UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Variação ontogenética e dimorfismo sexual em pterossauros Pteranodontidae

Renan dos Santos Brandão

Vitória, ES Junho, 2018

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Variação ontogenética e dimorfismo sexual em pterossauros Pteranodontidae

Renan dos Santos Brandão

Orientador(a): Dra. Taissa Marques Rodrigues da Silva

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Biologia Animal) da Universidade Federal do Espírito Santo como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre em Biologia Animal

Vitória, ES Junho, 2018

RESUMO

Pteranodon é um gênero de pterossauros exclusivo da América do Norte, cujas características principais são a ausência de dentes e presença de uma crista frontal. Apesar de bem conhecido, com mais de mil fragmentos fósseis já descobertos, sua taxonomia em nível de família ainda é controversa. Bennett (1994) em sua revisão da família aceitou apenas duas espécies como válidas: Pteranodon longiceps e P. sternbergi. Recentemente, Kellner (2010) revisou o grupo e reconheceu quatro espécies, nomeando duas novas: Dawndraco kanzai e Geosternbergia maisevi. Objetivando revisar a taxonomia dessa família, este trabalho propôs a) reconhecer as características diagnósticas das diferentes espécies e gêneros de Pteranodontidae; b) realizar uma análise de morfometria geométrica bidimensional, permitindo inferir quais as variações morfológicas intra- e interespecíficas entre os espécimes de pteranodontídeos responsáveis pelas diferenças no formato e tamanho dos crânios; e comparar os resultados das análises morfométricas com pterossauros c) pterodactiloides cujo dimorfismo sexual é evidente, testando se o mesmo ocorre em Pteranodon, Foram analisados 20 espécimes de pteranodontídeos constituídos de material craniano, e devido a maioria encontrar-se fragmentado, foi realizada a reconstrução dos crânios em vista lateral, notadamente do rostro, crista frontal e aberturas cranianas. Foram designados 51 marcos anatômicos homólogos ou landmarks para todos os crânios utilizando o software TPSDig2. Três rodadas de testes morfométricos foram feitas: 1. usando todos os landmarks; 2. sem usar os landmarks da crista frontal e 3. excluindo os landmarks da curvatura do rostro (mantendo o seu comprimento). Com auxílio do programa MorphoJ, a Análise Generalizada de Procrustes, a Análise de Componentes Principais e Análise de Variáveis Canônicas foram realizadas. A disposição dos exemplares UALVP 24238 e KUVP 967 no morfoespaço em ao menos um Componente Principal para cada um dos três testes nos permitiu concluir que ambos são considerados como pertencentes a uma espécie distinta, Dawndraco kanzai, proposta por Kellner (2010). A análise de regressão linear testou a presença de crescimento alométrico nesses pterossauros, e em todos os testes a alometria foi positiva (p < 0,05). Pôde-se observar que os maiores crânios portam as maiores cristas, e que elas são distintas em formato entre si. Assim, a revisão taxonômica culminou na proposta de três espécies válidas em dois gêneros: Pteranodon longiceps, Pteranodon sternbergi e Dawndraco kanzai. Assim como ocorre em pterossauros pterodactiloides como Caiuajara dobruskii e Hamipterus tianshanensis, nos quais os maiores indivíduos portadores das maiores cristas cranianas são considerados machos, inferimos o mesmo padrão para Pteranodon, sob influência de seleção sexual. Portanto, consideramos machos adultos os exemplares DMNH 1732, FHSM 339, YPM 2473 e YPM 2594; além de AMNH 5099 como um macho jovem. A respeito de D. kanzai, a posição do holótipo (UALVP 24238) nos gráficos de regressão fornece evidências de ser um possível macho adulto, assim como proposto por Kellner (2017). Baseando-se no dimorfismo sexual presente em Pteranodon, o espécime referido a *D. kanzai* (KUVP 967) corresponderia a um macho jovem.

PALAVRAS-CHAVE: Pterosauria, Ontogenia, Morfometria, Dimorfismo Sexual

ABSTRACT

Pteranodon is a genus of pterosaurs exclusive to North America, whose main features are the absence of teeth and the presence of a frontal crest. Although well known, with over a thousand fossil fragments already discovered, its taxonomy at the family level is still controversial. Bennett (1994) in his review of the family accepted only two species as valid: Pteranodon longiceps and P. sternbergi. Recently, Kellner (2010) reviewed the group and recognized four species, erecting two new ones: Dawndraco kanzai and Geosternbergia maisevi. Aiming to revise the taxonomy of this family, this work proposed a) to recognize the diagnostic characters of the different species and genera of Pteranodontidae; b) perform a two-dimensional geometric morphometrics analysis, allowing to infer which are the intra- and interspecific morphological variations responsible for the differences in size and shape of the skulls; and c) to compare the results of the morphometric analyzes with pterodactyloid pterosaurs whose sexual dimorphism is evident, testing if it occurs in Pteranodon. 20 specimens of pteranodontids composed of cranial material were analyzed, and as most of them are incomplete, reconstruction of the skulls in lateral view were made, especially the rostrum, frontal crest and cranial openings. 51 homologous landmarks were designated for all skulls using the TPSDig2 software. Three rounds of morphometric tests were made: 1. using all landmarks; 2. without using the landmarks of the frontal crest and 3. excluding the landmarks of the curvature of the rostrum (keeping its length). With assistance of the MorphoJ program, the Procrustes Fit, the Principal Component Analyses and Canonical Variates Analyses were performed. The arrangement of UALVP 24238 and KUVP 967 in the morphospace in at least one Principal Component for each of the three tests allowed us to conclude that both are considered as a distinct species, Dawndraco kanzai, proposed by Kellner (2010). Linear regression analysis tested the allometric growth in these pterosaurs, and in all tests allometry was positive (p < 0.05). It is remarkable the division of the skulls by size and shape, with the largest skulls bearing the largest crests, which are distinct in shape between them. Therefore the taxonomic revision indicated three valid species in two genera: Pteranodon longiceps, Pteranodon sternbergi and Dawndraco kanzai. As with pterodactyloid pterosaurs such as Caiuajara dobruskii and Hamipterus tianshanensis, in which the largest individuals with the largest cranial crests are considered males, we infer the same pattern for *Pteranodon*, under the influence of sexual selection. Therefore, we considered as adult males specimens DMNH 1732, FHSM 339, YPM 2473 and YPM 2594, besides AMNH 5099 as a young male. Regarding D. kanzai, the position of the holotype (UALVP 24238) on regression graphics provides evidence of possibly being a adult male, as proposed by Kellner (2017). Based on the sexual dimorphism present in Pteranodon, the referred specimen to D. kanzai (KUVP 967) would correspond to a young male.

KEYWORDS: Pterosauria, Ontogeny, Morphometry, Sexual Dimorphism

AGRADECIMENTOS

Agradeço à FAPES pela concessão da bolsa, sem a qual não seria possível as idas e vindas à UFES e a concretização da pós.

Agradeço ao CNPq pelo apoio financeiro referente às viagens de cunho científicoacadêmico.

Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal pelo trabalho administrativo e pela infraestrutura.

Agradeço a minha orientadora Dra. Taissa Rodrigues Marques da Silva, primeiramente por ter aceitado meu convite para orientação; por disponibilizar todo material imprescindível para execução da metodologia e análise dos dados; por estar presente e disponível durante toda a escrita da dissertação; além de compartilhar todo conhecimento necessário para construção deste trabalho e pelo amadurecimento profissional. Muito obrigado!

Aos professores do PPGBAN pelo aprendizado que a ciência pode me proporcionar e pelos conselhos para aprimorar meu desempenho acadêmico, além das valiosas experiências.

Aos meus colegas do mestrado, pela troca de conhecimento e pelas experiências compartilhadas, em especial à Fernanda, que sempre se fez presente e paciente.

Aos meus colegas de laboratório, por tornar os dias de estudo e pesquisa mais agradáveis, e por toda disponibilidade e ajuda.

Aos meus amigos, que estiveram comigo nessa caminhada e me ajudaram de alguma forma, seja em conversa ou em oração, em especial Daniel e Sara.

Agradeço à minha família, em especial meu pai Rogério e minha mãe Maria Rita, pelos conselhos e pela paciência, aos meus irmãos Rômulo e Raianne pela força e apoio sempre que precisei, descontraindo meus dias e tornando eles melhores. Amo vocês!

E por fim, agradeço principalmente a Deus pela capacitação a mim fornecida, pelas bênçãos recebidas durante essa caminhada e pelas oportunidades concedidas.

Obrigado a todos que estiveram comigo nessa jornada!

LISTA DE TABELAS

Tabela 2 Nomes do grupo do gênero disponíveis para as espécies de Pteranodontidaee suas respectivas espécies-tipo.20
Tabela 3 Nomes do grupo da espécie disponíveis para as espécies de Pteranodontidaee informações sobre seu respectivo material-tipo
Tabela 4 Lista do material craniano de pteranodontideos examinado, indicando qual coleção pertence cada espécime. 23
Tabela 5 Distância de Mahalanobis e de Procrustes com seus respectivos p – valorentre os grupos para o classificador "Espécie"
Tabela 6 Distância de Mahalanobis e de Procrustes e seus respectivos p – valor entreos grupos para o critério de classificação "Gênero".49
Tabela 7 Resultado da revisão taxonômica de Pteranodontidae, segundo dados do presente estudo. 59

LISTA DE FIGURAS

Figura 19 Distribuição dos espécimes analisados no Teste 2 em uma regressão linear entre a variação da forma e o logaritmo do tamanho do centroide. Legenda: triângulo preto, holótipo de *Dawndraco kanzai*; cruz preta, holótipo de *Geosternbergia sternbergi*; quadrado preto holótipo de *G. maiseyi*; círculo branco, holótipo de *Pteranodon*

Figura 24 Componentes canônicos e suas principais variações em relação ao formato médio dos crânios analisados. Em preto, a forma média de todos os exemplares e em cinza, as variações observadas em cada componente canônico, para a primeira análise.

SUMÁRIO

SUMÁRIO
1. INTRODUÇÃO
1.1. HISTÓRIA TAXONÔMICA DE PTERANODONTIDAE
1.2. REAVALIAÇÃO DE <i>DAWNDRACO KANZAI</i> KELLNER, 2010
1.3. NYCTOSAURUS 22
1.4. JUSTIFICATIVA 22
2. MATERIAL E MÉTODOS23
2.1. MATERIAL
2.2 MÉTODOS
2.2.1 Reconstrução do crânio26
2.2.2 Análises morfométricas27
3. RESULTADOS
3.1 RECONSTRUÇÃO 31
3.2. MORFOMETRIA GEOMÉTRICA 34
4. DISCUSSÃO 50
4.1 CRESCIMENTO ALOMÉTRICO DA CRISTA
4.2 DAWNDRACO KANZAI É UMA ESPÉCIE VÁLIDA?
4.3 GEOSTERNBERGIA MAISEYI É UMA ESPÉCIE VÁLIDA?
4.4 <i>GEOSTERNBERGIA</i> É UM GÊNERO VÁLIDO?54
4.5 ABORDAGEM CANÔNICA E O NÚMERO DE ESPÉCIES
4.6 ONTOGENIA E DIMORFISMO SEXUAL EM PTERANODONTIDAE 55
5. CONCLUSÃO
6. REFERÊNCIAS

1. INTRODUÇÃO

Pterosauria é uma linhagem extinta de Archosauria, sendo os primeiros vertebrados a desenvolver o voo planado ativo (PADIAN, 1983, 1985). O fóssil mais antigo de pterossauro data do Triássico Superior (215 milhões de anos) e o clado apresentou-se amplamente distribuído geograficamente ao longo dos períodos Jurássico e Cretáceo, diversificando-se até sua extinção no final do Cretáceo (66 milhões de anos) (WELLNHOFER, 1991a; UNWIN, 2006; BUTLER ET AL., 2009). Seu aparecimento no Triássico coincide com o surgimento de outros répteis, tais como testudines, crocodilomorfos e dinossauros (BENTON, 1985). Durante sua história evolutiva, os pterossauros possuíram considerável diversidade morfológica (BUTLER ET AL., 2011, 2012; PRENTICE ET AL., 2011) e taxonômica, com mais de 140 espécies atualmente reconhecidas (BARRETT ET AL., 2008; BUTLER ET AL., 2009, 2011).

Como características que englobam os pterossauros em um grupo monofilético podese citar a mão com três dedos pequenos e o quarto alongado, para suportar a membrana alar presa às laterais do corpo; o osso pteroide no pulso, o qual é um pequeno osso em forma de tala que se conectava à margem distal do carpo e, provavelmente, sustentava uma membrana que se estendia para a frente até o pescoço; um tronco curto e uma pelve pequena com ossos pré-púbicos (KELLNER, 2006). Além disso, os pterossauros possuíam os membros posteriores menos robustos quando comparados aos anteriores (UNWIN, 2006). Sobre a postura, alguns autores sugerem que eles eram capazes de bipedalidade (PADIAN, 1983), enquanto outros afirmam que a locomoção terrestre só foi possível através de quadrupedalismo, hipótese atualmente mais aceita e apoiada por evidências icnológicas (WILKINSON, 2008).

Segundo HENDERSON (2010) as estimativas de tamanho corporal variam de 5 a 35 g para o insetívoro *Anurognathus* até 259 a 544 kg para o gigante *Quetzalcoatlus*, cuja envergadura é estimada em 10 a 12 m (WITTON, 2008; HENDERSON, 2010; WITTON & HABIB, 2010). A morfologia esquelética tem sido utilizada para sugerir uma gama diversificada de tipos de dieta e de forrageio dentro do clado, incluindo piscivoria, filtração, insetivoria, moluscivoria, frugivoria e carniceiros (e.g. BONAPARTE, 1970; WELLNHOFER, 1991a; ŐSI ET AL., 2005; UNWIN, 2006; BENNETT, 2007; WITTON & NAISH, 2008; LU ET AL., 2010).

A respeito da filogenia dos pterossauros, existem atualmente propostas de vários autores diferentes (KELLNER, 2003; UNWIN, 2003; ANDRES & JI, 2008; WANG ET AL., 2009; LU ET AL., 2010; WANG ET AL., 2012; ANDRES, 2012; ANDRES ET AL., 2014), que diferem na nomenclatura empregada para os clados e na topologia das

árvores. As formas basais, tradicionalmente chamadas de "Rhamphorhynchoidea" (WELLNHOFER, 1991b), hoje são mais bem denominadas como não-Pterodactyloidea por formar grupos-irmãos sucessivos aos Pterodactyloidea (KELLNER, 2003), clado o qual inclui as formas mais derivadas. Este último surgiu em algum momento durante o período Jurássico, se diversificando até o final do Cretáceo (ANDRES ET AL., 2014) (Fig. 1).



Figura 1 Filogenia de Pterosauria, mostrando o clado Pterodactyloidea e seus grupos-irmãos. Retirado de ANDRES ET AL. (2014).

A presença de cristas sagitais é uma característica evidente em vários grupos (Fig. 02) e, no crânio, pode ser encontrada mais anteriormente, medialmente ou posteriormente. As cristas são estruturas amplamente utilizadas em taxonomia e em análises filogenéticas (KELLNER, 1994; 2003; 2006; BENNETT, 1997; 2001; 2002; MARTILL & FREY, 1999; UNWIN, 2003; 2006; ANDRES & JI, 2008; WANG ET AL., 2009; 2012; LU ET AL., 2010). Várias interpretações têm sido propostas para a função da crista, como uma estrutura aerodinamicamente útil que pode ter funcionado como freio para diminuir a velocidade durante o pouso (BRAMWELL & WHITFIELD, 1974); leme frontal para fornecer a direção (HEPTONSTALL, 1971; STEIN, 1975); ou um contrabalanço para exatos movimentos craniais, reduzindo a necessidade de pesados músculos do pescoço (EATON, 1910; HEPTONSTALL, 1971; BRAMWELL & WHITFIELD, 1974). Outros pesquisadores incluíram funções não relacionadas à aerodinâmica, tais como local de fixação muscular (EATON, 1910), regular a perda de calor (KELLNER & CAMPOS, 2002; CHATTERJEE & TEMPLIN, 2004), ou estrutura de exibição, variável ontogeneticamente e sexualmente dimórfica (SHORT, 1914; BENNETT, 1992, 2001; CHATTERJEE & TEMPLIN, 2004), sendo esta última a mais favorecida na literatura recente (HONE ET AL., 2012). A grande diversidade de tamanho, forma e posição da crista craniana sugere que sua função primária era de estrutura de exibição intra- e interespecífica (BENNETT, 1992; CAMPOS & KELLNER, 1997). Seu tamanho e constituição também podem variar, sendo compostas de tecido mole com uma sustentação óssea, ou apenas óssea (WELLNHOFER, 1996; BENNET, 2002).



Figura 2 Cristas cranianas em pterossauros. (A) *Tropeognathus*; (B) *Tapejara*; (C) *Tupuxuara*; (D) *Dsungaripterus*; (E) *Pteranodon*; (F) *Nyctosaurus*. Imagens fora de escala. Modificado de UNWIN (2003, 2006).

Apesar da distribuição cosmopolita dos pterossauros, os quais poderiam transpor barreiras biogeográficas, os registros fossilíferos estão concentrados principalmente em sete depósitos sedimentares (SAYÃO ET AL., 2012). Estes *Fossillagerstätten* correspondem aos estratos de idade Titoniana (Jurássico Superior) da Bacia de Solnhofen, na Alemanha; às formações Yixian e Jiufotang (idade Aptiana-Albiana, Cretáceo Inferior) do Grupo Jehol, na China; ao Cambridge Greensand, na Inglaterra (depósito de idade Cenomaniana, Cretáceo Superior); à Formação Niobrara, nos EUA (idade Santoniana, Cretáceo Superior); e às formações Crato e Romualdo do Grupo Santana, no Brasil (idade Aptiana-Albiana, Cretáceo Inferior) (SAYÃO ET AL., 2012). As demais ocorrências são, em grande maioria, fragmentadas e incompletas (BARRETT ET AL., 2008; SAYÃO ET AL., 2012). Alguns desses depósitos são conhecidos desde o século XVIII, enquanto outros apresentaram registros de pterossauros apenas recentemente (WELLNHOFER, 2008).

Os pterossauros Pteranodontidae (Pterosauria, Pterodactyloidea) são répteis voadores do Cretáceo Superior (Coniciano Superior – Campaniano Inferior; BENNETT, 2001), encontrados nas formações Niobrara e Pierre Shale da América do Norte, EUA

(BENNETT, 1994). Pteranodon Marsh, 1876 é considerado um dos mais conhecidos gêneros dentre os pterossauros e tem sido alvo de inúmeras revisões desde seu descobrimento (KELLNER, 2010). Ele é um pterossauro de grande porte, com maxilar e mandíbula compridos e delgados, sem dentes, presença de uma crista frontal óssea que pode estender-se dorsal ou posteriormente, e envergadura nos adultos de 3,8 a 5,6 m, porém podendo ter atingido medidas superiores a 6 m (BENNETT, 1992). BENNETT (1992) separou os espécimes de Pteranodon do membro Smoky Hill Chalk da Formação Niobrara em duas classes de tamanho (Fig. 03) as quais, segundo ele, representam apenas adultos, pois ao contrário dos juvenis, estes fósseis possuem um padrão ontogenético de fusão de alguns ossos, como o complexo atlas-áxis, escápulocoracoide e das vértebras dorsais formando o notário e o sínsacro. Pteranodon tem sido foco de diversos trabalhos, sendo objeto de estudos sobre aerodinâmica (HANKIN & WATSON, 1914; BRAMWELL, 1971; BRAMWELL & WHITFIELD, 1974; BROWER, 1983; CHATTERJEE & TEMPLIN, 2004), anatomia e variações ontogenéticas em pterossauros (EATON, 1910; BENNETT, 1992, 1994). Segundo BENNETT (2001), organismos extintos oferecem desafios para interpretação funcional, especialmente quando não há exemplar atual para usar como modelo comparativo.



Figura 3 Reconstruções esqueléticas de *Pteranodon* adultos representando as duas classes de tamanho propostas por BENNETT (1992). Escala: 1 m. Retirado de BENNETT (1992).

As espécies de Pteranodontidae foram diagnosticadas, por diferentes autores, com base em elementos ósseos que compunham tanto pós-crânios quanto por material craniano. As distintas espécies descritas desde MARSH (1871) são fonte de debate na taxonomia, pois de acordo com KELLNER (2010) definir uma espécie fóssil depende, além da morfologia, de fatores como estratigrafia, geografia e ecologia. Além disso, existem variações anatômicas que podem ser verdadeiramente de grande valor taxonômico, mas em fósseis há casos em que tais variações podem ser consequência de processos tafonômicos (KELLNER, 2010). Pteranodontidae é representada por raros esqueletos completos e, apesar de poucos crânios bem preservados, eles são fundamentais à taxonomia por fornecer caracteres diagnósticos para a identificação em nível de espécie.

Historicamente, muitas espécies foram descritas como pertencentes ao "complexo *Pteranodon*" (BENNETT, 1994; KELLNER, 2010), um número provavelmente inflado (Tabela 1). Este complexo é fruto de interpretações diversas sobre estratigrafia, anatomia de pós-crânios e crânios, tamanho, além de dimorfismo sexual. Do total, 3 espécies são atualmente referidas a *Nyctosaurus*, gênero considerado pela maioria dos autores como pertencente a um clado distinto, Nyctosauridae (KELLNER, 2010). As espécies restantes são atribuídas a Pteranodontidae, no entanto, não há consenso no reconhecimento das mesmas.

1.1. HISTÓRIA TAXONÔMICA DE PTERANODONTIDAE

O. C. MARSH coletou, através de uma expedição em 1870, os primeiros remanescentes de *Pteranodon*, os quais eram provenientes do Cretáceo Superior, no oeste do Kansas (MARSH, 1872). A partir destes fósseis, em 1871 ele descreveu a espécie *Pterodactylus Oweni* [sic] em um resumo. A descrição foi feita com base em ossos fragmentários que, segundo ele, pertenciam a dois ou mais indivíduos. O trabalho incluiu a descrição de dentes, supostamente encontrados associados a estes espécimes (MARSH, 1871). Notamos, aqui, que o trabalho atende aos critérios de publicação do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (INTERNATIONAL COMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE, 1999: artigos 7, 8, e 9) e que a espécie encontravase em homonímia com *Pterodactylus oweni* Seeley, 1870 (conforme apontado por WILLISTON, 1892).

E. D. COPE (1871) coletou alguns espécimes no mesmo período que MARSH e atribuiu dois nomes novos ao gênero europeu *Ornithocheirus*, porém errou a grafia do gênero, referindo-se a ele como "*Ornithochirus*". "*Ornithochirus*" *umbrosus* baseia-se num metacarpal alar e falanges associados de um mesmo indivíduo e *O. harpyia* é conhecida por metacarpos e falanges de três indivíduos. COPE (1871) separou as duas espécies por tamanho, sendo "*Ornithochirus*" *umbrosus* a espécie grande, e a menor, *O. harpyia*.

MARSH (1872) descreveu restos adicionais obtidos dos mesmos exemplares citados em 1871, notadamente ossos da asa direita, em um artigo mais detalhado. Neste trabalho, ele se refere à espécie então nomeada *Pterodactylus oweni* como *Pterodactylus occidentalis*, sem deixar claro o motivo de renomea-la, mas possivelmente por encontrar-se em homonímia. Ainda se baseando principalmente nos comprimentos de elementos alares, MARSH (1872) nomeou mais duas espécies: *Pterodactylus ingens*, representada por ossos pós-cranianos de quatro indivíduos, do mesmo estrato mas maiores do que *Pterodactylus occidentalis*; e *Pterodactylus velox*, menor do que *Pterodactylus occidentalis* e representada por parte de um metacarpal e primeira falange alar direitos. MARSH (1872) separou as três espécies por diferenças no tamanho e na superfície articular dos ossos da asa.

COPE (1875) realizou uma revisão sobre os vertebrados fósseis do Cretáceo do oeste dos Estados Unidos, citando apenas duas espécies: *Pterodactylus umbrosus* e *Pterodactylus occidentalis*, transferindo, assim, *O. umbrosus* para o gênero *Pterodactylus*. Além disso, ele considerou *O. harpyia* como sinônimo júnior de *Pterodactylus occidentalis*, e que apenas o gênero *Pterodactylus* estaria presente nestes depósitos, ao invés de *Ornithocheirus*. MARSH (1876a) relatou que o material estudado por ele proveniente do Cretáceo Superior do Kansas foi apenas provisoriamente referido a *Pterodactylus* e descreveu um novo gênero, família e ordem para o mesmo: Pteranodon, Pteranodontidae e Pteranodontia, respectivamente. A justificativa residiu nas diferencas com Pterodactylus, notadamente a ausência de dentes. Apesar de citar que o material até então descrito compunha três espécies, ele fundamentou o novo gênero em caracteres cranianos encontrados em um novo espécime, baseado no qual ele nomeou a espécie Pteranodon longiceps (Tabela 2). Este espécime possuía um crânio bem preservado e quase completo, cujos principais destagues em relação aos outros pterossauros até então conhecidos eram um crânio mais alongado, ausência de dentes e presença de uma crista craniana direcionada posteriormente, além do côndilo occipital, e para baixo. A transferência de Pterodactylus occidentalis, Pterodactylus ingens e Pterodactylus velox para Pteranodon fica apenas subentendida. Além disso, ele descreveu duas nova espécies: Pteranodon gracilis, composta por vértebras e ossos da asa e da pelve, e Pteranodon comptus, baseada em três espécimes compostos por elementos alares e vértebras.

MARSH (1876b) apresentou uma curta descrição da anatomia de *Pteranodon*, incluindo características cranianas e pós-cranianas. Neste trabalho, ele explicitamente se referiu às seguintes espécies como pertencentes ao gênero *Pteranodon: P. occidentalis, P. ingens, P. velox, P. longiceps* e *P. comptus*. Além disso, ele também considerou "*Ornithochirus*" *harpyia* e "*Ornithochirus*" *umbrosus*, espécies descritas por COPE (1871), como sinônimos de *P. occidentalis* e *P. ingens*, respectivamente. Nota-se aqui que, segundo as atuais normas do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (INTERNATIONAL COMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE, 1999: artigo 23), os nomes dados por COPE (1871) é que possuem prioridade sobre aqueles dados por MARSH (1872). Adicionalmente, MARSH (1876b) nomeou um novo gênero, *Nyctosaurus*, ao qual transferiu a espécie *P. gracilis. Nyctosaurus* se diferenciaria de *Pteranodon* pela escápula e coracoide não serem fusionados (um caráter atualmente considerado ontogenético; BENNETT, 1993) e pela ausência de articulação na extremidade distal da escápula.

MARSH (1881) reconheceu uma nova espécie, *Pteranodon nanus*, baseada em partes da mandíbula, úmero e escápulo-coracoide e em vértebras dorsais que, apesar de seu tamanho menor do que as demais espécies então descritas, apresentava alguns ossos fusionados. Além disso, MARSH (1881) comentou que o nome *Nyctosaurus* Marsh, 1876 estava pré-ocupado e sugeriu o nome *Nyctodactylus* em substituição; ele comentou que o gênero possuía uma única espécie, *N. gracilis*.

SEELEY (1891) comentou sobre as semelhanças entre o material da América do Norte e o da Inglaterra pois, em 1871, ele havia criada um gênero novo, Ornithostoma, a partir de material craniano proveniente de depósitos deste país (SEELEY, 1871). Apesar de não ter indicado uma espécie-tipo, o nome é disponível por apresentar uma descrição na qual relatava que os exemplares não possuíam dentes e que o focinho possui a forma de adaga (INTERNATIONAL COMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE, 1999: artigos 11 e 12). Em 1891, ele concluiu não haver diferenças entre o gênero Ornithostoma Seeley, 1871 e Pteranodon Marsh, 1876, considerando este último sinônimo júnior de Ornithostoma. Ele também descreveu uma nova espécie, O. Sedqwicki [sic], baseada em três fragmentos de rostro sem dentes, e a referiu como a espécie-tipo de Ornithostoma. Esta espécie, segundo as regras atuais do ICZN, é disponível (INTERNATIONAL COMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE, 1999: artigos 11 e 12). SEELEY (1891) propôs também que os pterossauros sem dentes do Kansas se assemelhavam tanto aos gêneros sem dentes como aos gêneros europeus com dentes, a ponto de serem agrupados no mesmo grupo, Ornithocheiroidea.

WILLISTON (1891) realizou comentários sobre *Pteranodon longiceps*, apontando que a crista craniana do holótipo encontrava-se quebrada em campo e que a mesma foi posteriormente reconstruída, e que tal restauração não foi citada por MARSH (1876a).
O autor fez uma breve descrição de um novo material, o qual considerou como "essencialmente concordando com o espécime tipo" (WILLISTON, 1891: 1124) mas com uma crista com metade do comprimento daquela presente no outro exemplar.

WILLISTON (1892) apresentou uma revisão de *Pteranodon*, na qual listou sete espécies, com observações sobre as mesmas: *Pteranodon occidentalis* Marsh, 1876, indicando *Pterodactylus oweni* Marsh, 1871 e *Ornithocheirus harpyia* Cope, 1871 como seus sinônimos; *Pteranodon ingens*; revalidou *Pterodactylus umbrosus*, considerandoa *Pteranodon umbrosus*; *Pteranodon velox*; *Pteranodon longiceps*, mas notando que não haveria evidência que pudessem distingui-la de *P. velox*; *Pteranodon comptus*; e *Pteranodon nanus*. WILLISTON (1892) também listou o gênero *Nyctodactylus*, contendo apenas a espécie *Nyctodactylus gracilis*. Ele comentou que *P. nanus* e *P. comptus* assemelhavam-se a *N. gracilis* quanto ao tamanho. Além disso, argumentou que Pteranodontidae deveria ser considerado uma subfamília dentro de Pterodactylidae, juntamente com Pterodactylinae. Ele também citou que, eventualmente, *Pteranodon* poderia vir a ser considerado um nome inválido, e que havia um pterossauro similar, sem dentes, conhecido em depósitos europeus, denominado *Ornithostoma*. Posteriormente, em 1897, WILLISTON argumentou que *Pteranodon* Marsh, 1876 deveria ser considerado um sinônimo de *Ornithostoma* Seeley, 1871. No trabalho, ele referiu-se textualmente a apenas duas espécies: *Ornithostoma ingens* seria a mais comumente encontrada no Kansas, e *O. umbrosum* [sic] (gênero abreviado no original, provavelmente *Ornithostoma*) como sinônimo da primeira. Por fim, ele considerou as subfamílias Ornithocheirinae e Ornithostomatinae dentro de Ornithocheiridae, e Pterodactylinae e Nyctodactylinae em Pterodactylidae.

PLIENINGER (1901), embora reconhecendo que *Ornithostoma* tivesse prioridade sobre *Pteranodon*, argumentou que *Ornithostoma* não tinha sido descrito ou ilustrado apropriadamente, e assim não deveria ser considerado válido. No entanto, conforme dito anteriormente, segundo o Código Internacional de Nomenclatura Zoológica o nome *Ornithostoma* é disponível (INTERNATIONAL COMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE, 1999).

WILLISTON (1902) continuou discutindo que *Pteranodon* era sinônimo de *Ornithostoma*, e que apenas este último nome deveria ser mantido. Ele refutou a proposta de PLIENINGER (1901) e aceitou *Ornithostoma* como disponível. Além disso, WILLISTON (1902) considerou que as diferenças anatômicas entre *Nyctodactylus*, *Ornithostoma* e *Ornithocheirus* não eram suficientes para separa-los em subfamílias distintas, como proposto anteriormente pelo mesmo autor (WILLISTON, 1897).

WILLISTON (1903) revisou novamente o gênero Pteranodon. Neste trabalho, ele utilizou o gênero e subgênero Pteranodon (Ornithostoma) em diversas partes do texto, e apenas Pteranodon em outras. O autor não apresentou justificativas para o uso de Pteranodon, o que diferiu de seus trabalhos anteriores. Também não está claro se houve a intenção em propor um subgênero. Ele afirmou que, anteriormente (WILLISTON, 1892), "suspeitou" que uma ou ambas as espécies Pteranodon comptus e Pteranodon nanus seriam pertencentes ao gênero Nyctosaurus (com esta redação). Em 1903, ele sugeriu, embora com dúvidas, que Pteranodon comptus e Pteranodon nanus poderiam ser sinônimos de Nyctosaurus gracilis. Além disso, ele reconheceu P. umbrosus e P. harpyia como sinônimos de outras espécies previamente descritas, embora sem nomea-las. O autor listou três espécies baseadas em pós-crânios (P. ingens, P. occidentalis e P. velox) e uma em crânio (P. longiceps) como válidas e, supostamente, pertencentes a Pteranodon. Entretanto, ele afirmou que P. longiceps poderia ser idêntico também a P. occidentalis ou P. velox, talvez a ambos. WILLISTON (1903) acreditava haver três espécies dentro do gênero, talvez uma quarta com P. comptus, baseando-se em diferenças na crista do úmero e na falange alar do quarto dedo.

EATON (1910) realizou uma descrição osteológica detalhada de Pteranodon, além da revisão taxonômica do gênero sobre as espécies reconhecidas por MARSH (1871, 1872, 1876a, 1876b, 1881). Os três exemplares referidos a P. comptus (YPM 2287, 2335 e 2397) são baseados apenas em pós-crânios. YPM 2287 consiste em dois fragmentos de arco neural, que por serem muito pequenos em relação aos demais elementos pertencentes a Pteranodon foram referidos por EATON (1910) a Nyctosaurus. Segundo o autor, o exemplar YPM 2335, devido ao tamanho das extremidades distais das tíbias, poderia pertencer a P. occidentalis (YPM 1164) e o terceiro (YPM 2397), devido à incompatibilidade de tamanho entre o fêmur e a tíbia, provavelmente pertenceu a dois indivíduos diferentes, sendo a tíbia correspondente em tamanho a P. occidentalis e o fêmur pertencente a um espécime menor. Dadas as circunstâncias, EATON (1910) não considerou P. comptus como espécie válida. Além disso, ele declarou que P. velox não diferia substancialmente das outras espécies reconhecidas por MARSH (1871, 1872, 1876a, 1876b, 1881), sendo então considerada nomem dubium. EATON (1910) identificou P. nanus no gênero Nyctosaurus, assim como WILLISTON (1903). Ainda segundo o autor, P. occidentalis (YPM 1164, 1179) e P. ingens (YPM 1175, 2594) mostraram não ter diferenças significativas nos póscrânios, e o tamanho seria a única característica que os separaria em nível específico. Sobre P. longiceps (YPM 1177), espécie-tipo de Pteranodon, EATON (1910) argumentou possuir "semelhanças impressionantes" em relação a *P. ingens*, apesar do tamanho mais reduzido do primeiro. Ele concluiu que as espécies P. longiceps, P. occidentalis e P. ingens eram válidas.

GILMORE (1928) reconheceu uma nova espécie, *Pteranodon* (?) *oregonensis*, baseada em um material proveniente de Wheeler County, no Oregon. Ele justificou a nova espécie com base na ocorrência geográfica e na posição geológica, até então sem registros para o gênero. Esse material compreende o úmero esquerdo, duas vértebras dorsais e a extremidade articular de um osso não identificado. GILMORE (1928) afirmou que a espécie poderia pertencer a um novo gênero, mas que isto somente seria determinado a partir da descoberta de espécimes mais completos.

HARKSEN (1966) descreveu uma nova espécie, *Pteranodon sternbergi*, baseado em um grande exemplar (FHSM VP 339) com mandíbula e crânio incompletos, proveniente da Formação Niobrara, Kansas, EUA. Sua diagnose contempla a morfologia da crista craniana, que é bulbosa em *P. sternbergi*, diferente das cristas de *P. longiceps* (YPM 1177) e *P. ingens* (YPM 2594), além de uma menor angulação entre o eixo da crista e o da mandíbula.

MILLER (1972) forneceu uma nova revisão de *Pteranodon,* considerando válidas sete espécies divididas em quatro subgêneros distintos. Ele considerou *P. occidentalis, P. ingens, P. velox, P. comptus, "Ornithocheirus" umbrosus* e *O. harpyia* como inválidos, aqui entendidos como *nomina dubia,* por terem sido baseados em pós-crânios fragmentados e sem características diagnósticas. MILLER (1972) considerou *Nyctosaurus* como subgênero de *Pteranodon,* e criou três novos subgêneros. O subgênero *Pteranodon (Longicepia)* incluiu *P. longiceps* (YPM 1177) como sua espécie-tipo e uma espécie nova, *P. marshi,* cujo holótipo (YPM 2594) foi considerado por EATON (1910) como *P. ingens.* Em *Pteranodon (Sternbergia),* incluiu *P. sternbergi* (FHSM 339) como espécie-tipo e a espécie nova *P. walkeri* (FHSM VP 221) e em *Pteranodon (Occidentalia),* apenas a espécie nova *P. eatoni,* baseada em um exemplar (YPM 1179) o qual EATON (1910) considerava pertencer a *P. occidentalis.* No subgênero *Pteranodon (Nyctosaurus),* ele incluiu *P. gracilis* (YPM 1178) como espécie-tipo e a espécie nova *P. bonneri* (FHSM 11311).

MILLER (1973), tomando por base o Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, corrigiu o nome do subgênero *Pteranodon (Longicepia)* para *Pteranodon (Pteranodon)* (INTERNATIONAL COMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE, 1999: atual artigo 44). Assim, as duas espécies deste subgênero foram referidas como *Pteranodon (Pteranodon) longiceps* e *Pteranodon (Pteranodon) marshi.* Posteriormente, MILLER (1978) renomeou o subgênero *Pteranodon (Sternbergia)* para *Pteranodon (Geosternbergia)*, pelo primeiro ser homônimo de *Sternbergia* Paula Couto, 1970 e de *Sternbergia* Jordan, 1925. Por consequência, as espécies ficaram referidas como *Pteranodon (Geosternbergia) sternbergi e Pteranodon (Geosternbergia) walkeri.*

WELLNHOFER (1978), em sua revisão, considerou três gêneros dentro da família Pteranodontidae: *Pteranodon, Ornithostoma* e *Nyctosaurus*. No gênero *Pteranodon,* ele reconheceu *P. longiceps* como espécie-tipo, além de *P. marshi, P. eatoni, P. sternbergi, P. walkeri, P. ingens, P. occidentalis, P.* cf. *ingens* e *P* (?) *oregonensis*. No gênero *Ornithostoma,* ele citou apenas a espécie "*Ornithostoma"* (*Pteranodon) orientalis* e, por fim, no gênero *Nyctosaurus* foram consideradas válidas as espécies *Nyctosaurus gracilis* (espécie-tipo), *Nyctosaurus bonneri* e *Nyctosaurus lamegoi*. As espécies *P. velox, P. comptus, P. umbrosus* e *P. harpyia* foram consideradas por WELLNHOFER (1978) como *incertae sedis,* por terem sido baseadas em esqueletos pós-cranianos incompletos.

SCHOCH (1984) revisou as espécies de *Pteranodon* e *Nyctosaurus* da coleção do Yale Peabody Museum e designou lectótipos para as espécies *P. occidentalis* (YPM 1160),

P. ingens (YPM 1170) e *P. comptus* (YPM 2335). Ele considerou que a família Pteranodontidae possuía três gêneros: *Pteranodon, Ornithostoma* e *Nyctosaurus*. A espécie-tipo de *Pteranodon,* segundo SCHOCH (1984), seria *Pteranodon occidentalis*. No entanto, MARSH (1876a) determinou, sem ambiguidades, que a espécie-tipo do gênero era *P. longiceps*, o que está de acordo com as regras atuais do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (INTERNATIONAL COMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE, 1999). Sobre *Pteranodon,* ele concluiu que *P. longiceps* e *P. marshi* eram ambos sinônimos júnior subjetivos de *P. ingens*, que *P. comptus* era sinônimo júnior subjetivo de *P. velox*, e que *P. eatoni* era sinônimo júnior subjetivo de *P. occidentalis*. Para SCHOCH (1984), o gênero *Nyctosaurus* possuía a espécie-tipo *N. gracilis* e que *N. nanus* deveria pertencer a *Pteranodon,* como proposto originalmente por MARSH (1881).

BENNETT (1989) teceu comentários acerca dos pterodactiloides de Cretáceo, incluindo os clados Pteranodontidae, Azhdarchidae, Dsungaripteridae e Nyctosauridae. Neste trabalho, BENNETT (1989) concluiu que "*Pteranodon" oregonensis* seria um espécime da família Azhdarchidae, com base em características do úmero. NESSOV (1991) manteve *Pteranodon* (?) *oregonensis* na mesma família, Azhdarchidae, e criou gênero novo, *Bennettazhia*, para esta espécie.

BENNETT (1992, 1994), em sua revisão taxonômica de Pteranodon, reconheceu apenas duas espécies: P. longiceps, a espécie-tipo, e P. sternbergi (Fig. 04 e 05). Segundo ele, ambas poderiam ser diferenciadas entre si principalmente na direção e formato da crista frontal. Além disso, ambas apresentariam padrão bimodal de tamanho, o qual interpretou ser consequência de dimorfismo sexual (BENNETT, 1992). De acordo com BENNETT (1992), as fêmeas teriam uma crista craniana pequena, curta e aproximadamente triangular, e a pelve grande e funda, cujo canal pélvico era largo para possibilitar a passagem dos ovos. Os machos possuiriam uma crista craniana grande e longa, podendo se estender para trás e afunilando na extremidade posterior, ou se estender para cima, sendo mais larga ântero-posteriormente; além disso, a pelve e o canal pélvico eram relativamente menores do que das fêmeas (BENNETT, 1992). BENNETT (1994) baseou-se em dados estratigráficos para associar elementos póscranianos às duas espécies que ele reconheceu, propondo que ambas não coexistiram, com Pteranodon sternbergi sendo encontrada somente na parte mais inferior da Formação Smoky Hill Chalk, e Pteranodon longiceps na parte mais superior da mesma. Segundo BENNETT (1994), P. occidentalis, P. ingens, P. velox, P. umbrosus, P. harpyia e P. comptus seriam nomina dubia, P. eatoni, sinônimo júnior de P. sternbergi, e P. marshi e P. walkeri, sinônimos júnior de P. longiceps. Além disso, BENNETT (1994) mudou sua interpretação quanto a *Bennettazhia oregonensis*, comparando-o com Dsungaripteridae e com um táxon até então não descrito proveniente do Grupo Santana, mas sem indicar uma família para o táxon.



Figura 4 Reconstruções cranianas de *Pteranodon longiceps*. A. Suposta fêmea. B. Suposto macho. Escala: 30 cm. Retirado de BENNETT (1992).



Figura 5 Reconstrução craniana de um suposto macho de *Pteranodon sternbergi*. Escala: 30 cm. Retirado de BENNETT (1994).

Mais recentemente, Pteranodontidae foi revisto por KELLNER (2010), quem considerou a existência de três gêneros e quatro espécies, com base em características morfológicas dos crânios (Fig. 06). Diferentemente de BENNETT (1992, 1994), KELLNER (2010) argumentou não existir dimorfismo sexual para as espécies de pteranodontídeos. Segundo ele, a forma e extensão da crista frontal implicavam diferenças morfológicas consideráveis, indicando que as espécies de *Pteranodon* reconhecidas por BENNETT (1992, 1994, 2001) não eram congenéricas. Ele considerou o gênero *Pteranodon* compreendendo apenas uma única espécie, *Pteranodon longiceps*, e reestabeleceu o gênero *Geosternbergia* Miller, 1978. Neste último foram inclusas as espécies *Geosternbergia sternbergi* e a espécie nova *Geosternbergia maiseyi*. Além disso, KELLNER (2010) reconheceu um novo gênero, *Dawndraco,* contendo apenas a espécie nova *D. kanzai* (Tabela 3).

Segundo este autor, em Pteranodon a crista frontal seria alongada e direcionada posteriormente, enquanto em Geosternbergia ela seria muito maior, direcionada para cima e com um perfil bulboso (KELLNER, 2010). Outra diferença consistiria no processo do pré-maxilar, que alcançava a região acima da órbita em Pteranodon, enquanto em Geosternbergia esse osso terminaria antes, em uma região na margem anterior do crânio (KELLNER, 2010). Por fim, o ângulo entre o processo do pré-maxilar e a margem ventral do crânio era menor em Pteranodon (25 a 30°) e maior em Geosternbergia (40°), além da fenestra temporal inferior ser maior e mais oval nesse último do que em Pteranodon (KELLNER, 2010). As duas espécies de Geosternbergia diferiam entre si na extensão da crista frontal, na inclinação do processo posterior do pré-maxilar e na margem dorsal da fenestra nasoanterorbital, segundo KELLNER (2010). O holótipo de Dawndraco kanzai era previamente considerado como Pteranodon sternbergi (BENNETT, 1991, 1994), porém se diferenciaria de Pteranodon e Geosternbergia pela extensão e profundidade do rostro, muito maior do que já observado para os demais pteranodontídeos (KELLNER, 2010). Finalmente, D. kanzai e G. maiseyi foram encontrados em camadas estratigráficas distintas das demais espécies de Pteranodontidae (KELLNER, 2010).



Figura 6 Holótipos das espécies reconhecidas por KELLNER (2010). A. *P. longiceps* (PEABODY MUSEUM OF NATURAL HISTORY, 2018); B. *D. kanzai* (retirada de KELLNER, 2010); C. *G. sternbergi* (imagem: T. Rodrigues); D. *G. maiseyi* (imagem: T. Rodrigues). Imagens fora de escala.

Tabela 1 Espécies de Pteranodontidae reconhecidas como válidas pelos principais revisores do grupo. Legenda: =, espécie reconhecida como sinônimo-júnior.

Autor	Espécies reconhecidas
Marsh, 1871	Pterodactylus oweni
Cope, 1871	Ornithocheirus harpya
	Ornithocheirus umbrosus
Marsh, 1872	Pterodactylus ingens
	Pterodactylus occidentalis (nomen novum para Pterodactylus oweni)
	Pterodactylus velox
Cope, 1875	Pterodactylus occidentalis (= Ornithocheirus harpyia)
	Pterodactylus umbrosus
Marsh, 1876a	Pteranodon comptus

	Pteranodon gracilis		
	Pteranodon ingens		
	Pteranodon longiceps		
	Pteranodon occidentalis		
	Pteranodon velox		
Marsh, 1876b	Nyctosaurus gracilis		
	Pteranodon comptus		
	Pteranodon ingens		
	Pteranodon longiceps		
	Pteranodon occidentalis		
	Pteranodon velox		
Marsh, 1881	Nyctodactylus gracilis		
	Pteranodon nanus		
Williston, 1892	Nyctodactylus gracilis		
	Pteranodon comptus		
	Pteranodon ingens		
	Pteranodon longiceps		
	Pteranodon nanus		
	Pteranodon occidentalis (= Pteranodon oweni e Ornithocheirus harpya)		
	Pteranodon umbrosus		
	Pteranodon velox		
Williston, 1897	Ornithostoma ingens (= Ornithocheirus umbrosus)		
Williston, 1903	Nyctosaurus gracilis (= Pteranodon comptus e Pteranodon nanus)		
	Pteranodon ingens		
	Pteranodon longiceps		
	Pteranodon occidentalis		
	Pteranodon velox		
Eaton, 1910	Pteranodon ingens		
	Pteranodon longiceps		
	Pteranodon occidentalis		
Gilmore, 1928	Pteranodon (?) oregonensis		
Harksen, 1966	Pteranodon ingens		
	Pteranodon longiceps		
	Pteranodon sternbergi		

Miller, 1972	Pteranodon (Longicepia) longiceps		
	Pteranodon (Longicepia) marshi		
	Pteranodon (Nyctosaurus) bonneri		
	Pteranodon (Nyctosaurus) gracilis		
	Pteranodon (Occidentalia) eatoni		
	Pteranodon (Sternbergia) sternbergi		
	Pteranodon (Sternbergia) walkeri		
Miller, 1973	Pteranodon (Pteranodon) longiceps		
	Pteranodon (Pteranodon) marshi		
Miller, 1978	Pteranodon (Geosternbergia) sternbergi		
	Pteranodon (Geosternbergia) walkeri		
Wellnhofer, 1978	"Ornithostoma" (Pteranodon) orientalis		
	Nyctosaurus bonneri		
	Nyctosaurus gracilis		
	P (?) oregonensis		
	Pteranodon cf. ingens		
	Pteranodon comptus		
	Pteranodon eatoni		
	Pteranodon harpyia		
	Pteranodon ingens		
	Pteranodon longiceps		
	Pteranodon marshi		
	Pteranodon occidentalis		
	Pteranodon sternbergi		
	Pteranodon umbrosus		
	Pteranodon velox		
	Pteranodon walkeri		
Schoch, 1984	Nyctosaurus gracilis		
	Pteranodon ingens (= Pteranodon longiceps e Pteranodon marshi)		
	Pteranodon nanus		
	Pteranodon occidentalis (= Pteranodon eatoni)		
	Pteranodon velox (= Pteranodon comptus)		
Bennett, 1994	Pteranodon longiceps		
	Pteranodon sternbergi		

Kellner, 2010	Dawndraco kanzai
	Geosternbergia maiseyi
	Geosternbergia sternbergi (= Pteranodon sternbergi)
	Pteranodon longiceps

Tabela 2 Nomes do grupo do gênero disponíveis para as espécies de Pteranodontidae e suas respectivas espécies-tipo.

Gênero ou subgênero	Espécie-tipo	Autor
Pteranodon	Pteranodon longiceps	Marsh, 1876a
Pteranodon (Occidentalia)	Pterodactylus occidentalis	Miller, 1972
Pteranodon (Geosternbergia)	Pteranodon sternbergi	Miller, 1978
Dawndraco	Dawndraco kanzai	Kellner, 2010

Tabela 3 Nomes do grupo da espécie disponíveis para as espécies de Pteranodontidae e informações sobre seu respectivo material-tipo.

Espécie	Material-tipo	Inclui esqueleto craniano?
Ornithocheirus umbrosus Cope, 1871	AMNH 1571	não
Ornithocheirus harpyia Cope, 1871	AMNH 1572	não
Pterodactylus occidentalis Marsh, 1872	YPM 1160	não
Pterodactylus ingens Marsh, 1872	YPM 1170	não
Pterodactylus velox Marsh, 1872	YPM 1176	não
Pteranodon longiceps Marsh, 1876	YPM VP 1177	sim
Pteranodon comptus Marsh, 1876	YPM 2335	não
Pteranodon sternbergi Harksen, 1966	FHSM VP 339	sim
P. (Longicepia) marshi Miller, 1972	YPM 2594	sim
Pteranodon (Sternbergia) walkeri Miller, 1972	FHSM VP 221	sim
Pteranodon (Occidentalia) eatoni Miller, 1972	YPM 1179	sim
Bogolubovia orientalis (Bogolubov, 1914)	perdido	não
Geosternbergia maiseyi Kellner, 2010	KUVP 27821	sim
Dawndraco kanzai Kellner, 2010	UALVP 24238	sim

1.2. REAVALIAÇÃO DE DAWNDRACO KANZAI KELLNER, 2010

Recentemente, o espécime UALVP 24238 foi revisado por MARTIN-SILVERSTONE ET AL. (2017). Este exemplar é tido como um espécime grande da espécie Pteranodon sternbergi por BENNETT (1992, 1994, 2001) e como um macho desta mesma espécie por MARTIN-SILVERSTONE ET AL. (2017); ele é o holótipo de Dawndraco kanzai (KELLNER, 2010). MARTIN-SILVERSTONE ET AL. (2017) descreveram em detalhes o exemplar, o qual não possui preservados a porção anterior do rostro (exceto, possivelmente, uma pequena porção de sua extremidade), partes da mandíbula e da crista craniana. KELLNER (2010) incluiu oito características na diagnose de D. kanzai: "1) rostro mais alongado do que outros pteranodontídeos; 2) margens dorsal e ventral do rostro sub-paralelas; 3) processo posterior do pré-maxilar inclinado cerca de 45° relativo à margem ventral do crânio; 4) processo lacrimal pequeno, não afilado e direcionado para dentro da órbita; 5) fenestra temporal inferior mais estreita do que em outros pteranodontídeos, com a porção inferior com formato de fenda; 6) ramo mandibular com altura menor do que em Pteranodon; 7) extremidade articular da mandíbula mais curta do que em Pteranodon; 8) vértebras caudais mais longas e que não reduzem em tamanho distalmente, como observado em Pteranodon." De acordo com MARTIN-SILVERSTONE ET AL. (2017) estes oito caracteres não separariam Dawndraco kanzai de Pteranodon e poderiam ser explicados por distorção post-mortem, preservação incompleta ou erro de interpretação. Os autores consideraram que apenas a característica 2 merecia atenção pois, apesar do comprimento do rostro não poder ser calculado com precisão, sua morfologia, com margens subparalelas e afinamento gradual, consistiam, de fato, em um caráter válido. Porém, esta característica não seria exclusiva de UALVP 24238, pois dois outros espécimes apresentavam condição similar: CMNFV 41358 e KUVP 967. MARTIN-SILVERSTONE ET AL. (2017) concluíram que UALVP 24238 seria um macho pequeno, não totalmente maduro osteologicamente, da espécie Pteranodon sternbergi.

Em resposta a MARTIN-SILVERSTONE ET AL. (2017), KELLNER (2017) discutiu alguns tópicos sobre a interpretação de UALVP 24238. De acordo com KELLNER (2017), a altura do rostro seria a característica mais marcante do espécime UALVP 24238. Segundo BENNETT & PENKALSKI (2017), isto se deveria à presença de uma crista pré-maxilar; mas, segundo KELLNER (2017), esta estrutura é ausente. KELLNER (2017) discutiu o fato dos holótipos de *Geosternbergia sternbergi* (ou *Pteranodon sternbergi*) e de *Dawndraco kanzai* serem muito diferentes morfologicamente e, ainda assim, ambos serem considerados como machos da mesma espécie por MARTIN-SILVERSTONE ET AL. (2017). KELLNER (2017) comparou também o comprimento do rostro de UALVP 24238 e do holótipo de *P. longiceps* (YPM 1177). Enquanto MARTIN-

SILVERSTONE ET AL. (2017) discutiram que este último possuía o rostro incompleto, KELLNER (2017) o interpretou como sendo completo, com o crânio e mandíbula terminando em um mesmo ponto, e bastante distinto de *D. kanzai*.

1.3. NYCTOSAURUS

Nyctosaurus é um gênero de pterossauro pterodactiloide do Cretáceo Superior (Coniaciano Superior – Campaniano Inferior) conhecido principalmente da mesma formação na qual foram encontrados a maioria do material de Pteranodon, o que em termos contribuiu para uma errônea interpretação entre os dois gêneros por alguns autores (BENNETT, 2003). Há 3 táxons nominais hoje aceitos no gênero que são provenientes do Membro Smoky Hill Chalk, denominados N. gracilis, N. nanus e N. bonneri (BENNETT, 1994). Somam-se a estas espécies dois espécimes com cristas cranianas bizarras, as quais se estendem dorsal e posteriormente a partir da margem posterior do crânio e com aproximadamente o triplo do comprimento do próprio crânio, mas sem outras diferenças morfológicas conspícuas em relação aos exemplares sem cristas (BENNETT, 2003). De acordo com BENNETT (1994, 1996) Nyctosaurus se difere dos outros pterodactiloides em alguns aspectos, como não possuir articulação entre a escápula e a placa supraneural, o metacarpo alar ser comparativamente mais comprido e o dedo alar conter apenas três falanges. Até o momento, todas as análises filogenéticas têm dado suporte a um clado, Nyctosauridae, distinto de Pteranodontidae (por exemplo, KELLNER, 2003; UNWIN, 2003; ANDRES & JI, 2008; WANG ET AL., 2009; LU ET AL., 2010; ANDRES ET AL., 2014).

1.4. JUSTIFICATIVA

Tendo em vista as diferenças interpretativas de BENNETT e KELLNER acerca do número de gêneros e espécies válidos de pteranodontideos, bem como a reavalidação da espécie *Dawndraco kanzai* proposta por MARTIN-SILVERSTONE ET AL. (2017), o presente estudo objetivou a revisão taxonômica de Pteranodontidae a partir das variações morfológicas dos crânios de pteranodontídeos, investigando quais diferenças encontradas entre os espécimes são resultantes de ontogenia ou de dimorfismo sexual. Para isso foram reconhecidas as características diagnósticas de todos os gêneros e espécies, e através da técnica de morfometria geométrica bidimensional os espécimes puderam ser arranjados e ordenados pelas suas máximas variações observadas. A comparação com outros pterossauros pterodactiloides, como *Caiuajara dobruskii* e *Hamipterus tianshanensis*, foi realizada a fim de testar se um padrão similar de alometria e dimorfismo sexual também pode ocorrer em pteranodontideos.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. MATERIAL

Foram analisados todos os 20 espécimes de pteranodontídeos compostos por material craniano (Tabela 4, fig. 07). Em primeira mão (por RSB ou TR), foram analisados e fotografados os espécimes AMNH 149, AMNH 5099, CMNFV 41358 (análise presencial e através da réplica MN 7377-V), FHSM 221, FHSM 339, KUVP 965, KUVP 967, KUVP 2212, KUVP 2216, KUVP 27821, UALVP 24238, YPM VP 1177 (através da réplica MN 6953-V) e YPM 2473 (através da réplica MN 6954-V) (Fig. 08). Imagens foram obtidas de websites de coleções e da literatura dos espécimes AMNH 7515 (SMITH, 2008), DMNH 1732, YPM 1179 e YPM 2594 (BENNETT, 1994), USNM 12167, USNM V 13656 e USNM V 13868 (NATIONAL MUSEUM OF NATURAL HISTORY, 2018).

Instituição	Número de tombo	Localização da instituição
AMNH	149	Estados Unidos, Nova lorque
AMNH	5099	Estados Unidos, Nova Iorque
AMNH	7515	Estados Unidos, Nova Iorque
CMNFV	41358	Canadá, Ottawa
DMNH	1732	Estados Unidos, Denver
FHSM VP	221	Estados Unidos, Hays
FHSM VP	339	Estados Unidos, Hays
KUVP	965	Estados Unidos, Lawrence
KUVP	967	Estados Unidos, Lawrence
KUVP	2212	Estados Unidos, Lawrence
KUVP	2216	Estados Unidos, Lawrence
KUVP	27821	Estados Unidos, Lawrence
UALVP	24238	Canadá, Edmonton
USNM	12167	Estados Unidos, Washington
USNM	13656	Estados Unidos, Washington
USNM	13868	Estados Unidos, Washington
YPM	1177	Estados Unidos, New Haven
YPM	1179	Estados Unidos, New Haven
YPM	2473	Estados Unidos, New Haven
YPM	2594	Estados Unidos, New Haven

Tabela 4 Lista do material craniano de pteranodontideos examinado, indicando qual coleção pertence cada espécime.



Figura 7 Desenhos vetoriais representando o material analisado de pteranodontídeos, conforme encontra-se preservado. Escala: 30 cm.



Figura 8 Réplicas de espécimes de pteranodontídeos tombados no Museu Nacional / UFRJ. A – MN 6953-V; B – MN 6954-V; C – MN 7377-V (réplicas dos espécimes YPM VP 1177, YPM 2473 e CMNFV 41358, respectivamente). Escala: 7 cm.
2.2 MÉTODOS

2.2.1 Reconstrução do crânio

Devido à maioria do material craniano dos pteranodontídeos analisados encontrar-se preservada quebrada ou incompleta, foram realizadas reconstruções bidimensionais em vista lateral dos crânios. O uso de reconstruções em análises de morfometria geométrica já foi feito anteriormente em pterossauros (FOTH ET AL., 2012) e dinossauros (BRUSATTE ET AL., 2011). Desenhos vetoriais de cada crânio foram gerados utilizando o software Inkscape (Fig. 09), e as reconstruções foram feitas baseadas em comparação com espécimes mais completos. As imagens foram sobrepostas no nível das principais aberturas cranianas (órbita e fenestra nasoanterorbital; exceto para o espécime KUVP 967, composto apenas pela porção do rostro) e, a partir desta sobreposição, foram gerados desenhos dos contornos dos crânios.

O espécime KUVP 2212, um dos mais completos, foi utilizado como modelo comparativo na reconstrução das cristas dos espécimes AMNH 149, AMNH 7515, KUVP 965, KUVP 2216 e USNM V 13656. As cristas do KUVP 967 e do AMNH 5099 foram reconstruídas com base nos espécimes UALVP 24238 e YPM 2473, respectivamente. UALVP 24238 também foi utilizado como base para se reconstruir a órbita e fenestra nasoanterorbital dos espécimes KUVP 967 e CMNFV 41358. As órbitas e as fenestras temporais inferiores dos espécimes FHSM 221, KUVP 2216 e USNM V 13656 foram baseadas no KUVP 2212. As fenestras nasoanterorbital e temporal inferior dos espécimes DMNH 1732 e YPM 2473 foram reconstruídas com base em USNM 12167 e AMNH 5099, respectivamente. O rostro de AMNH 149, AMNH 5099, DMNH 1732, FHSM 221, FHSM 339, KUVP 27821, YPM 2473 e YPM 2594 foram reconstruídos baseados em AMNH 7515. CMNFV 41358 foi tido como base para reconstrução da porção anterior do rostro de KUVP 967 e UALVP 24238. Já os rostros dos espécimes KUVP 965 e KUVP 2216 foram baseados em USNM 12167 e, por fim, as reconstruções dos rostros de USNM V 13656, USNM V 13868 e YPM 1179 foram feitas por comparação com o espécime YPM VP1177.



Figura 9 A. Fotografia do espécime YPM VP 1177 (PEABODY MUSEUM OF NATURAL HISTORY, 2018), composto por crânio e mandíbula preservados em vista lateral direita mas com alguns elementos do lado esquerdo também visíveis; B. Desenho vetorial do mesmo espécime produzido no programa Inkscape, representando apenas os elementos do lado direito do crânio. Escala: 30 cm.

2.2.2 Análises morfométricas

Obtenção de marcos anatômicos

Foi analisada a variação morfológica do crânio (excluindo a mandíbula) utilizando morfometria geométrica bidimensional. O protocolo seguiu o estudo de FOTH ET AL. (2012). Primeiramente, os desenhos vetoriais oriundos das reconstruções foram salvos no formato de imagem digital (formato png) e posteriormente foram criados arquivos no formato tps a partir dessas imagens, utilizando o software TPSUtil, versão 1.76 (ROHLF, 2015). Após essa etapa, foi obtida a geometria craniana dos 20 espécimes usando 52 marcos anatômicos homólogos ou landmarks, plotados nas reconstruções utilizando o programa TPSDig2, versão 2.31 (ROHLF, 2015). Foram utilizados marcos do tipo 2 (boa evidência para homologia geométrica, tais como pontos de curvatura máxima ou extremidades) e tipo 3, também conhecidos como semilandmarks (pontos construídos entre dois marcos homólogos, que definem a forma do crânio ou de aberturas cranianas), seguindo a terminologia de BOOKSTEIN (1991) (Fig. 10). O uso de semilandmarks é necessário porque em pterossauros ontogeneticamente mais velhos os ossos do crânio são bem fusionados, e não é possível visualizar os padrões de articulação de ossos individuais. Assim, o conjunto de dados focou a forma externa do crânio, com destaque para o rostro e a crista frontal, além da fenestra nasoanterorbital e a órbita. Para isso, os marcos anatômicos plotados foram: 1 – ponto na margem dorsal

do crânio, no mesmo nível do ponto 8; 2 - ponto na margem posterior do crânio, no mesmo nível do ponto 12; 3 – ponto na margem posterior do crânio, no mesmo nível do ponto 16; 4 - ponto mais ventral do quadrado no processo condiloide; 5 - extremidade anterior do pré-maxilar; 6 – ponto mais anterior da fenestra nasoanterorbital; 7 – ponto médio entre os pontos 6 e 8 na margem dorsal da fenestra nasoanterorbital; 8 – ponto mais posterior da fenestra nasoanterorbital; 9 - ponto médio entre os pontos 6 e 8 na margem ventral da fenestra nasoanterorbital; 10 - ponto mais ventral da órbita; 11 ponto mais dorsal da órbita; 12 - ponto mais posterior da órbita; 13 - extremidade ântero-ventral da fenestra temporal inferior; 14 – ponto médio entre os pontos 13 e 15 na margem ântero-dorsal da fenestra temporal inferior; 15 - extremidade póstero-dorsal da fenestra temporal inferior; 16 - ponto médio entre os pontos 13 e 15 na margem póstero-ventral da fenestra temporal inferior; 17 – ponto na margem dorsal do crânio, no mesmo nível do ponto 6; 18 – ponto na margem ventral do crânio, no mesmo nível do ponto 6; 19 a 26 – pontos na margem dorsal do rostro, equidistantes entre os marcos 5 e 17; 27 a 34 – pontos na margem ventral do rostro, equidistantes entre os marcos 5 e 18; 35 a 52 – pontos na crista frontal, equidistantes entre os pontos 17 e 2.



Figura 10 Marcos anatômicos plotados na reconstrução do espécime YPM 2594. Marcos 1 ao 18: landmarks tipo 2; marcos 19 ao 34: *semilandmarks* da curvatura do rostro; marcos 35 ao 52: *semilandmarks* da curvatura da crista frontal.

Por fim, foram alterados os *semilandmarks* da crista e das margens dorsal e ventral do rostro para marcos homólogos comuns, para que o programa de análises de morfometria geométrica pudesse identifica-los.

Para as análises em si, foram realizados três testes, aqui denominados: Teste 1, com 51 *landmarks* e *semilandmarks*, obtendo o maior número de pontos para o formato do

crânio; Teste 2, retirando os *semilandmarks* da curvatura da crista frontal, a fim de testar apenas a influência do rostro na distribuição dos espécimes no morfoespaço; e por fim o Teste 3, retirando os *semilandmarks* da curvatura do rostro (19 ao 34), para testar apenas a influência do comprimento, mas não do formato do rostro, na distribuição dos espécimes. O marco anatômico 1 foi excluído de todos os testes sem perda do potencial estatístico, por se tratar de um ponto de referência em relação a outro, e que devido a sua posição variável nos diferentes espécimes gerava conflito na análise.

Análise Generalizada de Procrustes, Análise de Componentes Principais e Análise de Variáveis Canônicas

A Análise Generalizada de Procrustes (GPA), a Análise de Componentes Principais (PCA) e a Análise de Variáveis Canônicas (CVA) foram realizadas utilizando-se o software MorphoJ, versão 1.06d (KLINGENBERG, 2011). Com a GPA, as coordenadas dos marcos anatômicos foram sobrepostas, removendo nas imagens os efeitos de orientação, escala e posição, e minimizando as variações entre os espécimes (BOOKSTEIN, 1982; MONTEIRO & REIS, 1999). Esse procedimento gerou um conjunto de coordenadas que foram convertidas em uma matriz de covariância e então submetidas à Análise de Componentes Principais (PCA).

A PCA maximiza a variância da amostra pois resume as informações contida nas variáveis originais em apenas alguns componentes principais (PCs) (HAMMER & HARPER, 2006). Com isso, a forma do crânio de cada espécime foi resumida em um conjunto de pontos, e os táxons foram arranjados e ordenados em um morfoespaço, podendo ser comparados nos eixos de maior variação.

A CVA descreve diferenças entre grupos a partir das variações das características da forma presente nos espécimes desses grupos (ZELDITCH ET AL., 2004). A análise canônica foi realizada duas vezes, incluindo todos os 20 espécimes e todos os *landmarks*. Foram utilizados dois classificadores: as espécies e os gêneros. O teste de permutação para distância em pares foi realizado com 10 mil *rounds*.

Regressão

Com intuito de detectar se a relação entre a variação da forma e o aumento do tamanho do centroide era alométrica, foi realizada uma análise de regressão multivariada, também utilizando o software MorphoJ, versão 1.06d (KLINGENBERG, 2011). A regressão teve o tamanho do centroide, um parâmetro para o tamanho craniano, como a variável independente, e variação da forma como variável dependente. Um teste de

permutação contra a hipótese nula de independência entre as variáveis foi realizado, com 10 mil *rounds*, para testar a sensibilidade da análise.

Abreviações Institucionais: AMNH, American Museum of Natural History, Nova Iorque, EUA; CMNFV, Canadian Museum of Nature, Ottawa, Canadá; DMNH, Denver Museum of Natural History, Denver, EUA; FHSM, Fort Hays State Museum, Hays, EUA; KUVP, The University of Kansas Natural History Museum, Lawrence, EUA; UALVP, Geology Museum, University of Alberta, Edmonton, Canadá; USNM, Smithsonian National Museum of Natural History, Washington, EUA; YPM, Yale Peabody Museum of Natural History, New Haven, EUA.

3. RESULTADOS

3.1 RECONSTRUÇÃO

Os espécimes KUVP 2212, USNM 12167 e YPM VP 1177, por encontrarem-se mais completos, foram usados como base para reconstrução das estruturas ausentes nos outros exemplares, como a crista frontal, rostro e aberturas cranianas (Fig. 11). As reconstruções tiveram como ponto de apoio a órbita e as fenestras, e as imagens foram sobrepostas para que as porções ausentes tivessem dimensões equivalentes ao tamanho do crânio.

Crista frontal

Para os espécimes AMNH 149, AMNH 5099, AMNH 7515, FHSM 221, KUVP 965, KUVP 967, KUVP 2216, UALVP 24238, USNMV 13656, YPM 1179 e YPM 2594, houve a necessidade de se reconstruir as cristas frontais. Em pteranodontídeos, a crista é localizada no plano sagital do crânio, limitada à sua porção posterior, e é formada por tecido ósseo (BENNETT, 2001). O tamanho da crista foi determinado através da largura de sua base, ou seja, entre a extremidade mais anterior do frontal (dorsalmente) e a extremidade posterior do crânio (posteroventralmente), no limite onde esses pontos encontravam-se preservados. A forma da crista reconstruída foi determinada a partir da comparação da inclinação exibida pelo frontal em cada espécime em relação àquele presente em exemplares mais completos.

Rostro

O rostro foi reconstruído nos espécimes AMNH 149, AMNH 5099, DMNH 1732, FHSM 221, FHSM 339, KUVP 965, KUVP 967, KUVP 2216, KUVP 27821, UALVP 24238, USNMV 13656, USNMV 13868, YPM 1179, YPM 2473 e YPM 2594. As maiores variações do rostro estão no comprimento que, segundo KELLNER (2017), é compreendido entre o ponto mais anterior da fenestra nasoanterorbital e a extremidade do pré-maxilar; e na curvatura das margens dorsal e ventral, resultando em estruturas mais ou menos subparalelas. Para o espécime FHSM 339 já foram feitas reconstruções da porção ausente do rostro (BENNETT, 1994, fig. 5; KELLNER, 2017, fig. 1B), entretanto aqui ela foi realizada com uma curvatura menos acentuada pois não há, neste material, evidências de uma curvatura acentuada como normalmente proposto (por exemplo, em BENNETT, 1994), resultando em uma extremidade do rostro menos subparalela. As reconstruções aqui realizadas demonstraram que as margens

subparalelas são características de rostros mais compridos, como nos espécimes UALVP 24238, KUVP 967 e CMNFV 41358.

Aberturas cranianas

A órbita, a fenestra temporal inferior e a fenestra nasoanterorbital compreendem as principais aberturas cranianas para a presente análise de morfometria geométrica. Foi necessário reconstruí-las nos seguintes espécimes: AMNH 7515, CMNFV 41358, DMNH 1732, FHSM 221, FHSM 339, KUVP 967, KUVP 2216, KUVP 27821, USNMV 13656, USNMV 13868, YPM 1179 e YPM 2473. Nem todas as três aberturas precisaram ser reconstruídas em todos os exemplares supracitados, como é o caso do AMNH 7515 em que apenas a órbita necessitava reconstrução. Houve casos também em que as aberturas foram reconstruídas parcialmente, como nos indivíduos FHSM 339 e YPM 1179. A órbita tem um formato piriforme e está separada da fenestra temporal inferior, localizada mais ventralmente, pelo jugal. A fenestra temporal inferior é estreita e alongada e está separada da fenestra nasoanterorbital também pelo jugal. A fenestra nasoanterorbital varia desde uma forma triangular (por exemplo AMNH 149) a um formato quadrilátero (por exemplo USNMV 13868) ou até uma forma mais arredondada (a exemplo do KUVP 965).



Figura 11 Desenho esquemático representando as reconstruções dos espécimes analisados. Em preto, reconstrução de ossos e em laranja, das aberturas cranianas. Imagem sem escala.

3.2. MORFOMETRIA GEOMÉTRICA

Todo o conjunto de dados foi resumido em 18 componentes principais (PCs), com os três primeiros componentes principais (PC1, PC2 e PC3) somando mais de 90% da variância nos três testes. Como a maior variação da forma ocorreu nos 3 primeiros componentes, foi verificada a relação entre os eixos do PC1, PC2 e PC3 para cada teste realizado. Além disso, a análise de regressão demonstrou uma correlação significativa entre a variação da forma e o tamanho do centroide (p < 0,05) nos três testes. A análise canônica foi realizada após a interpretação dos grupos formados pelos gráficos provenientes da PCA e de regressão. Dois gráficos distintos foram gerados a partir das análises canônicas: gráfico de dispersão, que forneceu dois componentes canônicos (CV1 e CV2) cujos agrupamentos foram separados de acordo com a espécie representada por cada indivíduo; e um segundo gráfico, que por apresentar apenas duas variáveis (macho e fêmea), é representado por um histograma.

PCA e Regressão

Teste 1:

Os PC1, PC2 e PC3 representaram 64, 22,5 e 5% da variância, respectivamente. As principais variações no PC1 mostraram um rostro pouco mais longo; as aberturas cranianas (fenestra nasoanterorbital, órbita e fenestra temporal inferior) deslocadas mais posteriormente; as margens dorsal e ventral da crista frontal deslocadas ventralmente, com ângulo menos agudo; e o ápice da crista mais arredondado. No PC2 a ponta do rostro mostrou-se mais curta e deslocada ventralmente; as aberturas cranianas aumentaram de tamanho e se deslocaram ventralmente; e a margem ventral da crista frontal deslocou-se posteroventralmente. Já no PC3, a ponta do rostro deslocau-se ventralmente; e a crista tornou-se bem mais delgada, com uma margem dorsal bastante deslocada ventralmente e com o seu ápice pontiagudo. (Fig. 12).



Figura 12 Componentes principais do Teste 1 e suas principais variações em relação ao formato médio dos crânios analisados. Em preto, a forma média de todos os exemplares e em cinza, as variações observadas em cada componente principal. A – PC1; B – PC2 e C – PC3.

A PCA apresentou dois agrupamentos distintos dos demais: os espécimes KUVP 967 e UALVP 24238 se agruparam no PC2 (Fig. 13), além dos espécimes KUVP 27821 e FHSM 339 que se agruparam no PC3 (Fig. 13 B e 14).

A análise de regressão da forma em relação ao tamanho do centroide apresentou um valor significativo (p = 0,0005). A alometria por si só representou 34,8% da variação total da forma entre crânios de diferentes tamanhos de centroide (Fig. 15).







Figura 14 Distribuição dos espécimes analisados no Teste 1 nos componentes principais 1 e 3. Legenda: triângulo preto, holótipo de *Dawndraco kanzai*; cruz preta, holótipo de *Geosternbergia sternbergi*; quadrado preto, holótipo de *G. maiseyi*; círculo branco, holótipo de *Pteranodon longiceps;* círculo preto, outros espécimes referidos a *Pteranodon.*



Figura 15 Distribuição dos espécimes analisados no Teste 1 em uma regressão linear entre a variação da forma e o logaritmo do tamanho do centroide. Legenda: triângulo preto, holótipo de *Dawndraco kanzai*; cruz preta, holótipo de *Geosternbergia sternbergi*; quadrado preto holótipo de *G. maiseyi*; círculo branco, holótipo de *Pteranodon longiceps;* círculo preto, outros espécimes referidos a *Pteranodon*. Crânios fora de escala.

Teste 2:

No segundo teste, os PC1, PC2 e PC3 foram responsáveis por 78, 9 e 3,3% da variância, respectivamente. As alterações do PC1 nesse teste representaram uma variação no rostro, mais curto e deslocado ventralmente; e as aberturas cranianas com tamanhos maiores. No PC2, o rostro deslocou-se ventralmente; a fenestra nasoanterorbital apresentou tamanho menor e foi deslocada dorsalmente; e a fenestra temporal inferior e órbita foram maiores e deslocadas posteroventralmente. Para o PC3 o rostro permaneceu mais ventral; e as fenestras nasoanterorbital e temporal inferior sofreram um achatamento dorsoventral (Fig. 16).



Figura 16 Componentes principais do Teste 2 e suas principais variações em relação ao formato médio dos crânios analisados. Em preto, a forma média de todos os exemplares e em cinza, as variações observadas em cada componente principal. A – PC1; B – PC2 e C – PC3.

A PCA revelou dois grupos distintos, o primeiro agrupado apenas no PC1, representado pelos espécimes KUVP 967 e UALVP 24238 (Fig. 17). O segundo agrupado no PC2, representado pelos espécimes YPM VP 1177 e KUVP 965 (Figs. 17 A e 18).



Figura 17 Distribuição dos espécimes analisados no Teste 2 nos componentes principais 1, 2 e 3. Legenda: triângulo preto, holótipo de *Dawndraco kanzai*; cruz preta, holótipo de *Geosternbergia sternbergi*; quadrado preto, holótipo de *G. maiseyi*; círculo branco, holótipo de *Pteranodon longiceps;* círculo preto, outros espécimes referidos a *Pteranodon.*



Figura 18 Distribuição dos espécimes analisados no Teste 2 nos componentes principais 2 e 3. Legenda: triângulo preto, holótipo de Dawndraco kanzai; cruz preta, holótipo de Geosternbergia sternbergi; quadrado preto, holótipo de G. maiseyi; círculo branco, holótipo de Pteranodon longiceps; círculo preto, outros espécimes referidos a Pteranodon.

O teste de regressão demonstrou uma forte relação alométrica entre a forma e o tamanho do centroide (p = 0,0034), ainda que menos significativo do que no Teste 1. A alometria foi responsável por 31,5% da variação total da forma. No Teste 2, observouse a posição dos espécimes KUVP 967 e UALVP 24238, quase idênticos em relação à forma um do outro e distintos dos demais espécimes, diferenciando-se entre si apenas no tamanho do centroide (Fig. 19).



Figura 19 Distribuição dos espécimes analisados no Teste 2 em uma regressão linear entre a variação da forma e o logaritmo do tamanho do centroide. Legenda: triângulo preto, holótipo de *Dawndraco kanzai*; cruz preta, holótipo de *Geosternbergia sternbergi*; quadrado preto holótipo de *G. maiseyi*; círculo branco, holótipo de *Pteranodon longiceps;* círculo preto, outros espécimes referidos a *Pteranodon*. Crânios fora de escala.

Teste 3:

Aqui, os três primeiros PCs representaram 64, 21 e 5,5% da variância, respectivamente. As principais variações no PC1 foram um rostro pouco mais longo; e a crista arredondada e com ângulo mais aberto. O PC2 exibiu um rostro mais curto; a crista pouco menos arredondada e com ângulo mais fechado. Por fim, no PC3 o rostro deslocou-se ventralmente; a órbita e fenestra temporal inferior deslocaram-se dorsalmente; e a crista deslocou-se ventralmente, afunilando no ápice (Fig. 20).



Figura 20 Componentes principais do Teste 3 e suas principais variações em relação ao formato médio dos crânios analisados. Em preto, a forma média de todos os exemplares e em cinza, as variações observadas em cada componente principal. A – PC1; B – PC2 e C – PC3.

KUVP 967 e UALVP 24238 se agruparam no PC2, tal como ocorreu no Teste 1 (Fig. 21). Entretanto, diferentemente do que houve no primeiro teste, os espécimes FHSM 339 e KUVP 27821 não se agruparam no PC3, com FHSM 339 estando mais próximo de USNMV 13868 do que de KUVP 27821, e por sua vez USNMV 13868 está igualmente próximo de USNMV 12167 (Fig. 22).

A regressão do Teste 3 apresentou forte relação alométrica da forma com tamanho do centroide, com p = 0,0001, com a alometria sozinha representando o maior valor na variação total da forma (43,1%), em relação aos outros dois testes anteriormente realizados (Fig. 23).



Figura 21 Distribuição dos espécimes analisados no Teste 3 nos componentes principais 1, 2 e 3. Legenda: triângulo preto, holótipo de *Dawndraco kanzai*; cruz preta, holótipo de *Geosternbergia sternbergi*; quadrado preto, holótipo de *G. maiseyi*; círculo branco, holótipo de *Pteranodon longiceps*; círculo preto, outros espécimes referidos a *Pteranodon*.



Figura 22 Distribuição dos espécimes analisados no Teste 3 nos componentes principais 1 e 3. Legenda: triângulo preto, holótipo de *Dawndraco kanzai*; cruz preta, holótipo de *Geosternbergia sternbergi*; quadrado preto, holótipo de *G. maiseyi*; círculo branco, holótipo de *Pteranodon longiceps*; círculo preto, outros espécimes referidos a *Pteranodon*.



Figura 23 Distribuição dos espécimes analisados no Teste 3 em uma regressão linear entre a variação da forma e o logaritmo do tamanho do centroide. Legenda: triângulo preto, holótipo de *Dawndraco kanzai*; cruz preta, holótipo de *Geosternbergia sternbergi*; quadrado preto holótipo de *G. maiseyi*; círculo branco, holótipo de *Pteranodon longiceps;* círculo preto, outros espécimes referidos a *Pteranodon*. Crânios fora de escala.

Análise Canônica

A primeira análise canônica teve como classificador a espécie dos indivíduos e resultou em dois componentes canônicos (CV1 e CV2), com CV1 apresentando cerca do dobro da variância comparado com CV2 (66,3 e 33,7% respectivamente). As principais variações no CV1 são um encurtamento do rostro; um achatamento da crista frontal, além de uma expansão dorsal; bem como um aumento nas aberturas cranianas. No CV2 há um alongamento do rostro, além de uma diminuição da altura entre as margens dorsal e ventral do mesmo; uma compressão posterior na base da crista frontal na margem póstero-ventral, tornando-a mais arredondada no topo; e uma dimuição do tamanho das fenestras (Fig. 24). As medidas das distâncias morfológicas (Mahalanobis e Procrustes) e os seus valores de *p* estão apresentados na Tabela 5.



Figura 24 Componentes canônicos e suas principais variações em relação ao formato médio dos crânios analisados. Em preto, a forma média de todos os exemplares e em cinza, as variações observadas em cada componente canônico, para a primeira análise.

Distância Mahalanobis			<i>p</i> - valor				
	D. kanzai	P. longiceps		D. kanzai	P. longiceps		
P. longiceps	7,1201		P. longiceps	0,0055			
P. sternbergi	12,1521	8,8695	P. sternbergi	< .0001	0,0055		
Distância Procrustes			<i>p</i> - valor				
	D. kanzai	P. longiceps		D. kanzai	P. longiceps		
P. longiceps	0,1846		P. longiceps	0,0228			
P. sternbergi	0,2440	0,1424	P. sternbergi	0,3315	0,0939		

Tabela 5 Distância de Mahalanobis e de Procrustes com seus respectivos p – valor entre os grupos para o classificador "Espécie".

Os espécimes foram arranjados em um gráfico de dispersão e divididos em três espécies: *Pteranodon longiceps*, *P. sternbergi* e *Dawndraco kanzai*. Uma elipse foi desenhada para averiguar a confiabilidade (90%) na posição dos espécimes de cada agrupamento (Fig. 25). Não houve sobreposição entre os indivíduos de espécies diferentes.



Figura 25 Gráfico de dispersão tendo como classificador as espécies; inclusa a elipse de confiabilidade (90%). Legenda: triângulo preto, *Dawndraco kanzai*; cruz preta, *Pteranodon sternbergi*; círculo preto, *Pteranodon longiceps*.

Na segunda análise canônica, os espécimes foram classificados de acordo com o sexo, resultando em apenas um componente canônico e um histograma de frequência. O CV1 apresentou variações principalmente no aumento da espessura da base do rostro e na sua orientação, agora mais retilíneo, um deslocamento póstero-ventral da crista frontal seguido de um alargamento da mesma; além de um grande aumento no tamanho das aberturas cranianas. Pode-se considerar também uma depressão no nível da fenestra nasoanterorbital (Fig. 26). Foram considerados sete machos e treze fêmeas (Fig. 27), apresentando um *p*-valor significativo para as distâncias de Mahalanobis e Procrustes entre os dois sexos (Tabela 6).



Figura 26 Componente canônico e suas principais variações em relação ao formato médio dos crânios analisados. Em preto, a forma média de todos os exemplares e em cinza, as variações observadas na segunda análise.

Tabela 6 Distância de Mahalanobis e de Procrustes e seus respectivos p – valor entre os grupos para o critério de classificação "Gênero".

Distância M	lahalanobis	<i>p</i> - valor		
	Fêmea		Fêmea	
Macho	6,9595	Macho	<.0001	
Distância I	Procrustes	p - valor		
	Fêmea		Fêmea	
Macho	0,1803	Macho	0,0002	



Figura 27 Histograma da análise canônica para o classificador "Gênero". Legenda: preto representam os machos e em cinza as fêmeas.

4. DISCUSSÃO

4.1 CRESCIMENTO ALOMÉTRICO DA CRISTA

PINHEIRO & RODRIGUES (2017) foram os primeiros a demonstrar quantitativamente que há crescimento alométrico positivo da crista pré-maxilar em *Anhanguera*. Apesar de todos os espécimes do clado serem portadores de cristas pré-maxilares, segundo os autores, a partir da posição dos indivíduos no teste de regressão, eles constataram que nos maiores crânios há uma tendência do crescimento dorsal da crista que se tornava mais notável à medida que o animal tornava-se maior.

Assim como brevemente supracitado, todos os 3 testes de regressão linear aqui realizados para verificar a presença de alometria resultaram em valores significativos. Os Testes 1 e 3 apresentaram valores mais significantes de p (p = 0,0005 e 0,0001, respectivamente), quando comparados ao Teste 2. Este foi o único que não contou com dados da morfologia da crista, mas ainda apresentou alometria positiva (p = 0,0034), demonstrando que o rostro também responde pela mesma. As regressões lineares demonstraram que poucos crânios possuem tamanhos maiores, e os mesmos possuem também as maiores cristas, com formatos distintos entre si.

A regressão do Teste 1, o qual inclui todos os pontos homólogos (exceto o 1), apresentou dois grandes agrupamentos divididos pelo tamanho total do centroide (neste caso, correspondente ao tamanho do crânio). Um espécime resultou em um posicionamento um pouco distinto e separado dos demais, o exemplar AMNH 5099, que apresenta um crânio pequeno com uma crista grande. Trata-se de um crânio bem incompleto, quase sem crista, que foi reconstruída baseada na do exemplar YPM 2473, que é o único que apresenta semelhança quanto à largura da base da crista. Entretanto, como não há como definir com precisão a extensão da crista de AMNH 5099, é possível que um erro na reconstrução possa ter resultado na sua posição atípica no morfoespaço (Fig. 14).

No Teste 2, a regressão não apresentou uma divisão em dois grandes grupos. Isso pode ser explicado principalmente pela ausência dos pontos homólogos do formato da crista neste teste, indicando que a crista é responsável pela maior parte da alometria presente em Pteranodontidae. Os maiores crânios permaneceram ocupando os maiores valores de variação da forma, entretanto, aqui o rostro é que conduz a alometria. Logo, o espécime KUVP 967 ocupou um destaque maior se comparado ao Teste 1, pois o mesmo possui um rostro mais longo do que os demais. Além disso, KUVP 967 e UALVP 24238 ocuparam praticamente a mesma posição quanto ao formato (Fig. 19).

No Teste 3, no qual a curvatura do rostro foi excluída, a regressão apresentou semelhanças à do Teste 1 quanto à posição dos indivíduos no morfoespaço. Entretanto, como o comprimento do rostro foi mantido, a divisão em dois grupos (maiores e menores tamanhos do centroide) continuou clara. O espécime AMNH 5099 novamente foi recuperado numa posição diferenciada em relação aos demais pteranodontídeos (Fig. 23).

Devido à forte alometria observada, a sugestão aqui é que a crista craniana era uma estrutura com uso reprodutivo. KNELL ET AL. (2013) afirmaram que o papel da seleção sexual como condutora de estruturas com morfologias exageradas em táxons fósseis ainda é controverso. Tais estruturas, sejam de display ou não, podem fornecer evidências que apoiem a hipótese de seleção sexual, principalmente quando elas fazem parte do esqueleto ósseo e mantêm-se preservadas no registro fóssil (KNELL ET AL., 2013). Cristas cranianas ósseas são comumente encontradas em pterossauros pterodactiloideos, sendo estruturas bem diferenciáveis em tamanho e forma, com funções ainda debatidas na literatura (MARTILL & NAISH, 2006; KNELL ET AL., 2013). Para estes autores, dimorfismo sexual, variações ontogenéticas e alometria são responsáveis pelas diferenças morfológicas encontradas em espécies atuais e que podem ser indícios da ação da seleção sexual em organismos extintos.

TOMKINS ET AL. (2010) investigaram a alometria da crista craniana em Pteranodon longiceps como um papel importante na seleção sexual desses pterossauros. Assim como neste trabalho, TOMKINS ET AL. (2010) também recuperaram crânios maiores com cristas exageradamente maiores, e eles propuseram que os maiores espécimes poderiam ser considerados machos e os menores, as fêmeas. BONDURIANSKY & DAY (2003) apoiam esta proposta, no sentido que, sob influência da seleção sexual, os machos sofreriam com os maiores investimentos no exagero de uma estrutura útil para uso reprodutivo, que só seria possível manter devido ao maior tamanho corporal. Partindo-se desta premissa, é razoável supormos que o investimento em cristas exageradamente grandes só teria utilidade quando os indivíduos alcançassem a maturidade sexual, ou seja, mais tarde ontogeneticamente (BENNETT, 1993; TOMKINS ET AL., 2010; KNELL ET AL., 2013). Assim, podemos supor que as maiores cristas pertencem a machos adultos, e que a existência de grandes cristas também é consistente com competição intraespecífica e possivelmente com reconhecimento intraespecífico, com seleção sexual mútua agindo sobre ambos os sexos, ornamentados com cristas cranianas (ver também HONE ET AL., 2012). Os dados aqui obtidos são consistentes com estas proposições.

4.2 DAWNDRACO KANZAI É UMA ESPÉCIE VÁLIDA?

O espécime UALVP 24238 tem gerado conflitos quanto à interpretação de sua classificação taxonômica. Identificado como *Pteranodon sternbergi* por BENNETT (1992, 1994, 2001) e recentemente também por MARTIN-SILVERSTONE ET. AL (2017), é considerado como um novo gênero e espécie por KELLNER (2010), *Dawndraco kanzai.* As principais características que separam *D. kanzai* de *P. sternbergi*, segundo KELLNER (2017), estão nos formatos do rostro e da crista craniana.

Em todos os três testes realizados, UALVP 24238 se distanciou dos demais espécimes em pelo menos um componente principal. Além disso, um outro espécime (KUVP 967) formou um agrupamento com UALVP 24238, variando juntos nos mesmos PCs. No Teste 1, ambos variaram principalmente no PC2 (Fig. 13), o qual é marcado pela crista mais inclinada posteroventralmente e pelo aumento das aberturas cranianas. Pode-se notar também que, apesar de não formarem um grupo distinto dos demais nos PCs 1 e 3, UALVP 24238 e KUVP 967 também variam juntos nestes componentes. No Teste 2, eles se destacaram dos demais espécimes no PC1, o qual é caracterizado por um aumento das aberturas cranianas, principalmente (Fig. 17). Não há formação de outros grupos bem definidos nesse teste, tendo em vista a exclusão dos semilandmarks da crista, o que já era esperado, pois a crista frontal é uma estrutura variável morfologicamente e ontogeneticamente para todos os espécimes. Vale mencionar o teste de regressão do Teste 2, que também apresentou UALVP 24238 e KUVP 967 variando juntos no formato do rostro (Fig. 19). Embora o espécime KUVP 967 tenha sua crista reconstruída com base naquela de UALVP 24238, o Teste 2 retirou os possíveis erros de reconstrução desta estrutura, e mesmo assim recuperou os dois exemplares formando um agrupamento distinto. Por fim, no Teste 3, UALVP 24238 e KUVP 967 variaram juntos e distintamente no PC2 (Fig. 21), tal como no Teste 1, mas variaram próximos no PC1 também. Portanto, as análises de componentes principais deste trabalho nos permitiram concluir que o espécime UALVP 24238 trata de um gênero e espécie distintos, como proposto por KELLNER (2010) e, adicionalmente, que KUVP 967 pertence ao mesmo táxon.

MARTIN-SILVERSTONE ET AL. (2017) listaram três espécimes com comprimentos de rostro aparentemente discrepantes em comparação aos outros pteranodontídeos: UALVP 24238, KUVP 967 e CMNFV 41358. Assim, esperava-se que CMNFV 41358 variasse junto com outros dois nas análises de componentes principais na curvatura do rostro (Teste 1 e 2) e no comprimento do rostro (Teste 3), ou pelo menos variasse no formato do rostro na análise de regressão. Porém, isso não foi observado em nenhuma das análises.

A ontogenia de UALVP 24238 também é fruto de diferentes interpretações entre os autores, por MARTIN-SILVERSTONE ET AL. (2017) o considerarem como subadulto e KELLNER (2010), como adulto. O último discute que UALVP 24238 é adulto por possuir elementos osteológicos fusionados (BENNETT, 1993; KELLNER, 2013). Uma das características apontadas por MARTIN-SILVERSTONE ET AL. (2017) que justificariam UALVP 24238 como subadulto foi a ausência do processo extensor do tendão esquerdo. Entretanto, KELLNER (2017) discute que o processo extensor direito está bem preservado e fusionado, e que, portanto, o esquerdo estaria quebrado. Outra divergência diz respeito ao número de vértebras fusionadas formando o notário: segundo MARTIN-SILVERSTONE ET AL. (2017), seriam cinco e, segundo KELLNER (2010), seis. Apesar dessas divergências quanto à maturidade osteológica de UALVP 24238, segundo KELLNER (2017), mesmo se houverem cinco vértebras, ele não descartaria o fato de se tratar de um indivíduo adulto e sexualmente maduro, mas sim o levaria a questionar se a fusão dessas vértebras no notário poderia mudar na ontogenia, ou, em outro aspecto, seria uma diferença taxonômica que separaria o espécime em questão dos demais pteranodontídeos. Quanto a esta questão, sugerimos, assim como KELLNER (2017), um estudo paleohistológico.

4.3 GEOSTERNBERGIA MAISEYI É UMA ESPÉCIE VÁLIDA?

A espécie *G. maiseyi*, nomeada por KELLNER (2010) e conhecida por um único exemplar (o holótipo KUVP 27821), é potencialmente sustentada como válida apenas pela análise de componentes principais do Teste 1. Nela, KUVP 27821 ocupa uma posição diferenciada dos demais no morfoespaço, especialmente no PC3, cuja alteração principal está na forma da crista frontal, sendo a característica mais marcante para este espécime (Figs. 13 B e 14). No Teste 3, existe um leve distanciamento de KUVP 27821 dos demais indivíduos nas análises de PC1xPC3 e PC2xPC3 (Figs. 22 e 21 B, respectivamente). Entretanto, não há evidências mais robustas que nos permitem confirmar a atribuição a uma espécie nova, e as diferenças entre KUVP 27821 e FHSM 339 podem ser apenas variações ontogenéticas, decorrente de diferentes idades e/ou até mesmo diferenças morfológicas fruto de um dimorfismo sexual. Além disso, tendo por base o Teste 1, *G. maiseyi* poderia ser sinônimo júnior de *P. sternbergi.*

4.4 GEOSTERNBERGIA É UM GÊNERO VÁLIDO?

KELLNER (2010) revalidou o gênero Geosternbergia e reconheceu duas espécies ao mesmo: Geosternbergia sternbergi e G. maiseyi (representadas pelos holótipos FHSM 339 e KUVP 27821, respectivamente). De acordo com o Teste 1, os dois exemplares se agrupam, de modo distinto dos demais, nos PCs 2 e, principalmente, no 3 (Figs. 13 B e 14), este último relacionado com uma diferente morfologia da crista frontal. Pelo resultado do Teste 1, FHSM 339 e KUVP 27821 poderiam indicar um gênero distinto dos demais. Porém, levando em consideração os resultados do Teste 2, ambos espécimes não variaram isoladamente dos outros em nenhum PC. Isso pode ser explicado em virtude do Teste 2 não considerar a crista frontal nos dados, que por sua vez é a característica principal que os distingue de Pteranodon e de Dawndraco. Dada a circunstância, para apoiar a validade do gênero, o Teste 3 precisaria corroborar os resultados do primeiro teste. Entretanto, como houve no Teste 2, FHSM 339 e KUVP 27821 não variaram juntos e isolados em nenhum componente principal no Teste 3. A maior aproximação dos dois indivíduos foi no PC3; todavia, FHSM 339 se mostrou mais próximo de um terceiro espécime, USNM 13868 (Figs. 21 B e 22). Logo, não há dados suficientemente robustos que permitam sustentar a validade do gênero Geosternbergia em nossa análise.

4.5 ABORDAGEM CANÔNICA E O NÚMERO DE ESPÉCIES

A robustez na validade da existência de três espécies de pteranodontídeos tendo por base suas diferenças morfológicas cranianas foi testada pela análise de variáveis canônicas. Como há a necessidade de se ter grupos antes da análise começar, os mesmos foram escolhidos através da interpretação da posição dos indivíduos gerados pela PCA, que resultou em duas espécies de *Pteranodon* e uma de *Dawndraco*. De acordo com a primeira CVA realizada, as três espécies foram tidas como os grupos da amostra e foram consequentemente ordenados em relação a diversidade de suas formas. Os agrupamentos distintos gerados no morfoespaço estão confiavelmente distantes uns dos outros, sem sobreposição entre as espécies, resultado de uma grande distância de Mahalanobis e de um respectivo valor de *p* significativo (Tabela 5). Logo, é justo dizer que a CVA corrobora com a presença das três espécies, assim como pode ser visualizado pelo gráfico da figura 25.

4.6 ONTOGENIA E DIMORFISMO SEXUAL EM PTERANODONTIDAE

A identificação confiável do dimorfismo sexual em táxons fósseis muitas vezes é impossível. Para KNELL ET AL. (2013), há alguns casos em que o dimorfismo sexual é sutil e requer grandes tamanhos populacionais de indivíduos definitivamente sexados para que ele possa ser confirmado em determinadas espécies. Existem ainda adversidades que tornam a identificação do sexo ainda mais difícil, tais como a raridade de um espécime, às vezes único ou indisponível, ou talvez composto apenas por pequenos fragmentos ósseos (KNELL ET AL. 2013). Um claro obstáculo à identificação e confirmação do dimorfismo sexual é a existência de morfologias muito diferentes entre machos e fêmeas, que podem ser interpretados como espécies diferentes (BENNETT, 2001; KELLNER, 2010; MARTIN-SILVERSTONE, 2017). BENNETT (1992) interpreta a bimodalidade do tamanho dos espécimes de *Pteranodon* como fruto de dimorfismo sexual, com machos maiores que as fêmeas e portando cristas frontais também maiores.

PINHEIRO & RODRIGUES (2017) em sua revisão da taxonomia de *Anhanguera* proveniente do Grupo Santana, utilizaram morfometria geométrica para descrever as variações morfológicas nos crânios das espécies do gênero e de táxons relacionados, notadamente voltado para a crista pré-maxilar. As cristas cranias, devido à sua posição e morfologia, podem variar sexual e/ou ontogeneticamente (MANZIG ET AL., 2014; WANG ET AL., 2014). Segundo PINHEIRO & RODRIGUES (2017), crânios de *Anhanguera* demonstram crescimento alométrico positivo da crista premaxilar, assim como ocorre em *Caiuajara dobruskii* (MANZIG ET AL., 2014); e segundo proposto por WANG ET AL. (2014), a espécie de pterossauro *Hamipterus tianshanensis* possui dimorfismo sexual relacionado à crista premaxilar, apoiando a ideia de que essa estrutura evoluiu através de seleção sexual (HONE ET AL., 2012; KNELL ET AL., 2013).

Bem como ocorre em *Pteranodon*, as maiores variações ontogenéticas no crânio observadas em pterossauros pterodactiloides, como *Caiuajara dobruskii* e *Hamipterus tianshanensis*, estão no comprimento do rostro e na robustez da crista craniana (MANZIG ET AL., 2014; WANG ET AL., 2014). Outra similaridade compartilhada entre *C. dobruskii* e *H. tianshanensis* com os pteranodontídeos é que todos os indivíduos, com menores e maiores tamanhos, são portadores de cristas cranianas, logo o dimorfismo sexual nesses táxons não está na ausência versus presença da crista, mas sim no seu formato e dimensão (MANZIG ET AL., 2014; WANG ET AL., 2014; WANG ET AL., 2014). Em *C. dobruskii*, o rostro era mais curto nos indivíduos jovens, tornando-se maior quando atingiam a idade adulta (MANZIG ET AL., 2014). Referente à crista pré-maxilar, os juvenis de *C. dobruskii* apresentavam tamanho reduzido da crista, que era inclinada posteriormente, adquirindo

maior altura à medida que o animal crescia, porém menos inclinada (MANZIG ET AL., 2014). Em *H. tianshanensis*, a crista pré-maxilar tornava-se mais robusta quando adultos, e nos maiores indivíduos a crista começava ao nível do quinto alvéolo, com margem anterior claramente côncava e sulcos mais evidentes, diferente dos menores em que ela começava no sexto e era mais baixa (WANG ET AL., 2014). Para WANG ET AL. (2014), os maiores exemplares, e consequentemente portadores de maiores cristas, correspondem aos machos. Logo, *H. tianshanensis* apresenta claro dimorfismo sexual sustentado por uma forte diferença morfológica da crista (WANG ET AL., 2014). Em Pteranodontidae, apesar de não termos com confiabilidade juvenis em nossa análise, a alometria positiva do Teste 2 sugere um comprimento rostral maior nos adultos do que nos juvenis. A crista frontal, assim como o rostro, também cresce alometricamente, e de fato que os maiores indivíduos.

Com base em nossos dados, sugerimos que todos os indivíduos, exceto UALVP 24238 e KUVP 967, sejam considerados como pertencentes a *Pteranodon*. O tamanho e o formato da crista são as características principais para separar os machos das fêmeas, conforme demonstrado pelos testes de regressão linear para alometria. A regressão do Teste 1 apresentou quatro indivíduos que, de acordo com o tamanho total e das cristas, seriam potencialmente machos: DMNH 1732, FHSM 339, YPM 2473 e YPM 2594. O espécime AMNH 5099, já discutido pela sua distribuição atípica no morfoespaço, aparenta ter uma crista de um suposto macho, apesar de seu tamanho craniano menor. Isso poderia ser explicado com AMNH 5099 sendo um macho jovem, ou em outro caso, representar uma fêmea e a crista frontal pode ter sido reconstruída erroneamente, um pouco maior do que realmente era. No Teste 3 os mesmos quatro indivíduos se separam dos demais quanto ao tamanho e ao formato, incluindo o mesmo espécime (AMNH 5099) ocupando uma posição diferenciada em relação aos demais. Como o Teste 3 corrobora o 1, vale dizer que os exemplares citados acima correspondem a machos de *Pteranodon*.

Analisando apenas o formato do crânio, pelos gráficos de componentes principais, há outras evidências que apoiam a presença de dimorfismo sexual. Os mesmos quatro pteranodontídeos se separaram dos demais espécimes nas análises de PC1xPC2 e PC1xPC3 do Teste 1 (Figs. 13 A e 14) e do Teste 3 (Figs. 21 A e 22). Olhando apenas o formato, AMNH 5099 também variou junto de DMNH 1732, FHSM 339, YPM 2473 e YPM 2594 nesses gráficos. Com isso, podemos interpretar que o exemplar AMNH 5099 pode representar um macho, porém jovem.

Ainda sobre o dimorfismo sexual em Pteranodontidae, a segunda CVA demonstrou que não houve espécimes sobrepostos entre machos e fêmeas (Fig. 27), o que garante um distanciamento seguro entre os indivíduos dos dois grupos. Apesar dos classificadores morfológicos (Mahalanobis e Procrustes) serem diferentes entre si, ambos apresentaram valores de *p* significativos, descritos na Tabela 6.

5. CONCLUSÃO

Representado por mais de mil espécimes (BENNETT, 2001), *Pteranodon* é um dos pterossauros mais conhecido, embora a maior parte dos fósseis encontrados esteja fragmentada (BENNETT, 1994). Devido à sua complexidade taxonômica, diversos autores tentaram agrupar as espécies e gêneros do complexo *Pteranodon* de diferentes modos, chegando a até 9 gêneros e 15 espécies. Apesar de existirem muitos exemplares conhecidos, poucos são os espécimes de crânios em bom estado de preservação, e ainda assim eles representam uma das maiores amostragens de crânios de uma mesma família de pterossauros pterodactiloides.

Este trabalho conduziu, de forma inédita, a reconstrução de todos os exemplares de Pteranodontidae conhecidos por crânios, o que também permitiu, pela primeira vez no grupo, uma análise morfométrica.

A presença de uma forte alometria permitiu correlacionar o comprimento rostral e, principalmente, o formato da crista frontal (variável ontogeneticamente e sexualmente dimórfica), com o tamanho total do crânio. A revisão taxonômica, baseada em Análises de Componentes Principais, revelou três espécies válidas em dois gêneros: *Pteranodon longiceps, Pteranodon sternbergi* e *Dawndraco kanzai*, representado pelos holótipos YPM VP 1177, FHSM 339 e UALVP 24238, respectivamente (Tabela 7).

Como não há organismos existentes que sigam uma linhagem direta de descendência de Pterosauria, a comparação com outros pterossauros derivados, como os pterodactiloides *Caiaujara dobruskii* e *Hamipterus tianshanensis*, foi importante para compreender o padrão de variação intraespecífica em Pteranodontidae. Por comparação ao crescimento alométrico positivo da crista pré-maxilar em *C. dobruskii* (MANZIG ET AL., 2014) e ao claro dimorfismo sexual presente na crista pré-maxilar de *H. tianshanensis* (WANG ET AL., 2014), é possível inferir que *Pteranodon* possuía variações na crista frontal sexualmente selecionadas (HONE ET AL., 2012; KNELL ET AL., 2013). Os machos, cujo tamanho corporal era maior do que as fêmeas, portavam cristas grandes e variáveis intraespecificamente como resultado de seleção sexual, enquanto as fêmeas também portavam cristas, porém de tamanho reduzido em relação à dos machos.

Tratando-se de *D. kanzai*, o dimorfismo sexual não pode ser analisado tendo em vista o número limitado de exemplares. Tal como prevêem MARTILL & NAISH (2006) e KNELL ET AL. (2013), estudos de dimorfismo sexual necessitam de análises de um elevado número amostral, e de preferência para espécies extintas, populações com indivíduos devidamente sexados, o que infelizmente é muito raro de ocorrer no registro

fóssil. Entretanto, a posição do holótipo de *D. kanzai* nos testes de regressão, juntamente com os machos de *Pteranodon*, fornece evidências de ser um possível macho, sexualmente maduro, assim como KELLNER (2017) propõe. Baseando-se no dimorfismo sexual presente em *Pteranodon*, o espécime referido (KUVP 967) corresponderia a um macho jovem.

Espécime	Espécie	Sexo
AMNH 149	P. longiceps	Fêmea
AMNH 5099	P. longiceps	Macho
AMNH 7515	P. longiceps	Fêmea
CMNFV 41358	P. longiceps	Fêmea
DMNH 1732	P. longiceps	Macho
FHSM VP 221	P. longiceps	Fêmea
FHSM VP 339	P. sternbergi	Macho
KUVP 965	P. longiceps	Fêmea
KUVP 967	D. kanzai	Macho
KUVP 2212	P. longiceps	Fêmea
KUVP 2216	P. longiceps	Fêmea
KUVP 27821	P. sternbergi	Fêmea
UALVP 24238	D. kanzai	Macho
USNM 12167	P. longiceps	Fêmea
USNM 13656	P. longiceps	Fêmea
USNM 13868	P. longiceps	Fêmea
YPM 1177	P. longiceps	Fêmea
YPM 1179	P. longiceps	Fêmea
YPM 2473	P. longiceps	Macho
YPM 2594	P. longiceps	Macho

Tabela 7 Resultado da revisão taxonômica de Pteranodontidae, segundo dados do presente estudo.

6. REFERÊNCIAS

Andres B (2012) The early evolutionary history and adaptive radiation of Pterosauria. *Acta Geologica Sinica*, **86**: 1356–1365.

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, Clark J & Xu X (2014) The earliest pterodactyloid and the origin of the group. *Current Biology*, **24**:1011–1016.

Barrett PM, Butler RJ, Edwards NP & Milner AR (2008) Pterosaur distribution in time and space: an atlas. *Zitteliana B*, **28**: 61–107.

Bennett SC (1989) A Pteranodontid Pterosaur from the Early Cretaceous of Peru, with comments on the relationships of Cretaceous pterosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **63** (5): 669–677.

Bennett SC (1991) *Morphology of the Late Cretaceous pterosaur* Pteranodon *and systematics of the Pterodactyoidea*. Ph. D. dissertation, University of Kansas. 680 p.

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

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

Bennett SC (1994). Taxonomy and systematics of the Late Cretaceous pterosaur *Pteranodon* (Pterosauria, Pterodactyloidea). *Occasional papers of the Museum of Natural History, the University of Kansas*, **169**: 1–70.

Bennett SC (1996) The phylogenetic position of the Pterosauria within the Archosauromorpha. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **118**: 261–308.

Bennett SC (1997) Terrestrial locomotion of pterosaurs: a reconstruction based on *Pteraichnus* trackways. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **17**: 104–113.

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

Bennett SC (2002) Soft tissue preservation of the cranial crest of the pterosaur *Germanodactylus* from Solnhofen. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **22**: 43–48.

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*. *Paläontologische Zeitschrift*, **81**: 376–398.

Bennett SC & Penkalski P (2017) Waves of bone deposition on the rostrum of the pterosaur *Pteranodon*. In Hone DWE, Witton MP & Martill DM (eds) New Perspectives on Pterosaur Palaeobiology. *Geological Society, Special Publications*, **455**: doi.org/10.1144/SP455.2.

Benton MJ (1985) Classification and phylogeny of the diapsid reptiles. *Zoological Journal* of the Linnean Society, **84**: 97–164.

Bonaparte JF (1970) *Pterodaustro guinazui* gen. et sp. nov. Pterosaurio de la Formación Lagarcito, Provincia de San Luis, Argentina y su significado en la geología regional (Pterodactylidae). *Acta Geológica Lilloana*, **10**: 207–226.

Bonduriansky R & Day T (2003) The evolution of static allometry in sexually selected traits. *Evolution*, **57**: 2450–2458.

Bookstein FL (1982) The geometric meaning of soft modeling with some generalizations. In Jöreskog KG & Wold H (eds) *Systems Under Indirect Observation: Causality–Structure–Prediction*. North Holland Publishing Company. pp. 55–74.

Bookstein FL (1991) *Morphometric Tools for Landmark Data*. Cambridge: Cambridge University Press. 456 p.

Bramwell CD (1971) Aerodynamics of *Pteranodon*. *Biological Journal of the Linnean Society*, **3**: 313–328.

Bramwell CD & Whitfield GR (1974) Biomechanics of *Pteranodon*. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B*, **267**: 503–581.

Brower JC (1983) The aerodynamics of *Pteranodon* and *Nyctosaurus*, two large pterosaurs from the Upper Cretaceous of Kansas. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **3**: 84–124.

Brusatte SL, Sakamoto M, Montanari S & Harcourt-Smith WEH (2011) The evolution of cranial form and function in theropod dinosaurs: insights from geometric morphometrics. *Journal of Evolutionary Biology*, **25**: 365–377.

Butler RJ, Barrett PM, Nowbath S & Upchurch P (2009) Estimating the effects of the rock record on pterosaur diversity patterns: implications for hypotheses of bird / pterosaur competitive replacement. *Paleobiology*, **35**: 432–446.

Butler RJ, Barrett PM, Benson RBJ, Brusatte SL & Andres B (2011) The taxonomic diversity and morphological disparity of pterosaurs: untangling sampling biases, the impact of Lagerstätten, and diversification trajectories. *Journal of Vertebrate Paleontology, Program and Abstracts, 2011*: 81.

Campos DA & Kellner AWA (1997) Short note on the first occurrence of Tapejaridae in the Crato Member (Aptian), Santana Formation, Araripe Basin, Northeastern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **69**: 83–87.

Chatterjee S & Templin RJ (2004) Posture, locomotion, and paleoecology of pterosaurs. *Geological Society of America*, Special Papers, **376**: 1–64.

Cope ED (1871) On two new ornithosaurians from Kansas. *Proceedings of the American Philosophical Society*.**12**: 420–422.

Cope ED (1875) *The Vertebrata of the Cretaceous formations of the West*. Report of the United States Geological Survey of the Territories, vol 2. 303 p.

Eaton CF (1910) Osteology of *Pteranodon*. *Memoirs of the Connecticut Academy of Arts* and Science, **2**: 1–38.

Foth C, Brusatte SL & Butler RJ (2012) Do different disparity proxies converge on a common signal? Insights from the cranial morphometrics and evolutionary history of Pterosauria (Diapsida: Archosauria). *Journal of Evolutionary Biology*, **25**: 904–915.
Gilmore CW (1928) A new pterosaurian reptile from the marine Cretaceous of Oregon. *Proceedings of the U.S. National Museum*, **73**: 1–5.

Hammer O & Harper D (2006) *Paleontological Data Analysis*. Malden: Blackwell Publishing. 368 p.

Hankin EH & Watson DMS (1914) On the flight of pterodactyls. *Aeronautical Journal*, **18**: 324–335.

Harksen JC (1966) *Pteranodon sternbergi*, a new fossil pterodactyl from the Niobrara Cretaceous Kansas. *Proceedings of the South Dakota Academy of Science*, **45**: 74–77.

Henderson DM (2010) Pterosaur body mass estimates from three-dimensional mathematical slicing. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **30**: 768–785.

Heptonstall WB (1971) An analysis of the flight of the Cretaceous pterodactyl *Pteranodon ingens* (Marsh). *Scottish Journal of Geology*, **7**: 61–78.

Hone DWE, Naish D & Cuthill IC (2012) Does mutual sexual selection explain the evolution of head crests in pterosaurs and dinosaurs? *Lethaia*, **45**: 139–156.

International Commission on Zoological Nomenclature (1999) *International Code of Zoological Nomenclature*. Fourth Edition. London: The International Trust for Zoological Nomenclature.

Kellner AWA (1994) Remarks on the Pterosaur Taphonomy and Paleoecology. *Acta Geologica Leopoldensia*, **39** (1): 175–189.

Kellner AWA (2003) Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group. In: Buffetaut E & Mazin JM (eds) Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs. *Geological Society, Special Publications*, **217**: 105–137.

Kellner AWA (2006) *Pterossauros: os senhores do céu do Brasil.* Rio de Janeiro: Vieira e Lent, 175p.

Kellner AWA (2010) Comments on the Pteranodontidae (Pterosauria, Pterodactyloidea) with the description of two new species. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **82**(4): 1063–1084.

Kellner AWA (2017) Rebuttal of Martin-Silverstone et al. 2017, 'Reassessment of *Dawndraco kanzai* Kellner 2010 and reassignment of the type specimen to *Pteranodon sternbergi* Harksen, 1966'. *Vertebrate Anatomy Morphology Palaeontology*, **3**: 81–89.

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.

Klingenberg CP (2011) MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, **11**: 353–357.

Knell RJ, Naish D, Tomkins JL & Hone DWE (2013). Sexual selection in prehistoric animals: detection and implications. *Trends in Ecology & Evolution*, **28**: 38–47.

Lu J, Unwin DM, Jin X, Liu Y & Ji Q (2010) Evidence for modular evolution in a long tailed pterosaur with a pterodactyloid skull. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences.* **277** (1680): 383–389.

Manzig PC, Kellner AWA, Weinschütz LC, Fragoso CE, Vega CS, Guimarães GB, Godoy LC, Liccardo A, Ricetti JHZ & Moura CC (2014) Discovery of a Rare Pterosaur

Bone Bed in a Cretaceous Desert with Insights on Ontogeny and Behavior of Flying Reptiles. *PLoS ONE*, **9**(8): e100005.

Marsh OC (1871) Note on a new gigantic species of pterodactyl. *American Journal of Science and Arts*, **1**: 472.

Marsh OC (1872) Discovery of additional remains of pterosauria with descriptions of two new species. *American Journal of Science and Arts*, **3**: 241–248.

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

Marsh OC (1876b) Principal characters of American pterodactyls. *American Journal of Science and* Arts, **12**: 479–480.

Marsh OC (1881) Note on American pterodactyls. *American Journal of Science and Arts,* **21**: 342–343.

Marsh OC (1884) Principal characters of American Cretaceous pterodactyls. Part I. The skull of *Pteratzodon. American Journal of Science and Arts*, **27**: 423–426.

Martill DM & Frey E (1999) A possible azhdarchid pterosaur from the Crato Formation (Early Cretaceous, Aptian) of northeast Brazil. *Geologie Mijinbouw*, **78**: 315–318.

Martill DM & Naish D (2006) Cranial crest development in the azhdarchoid pterosaur *Tupuxuara*, with a review of the genus and tapeharid monophyly. *Palaeontology*, **49**: 925–941.

Martin-Silverstone EM, Glasier JRN, Acorn JH, Mohr S & Currie PJ (2017) Reassesment of *Dawndraco kanzai* Kellner, 2010 and reassignment of the type specimen to *Pteranodon sternbergi* Harksen, 1966. *Vertebrate Anatomy Morphology Palaeontology*, **3**: 47–59.

Miller HW (1972) The taxonomy of the *Pteranodon* species from Kansas. *Transactions* of the Kansas Academy of Science, **74**(1): 1–19.

Miller HW (1973) Longicepia Miller (1972) Preoccupied by Pteranodon Marsh. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, **75**(1): 100.

Miller HW (1978) *Geosternbergia*, a new name for Sternbergia Miller, 1972: Non Paulo (sic) Couto 1970; non Jordan, 1925. *Journal of Paleontology*, 52: 194.

Monteiro LR & Reis SF (1999) *Princípios de morfometria geométrica*. Ribeirão Preto: Ed. Holos. 198p.

National Museum of Natural History (2018) The type specimen for *Pteranodon* sp. (USNM 12167, USNM V 13656 e USNM V 13868). Courtesy of the National Museum of Natural History, Department of Paleobiology Collections; Disponível em: www.si.edu.

Nessov LA (1991) [Giant flying reptiles of the family Azhdarchidae. I. Morphology, systematics]. *Vestnik Leningradskogo Universiteta, Seriya 7: Geologiya, Geografiya*, 14–23.

Ősi A, Weishampel DB & Jianu CM (2005) First evidence of azhdarchid pterosaurs from the Late Cretaceous of Hungary. *Acta Palaeontologica Polonica*, **50**: 777–787.

Padian K (1983) A functional analysis of flying and walking in pterosaurs. *Paleobiology*, **9**: 218–239.

Padian K (1985) The origins and aerodynamics of flight in extinct vertebrates. *Palaeontology*, **28**: 413–433.

Peabody Museum of Natural History (2018) The type specimen for *Pteranodon longiceps* Marsh, 1876 (YPM VP 001177). Courtesy of the Peabody Museum of Natural History, Division of Vertebrate Paleontology, Yale University; Disponível em: peabody.yale.edu.

Pinheiro FL, Rodrigues T (2017) *Anhanguera* taxonomy revisited: is our understanding of Santana Group pterosaur diversity biased by poor biological and stratigraphic control? *PeerJ* **5**: e3285.

Plieninger F (1901) Beitrage zur Kenntnis der Flugsaurier. *Palaeontographica*, **48**: 65–90.

Prentice KC, Ruta M & Benton MJ (2011) Evolution of morphological disparity in pterosaurs. *Journal of Systematic Palaeontology*, **9**: 337–353.

Rohlf FJ (2015) The tps series of software. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, **26**(1): 9–12.

Sayão JM, Vila Nova BC & Romano PS (2012) *Considerações sobre os padrões de distribuição geográfica dos Pterodactyloidea (Archosauria, Pterosauria)*. In: Gallo V, Silva HMA, Brito PM & Figueiredo FJ. (orgs) Paleontologia de Vertebrados: Relações entre América do Sul e África. Rio de Janeiro: Interciência, v1. p. 281–300.

Schoch RM (1984) Notes on the type specimens of *Pteranodon* and *Nyctosaurus* (Pterosauria, Pteranodontidae) in the Yale Peabody Museum collections. *Postilla*, **194**: 1–23.

Seeley HG (1871) Additional evidence of the structure of the head in ornithosaurs from the Cambridge Upper Greensand; being a supplement to 'the Ornithosauria'. *Annals and magazine of natural history*, **7**: 20–36.

Seeley HG (1891) On the shoulder-girdle in Cretaceous Ornithosauria. Annals and magazine of natural history, Ser. 6, **7**: 438–45.

Short GW (1914) Wing adjustments of pterodactyls. Aeronautical Journal, 18: 336-343.

Smith V (2008) *Pteranodons*: flying reptiles of the late Cretaceous Western interior sea - a photographic atlas. Disponível em: http://oceansofkansas.com/pteranodon.html.

Stein RS (1975) Dynamic analysis of *Pteranodon ingens*: a reptilian adaptation to flight. *Journal of Paleontology*, **49**: 534–548.

Tomkins JL, LeBas NR, Witton MP, Martill DM, Humphries S. (2010) Positive allometry and the prehistory of sexual selection. *The American Naturalist*, **176**: 141–148.

Trivers RL (1972) *Parental investment and sexual selection*. In Campbell B (ed) Sexual Selection and the Descent of Man 1871–1971. London: Heinemann. p. 136–179.

Unwin DM (2003) On the phylogeny and evolutionary history of pterosaurs. In: Buffetaut E & Mazin JM (eds) Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs. *Geological Society, Special Publications*, **217**: 139–190.

Unwin DM (2006) The Pterosaurs: From Deep Time. New York: Pi Press. 273 p.

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**(4): 793–812.

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, Wang Q, Ma Y, Paidoula Y, Cheng X, Rodrigues T, Meng X, Zhang J, Li N e Zhou Z (2014) Sexually Dimorphic Tridimensionally Preserved Pterosaurs and Their Eggs from China. *Current Biology*, **24**: 1323–1330.

Wellnhofer P (1978) *Pterosauria*. In: Handbuch der Palaoherpetologie, Teil 19. Stuttgart and New York: Gustav Fischer Verlag. 82 p.

Wellnhofer P (1991a) *The Illustrated Encyclopedia of Pterosaurs*. London: Salamander Books Ltd. 192 p.

Wellnhofer P (1991b) Weitere Pterosaurierfunde aus der Santana-Formation (Apt) der Chapada do Araripe, Brasilien. *Palaeontographica Abt. A.*, **215** (1-3): 43–101.

Wellnhofer P (1996) Solnhofen und die Paläontologie. Fossilien, 3/96: 147–158.

Wellnhofer P (2008) A short history of pterosaur research. Zitteliana B, 28: 7–19.

Wilkinson MT (2008) Three-dimensional geometry of a pterosaur wing skeleton, and its implications for aerial and terrestrial locomotion. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **154**: 27–69.

Williston SW (1891) Kansas Pterodactyls. Part I. Kansas University Quarterly, 1: 1–13.

Williston SW (1892) Kansas Pterodactyls. Part II. Kansas University Quarterly, 2: 79-81.

Williston SW (1897) Restoration of Ornithostoma (Pteranodon). Kansas University Quarterly, **6**: 35–51.

Williston SW (1902) On the skull of *Nyctodactylus*, an upper Cretaceous pterodactyl. *Journal of Geology*, **10**: 520–31.

Williston SW (1903) On the osteology of *Nyctosaurus* (*Nyctodactylus*) with notes on American Pterosaurs. *Field Columbian Museum, Geological Series*, Publication 78, **2**(3) :125-163, Plates XL–XLIV.

Witton MP (2008) A new approach to determining pterosaur body mass and its implications for pterosaur flight. *Zitteliana B*, **28**: 143–158.

Witton MP & Habib MB (2010) On the size and flight diversity of giant pterosaurs, the use of birds as pterosaur analogues and comments on the pterosaur flightlessness. *PLoS ONE*, **5**: e13982.

Witton MP & Naish D (2008) A reappraisal of azhdarchid pterosaur functional morphology and paleoecology. *PLoS ONE*, **3**: e2271.

Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets HD, Fink WL (2004) Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer. Elsevier, San Diego. 456 p.