantidade de material referido principalmente no final do Cretáceo a uma tendência deste clado a se tornar globalmente dominante no final desta época. Aqui, foi verificada uma politomia neste ramo apresentando espécies da China, Estados Unidos e Rússia, impossibilitando determinar um padrão biogeográfico de vicariância. Dessa forma, ao invés de um clado globalmente dominante (Watabe *et alii*, 2009), este grupo apresenta distribuição homogênea no Hemisfério Norte no final do Cretáceo. A confirmação desta e de outras inferências biogeográficas dos pterossauros está diretamente condicionada a um aumento no número de táxons nas filogenias futuras do grupo.

Conclusões

Estabelecer padrões biogeográficos para grupos fósseis com hábito voador ativo constitui uma tarefa laboriosa, principalmente pela ausência de representantes atuais que forneçam algum arcabouço biológico extra e cujas filogenias sejam melhor resolvidas, como é o caso dos Chiroptera e Aves.

No estado atual de conhecimento do grupo devemos levar em consideração que: i) pterossauros apresentam grande facilidade em transpor barreiras geográficas definidas para organismos terrestres; ii) a natureza do registro fóssil deste grupo é ainda rara e fragmentária, com a maioria das evidências provenientes de poucos depósitos, o que compromete a elaboração de filogenias mais abrangentes. Isso se torna evidente ao se observar que as filogenias são principalmente constituídas por táxons provenientes de *fossillagerstätten*. Sendo assim, há

uma tendenciosidade natural na amostragem da distribuição global do grupo. Tentativas de se estabelecer relações entre grupos de pterossauros distribuídos em diferentes continentes foram realizadas, mas estas precisam de um embasamento mais robusto, para que possamos investigar os processos que originaram a real configuração espaço-temporal destes arcossauros alados. Consequentemente, o atual estado de conhecimento sobre as relações filogenéticas de Pterosauria não permite estabelecer uma sequência de eventos biogeográficos operando na evolução do grupo. Assim, as interpretações plausíveis são intuitivas e especulativas, de modo a associar diversas cladogêneses a eventos isolados de dispersão ou mesmo a possibilidade de especiação simpátrida em linhagens capazes de migrar por longas distâncias e apresentar ampla distribuição paleogeográfica.

Agradecimentos

Somos gratos à Dra. Valéria Gallo (Universidade do Estado do Rio de Janeiro) pelo convite para participar deste projeto. Agradecemos a Maurílio Oliveira (Museu Nacional/UFRJ), por ceder uma de suas ilustrações (figura 1); e a Matheus Barbosa pela edição das figuras. Ainda, gostaríamos de agradecer à MSc. Hilda Maria Andrade da Silva, Dr. Francisco J. de Figueiredo e Dra. Valéria Gallo (Universidade do Estado do Rio de Janeiro), pelas valiosas contribuições ao manuscrito.

Referências

- ANDRES, B. & JI, Q. A new pterosaur from the Liaoning Province of China, the phylogeny of the Pterodactyloidea, and convergence in their cervical vertebrae. *Palaeontology*, 51:453-469, 2008.
- BAKHURINA, N. N. & UNWIN, D. M. A survey of pterosaurs from the Jurassic and Cretaceous of the former Soviet Union and Mongolia. *Historical Biology*, 10:197-245, 1995.
- BARRETT, P. M.; BUTLER, R. J.; EDWARDS, N. P. & MILNER, A. R. Pterosaur distribution in time and space:an atlas. *Zitteliana B*, 28:61-107, 2008.
- BELL, C. M. & PADIAN, K. Pterosaur fossils from the Cretaceous of Chile:evidence for a pterosaur colony on an inland desert plain. *Geological Magazine*, 132:31-38, 1995.
- BLAKELY, R. Colorado plateau geosystems Inc. <http://cpgeosystems.com/gallery.html> [acesso em 26/2/2010], 2010.
- BENNETT, C. S. A Pteranodontid pterosaur from the eary Cretaceous of Peru, with comments on the Relationships of Cretaceous pterosaurs. *Journal of Paleontology*, 63(5):669-677, 1989.
- BONAPARTE, J. F. *Pterodaustro guinazui* gen. et sp. nov. Pterosaurio de la Formacion Lagarcito, Provincia de San Luis, Argentina y su significado en la geología regional (Pterodactylidae). *Acta Geologica Lilloana*, 10:209-225, 1970.
- BUTLER, R. J.; BARRETT, P. M.; NOWBATH, S. & UPCHURCH, P. Estimating the effects of the rock record on pterosaur diversity patterns:implications for hypotheses of bird/pterosaur competitive replacement. *Paleobiology*, 35:432-446, 2009.

- CAI, Z. & WEI, F. On a new pterosaur (*Zhejiangopterus linhaiensis* gen. et sp. nov.) from Upper Cretaceous in Linhai, Zhejiang, China. *Vertebrata Palasiatica*, 32:181-194, 1994.
- CARVALHO, C. J. B. Ferramentas atuais da Biogeografia histórica para utilização em conservação, p. 92-103. In: MILANO, M. S.; TAKAHASHI, L. Y. & NUNES, M. L. (org.). *Unidades de Conservação: atualidades e tendências*. Curitiba, Fundação O Boticário de Proteção da Natureza, 208 p., 2004.
- CASAMIQUELA, R. M. & CHONG-DIAZ, G. La presencia de Pterodaustro Bonaparte (Pterodactyloidea), Del Neojurásico (?) de la Argentina, en Los Andes Del norte de Chile. *Actas del Segundo Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y Primer congreso Latinoamericano de Paleontología*, 1:201-209, 1978.
- CHIAPPE, L. M.; KELLNER, A. W. A.; RIVAROLA, D.; DAVILA, S. & FOX, M. Cranial morphology of *Pterodaustro guinazui* (Pterosauria:Pterodactyloidea) from the Lower Cretaceous of Argentina. *Contributions in Science*, 483:1-19, 2000.
- CHIAPPE, L. M.; CODORNIU, L.; GRELLET-TINNER, G.; RIVAROLA, D. Argentinian unhatched pterosaur fossil. *Nature*, 432:571, 2004.
- COSTA, F. R., & KELLNER, A. W. A. On two pterosaur humeri from the Tendaguru beds (Upper Jurassic, Tanzania). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 81(4):813-818, 2009.
- CODORNIÚ, L. & GASPARINI, Z. Pterosauria. In: GASPARINI, Z.; SALGADO, L. & CORIA, R. A. (eds). *Patagonian Mesozoic reptiles*. Indiana University Press, Bloomington, p. 143-166, 2007.
- COX, C. B. & MOORE, P. D. *Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach*, 7th edn. Blackwell, New York, 447 p., 2005.
- CRISCI, J. C.; KATINAS, L. & POSADAS, P. (2003) *Historical Biogeography; an introduction*. Harvard Press, Cambridge, 250 p., 2003.
- CUVIER, G. Reptile volant. In: Extrait d'un ouvrage sur les espèces de quadrupèdes dont on a trouvé les ossements dans l'intérieur de la terre. *Journal de Physique, de Chimie et d'Histoire Naturelle*, 52:253-267, 1801.
- DONG, D. & LU, J. A new Ctenochasmatid pterosaur from the Early Cretaceous of Liaoning Province. *Acta Geologica Sinica*, 79:164-167, 2005.
- ELIAS, F. A.; BERTINI, R. J. & MEDEIROS, M. A. A. Pterosaur teeth from the Laje do Coringá, middle Cretaceous, São Luis-Grajá basin, Maranhão state, Northern-Northeastern Brazil. *Revista Brasileira de Geociências*, 37(4):668-676, 2007.
- ENKIN, R. J.; YANG, Z. & CHEN, Y. Paleomagnetic constraints on the geodynamic history of the major blocks of China from the Permian to the Present. *Journal of Geophysical Research*, 97(B10):13.953-13.989, 1992.
- FASTOVSKY, D. E. & WEISHAMPEL, D. B. *The evolution and extinction of the dinosaurs*. University Press. Cambridge, 461 p., 1996.
- FREY, E., MARTILL, D. M. & BUCHY, M. C. A new crested ornithocheirid from the Lower Cretaceous of northeastern Brazil and the unusual death of an unusual pterosaur. In: BUFFETAUT, E. & MAZIN, J. M. (eds). *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*. Geological Society Special Publications, London, v. 217, p. 55-63, 2003.
- GALTON, P. M. Avian-like tibiotarsi of pterodactyloids (Reptilia:Pterosauria) from the Upper Jurassic of East Africa. *Palaontologische Zeitschrift*, 54:331-342, 1980.

- GOLDBERG, K. & GARCIA, A. J. V.** Palaeobiogeography of the Bauru Group, a dinosaur-bearing Cretaceous unit, northeastern Parana Basin, Brazil. *Cretaceous Research*, 21(2-3):241-254, 2000.
- GOLOBOFF, P. A. Analyzing large data sets in reasonable times:Solutions for Composite Optima. *Cladistics*, 15:415-428, 1999.
- GOLOBOFF, P. A.; FARRIS, J. S. & NIXON, K. C. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24:774-786, 2008.
- GOMÉZ, J. M. D. & LOBO, F. Historical biogeography of a clade of *Liolemus* (Iguania:Lioemidae) based on ancestral areas and dispersal-vicariance analysis (DIVA). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 46(24):261-274, 2006.
- HAMMER, W. R. & HICKERSON, W. J. Gondwana Dinosaurs from the Jurassic of Antartica. *Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium - National Science Museum Monographs*, 15:211-217, 1999.
- HENDERSON, M. D. & PETERSON, J. E. An Azhdarchid pterosaur cervical vertebra from the Hell Creek Formation (Maastrichtian) of southeastern Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26(1):192-195, 2006.
- HUNN, C. A. & UPCHURCH, P. The importance of time/space in diagnosing the causality of phylogenetic events:towards a 'chronobiogeographical' paradigm? *Systematic Biology*, 50:1-17, 2001.
- KELLNER, A. W. A. Os répteis voadores do Cretáceo Brasileiro. *Anuário do Instituto de Geociências, CCMN, UFRJ, ano 1989*:86-106, 1990.
- KELLNER, A. W. A. Reinterpretation of a remarkably well preserved pterosaur soft tissue from the Early Cretaceous of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 6(4):718-722, 1996.
- KELLNER, A. W. A. A review of the pterosaur Record from Gondwana. In: BUFFETAUT, E. & MAZIN, J.-M. (eds.). *Two Hundred Years of Pterosaurs. Strata*, 1(11):51-53, 2001.
- KELLNER, A. W. A. Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group. In: BUFFETAUT, E. & MAZIN, J.-M. (eds.). *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs. Geological Society Special Publications*, 217, p. 105-137, 2003.
- KELLNER, A. W. A. New information on the Tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea) and discussion of the relationships of this clade. *Ameghiniana*, 41:521-534, 2004.
- KELLNER, A. W. A. *Pterossauros - os senhores do céu do Brasil*. Vieira e Lent, Rio de Janeiro 175 p., 2006.
- KELLNER, A. W. A. & LANGSTON, W. Cranial Remains Of *Quetzalcoatlus* (Pterosauria, Azhdarchidae) From The Late Cretaceous sediments of the Big Bend National Park, Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16(2):222-231, 1996.
- KELLNER, A. W. A. & MADER, B. J. First report of Pterosauria (Pterodactyloidea, Azdarchidae) from Cretaceous Rocks of Morocco. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16(3):45A, 1996.
- KELLNER, A. W. A. & TOMIDA, Y. New information on *Anhanguera* and the systematic position of the Anhangueridae (Pterosauria, Pterodactyloidea). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16(suplemento 3):45A, 1996.
- KELLNER, A. W. A. & MADER, B. J. (1997) Archosaur Teeth from the Cretaceous Of Morocco. *Journal of Paleontology*, 71(3):525-527, 1997.

- KELLNER, A. W. A. & CAMPOS, D. A. Archosaur soft Tissue from the Cretaceous of the Araripe Basin, Northeastern Brazil. *Boletim do Museu Nacional, Geologia*, 42:1-22, 1998.
- KELLNER, A. W. A. & TOMIDA, Y. Description of a new species of Anhangeridae (Pterodactyloidea) with comments on the pterosaur fauna from the Santana Formation (Aptian-Albian), Northeastern Brazil. *National Science Museum Monographs*, v. 17:1-135, 2000.
- KELLNER, A. W. A., & CAMPOS, D. A. The function of the cranial crest and jaws of a unique pterosaur from the Early Cretaceous of Brazil. *Science*, 297(5580):389-392, 2002.
- KELLNER, A. W. A.; AGUIRRE-URRETA, M. B. & RAMOS, V. A. On the pterosaur remains from the Rio Belgrano Formation (Barremian), patagonian andes of Argentina. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 75(4):487-495, 2003.
- KELLNER, A. W. A. & MOODY, J. M. Pterosaur (Pteranodontioidea, Pterodactyloidea) scapulocoracoid from the Early Cretaceous of Venezuela. In: BUFFETAUT, E. & MAZIN, J. M. (eds.). *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs. Geological Society Special Publications*, 217, p. 73-77, 2003.
- KELLNER, A. W. A.; CALVO, J. O.; SAYÃO, J. M. & PORFIRI, J. D. Pterosaur bones from the Portezuelo Formation (Cretaceous), Neuquen Group, Patagonia, Argentina. *Arquivos do Museu Nacional*, v. LXIV:369-375, 2007.
- KELLNER, A. W. A.; MARTINS, A. & FORD, T. L. A survey of pterosaurs from África with the description of a new specimen from Morocco. In: CARVALHO, I. S.; CASSAB, R. C. T.; SCHWANKE, C.; CARVALHO, M. A.; FERNANDES, A. C. S.; RODRIGUES, M. A. C.; CARVALHO, M. S. S.; ARAI, M. & OLIVEIRA, M. E. Q (eds.). *Paleontologia: Cenários da Vida*. Interciênciia, p. 265-275, 2007.
- KNOLL, F. Pterosaurs from the Lower Cretaceous (?Berriasian) of Anoual, Morocco. *Annales de Paléontologie*, 86(3):157-164, 2000.
- LANGER, M. C.; EZCURRA, M. D.; BITTENCOURT, J. S. & NOVAS, F. E. The origin and early evolution of dinosaurs. *Biological Reviews*, 85:55-110, 2009.
- LEE, Y. N. The Early Cretaceous pterodactyloid pterosaur *Coloborhynchus* from North America. *Paleontology*, 37(4):755-763, 1994.
- LIEBERMAN, B. S. The Relevance of Fossils to Biogeography. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34:51-69, 2003.
- LUO, Z.; JI, Q. & WIBLE, J. R. An Early Cretaceous tribosphenic mammal and metatherian evolution. *Science*, 302:1934-1940, 2003.
- LÜ, J.; UNWIN, D. M.; JIN, X.; LIU, Y. & JI, Q. Evidence for modular evolution in a long-tailed pterosaur with a pterodactyloid skull. *Proceedings of the Royal Society B Published online*:8, 2009.
- MADER, B. J. & KELLNER, A. W. A. A new anhangerid pterosaur from the Cretaceous of Morocco. *Boletim do Museu Nacional, Geologia* 45:1-11, 1999.
- MARTILL, D. M.; FREY, E.; SUES, H.-D. & CRUICKSHANK, A. R. I. Skeletal remains of a small theropod dinosaur with associated soft structures from the Lower Cretaceous Santana Formation of northeastern Brazil. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 37:891-900, 2000.

- MARTILL, D. M.; FREY, E.; BELL, C. M. & CHONG-DIAZ, G. C. Ctenochasmatid pterosaur from the Early Cretaceous deposits in Chile. *Cretaceous Research*, 27:603-610, 2006.
- MILNER, A. R. & NORMAN, D. B. The biogeography of advanced ornithopod dinosaurs (Archosauria, Ornithischia) - a cladistic-vicariance model. In: REIF, W.-E. & WESTPHAL, F. (eds). *Third Symposium of Mesozoic Terrestrial Ecosystems*, p. 146-151, 1984.
- MONTANELLI, S. B. Presencia de pterosauria (Reptilia) en la Formación La Amarga (Hauteriviano-Barremiano), Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, 24:109-113, 1987.
- MORRONE, J. J. & CRISCI, J. V. Historical Biogeography:Introduction to Methods. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26:373-401, 1995.
- NELSON, G. & PLATNICK, N. *Systematics and biogeography:cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York, 567 p., 1981.
- NESOV, L. A. Upper Cretaceous pterosaurs and birds from Central Asia, *Paleontologicheskii Zhurnal*, 1984(1):47-57, 1984.
- ÖSI, A.; WEISHAMPEL, D. B. & JIANU, C. M. First evidence of azhdarchidae pterosaurs from the Late Cretaceous of Hungary. *Acta Paleontologica Polonica*. 50(4):777-787, 2005.
- PAGE, R. D. M. Quantitative cladistic biogeography:constructing and comparing area cladograms. *Systematic Zoology*, 37(3):254-270, 1988.
- PAGE, R. D. M. Maps Between Trees and Cladistic Analysis of Historical Associations among Genes,Organisms, and Areas. *Systematic Biology*, 43(1):58-77, 1994.
- PATTERSON, C. Significance of Fossils in Determining Evolutionary Relationships. *Annual Review of Ecology and Systematics*, Vol. 12:195-223, 1981.
- PEREDA-SUPERBIOLA, X.; BARDET, N.; JOUVE, S.; IAROCHENE, M.; BOUYA, B. & AMAGHZAZ, M. A new azhdarchid pterosaur from the Late Cretaceous phosphates of Morocco. In: BUFFETAUT, E. & MAZIN, J.-M. (eds.). *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*. Geological Society Special Publications, 217, p. 79-90, 2003.
- RECK, H. Die deutschostafrikanischen flugsaurier. *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie Abt B* 7:321-336, 1931.
- RODRIGUES, T. & KELLNER, A. W. A. Review of the pterodactyloid pterosaur *Coloborhynchus*. *Zitteliana B*, 28:219-228, 2008.
- RUSSELL, D. A. The role of Central Asia in dinosaurian biogeography. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 30:2.002-2.012, 1993.
- SAMPSON, S. D.; WITMER, L. M.; FORSTER, C. A.; KRAUSE, D. M.; O'CONNOR, P. M.; DODSON, P. & RAVOAVY, F. Predatory dinosaur remains from Madagascar:implications for the Cretaceous biogeography of Gondwana. *Science*, 280:1048-1051, 1998.
- SANMARTÍN, I. & RONQUIST, F. Southern Hemisphere biogeography inferred by event-based models:plant versus animal patterns. *Systematic Biology*, 53(2):216-243, 2004.

- SANTOS, C. M. & AMORIM, D. S. Why biogeographical hypotheses need a well supported phylogenetic framework:a conceptual evaluation. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 47(4):63-73, 2007.
- SAYÃO, J. M. & KELLNER, A. W. A. New data on the pterosaur fauna from Tendaguru (Tanzânia), Upper Jurassic, Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21 (Suppl):97A, 2001a.
- SAYÃO, J. M. & KELLNER, A. W. A. Comments on pterosaur fauna from Tendaguru, Upper Jurassic of Africa, with the identification of a possible azhdarchid. In: XVII Congresso Brasileiro de Paleontologia, Rio Branco. *Boletim de Resumos*, UFAC, SBP, p. 145, 2001b.
- SERENO, P. C. The origin and evolution of dinosaur. *Annual Review of Earth Planet Sciences*, 25:435-489, 1997.
- SERENO, P. C. The evolution of dinosaurs. *Science*, 284(5423):2.137-2.147, 1999.
- SERENO, P. C.; DUTHEIL, D. B.; LAROCHE, M.; LARSSON, H. C. E. & LYON, G. H. Predatory dinosaurs from the Sahara and Late Cretaceous faunal differentiation. *Science*, 272:986-991, 1999.
- UNWIN, D. M. An overview of the pterosaur assemblage from the Cambridge Greensand (Cretaceous) of Eastern England. *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin, Geowiss. Reihe* (4):189-221, 2001.
- UNWIN, D. M. On the phylogeny and evolutionary history of pterosaurs. In: BUFFETAUT, E. & MAZIN, J.-M. (eds.). *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*. Geological Society of London, Special Publication 217, p. 139-190, 2003.
- UNWIN, D. M. *The pterosaurs from deep time*. NY:Pi Press, New York, 347 p., 2005.
- UNWIN, D. M. & HEINRICH, W. D On a pterosaur jaw from the Upper Jurassic of Tendaguru (Tanzânia). *Mitteilungen Museum für Naturkunde Berlin* 2:121-134, 1999.
- UNWIN, D. M. & MARTILL, D. M. Pterosaurs of the Crato Formation. In MARTILL, D. M.; BECHLY, G. & LOVERIDGE, R. F. (eds.). *The Crato Fossil Beds of Brazil:Windows into an Ancient World*. Cambridge University Press, Cambridge. 475-524, 2007.
- VALENÇA, L. M. M.; NEUMANN, V. H. & MABESOONE, J. M. An overview on Callovian-Cenomanian intracratonic basins of Northeast Brazil:onshore stratigraphic record of the opening of the southeastern Atlantic. *Geologica Acta*, 1(3):261-275, 2003.
- UPCHURCH, P.; HUNN C. A. & NORMAN D. B. An analysis of dinosaurian biogeography:evidence for the existence of vicariance and dispersal patterns caused by geological events. *Proceedings of the Royal Society B*, 269(1491):613-621, 2002.
- WANG, X. & LÜ, J. Discovery of a pterodactyloid pterosaur from the Yixian Formation of western Liaoning, China. *Chinese Science Bulletin*, 46(13):1.112-1.117, 2001.
- WANG, X.; ZHOU, Z. & ZHANG, F. A nearly completely articulated rhamphorhynchoid pterosaur with exceptionally well-preserved wing membranes and “hairs” from Inner Mongolia, northeast China. *Chinese Science Bulletin*, 47(3):226-230, 2002.
- WANG, X. & ZHOU, Z. A new pterosaur (Pterodactyloidea:Tapejaridae) from the Early Cretaceous Jiufotang Formation of western Liaoning and its implications for biostratigraphy. *Chinese Science Bulletin*, 48(1):16-23, 2003a.
- WANG, X.; ZHOU, Z. Two new pterodactyloid pterosaurs from the Early Cretaceous Jiufotang Formation of western Liaoning, China. *Vertebrata PalAsiatica*, 41(1):34-41, 2003b.

- WANG, X. L. & ZHOU, Z. H. Pterosaur assemblages of the Jehol Biota and their implication for the Early Cretaceous pterosaur radiation. *Geological Journal*, 41:405-418, 2006.
- WANG, X.; KELLNER, A. W. A.; JIANG, S., & MENG, X. An unusual long-tailed pterosaur with elongated neck from western Liaoning of China. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 81(4):793-812, 2009.
- WATABE, M.; TSUIHIJI, T.; SUZUKI, S. & TSOGTBAATAR, K. The first discovery of pterosaurs from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Acta Palaeontologica Polonica* 54(2):231-242, 2009.
- WEISSERT, H.; WISSLER, L. & HENNIG, S. Early Cretaceous CO₂ Pulses:trigger of carbon cycle perturbations and of biocalcification crises, Geophysical. *Research Abstracts of the European Geophysical Society*, 5:33-383, 2003.
- WELLNHOFER, P. *The Illustrated Encyclopedia of Prehistoric Flying Reptiles*. Barnes & Noble Books, New York, 1991.
- WELLNHOFER, P. & BUFFETAUT, E. Pterosaur remains from the Cretaceous of Morocco. *Paläontologische Zeitschrift*, 73(1-2):133-142, 1999.
- ZHOU, Z. Vertebrate radiations of the Jehol Biota and their environmental background. *Chinese Science Bulletin* 49(8):754-756, 2004.
- ZHOU, Z.; BARRETT, P. M. & HILTON, J. An exceptionally preserved Lower Cretaceous ecosystem, *Nature*, 421:807-814, 2003.

Endereço

- 1 Núcleo de Biologia, Centro Acadêmico de Vitória,
Universidade Federal de Pernambuco.
Estrada do Alto Reservatório, s/nº,
CEP 55608-680, Bela Vista,
Vitória de Santo Antônio, PE, Brasil.
- 2 Programa de Pós-graduação em Biologia Comparada,
Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto.
Av Bandeirantes, 3900,
CEP 14040-901, Monte Alegre,
Ribeirão Preto, SP, Brasil.
- 3 Instituto de Ciências Ambientais e Desenvolvimento Sustentável,
Universidade Federal da Bahia.
Estrada do Barrocão, s/nº,
CEP 47800-000, Morada Nobre,
Barreiras, BA, Brasil.