

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESTADO DO RIO DE JANEIRO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Richard Santos Buchmann de Oliveira

A pneumatização vertebral em pterossauros (Reptilia: Pterosauria)

Rio de Janeiro
2018

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESTADO DO RIO DE JANEIRO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Richard Santos Buchmann de Oliveira

A pneumatização vertebral em pterossauros (Reptilia: Pterosauria)

“Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, como exigência para obtenção do título de mestre em Ciências Biológicas.”

Orientador: Prof. Dr. Leonardo dos Santos Ávilla.

Co-orientadora: Profa. Dra. Taissa Rodrigues Marques da Silva

Rio de Janeiro
2018

Richard Santos Buchmann de Oliveira

A pneumatização vertebral em pterossauros (Reptilia: Pterosauria)

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, como requisito para obtenção do grau de mestre em Ciências Biológicas.

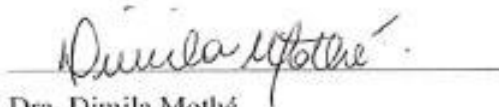
Aprovado em 16 de fevereiro de 2018.

Comissão examinadora

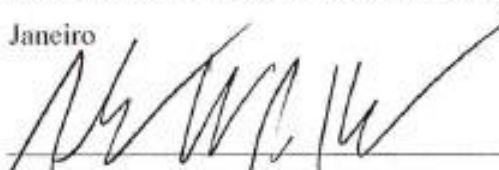


Prof. Dr. Leonardo dos Santos Ávila
Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro.

Orientador



Dra. Dimila Mothé
Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro



Prof. Dr. Alexander Wilhelm Armin
Kellner
Museu Nacional/Universidade Federal do Rio de Janeiro

Agradecimentos

Gostaria de agradecer meus pais, Carlos Buchmann de Oliveira e Maria Aparecida Fundão Santos de Oliveira, por toda ajuda e apoio durante o curso e por sempre me estimularem nessa caminhada.

Agradeço ao meu orientador Prof. Dr. Leonardo dos Santos Ávilla, pela oportunidade concedida pela orientação junto ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, possibilitando que eu alcançasse meus objetivos e por todo o período de aprendizado que me proporcionou durante o mestrado, compartilhando conhecimento e sendo presente durante todo desenvolvimento deste projeto e posteriormente ao longo da redação desta dissertação. Agradeço também a minha co-orientadora e Profa. Dra. Taissa Rodrigues Marques da Silva, a qual acompanha minha caminhada acadêmica desde a graduação e sempre esteve disponível para eventuais dúvidas e discussões durante o decorrer do trabalho e confecção da dissertação.

Agradeço aos seguintes pesquisadores: Dr. Oliver Rauhut pela liberação da série vertebral tombada em Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, Munique, Alemanha. Ao Dr. Johannes Müller, responsável pelo tomógrafo utilizado no Museum für Naturkunde Berlin, Leibniz-Institut für Evolutions-und Biodiversitätsforschung, Berlin, Alemanha. Por fim, a Dra. Gabriela Sobral, responsável não apenas pelas tomografias das vértebras utilizadas neste trabalho, mas também pelo esclarecimento de dúvidas quanto à recuperação de dados em 3D e pelo acompanhamento durante a conversão necessária para análise dos arquivos, realizada no MUZUSP.

Agradeço a todos os colegas do Setor de Paleovertebrados do Museu Nacional/UFRJ, em especial a Dra. Luciana Carvalho, que possibilitou e me acompanhou durante as recorrentes visitas a coleção do setor. Agradeço também ao doutorando Borja Holgado que sempre esteve presente para discussão quanto a pneumatização esquelética em pterossauros e aves viventes, como sobre obtenção de dados em arquivos 3D.

Agradeço a todos os integrantes do Setor de Ornitologia do Museu Nacional/UFRJ, em especial ao Prof. Dr. Marcos Raposo, responsável pelo setor e ao Dr. Daniel Firme e a doutoranda Gabriela Araújo, os quais sempre tiveram muita disponibilidade de me receber durante minhas contínuas visitas à coleção anatômica do setor.

Em especial, agradeço ao Prof. Dr. Lázaro Laut, coordenador do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, que como coordenador sempre esteve disponível para responder minhas dúvidas recorrentes quanto ao curso e pela oportunidade concedida integrando o LabMicro fazendo parte do apoio técnico, sou grato ao referido período de aprendizado e pelo apoio financeiro recebido pela bolsa de produtividade disponibilizada ao LabMicro.

De modo geral, agradeço a todos os professores do PPGBIO/UNIRIO, os quais sempre foram atenciosos, dedicados e não pouparam esforços buscando possíveis melhorias para o pré-projeto que antecedeu esta dissertação e para minha desenvoltura durante a apresentação. Sem dúvida as sugestões foram de grande ganho para esta dissertação e para o decorrer da minha vida acadêmica. Não poderia deixar de agradecer também, aos alunos do PPGBIO/UNIRIO que me receberam no Rio de Janeiro, em especial ao mestrando Pierre Belart, companheiro do LabMicro, e ao mestrando Rafael Pinheiro, companheiro do Lamas.

Agradeço aos velhos e novos amigos que fiz durante o período que estive no Lamas, em especial ao Natan Brilhante, que sempre esteve presente para me ajudar, Bruno Rocha, pelo companheirismo e pelas caminhadas pós-almoço, e Helena Machado, por ser a Helena, companheira de todas as horas.

Por último e não menos importante, gostaria de agradecer a disponibilidade dos membros que compõem a banca examinadora, Dra. Dimila Mothé e Prof. Dr. Alexander W. A. Kellner. Agradeço também ao Dr. Davor Vrcibradic e Dr. Orlando N. Grillo, os quais aceitaram a condição de suplentes.

Resumo

Pterossauros foram os primeiros vertebrados a realizarem o voo ativo, condição possibilitada pelo surgimento de adaptações que permitiram explorar este nicho, como a pneumatização esquelética. Além da presença em arcossauros extintos, ossos pneumáticos são encontrados atualmente em aves. Contudo, pouco se conhece sobre a origem deste caráter entre os arcossauros e a distribuição dos divertículos pneumáticos internamente no espaço medular vertebral e/ou ao longo da coluna. Aqui, realizamos a comparações quanto à presença, tamanho, quantidade e forma de forames pneumáticos dispostos em vértebras de espécies de aves e pterossauros pertencentes às coleções dos setores de Paleontologia e Ornitologia do Museu Nacional/UFRJ, reconhecendo o potencial de contestar com hipóteses acerca do surgimento e evolução deste trato em ambos os clados. Também observamos por meio de tomografias a distribuição das cavidades pneumáticas ao longo da série vertebral pertencente à SNSB/BSPG 1991 I 27, identificado como *Brasileodactylus* sp., as quais foram calculadas a partir da ASP (proporção do espaço aéreo) nos eixos e extremidades articulares do centro e arco neural de cada uma das vértebras. Forames laterais do centro vertebral de cervicais médias de pterossauros e aves diferem em posição e tamanho; enquanto forames adjacentes ao canal neural também diferem em quantidade. Vértebras cervicais posteriores e cérvico-dorsais de aves apresentam um aumento na quantidade dos forames em relação às cervicais médias, principalmente em Procellariiformes, Suliformes e Falconiformes, enquanto o contrário ocorre em pterossauros. Forames foram observados nas bases de processos transversos no notário de aves, enquanto não foram observados em pterossauros. Forames localizados nas bases de processos transversos em vértebras dorsais/torácicas livres estiveram presentes em pterossauros e aves. Posicionamentos assimétricos dos forames foram observados em ambos os clados, sendo atribuídos a variações intraespecíficas. A variação na quantidade de forames distribuídos ao longo da coluna foi atribuída aos hábitos de vida de cada espécie. As evidências apresentadas nas superfícies de vértebras de pterossauros e de aves indicam que a pneumatização nestes clados ocorreu de modo convergente, corroborando a hipótese de que o ancestral arcossauro não-Ornithodira não apresentava ossos pneumáticos. Em relação à distribuição das cavidades internas na série vertebral, observamos que o volume total ocupado pelo espaço aéreo variou entre 67% e 72%. A região com maior ASP em todas as vértebras foi o eixo do arco neural, demonstrando

uma variação entre esta porção e as zigapófises. Este padrão não se repetiu no centro vertebral, em que eixo, côndilo e cótilo apresentaram valores muito similares, provavelmente devido à compactação da estrutura. A ASP obtida nas vértebras analisadas foi geralmente maior do que em vértebras pertencentes a dinossauros Sauropoda e em diáfises de ossos longos de aves, considerando que para este último, se tratando do esqueleto apendicular, sabe-se que o aumento e redução da pneumatização variam em cada táxon, dependendo do tamanho e hábitos de vida do animal. As médias totais da pneumatização observadas nas vértebras analisadas foram menores do que no esqueleto apendicular de outros espécimes Pterodactyloidea. Contudo, séries vertebrais de outros espécimes e espécies deste táxon devem ser analisadas para inferências mais assertivas.

Palavras-chave: Archosauria; Ornithodira; Ossos pneumáticos; Evolução; Esqueleto axial.

Abstract

Pterosaurs were the first vertebrates to perform the active flight, a condition made possible by the new adaptations that allowed exploring this niche, such as skeletal pneumatization. Pneumatic bones are currently found in birds, however little is known about the origin of the character between the archosaurs and the distribution of the pneumatic cavities internally in a vertebra and/or along the vertebral column. Here, we compare the presence, size, quantity and shape of pneumatic foramina arranged in vertebrae of species of birds and pterosaurs belonging to the setor de Paleovertebrados and Ornitologia collections of the Museu Nacional/UFRJ, recognizing the potential to confirm with hypothesis about the origin and evolution of this system in both clades. In addition, we observed the distribution of pneumatic cavities along the vertebral series belonging to SNSB/BSPG 1991 I 27, identified as *Brasileodactylus* sp., which were calculated in ASP (Air-space proportion) on the half and extremities of the centrum and neural arch of each of the vertebrae. Lateral pneumatic foramina of the centrum of mid-cervicals of pterosaur and birds differ in position and size, while adjacent pneumatic foramina to the neural canal also differ in quantity. The post-cervicals and “cervico-dorsales” of birds present an increase in the number of pneumatic foramina in relation to the mid-cervical, mainly in Procellariiformes, Suliformes and Falconiformes, while the opposite occurs in pterosaurs. Pneumatic foramina were observed in bases of transverse processes in notary of the birds, while they were not observed in pterosaurs. However, pneumatic foramina in bases of transverse processes in free dorsal vertebra were observed in both clades. Asymmetric positioning of the some foramina was observed in both clades, being attributed to intraspecific variations the variation in the number of foramens distributed along the column of the species was attributed to the influence of the life habits of each specie. Regarding the distribution of the internal cavities in the vertebral series, we observed that the volume occupied by the air space varied between 67% and 72%. The region with the highest ASP in all vertebrae was the half of the neural arch, demonstrating a variation between this portion and the zygapophyses. This pattern was not repeated in the half of the centrum, condyle and cotyle, which presented very similar values, probably due to the compactness of the structure. The ASP obtained in the analyzed vertebrae was generally larger than in vertebrae belonging to Sauropoda and in diaphysis of the appendicular skeletal of birds, considering that for the latter it is known that the increase and reduction of the pneumatization in appendicular skeletal

vary in each taxon, depending on the size or of the influence of the habits of the life. The total pneumatization observed in the analyzed vertebrae were lower than in appendicular skeletal of other Pterodactyloidea specimens. However, vertebral series of other specimens and species of this taxon should be analyzed for more assertive inferences.

Key words: Archosauria; Ornithodira; Pneumatic bones; Evolution; Axial skeleton.

Sumário

Introdução	11
Estado da Arte - A pneumatização esquelética e sua evolução em Archosauria.	14
Objetivos	19
Hipóteses	19
Justificativa	19
Capítulo I – Análise comparativa da pneumatização vertebral de pterossauros (Reptilia: Pterosauria) e aves viventes (Avialae: Neornithes)	21
Capítulo II – Análise da distribuição da pneumatização esquelética ao longo da série vertebral do pterossauro <i>Brasileodactylus</i> (Anhangueria, Pterosauria) ...	55
Conclusões Gerais	78
Referências Bibliográficas	80

1. Introdução

Os pterossauros, cujos fósseis mais antigos datam do Triássico Superior, são conhecidos como os primeiros vertebrados a realizarem o voo ativo, colonizando o céu setenta milhões de anos antes das aves e explorando novos nichos (Butler et al., 2009). Importantes adaptações nos membros peitorais possibilitaram tal condição, como o prolongamento do dígito IV e o surgimento do osso pteróide junto ao carpo do animal; ambos sustentando membranas, formando a asa dos pterossauros (Nesbitt, 2011).

Os pterossauros são pertencentes ao clado Archosauria (Nesbitt, 2011), o qual se originou no Triássico Inferior, possuindo representantes vivos até a atualidade (aves e crocodilianos). Entre os Archosauria, os Pterosauria pertencem a Ornithodira, no qual são observados como grupo-irmão de Dinosauria (Figura 1) (Nesbitt, 2011).

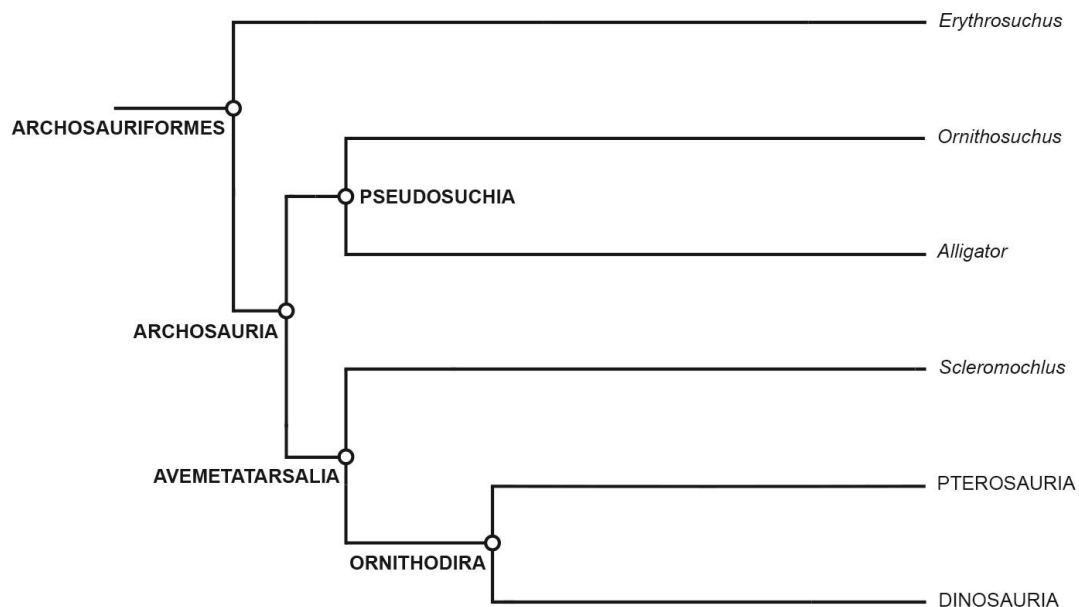


Figura 1. Proposta das relações filogenéticas apresentadas entre os Archosauriformes de acordo com Nesbitt (2011).

De acordo com Kellner (2003), em Pterosauria reconhece-se um clado denominado Pterodactyloidea, no qual encontram-se os pterossauros de maior envergadura que já existiram, com diversas famílias de não-pterodactiloides recuperadas como seus grupos-irmãos consecutivos (estes formam um grupo parafilético, anteriormente conhecido como Rhamphorhynchoidea) (Figura 2). O clado Pterodactyloidea encontra-se bem suportado, possuindo nove sinapomorfias, como a ausência de costelas em vértebras cervicais médias, ainda que algumas espécies possuam vestígios, e a redução de vértebras caudais, embora poucos espécimes

apresentem a cauda completamente preservada (a família Anurognathidae, considerada não-pterodactiloide, também possui esta redução no número de vértebras caudais; no entanto, acredita-se que neste caso o caráter surgiu independentemente) (Kellner, 2003). O clado Pterodactyloidea ramifica-se originando Archaeopterodactyloidea, suportado por sinapomorfias tais como o processo nasal localizado lateralmente e o prolongamento de suas vértebras cervicais (embora não tão longas como em Azhdarchidae) e Dsungaripteroidea, no qual observa-se a presença de características como notário (fusão ontogenética de no mínimo três vértebras dorsais), atlas e áxis fusionados e presença de forame pneumático na porção proximal do úmero (Kellner, 2003).

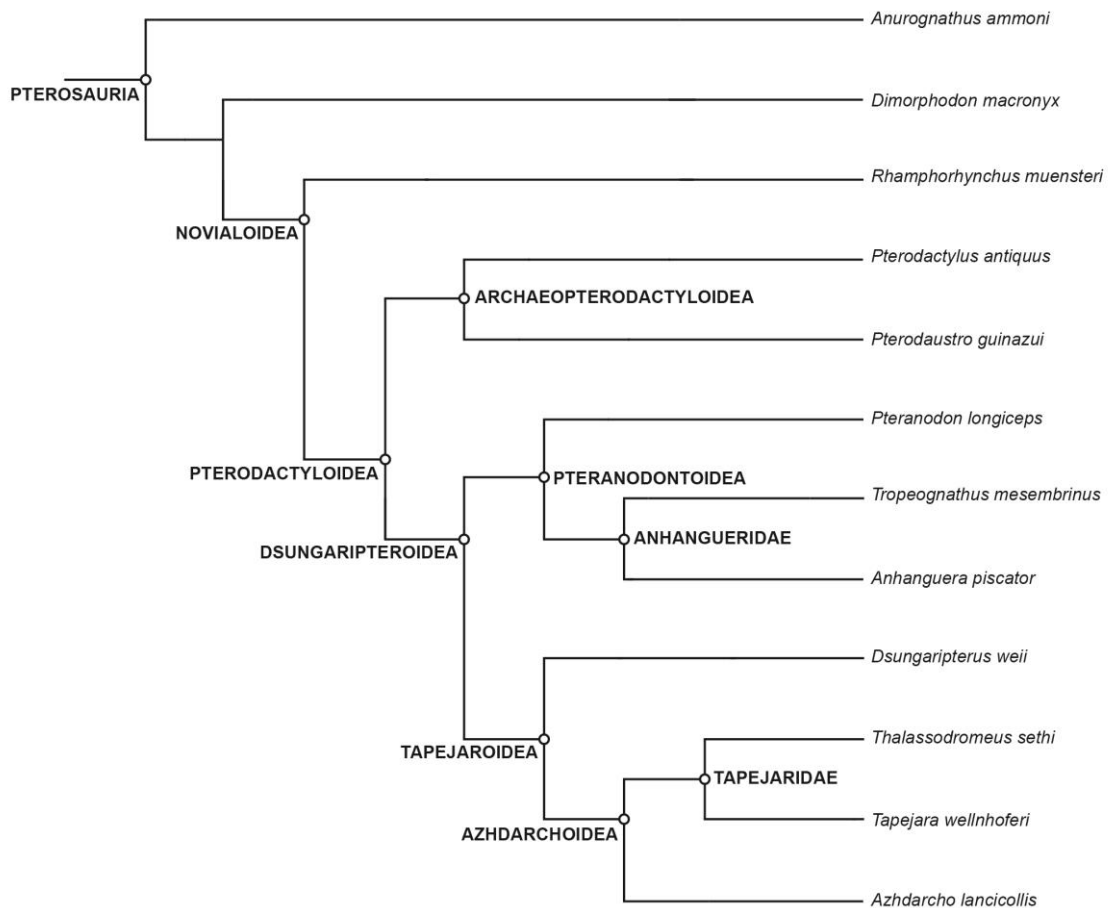


Figura 2. Proposta das relações filogenéticas apresentadas entre os Pterosauria de acordo com Kellner (2003).

Como os pterossauros, dinossauros também tiveram uma provável origem no Triássico Superior, sendo as aves como seus representantes atuais. Tradicionalmente, Dinosauria é dividido em dois táxons, Ornithischia e Saurischia, sendo que no último estão posicionados os clados Sauropodomorpha e Theropoda, clado que inclui os

Neornithes, configurando uma estreita relação filogenética entre pterossauros e aves (Nesbitt, 2011). Recentemente, Baron et al. (2017) publicaram uma nova proposta filogenética para Dinosauria, a qual exclui Theropoda do clado Saurischia, estabelecendo-o como grupo-irmão de Ornithischia em um novo táxon nomeado Ornithoscelida, recuperado como grupo-irmão de Saurischia (Figura 3). Sauropodomorpha por sua vez permaneceu em Saurischia (Baron et al., 2017).

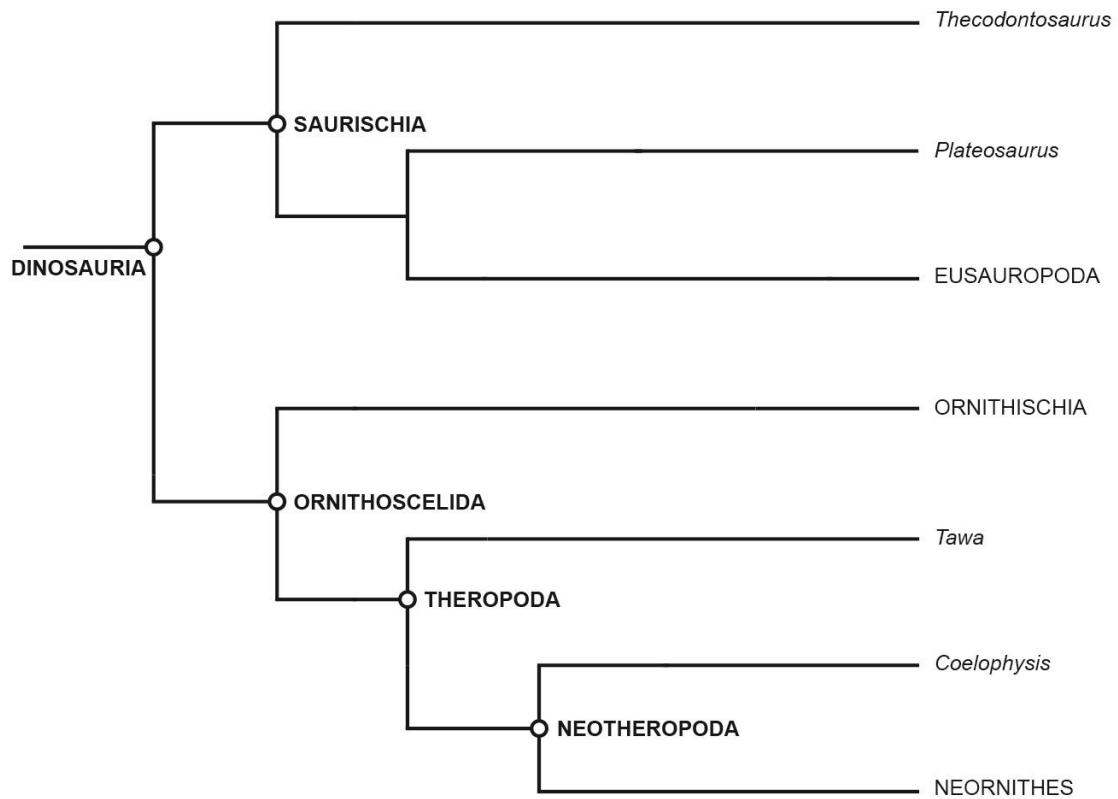


Figura 3. Proposta das relações filogenéticas apresentadas entre os Dinosauria de acordo com Baron et al., (2017).

O clado Neornithes inclui os Paleognathae, conhecido por abrigar as aves ratitas, as quais apresentam adaptações peculiares para hábitos terrestres, como a perda da quilha no osso esterno e redução das asas, e os Neognathae, no qual são inclusas as aves modernas capazes de realizar o voo batido (Yuri et al., 2013). Os Neognathae ainda dão origem as Neoaves e Galloanserae, ramo que agrupa os Galliformes e Anseriformes (Figura 4) (Yuri et al., 2013).

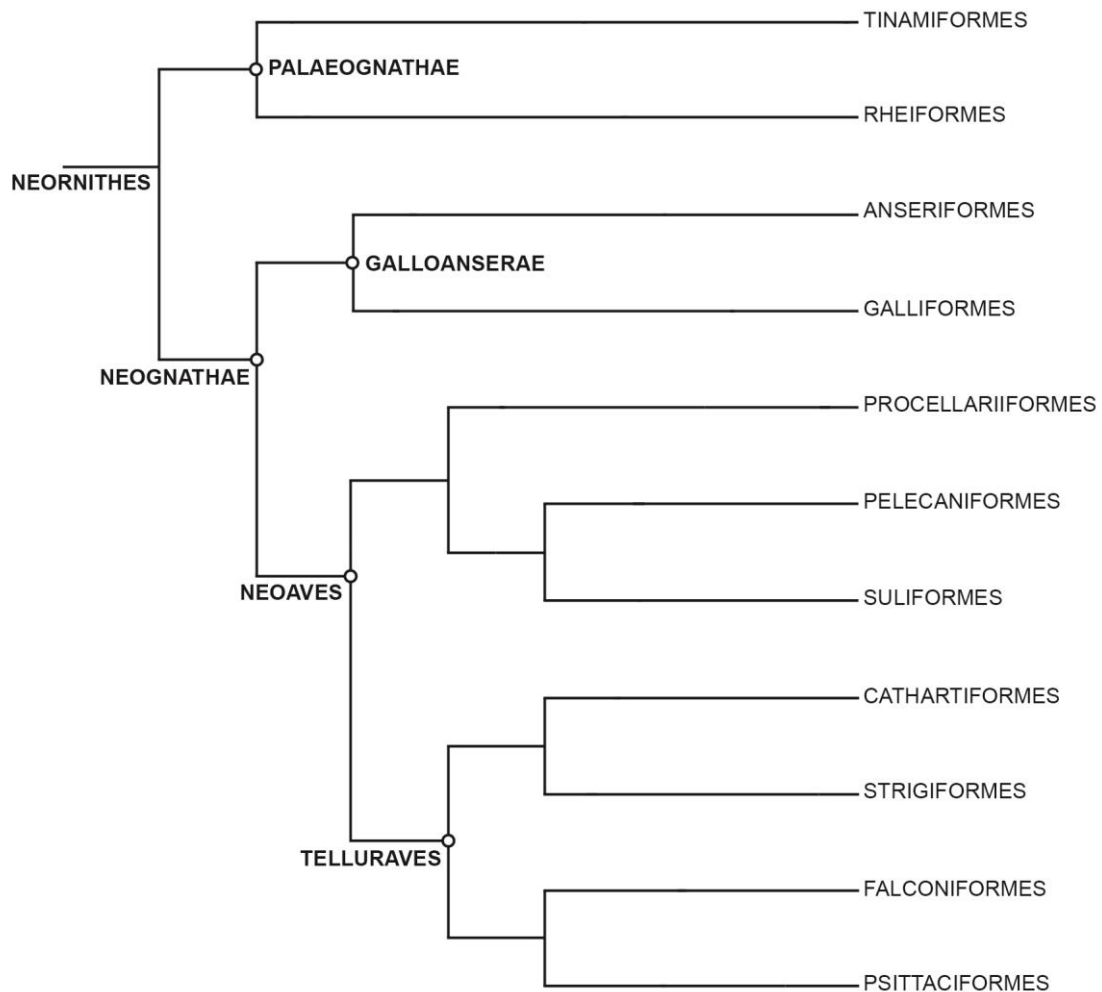


Figura 4. Proposta das relações filogenéticas apresentadas entre os Neornithes de acordo com Yuri et al., (2013).

2. Estado da Arte – A pneumatização esquelética e sua evolução em Archosauria.

Observando a anatomia interna das aves modernas, nota-se um sistema de ventilação peculiar, no qual os gases respiratórios seguem um fluxo contínuo e unidirecional, resultando em um aumento na eficiência do sistema respiratório (King, 1966). Atualmente é conhecido que tal condição não está restrita às aves, Farmer e Sanders (2010) apresentaram evidências para um fluxo similar em *Alligator mississippiensis* (Daudin, 1802), levantando a hipótese de que possivelmente este padrão unidirecional esteve presente desde os ancestrais dos arcossauros. Posteriormente, Schachner et al. (2014) observaram a mesma característica no sistema respiratório de *Varanus exanthematicus* (Bosc, 1792), um Lepidosauromorpha, demonstrando que esta não é uma condição exclusiva de arcossauros. Tal descoberta ainda levanta hipóteses quanto ao surgimento do padrão, podendo ter sido presente em

um ancestral Diapsida ou surgido independentemente em arcossauros e lepidossauros (Schachner et al., 2014).

Embora presente em outros diapsídeos, apenas em aves este fluxo faz uso de cavidades de paredes finas denominadas sacos aéreos, os quais estão conectados aos pulmões (King, 1993). As aves comumente apresentam quatro pares de saco aéreo e um saco ímpar, estando sujeitas a variações, sendo estes dispostos cranialmente ou caudalmente em relação ao pulmão (Figura 5). Os sacos dispostos cranialmente em relação ao pulmão são denominados sacos aéreos cervicais, saco aéreo interclavicular (ou apenas clavicular) e sacos aéreos torácicos anteriores (ou crânio-torácicos), os dispostos caudalmente são denominados sacos aéreos torácicos posteriores (ou caudo-torácicos) e os sacos aéreos abdominais (King, 1993).

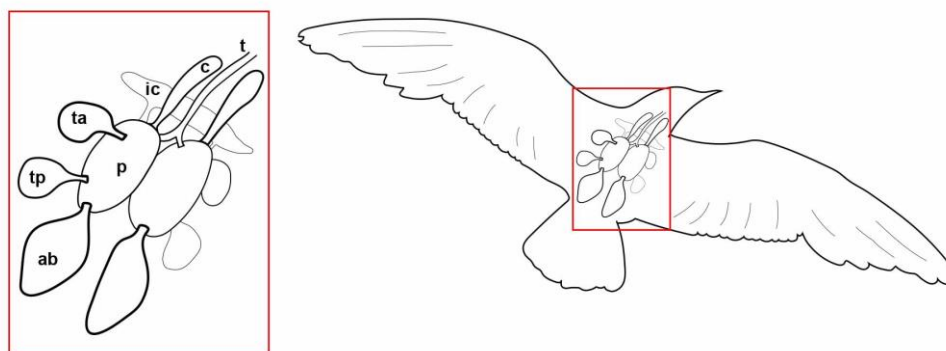


Figura 5. Esquema destacando a posição dos sacos aéreos em relação aos pulmões em aves de acordo com a descrição de King (1993). Abreviações: ab, sacos aéreos abdominais; c, sacos aéreos cervicais; ic, sacos aéreos interclaviculares; p, pulmões; t, traqueia; ta, sacos aéreos torácicos anteriores; tp, sacos aéreos torácicos posteriores.

Durante a inspiração os gases invadem o interior dos sacos aéreos, com os sacos caudais preenchidos por gases vindo diretamente do meio externo ao mesmo momento em que os sacos craniais recebem os gases vindos dos pulmões, e posteriormente, na expiração, o ar os deixa, deslocando-se dos sacos caudais para os pulmões e dos sacos craniais ao meio externo (O'Connor, 2004).

Além disso, em aves viventes é reconhecida uma associação entre sacos aéreos e a pneumatização de ossos, na qual o espaço medular do osso é preenchido por divertículos pneumáticos, diminuindo a massa óssea e consequentemente reduzindo a densidade do animal. Tais divertículos são formados a partir da entrada de ar no interior do osso via forames pneumáticos presentes na superfície cortical óssea. Tais adaptações

facilitam a realização do voo, reduzindo a densidade do animal (Crisp, 1857; O'Connor, 2004).

Após estudo onde foi injetado látex no sistema respiratório de pombos, Müller (1908) constatou uma relação entre os ossos e os sacos aéreos responsáveis por sua pneumatização. Vértex cervicais e torácicas mais anteriores ou notário (quando presente) recebem o ar a partir dos sacos aéreos cervicais; ossos como úmeros, esterno, costelas esternais e elementos da cintura escapular são pneumatizados por divertículos formados a partir do saco aéreo interclavicular; vértebras torácicas mais posteriores, elementos que compõem o sínsacro e fêmures são pneumatizados pelos sacos aéreos abdominais. O próprio pulmão, por sua proximidade, promove a invasão de ar no interior de costelas e vértebras que ocupam uma posição medial na série torácica (Müller, 1908). Normalmente, os pares de sacos aéreos torácicos não pneumatizam ossos, embora existam exceções para esta condição. A pneumatização em membros apendiculares de aves consideradas de menor porte é comum apenas em membros proximais; no entanto, a pneumatização pode alcançar membros mais distais em casos de aves com envergaduras elevadas, como visto em pelicanos (O'Connor, 2004).

Os ossos pneumáticos apresentam características reconhecíveis quando comparados com os ossos não-pneumáticos, tais como menor peso, são menos vascularizados e possuem córtex menos espesso (O'Connor, 2004). Índícios presentes externamente, como a presença de fossas e processos laminares bem desenvolvidos em vértebras, também são comumente vistos em elementos pneumáticos. No entanto, tais estruturas podem não ser indicativos tão confiáveis, pois podem estar associadas, muitas vezes, a fixação muscular, a depósitos de gordura ou a outros tecidos moles. Até mesmo a simples presença de forames não configura pneumatização, devido à possibilidade de estes estarem associados à vascularização óssea (Butler et al., 2012). Portanto, se considera como evidência inequívoca de pneumatização apenas a presenças de forames conectados a cavidades internas no interior do osso (O'Connor, 2006).

Em aves, sabe-se que a posição dos forames pneumáticos varia de acordo com a anatomia óssea, visto que o forame não pode estar localizado em lugares que comprometam a estrutura ou a integridade mecânica do osso, e, portanto, estarão dispostos em locais onde a pressão, torção e tração serão menores (O'Connor, 2004). Em aves maiores a tendência é que haja um nível de pneumatização maior, necessário

para a redução do peso, no entanto, O'Connor (2004) observou que esta condição pode variar devido ao hábito de vida do animal. Em Anseriformes, este autor observou que as espécies que desempenhavam uma atividade de forrageamento majoritariamente aquática apresentavam menor nível de pneumatização, visto que, caso o contrário, a ave necessitaria de um gasto energético elevado para se manter submersa.

A presença de ossos pneumáticos também pode ser observada em outros clados pertencentes à Ornithodira, como nos fósseis de Saurischia não-avianos e de Pterosauria, e é frequentemente observada no esqueleto axial pós-craniano, Esta pneumatização sugere que um aparato pulmonar com a presença de sacos aéreos, como observado em aves, pode ter surgido em um ancestral comum (Gower, 2001; O'Connor, 2006; Claessens et al., 2009; Butler et al., 2012).

Gower (2001) sugeriu que a pneumatização esquelética poderia ter surgido em um Archosauriformes ancestral, e que teria sido perdida secundariamente em alguns clados, como em crocodilianos. No entanto, em análise realizada por Butler et al. (2012) na qual foram observadas vértebras dorsais pertencentes a Archosauriformes não-Archosauria, não foram encontradas cavidades internas vertebrais que representassem evidências inequívocas da pneumatização esquelética, embora a espécie *Erythrosuchus africanus* Broom, 1905, datada do Triássico Inferior, tenha apresentado estruturas laminares bem desenvolvidas, fossas e forames, características comumente presentes em ossos pneumáticos, embora esta espécie não tenha apresentado qualquer cavidade interna.

Uma exceção à presença de pneumatização em Ornithodira são os dinossauros Ornithischia, nos quais tais registros inequívocos não são observados, embora alguns superem dinossauros terópodes e sauropodomorfos em tamanho (O'Connor, 2006). As vértebras de Ornithischia apresentam condição semelhante à observada em *Erythrosuchus africanus*, com indícios comuns a ossos pneumáticos, mas sem associação a cavidades internas (Butler et al., 2012).

Em contraste, a pneumatização pode ser observada em Sauropodomorpha e em Theropoda; no entanto, ossos pneumáticos não são vistos em todas as suas espécies. Em sauropodomorfos, as evidências inequívocas da pneumatização são comumente vistas no clado Eusauropoda (Butler et al., 2012). Porém, é possível que este caráter tenha surgido em ancestrais Sauropodomorpha, devido à presença da pneumatização em

vértebras de espécies pertencentes a família Plateosauridae e em *Thecondontosaurus* (Yates, 2003; Wedel, 2006; Butler et al., 2012). Algumas hipóteses foram levantadas a respeito da presença de ossos pneumáticos em grandes saurópodos: uma delas está relacionada à contribuição da pneumatização no grande crescimento das espécies do clado (O'Connor, 2006), e outra vantagem seria na locomoção, tendo em vista que ossos mais leves demandariam menos energia para se movimentar no ambiente (O'Connor, 2009).

Em Theropoda não-avianos (O'Connor & Claessens, 2005). Neles, observa-se que a pneumatização encontra-se bem estabelecida apenas entre os Neotheropoda, apresentando evidências em gêneros do Triássico Superior, como *Coelophys* Cope, 1887 (Wedel, 2006). No entanto, a presença de forames pneumáticos em vértebras cervicais de *Tawa*, Theropoda não-Neotheropoda, indica que a pneumatização neste caso surgiu em um ancestral (Butler et al, 2012).

Tratando-se de pterossauros, Butler et al. (2009) observaram a presença de pneumatização no esqueleto axial de pterossauros basais do fim do Triássico e começo do Jurássico, sugerindo que a pneumatização estaria presente em, pelo menos, quase todo o clado Pterosauria. Diferentemente do que é comumente observado em dinossauros não-avianos, a pneumatização em pterossauros maiores tende a incluir ossos apendiculares, característica semelhante ao padrão presente em aves viventes (Claessens et al., 2009), sendo que em clados como Ornithocheiroidea há registros de pneumatização até mesmo em elementos mais distais, como os carpais (Claessens et al., 2009). A variação nas posições dos forames pneumáticos entre pterossauros Azhdarchoidea e Ornithocheiroidea sugere uma provável convergência evolutiva da pneumatização dos ossos apendiculares nesses dois clados (Claessens et al., 2009).

Diante da ampla presença de pneumatização em diferentes clados de Ornithodira, levantou-se a hipótese de que os sacos aéreos e uma consequente pneumatização esquelética poderiam ter surgido uma única vez no contexto evolutivo, com o caráter possivelmente presente em um ancestral de Ornithodira, e perdido secundariamente em alguns clados de dinossauros (Butler et al., 2009). No entanto, a ausência da pneumatização em formas mais antigas de dinossauros Sauropodomorpha e Theropoda reforça a hipótese de que esse sistema tenha surgido mais de uma vez em Ornithodira, configurando uma convergência evolutiva (Claessens et al., 2009).

3. Objetivo

Analisar (qualitativa e quantitativamente) a pneumatização vertebral em pterossauros Anhangueridae e Tapejaridae e em aves viventes, através da identificação de similaridades morfológicas e da comparação da pneumatização observada em táxons com diferentes hábitos de vida, no intuito de compreender e estabelecer convergências evolutivas deste complexo anatômico.

Mais especificamente, primeiramente, objetivou-se uma comparação na anatomia das evidências ósseas externas de pneumatização em vértebras de pterossauros e de aves modernas, levando em consideração as posições filogenéticas de cada espécie e os nichos e habitats reconhecidos para cada uma delas. Em seguida, objetivamos compreender como se configura a variação crânio-caudal da pneumatização interna em uma sequência vertebral pertencente a um pterossauro pertencente ao clado Anhangueria.

4. Hipóteses

As evidências apresentadas nas superfícies de vértebras cervicais e dorsais/torácicas de pterossauros e de aves viventes indicam que a pneumatização nestes clados ocorreu de modo convergente, corroborando a hipótese de que o ancestral arcossauro não-Ornithodira não apresentava ossos pneumáticos.

A pneumatização varia ao longo da coluna vertebral, se mostrando maior nas cervicais médias, nas quais se concentram a maior quantidade de forames pneumáticos comparada as demais vértebras, sugerindo que um maior número de vias possibilita um maior nível de pneumatização vertebral. Individualmente, espera-se que as regiões mais pneumatizadas de cada vértebra estejam associadas aos locais menos susceptíveis a sofrerem possíveis danos em resposta das tensões e trações naturais ocorridas durante os hábitos de vida do animal.

5. Justificativa

Forames conectados às cavidades internas nos ossos indicam a presença de pneumatização esquelética e, possivelmente, de sacos aéreos em répteis fósseis. No entanto, esta presença não é indicativa de que este trato tenha se originado apenas uma vez na história evolutiva do grupo. A comparação da distribuição, formato e tamanho dos forames pneumáticos de pterossauros e aves viventes tem o potencial de fornecer

evidências quanto à origem convergente deste trato, como identificar variações da pneumatização esquelética que sejam associadas a diferentes hábitos de vida.

Além disso, observações na parte externa de vértebras de pterossauros indicam que o nível de pneumatização apresentava variação crânio-caudal. Deste modo, justifica-se uma análise realizada em uma sequência de vértebras, por meio da tomografia computadorizada, para melhor observar esta variação. Apenas em um estudo (Claessens et al., 2009) realizou-se tomografias envolvendo o esqueleto axial pós-craniano de pterossauros, no qual os autores analisaram somente uma vértebra cervical média (sexta) do material AMNH 22555, referente a *Anhanguera* (Wellnhofer, 1985; Pinheiro & Rodrigues, 2017).

Capítulo I

Análise comparativa da pneumatização vertebral de pterossauros (Reptilia: Pterosauria) e aves viventes (Avialae: Neornithes)

Richard BUCHMANN^{1,2,3}; Leonardo dos Santos AVILLA^{1,2}; Taissa RODRIGUES³

¹Laboratório de Mastozoologia, Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil; ²Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Biodiversidade Neotropical), Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil; ³Laboratório de Paleontologia, Departamento de Ciências Biológicas, Centro de Ciências Humanas e Naturais, Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória, Brasil.

Resumo

Apesar da presença inequívoca de ossos pneumáticos em aves e pterossauros pouco se sabe sobre a origem deste caráter. A comparação de forames pneumáticos presentes no córtex ósseo de ambos os clados tem o potencial de contestar com hipóteses acerca do surgimento e evolução deste trato. No presente estudo foi realizada uma análise qualitativa da posição, tamanho e quantidade de forames pneumáticos na superfície óssea de vértebras de pterossauros e aves de ambos os clados. Os espécimes foram analisados pertencem aos setores de Paleontologia e Ornitologia do Museu Nacional/UFRJ. Para a escolha dos pterossauros analisados levou-se em consideração a preservação e posição taxonômica das espécies, enquanto para aves foi determinante a posição taxonômica e os hábitos de vida do animal, visto que este último se relaciona com o nível de pneumatização total presente no animal. Observa-se que forames pneumáticos localizados na lateral do centro vertebral de cervicais médias de pterossauros e aves diferem em posição e tamanho; já os forames adjacentes ao canal neural também diferem em quantidade. Vértebras cérvico-dorsais de aves apresentam um nítido aumento na quantidade dos forames pneumáticos em relação às cervicais médias, enquanto o contrário ocorre em pterossauros. Forames pneumáticos foram vistos apenas nas bases de processos transversos no notário de aves, enquanto não foram observados forames pneumáticos nesta estrutura em pterossauros. Forames pneumáticos localizados nas bases de processos transversos em vértebras dorsais/torácicas livres estiveram presentes em pterossauros e aves; no entanto, nestas

vértebras algumas aves ainda apresentaram um forame lateral, principalmente Procellariiformes e Suliformes, o qual é ausente em pterossauros. Posicionamentos assimétricos dos forames pneumáticos foram vistos em ambos os clados, que pode ser atribuído a variações intraespecíficas. A variação na quantidade de forames pneumáticos distribuídos ao longo da coluna foi atribuída a posição dos sacos aéreos e/ou os hábitos de cada espécie, com a redução evidente em espécies em que ossos mais leves não seriam vantajosos. As evidências apresentadas nas superfícies de vértebras de pterossauros e de aves indicam que a pneumatização nestes clados ocorreu de modo convergente, corroborando a hipótese de que o ancestral arcossauro não-Ornithodira não apresentava ossos pneumáticos.

Palavras-chave: Pneumatização; Esqueleto axial; Evolução; Voo; Archosauria; Ornithodira

1. Introdução

Atualmente, as aves são o único grupo que apresenta ossos pneumáticos, condição possivelmente possibilitada pela presença dos sacos aéreos que fazem parte de seu sistema respiratório (Crisp, 1987). Esta invasão do ar ocorre por meio de forames pneumáticos, formando divertículos de ar no espaço medular ósseo (Müller, 1908). O forame pneumático como um indicativo da pneumatização esquelética permite realizar inferências quanto à presença de ossos pneumáticos em animais extintos (O'Connor & Claessens, 2005; O'Connor, 2006).

Dada a presença da pneumatização em fósseis de dinossauros não-avianos e pterossauros, foram propostas diferentes hipóteses quanto à origem da pneumatização: estaria associada a um ancestral arcossauro não-Ornithodira, ou que esta teria surgido mais de uma vez na história evolutiva dos Ornithodira (Gower, 2001; Claessens et al., 2009; Butler et al., 2012).

Aqui, comparamos anatomicamente a distribuição, formato e tamanho dos forames pneumáticos presentes no esqueleto vertebral de pterossauros e aves viventes tem o potencial de testar as hipóteses citadas anteriormente, desde que considerando também os hábitos de vida reconhecidos para cada espécie, um fator que influencia a presença da pneumatização (O'Connor, 2004).

2. Abreviações institucionais

AZ/AZUSP, Coleção Anatômica do Setor de Ornitologia, Departamento de Zoologia, Universidade de São Paulo, Brasil; GSM, Museum of the Geological Survey, Keyworth, Reino Unido; IVPP, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Beijing, China; MN, Setor de Paleovertebrados, Departamento de Geologia e Paleontologia, Museu Nacional/ Universidade Federal do Rio de Janeiro; MNA, Coleção Anatômica do setor de Ornitologia, Departamento de Zoologia, Museu Nacional/ Universidade Federal do Rio de Janeiro; NHMUK, Department of Palaeontology, Natural History Museum, Londres, Reino Unido; UA, Université d'Antananarivo, Madagascar; ZIN PH, Paleoherpétological Collection, Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Rússia.

3. Materiais e Métodos

Os espécimes utilizados nas análises são pertencentes às coleções dos Setores de Paleovertebrados e de Ornitologia do Museu Nacional/UFRJ, no Rio de Janeiro. Para esta comparação, foram observadas apenas vértebras cervicais e torácicas, estas últimas denominadas vértebras dorsais em pterossauros. Desta análise foram excluídas vértebras sacrais e caudais devido ao fusão destes elementos ósseos, formando o sínacro e o pigóstilo, respectivamente.

Separamos as análises conforme as definições anatômicas apresentadas por Baumel e Witmer (1993). As vértebras mais craniais analisadas foram nomeadas como “Vértebras cervicais médias” (nomenclatura comum em pterossauros), atribuídas ao II segmento de cervicais, “Notário”, que compreende a fusão ontogenética de vértebras (nona cervical até a quarta dorsal) presente em algumas espécies, e “Vértebras dorsais/torácicas livres”, atribuídas as vértebras mais caudais analisadas. Considerando que o notário é ausente em muitas espécies, optamos em criar uma seção à parte referente às vértebras da zona de transição entre cervicais e dorsais/torácicas, devido à sua diferenciação morfológica destacada por Baumel e Witmer (1993) em materiais osteológicos de aves, nomeamos as últimas cervicais como “Vértebras cervicais posteriores” (nomenclatura comum em pterossauros), definidas como o III segmento das cervicais, e as primeiras torácicas, como “Vértebras cérvico-dorsais” (como nomeadas por Baumel e Witmer, 1993), que se diferenciam por possuírem costelas móveis.

Os pterossauros analisados são provenientes da Formação Romualdo, Bacia do Araripe, nordeste do Brasil, pois a preservação tridimensional apresentada pelos espécimes recuperados nesta unidade litoestratigráfica permite a visualização dos prováveis forames corticais conectados a cavidades internas com mais precisão. As vértebras pertencem a representantes das famílias Anhangueridae (*Anhanguera piscator* réplica MN 5023-V; *Tropeognathus* cf. *T. mesembrinus*, MN 6594-V) e Tapejaridae, incluindo tanto Tapejarinae (AMNH 24445), Thalassodrominae (AMNH 22568, MN 4728-V, MN 6504-V e MN 6566-V), e Tapejaridae indeterminados (MN 6588-V e MN 6511-V) (Kellner & Tomida, 2000; Sayão & Kellner, 2006; Kellner et al., 2013; Vila Nova et al., 2015; Buchmann et al., 2017). Um último espécime não descrito detalhadamente na literatura foi analisado (MN 6508-V), sendo oficialmente identificado apenas como Pterosauria sp..

As vértebras dos Neornithes estudadas pertencem a espécies viventes dos táxons Rheiformes (*Rhea americana*, MNA 766), Tinamiformes (*Tynamus solitarius*, AZ 136, AZ 138 e AZ 139), Anseriformes (*Cairina moschata*, AZ 763), Galliformes (*Pipile jacutinga*, AZ 767 e MNA766; *Penelope superciliaris*, MNA 2058), Procellariiformes (*Procellaria aequinoctialis*, MNA 8553; *Diomedea chlororhynchus*, MNA 1793; *Pterodroma* sp., AZ 1196), Pelecaniformes (*Egretta caerulea*, AZ 1073; *Ardea alba*, MN 51321; *Egretta thula*, MNA 6993), Suliformes (*Phalacrocorax brasilianus*, MNA 2051; *Fregata magnificens*, MNA 1977; *Sula leucogaster*, MNA 7665), Cathartiformes (*Cathartes aura*, AZ 578 e AZ 580), Strigiformes (*Athene cunicularia*, AZ 496 e AZ 1384; *Megascops choliba*, AZ 1545; *Glaucidium brasilianus*, AZ 323; *Asio clamator*, AZ 1190; *Tyto furcata*, AZ 1543), Falconiformes (*Milvago chimachima*, MNA 4305 e 5086; *Caracara plancus*, AZ 1297, MNA 4902 e MNA 4589; *Falco sparverius*, AZ 1547, AZ 1185, AZ 1548, AZ 1096, AZ 1092 e PI14) e Psittaciformes (*Ara macao*, MNA 001; *Ara ararauna*, AZUSP 040; *Ara chloropterus*, AZ 762; *Amazona amazonica*, AZ 066). Rheiformes e Tinamiformes foram escolhidos por representarem clados basais de Neornithes, assim como Galliformes e Anseriformes representam clados basais de Neognathae. Os demais clados foram analisados devido a suas diferentes atividades de forrageamento e de hábitos de voo: Procellariiformes e Suliformes por possuírem um voo mais planado e forrageamento em águas mais profundas; Pelecaniformes pelo voo ativo e forrageamento em águas rasas; Falconiformes por apresentar um voo planado e forrageamento terrestre; Strigiformes e

Psittaciformes pelo voo ativo e forrageamento terrestre e Cathartiformes por apresentar um voo planado e hábitos carniceiros.

3.1. Forames pneumáticos em vértebras cervicais

Utilizamos a nomenclatura proposta por Vila Nova et al. (2015), na qual o forame pneumático presente na superfície cortical lateral do centro de vértebras cervicais de pterossauros é referido como “forame pneumático lateral” (Figura 6A). Sendo assim, forames observados em posição crânio-lateral ao mesmo foram nomeados como “forames pneumáticos crânio-laterais” (Figura 6B). Ainda baseando-se na nomenclatura proposta por Vila Nova et al. (2015), todos os forames pneumáticos presentes lateralmente e dorsalmente ao canal neural, tanto em pterossauros como em aves, foram denominados como “forames pneumáticos adjacentes ao canal neural”, independentemente de sua quantidade (Figura 6C). Os forames pneumáticos observados na lateral do arco neural foram denominados como “forames pneumáticos na lateral do arco neural em vértebras cervicais” (Figura 6D).

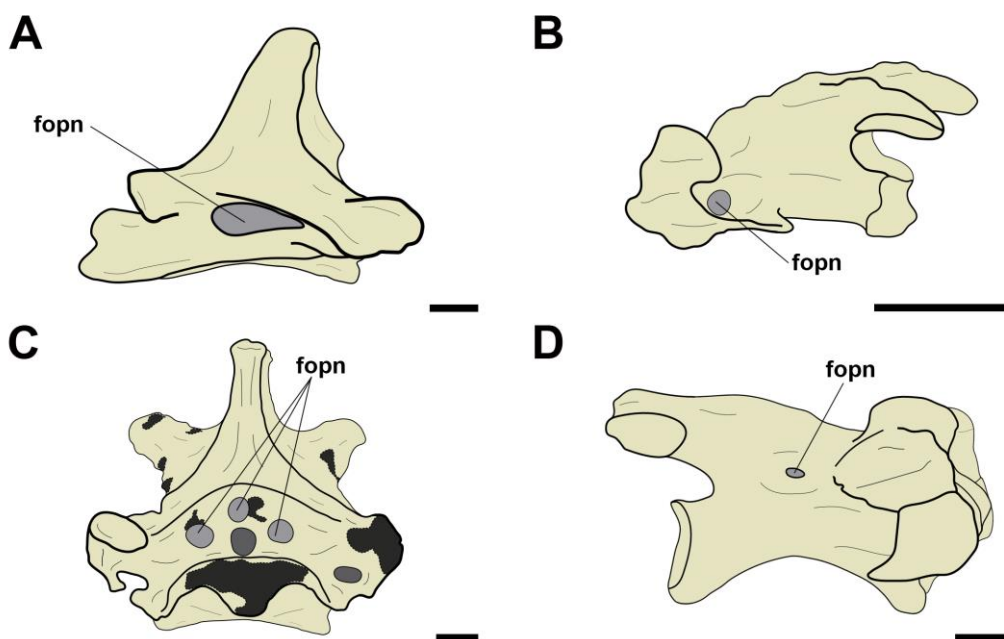


Figura 6. Forames pneumáticos observados em vértebras cervicais de pterossauros e aves viventes. A, Forame pneumático lateral (vista lateral); B, Forame pneumático cranio-lateral (vista lateral); C, Forames pneumáticos adjacentes ao canal neural (vista cranial); D, forames pneumáticos na lateral do arco neural (vista lateral). Abreviações: fopn, forame pneumático. Escala 1 cm.

3.2. Forames pneumáticos em vértebras dorsais/torácicas livres e notário

Para estas vértebras, consideramos as denominações “forames pneumáticos laterais” para todos os forames que se encontram na superfície lateral do centro. Em vista cranial e/ou caudal, foram comumente observados forames aqui denominados “forames pneumáticos presentes nas bases de processos transversos”, pois estes, diferentemente dos forames adjacentes vistos em cervicais, possuem seu eixo em uma posição mais lateral da vértebra, consideravelmente mais próximos dos processos transversos, apesar de que comumente o tamanho do forame deixe-o relativamente próximo ao canal neural (Figura 7).

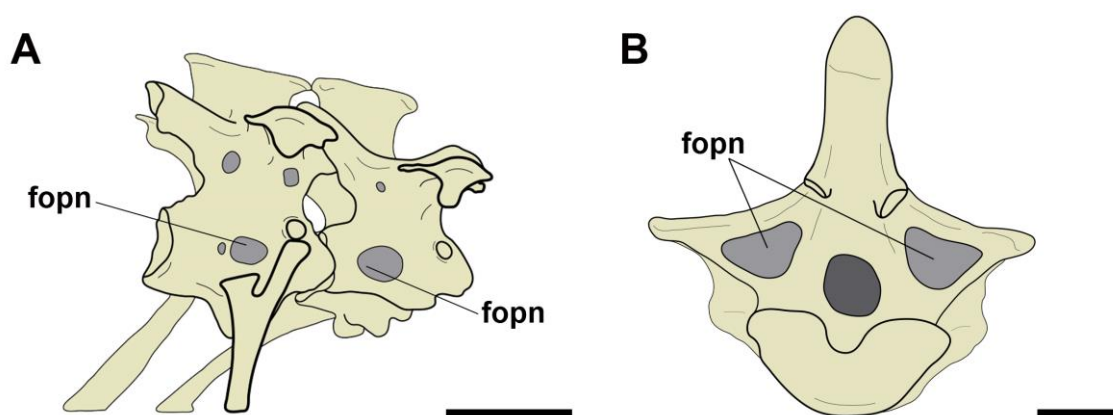


Figura 7. Forames pneumáticos observados em vértebras torácicas/dorsais de pterossauros e aves viventes. A, forame pneumático na lateral do centro; B, forame pneumático na base do processo transversos. Abreviações: fopn, forame pneumático. Escala 1 cm.

3.3. Forames pneumáticos em vértebras cervicais posteriores e cérvico-dorsais

Devido a estas vértebras representarem uma região de transição ao longo da sequência vertebral, adotamos neste caso as mesmas nomenclaturas utilizadas em vértebras cervicais médias e dorsais livres. Para o caso dos forames pneumáticos laterais, mantivemos a designação “forames pneumáticos crânio-laterais” para forames dispostos mais cranialmente, e “forames pneumáticos laterais” para os demais em vértebras cervicais posteriores, e apenas “forames pneumáticos laterais” para os presentes na lateral de cérvico-dorsais.

4. Resultados

4.1. Pterosauria

4.1.1. Vértébras cervicais médias

Notou-se um padrão na disposição dos forames pneumáticos. As vértebras cervicais médias de todos os espécimes observados apresentaram pelo menos um forame pneumático em cada lado das superfícies laterais do centro vertebral. Estes forames apresentam uma morfologia alongada, independente dos diferentes tamanhos apresentados pelas vértebras, os quais variam entre cada táxon. Embora normalmente o forame pneumático lateral seja único, em algumas vértebras dois forames são vistos, exclusivamente entre as cervicais V e VII, como observado nos anhanguerídeos MN 5023-V e MN 6594-V e nos tapejarídeos MN 6566-V, MN 6504-V e MN 6511-V. Em um único caso, foram observados três forames laterais esquerdos na cervical V de AMNH 22568, atribuído a *Thalassodrominae*; contudo, o lado oposto apresentou dois forames (Figura 8). Deste modo, provavelmente trata-se de uma variação individual.

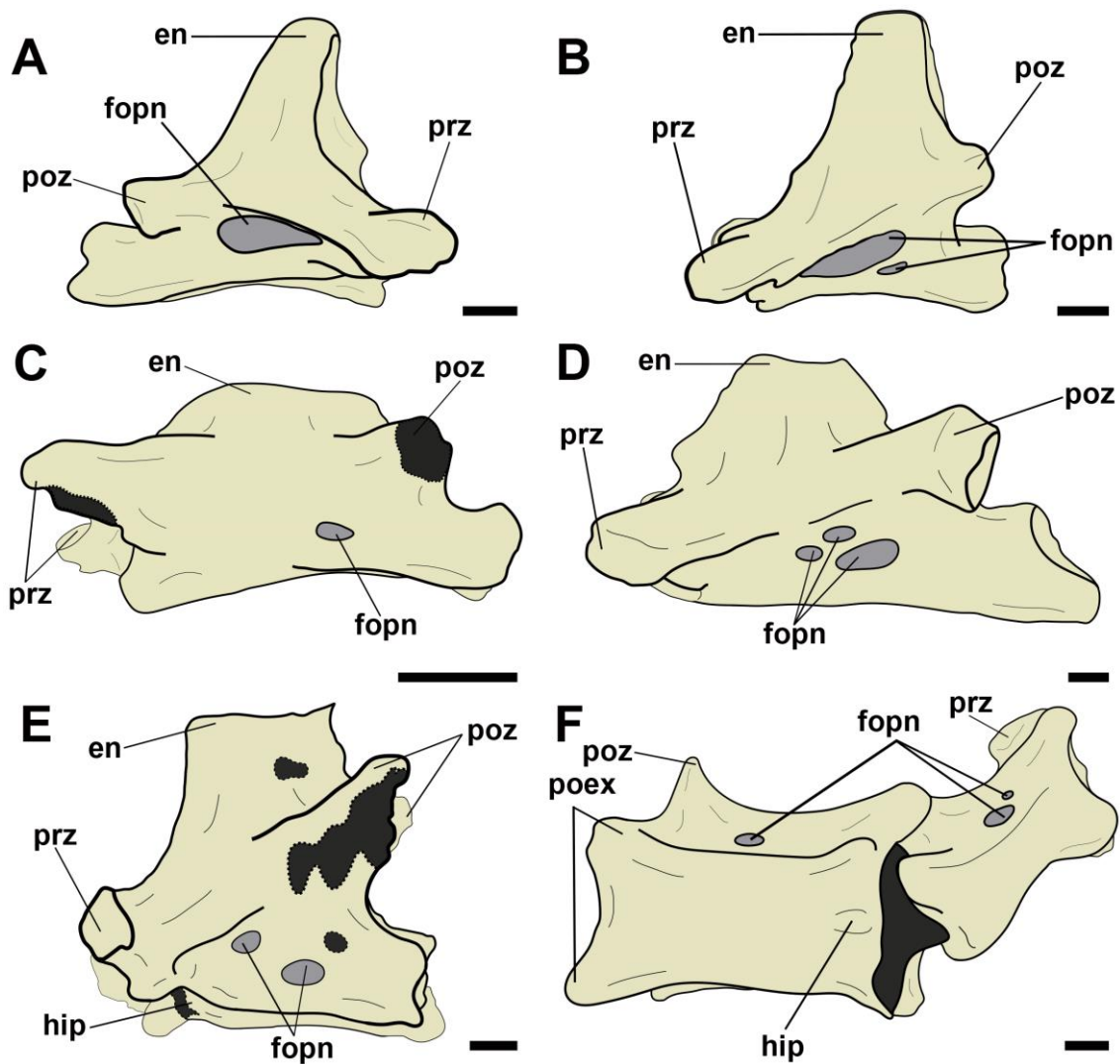


Figura 8. Forames pneumáticos laterais no centro de vértebras cervicais médias em pterossauros. A e B, *Anhanguera piscator* (MN 5023-V) em vista lateral; C, Tapejarinae sp. (AMNH 24445) em vista lateral; D, Thalassodrominae sp. (AMNH 22568) em vista lateral; E, Thalassodrominae sp. (MN 6566-V) em vista lateral; F, Thalassodrominae sp. (MN 6504-V) em vista ventro-lateral. Abreviações: en, espinho neural; fopn, forame pneumático; hip, hipapófise; poex, pós-exapófise; poz, pós-zigapófise; prz, pré-zigapófise. Escala: 1 cm.

Forames pneumáticos adjacentes ao canal neural foram observados em vista cranial e/ou caudal em todas as vértebras em que o estado de preservação permitiu a análise (Figura 9). Observou-se que em MN 5023-V, réplica do holótipo de *Anhanguera piscator*, os forames encontram-se apenas lateralmente ao canal neural ao longo da série cervical. No entanto, em todos os tapejarídeos analisados, o par de forames laterais esteve acompanhado de um forame dorsal ao canal neural. Um caso de assimetria na distribuição dos forames também foi observado nos forames adjacentes. MN 6511-V apresenta, em vista caudal, dois forames à direita do canal neural, um deles consideravelmente menor que os demais, enquanto no lado oposto observa-se apenas

um. Como citado nos forames laterais, entendemos que esta se trata de uma variação individual.

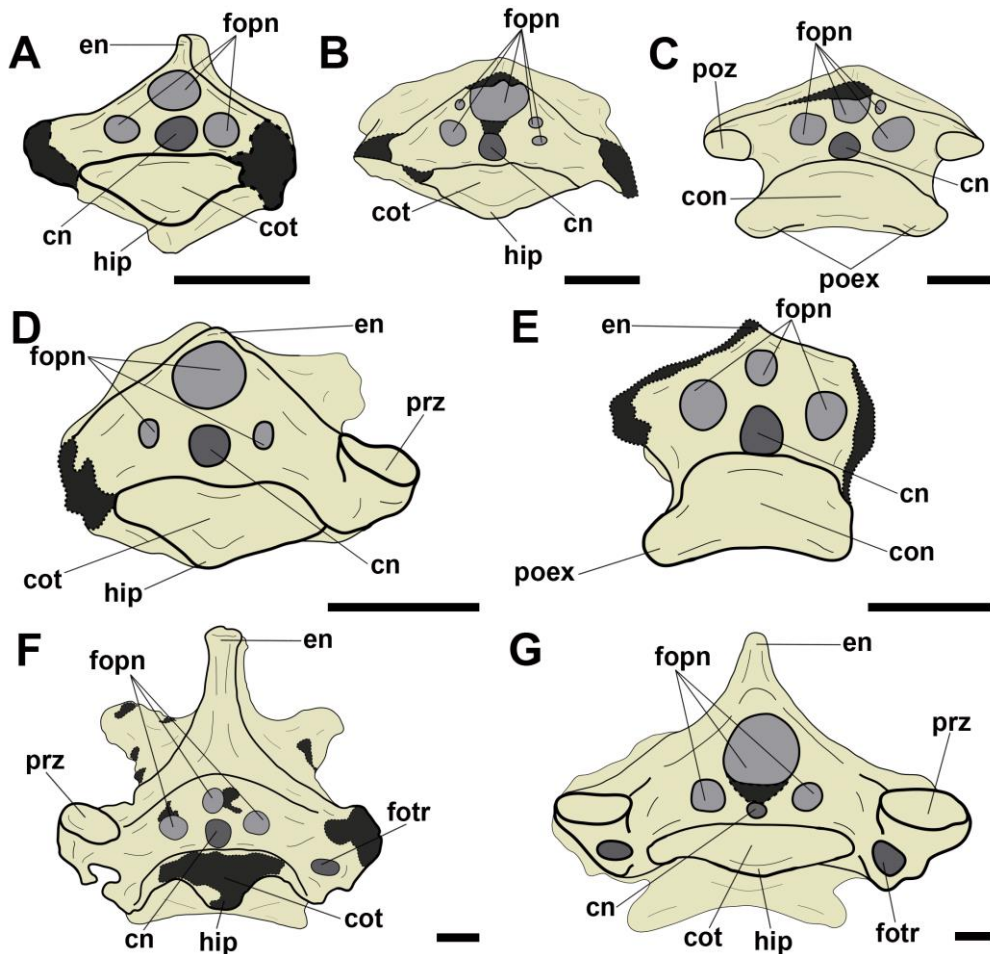


Figura 9. Forames pneumáticos adjacentes ao canal neural de vértebras cervicais médias em pterossauros. A, Tapejarinae sp. (AMNH 24445) em vista cranial; B e C, Tapejaridae sp. (MN 6511-V) em vista cranial e caudal, respectivamente; D e E, Thalassodrominae sp. (MN 4728-V) em vista cranial e caudal; F, Thalassodrominae sp. (MN 6566-V) em vista cranial; G, Thalassodrominae sp. (AMNH 22568) em vista cranial. Abreviações: con, côneilo; cot, cótilo; cn, canal neural; en, espinho neural; fopn, forame pneumático; fotr, foramen transversarium; hip, hipapófise; poex, pós-exapófise; poz, pós-zigapófise; prz, pré-zigapófise. Escala: 1 cm.

4.1.2. Vértebras cervicais posteriores e vértebras cérvico-dorsais

Nas duas últimas vértebras da série cervical, ou cervicais posteriores, observou-se que os forames pneumáticos nas laterais do centro são reduzidos, estando até mesmo ausentes em alguns casos. É importante considerar que nestas vértebras também há um encurtamento do centro vertebral, tornando-a morfologicamente bem semelhante às primeiras vértebras dorsais (conforme notado por Bennett, 2001). Cervicais posteriores ainda apresentaram forames pneumáticos margeando o canal neural, observados em vista cranial e/ou caudal, em todas as espécies em que a análise foi possível. Porém, o

forame posicionado dorsalmente ao canal neural presente em vértebras cervicais médias de tapejarídeos, aparentemente, desaparece nas cervicais posteriores.

Um forame pneumático em uma localização distinta foi observado em vértebras cervicais posteriores dos *Thalassodrominae* AMNH 22568 e MN 6566-V. O forame localiza-se, em vista dorso-caudal, na base do espinho neural, entre as pós-zigapófises. (Figura 10).

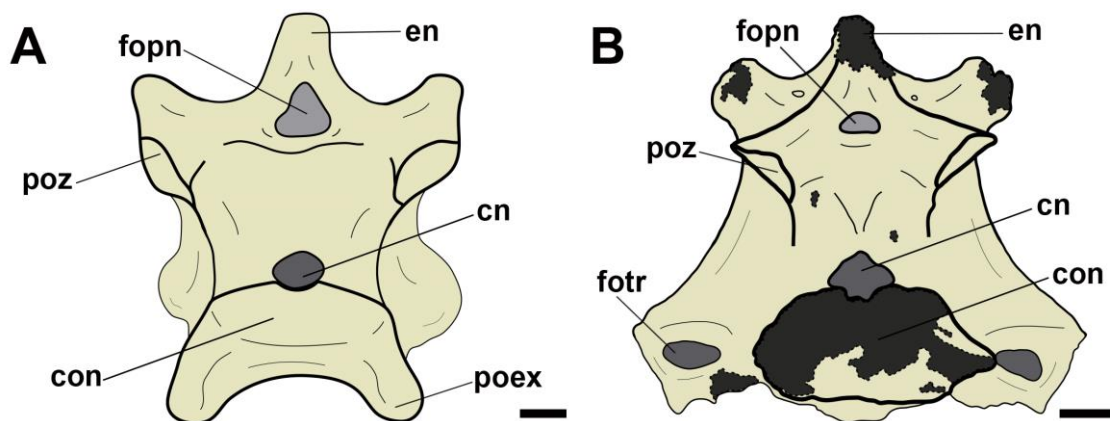


Figura 10. Forame pneumático na base caudal do espinho neural em vértebras cervicais posteriores de pterossauros. A, *Thalassodrominae* sp. (AMNH 22568) em vista caudal; B, *Thalassodrominae* sp. (MN 6566-V) em vista caudal. Abreviações: con, côndilo; cn, canal neural; en, espinho neural; fopn, forame pneumático; fotr, foramen transversarium; poex, pós-exapófise; poz, pós-zigapófise. Escala: 1 cm.

É possível observar nas dorsais anteriores de *Anhanguera piscator* (MN 5023-V) a presença de forames pneumáticos localizados lateralmente ao canal neural em vista anterior, e nas bases dos processos transversos em vista posterior. Estes forames se apresentaram ovais e com dimensões sempre inferiores ao canal neural. Nenhuma evidência externa de pneumatização foi encontrada no centro das vértebras cérvico-dorsais das espécies analisadas.

4.1.3. Notário

Em pterossauros *Dsungaripteroidea*, é observada a formação do notário em espécimes osteologicamente maduros. Nesta análise, apenas as espécies *Tropeognathus mesembrinus* (MN 6594-V) e *Tapejaridae* sp. (6588-V) possuíam notário preservado, e nela não foram observados forames pneumáticos.

4.1.4. Vértebras dorsais livres

A terceira vértebra da sequência dorsal de MN 5023-V (*Anhanguera piscator*) e uma dorsal não-identificada do espécime MN 6508-V (*Pterosauria* sp.) apresentam

forames pneumáticos dispostos nas bases de processos transversos (Figura 11), semelhantes aos vistos nas vértebras cérvico-dorsais de MN 5023-V. Nenhum forame pneumático foi encontrado no centro de vértebras dorsais livres dos espécimes aqui observados.

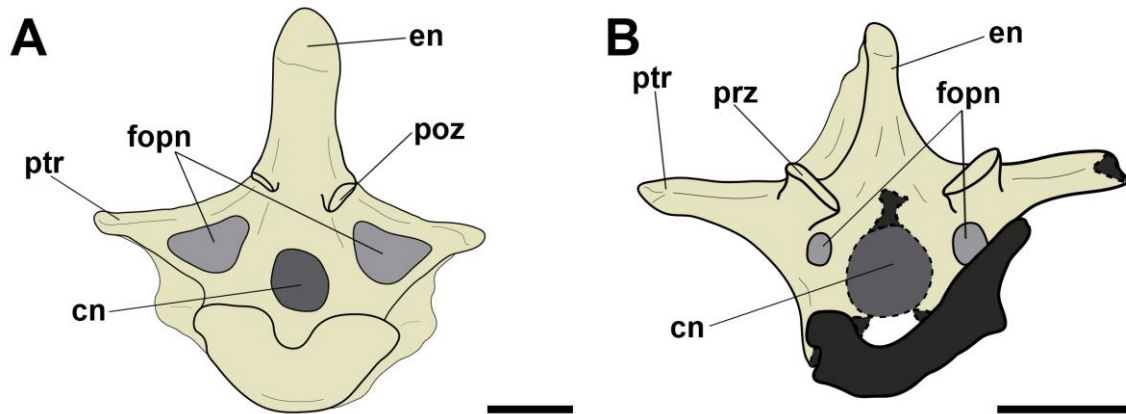


Figura 11. Forames pneumáticos nas bases de processos transversos das vértebras dorsais em pterossauros. A, *Anhanguera piscator* (MN 5023-V) em vista caudal; B, Pterosauria indet. (MN 6508-V) em vista cranial. Abreviações: cn, canal neural; en, espinho neural; fopn, forame pneumático; poz, pós-zigapófise; prz, pré-zigapófise; ptr, processo transversos. Escala: 1 cm.

Tabela 1. As posições dos forames pneumáticos observados em vértebras de pterossauros sendo destacadas nas respectivas espécies em que os forames foram encontrados. +, corresponde a presença do forame; –, corresponde a ausência do forame; ?, corresponde a ausência ou má preservação do material, impossibilitando uma análise mais assertiva. Abreviatura: fopn, forame pneumático.

Espécie/fopn	Lateral no centro em cervicais médias	Adjacente ao canal neural em cervicais médias	Lateral do centro em cervicais posteriores	Base caudal do espinho neural em cervicais posteriores	Base de processos transversos em dorsais livres
<i>Anhanguera piscator</i> (MN 5023-V)	+	+	+	–	+
<i>Tropeognathus cf. T. mesembrinus</i> (MN 6594-V)	+	–	+	–	?
<i>Tapejarinae sp.</i> (AMNH 24445)	+	+	?	?	?
<i>Thalassodrominae sp.</i> (AMNH 22568)	+	+	+	+	?
<i>Thalassodrominae sp.</i> (MN 4728-V)	+	+	?	?	?
<i>Thalassodrominae sp.</i> (MN 6566-V)	+	+	+	+	?
<i>Thalassodrominae sp.</i> (MN 6504-V)	+	?	?	?	?
<i>Tapejaridae sp.</i> (MN 6511-V)	+	+	?	?	?
<i>Tapejaridae sp.</i> (MN 6588-V)	?	?	?	?	–
<i>Pterosauria sp.</i> (MN 6508-V)	?	?	?	?	+

4.2. Aves

Dentre os espécimes analisados, apenas a espécie *Phalacrocorax brasilianus* (MNA 2051) apresentou uma redução drástica da presença de forames pneumáticos, exceto pela presença de um pequeno forame pneumático oval na base dos processos transversos em cada lado das vértebras torácicas. Nota-se adicionalmente, que as vértebras desta espécie apresentam os centros extremamente achatados lateralmente.

4.2.1. Vértebras cervicais médias

As espécies analisadas de Paleognathae apresentaram um forame pneumático em uma posição incomum no arco neural quando comparada à Neognathae. Este possui um

formato oval e está localizado na superfície lateral da porção cranial do arco neural, sendo observado na espécie *Rhea americana* (MNA 766) e em *Tinamus solitarius* (AZ 138 e AZ 139) (Figura 12).

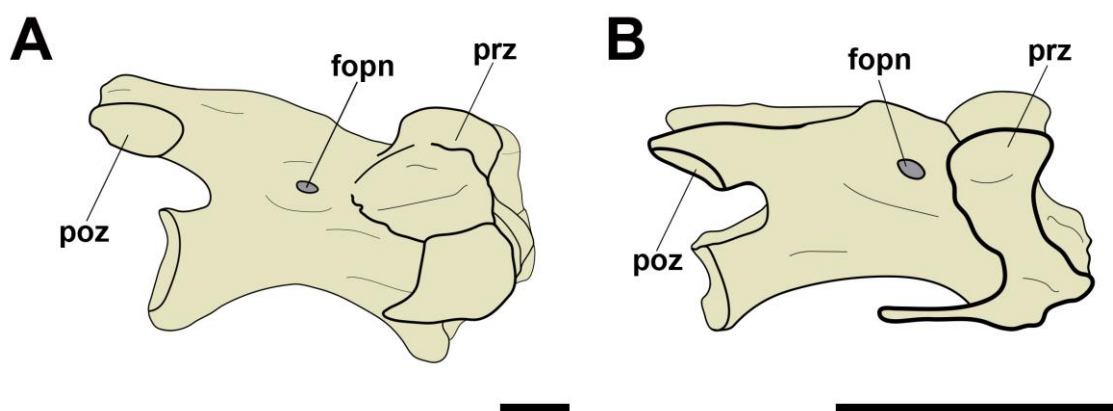


Figura 12. Forames pneumáticos na superfície lateral das vértebras cervicais médias de Paleognathae. A, *Rhea americana* (MNA 766) em vista lateral; B, *Tinamus solitarius* (AZ 139) em vista lateral. Abreviações: fopn, forame pneumático; poz, pós-zigapófise; prz, pré-zigapófise. Escala: 1 cm.

Todas as aves analisadas apresentaram ao menos um forame pneumático crânio-lateral por lado em vértebras cervicais médias, próximo ao forame *transversarium*. O forame pneumático crânio-lateral possui um formato oval, mas pode ser subdividido em vários forames menores, sem formato padrão, como visto em *Rhea americana* (MNA 766), *Tinamus solitarius* (AZ 136), *Sula leucogaster* (MNA 7665) e *Ara ararauna* (AZUSP 040) (Figura 13). A ausência deste forame pneumático é incomum e observada em poucas espécies, como *Penelope superciliaris* (MNA 2058) e *Ardea alba* (MN 51321), embora ele tenha sido observado em outros Galliformes (*Pipile jacutinga* - MNA 7664) e Pelecaniformes (*Egretta thula* - MNA 6993 e *Egretta caerulea* - AZ 1073).

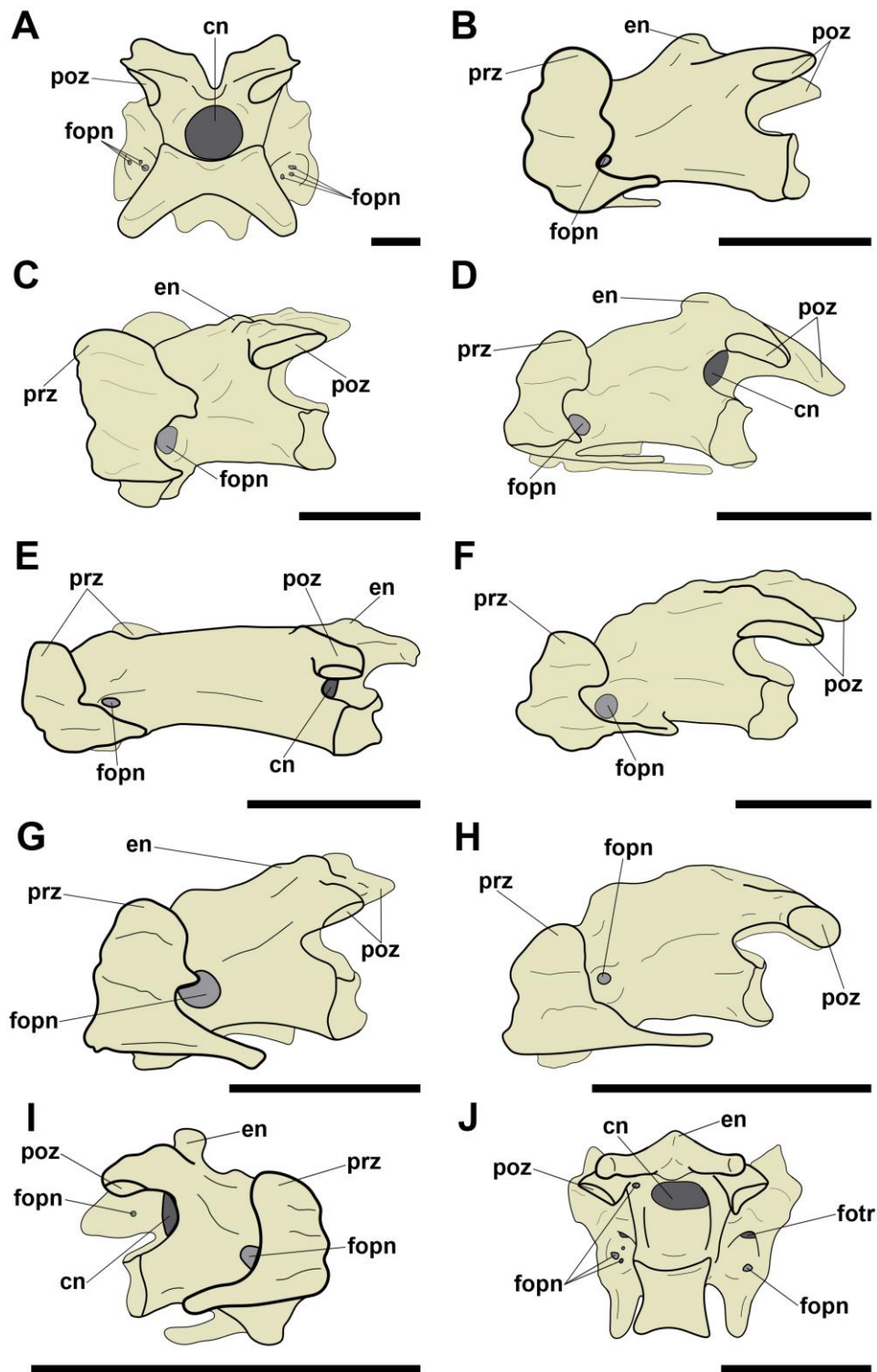


Figura 13. Forames pneumáticos localizados cranio-lateralmente no centro de vértebras cervicais médias em aves. A, *Rhea americana* (MNA 766) em vista caudal; B, *Pipile jacutinga* (MNA 7664) em vista lateral; C, *Diomedea chlororhynchus* (MNA 1793) em vista lateral; D, *Procellaria aequinoctialis* (MNA 8553) em vista lateral; E, *Egretta thula* (MNA 6993) em vista lateral; F, *Fregata magnificens* (MNA 1977) em vista lateral; G, *Cathartes aura* (AZ 578) em vista lateral; H, *Asio clamator* (AZ 1190) em vista lateral; I, *Falco sparverius* (PI14) em vista lateral; J, *Ara ararauna* (AZUSP 040) em vista caudal. Abreviações: cn, canal neural; en, espinho neural; fopn, forame pneumático; fotogr, forame transversarium; poz, pós-zigapófise; prz, pré-zigapófise. Escala: 1 cm.

Algumas espécies pertencentes a Neognathae também apresentam um forame pneumático adicional no centro vertebral, em posição mais caudal à mencionada no parágrafo anterior; sempre que forames pneumáticos neste local da vértebra foram observados, os forames pneumáticos na posição crânio-lateral do centro também estiveram presentes. Assim como os forames crânio-laterais, estes também possuem um formato circular. Os forames nas posições mais caudais do centro mostram-se semelhantes tanto em forma como em posição em diferentes táxons e foram observados apenas em algumas espécies analisadas, dentre elas *Cairina moschata* (AZ 763), *Milvago chimachima* (MNA 4305 e MNA 5086) e *Amazona amazonica* (AZ 066) (Figura 14).

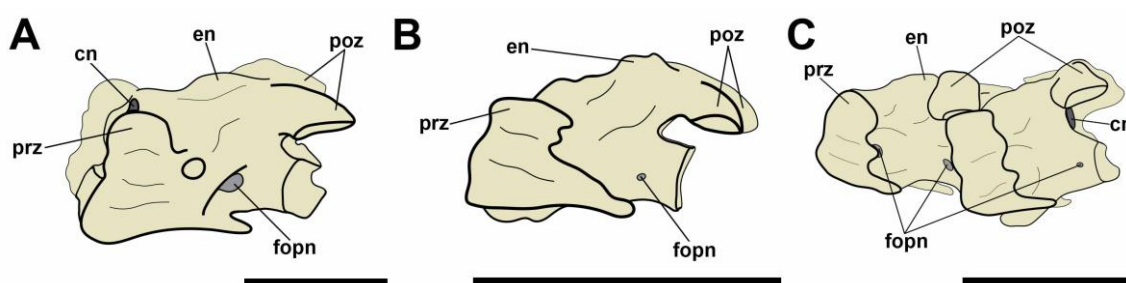


Figura 14. Forame pneumático lateral no centro em vértebras cervicais médias de aves. A, *Cairina moschata* (AZ 763) em vista lateral; *Milvago chimachima* (MNA 5086) em vista lateral; *Amazona amazonica* (AZ 066) em vista lateral. Abreviações: cn, canal neural; en, espinho neural; fopn, forame pneumático; poz, pós-zigapófise; prz, pré-zigapófise. Escala: 1 cm.

Nas vértebras cervicais médias de muitas espécies de Neornithes, em vista caudal, nota-se a presença de um par de pequenos forames pneumáticos dorsais ao canal neural. Ambos tendem a exibir, frequentemente, um formato circular ou oval (Figura 15). A quantidade de forames pneumáticos encontrados nesta posição variou apenas em *Fregata magnificens* (MNA 1977), com um forame adicional em cada lado, e *Diomedea chlororhynchus* (MNA 1793), com um forame adicional apenas no lado esquerdo, estando dispostos de maneira assimétrica neste caso (Figura 15F e 15D, respectivamente). Embora os forames nesta localização da vértebra tenham sido comumente observados em todo o grupo dos Neornithes, as três espécies analisados pertencentes à família Ardeidae (*Ardea alba*, *Egretta caerulea*, *Egretta thula*) não apresentaram os forames nesta posição, sugerindo uma provável perda do caráter. A ausência de forames neste local também foi observada em outras espécies, como *Rhea americana* (MNA 766), *Pipile jacutinga* (MNA 767 e MNA 7664), *Procellaria aequinoctialis* (MNA 8353) e *Catharthes aura* (AZ 578 e AZ 580).

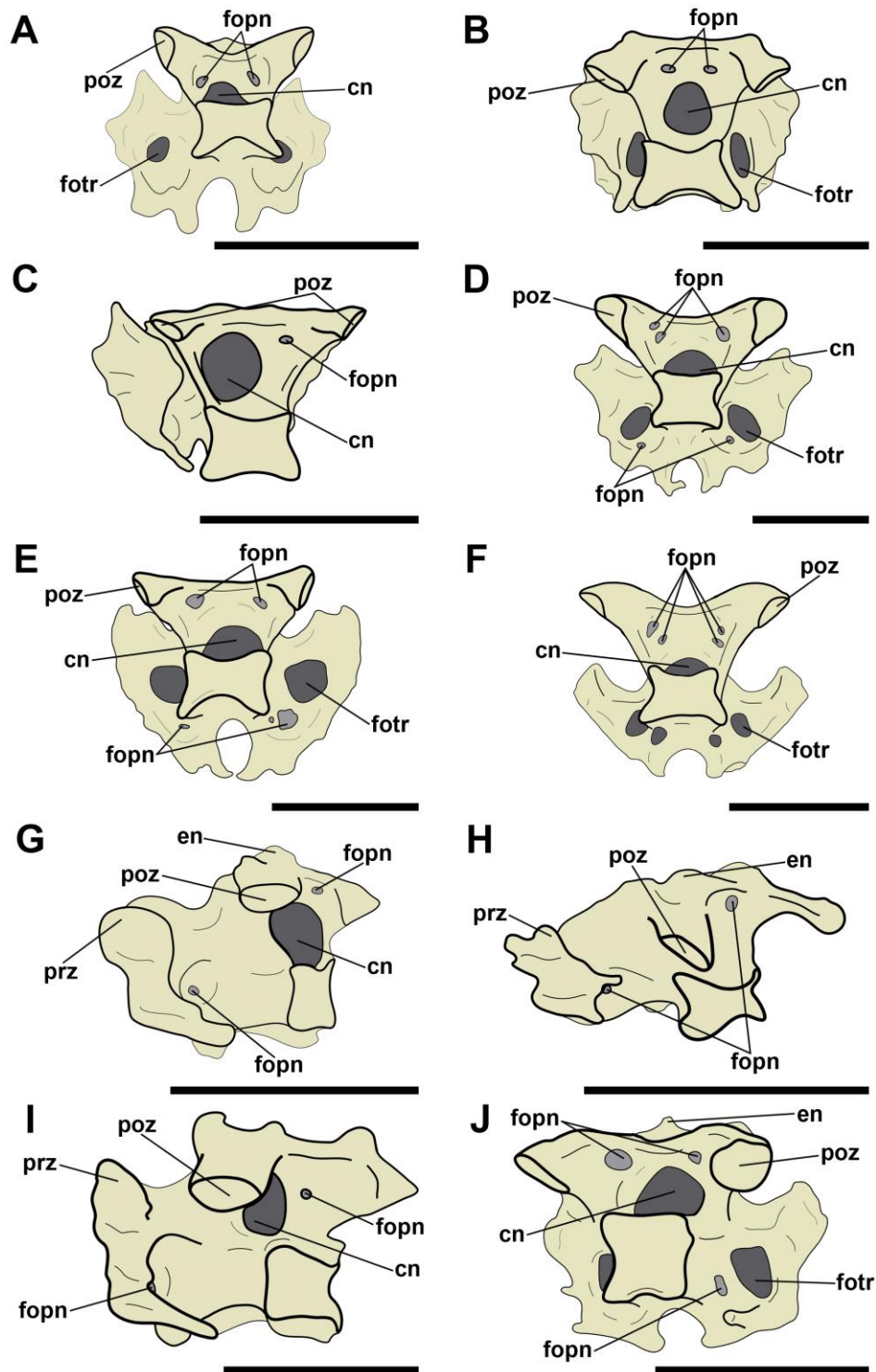


Figura 15. Forames pneumáticos adjacentes ao canal neural em vértebras cervicais médias de aves. A, *Tinamus solitarius* (AZ 136) em vista caudal; B, *Cairina moschata* (AZ 763) em vista caudal; C, *Penelope superciliaris* (MNA 2058) em vista latero-caudal; D, *Diomedea chlororhynchus* (MNA 1793) em vista caudal; E, *Sula leucogaster* (MNA 7665) em vista caudal; F, *Fregata magnificens* (MNA 1977) em vista caudal; G, *Tyto furcata* (AZ 1543) em vista latero-caudal; H, *Milvago chimachima* (MNA 5086) em vista latero-caudal; I, *Ara chloropterus* (AZ 762) em vista latero-caudal; J, *Ara macao* (MNA 001) em vista latero-caudal. Abreviações: cn, canal neural; en, espinho neural; fopn, forame pneumático; fotr, forame transversarium; poz, pós-zigapófise; prz, pré-zigapófise. Escala: 1 cm.

4.2.2. Vértèbras cervicais posteriores e vértèbras cérvico-dorsais

É comum um aumento na quantidade dos forames pneumáticos em relação ao observado em cervicais médias, com os mesmos ocorrendo, na maioria das vezes, lateralmente no centro e arco neural. No entanto, não foram observados forames pneumáticos nas últimas cervicais ou nas primeiras torácicas de *Penelope superciliaris* (MNA 751 e MNA 2058) e nos Pelecaniformes analisados, representados por espécies da família Ardeidae (*Ardea alba*, *Egretta caerulea* e *Egretta thula*), exceto por forames pneumáticos margeando a porção dorsal do canal neural, em vista caudal nas cervicais posteriores de *Egretta caerulea* (Figura 16).

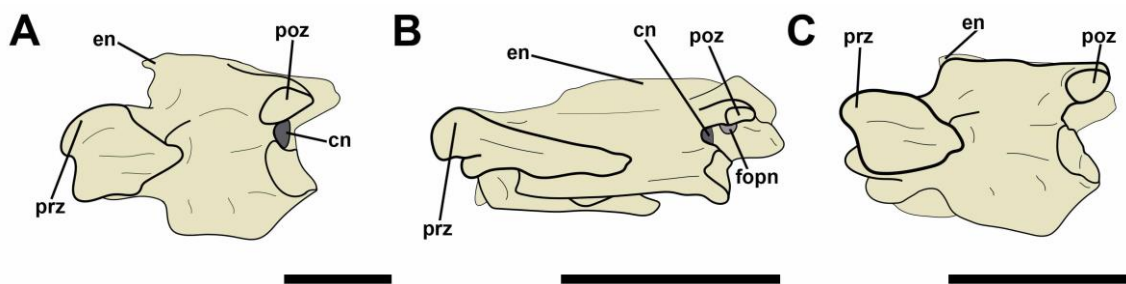


Figura 12. Vértèbras cervicais posteriores em vista lateral em Ardeidae. A, *Ardea alba* (MN 51321); B, *Egretta caerulea* (AZ 1073); C, *Egretta thula* (MNA 6993). Escala:1 cm.

Os forames pneumáticos laterais no centro de vértèbras cervicais posteriores e cervico-dorsais estiveram presentes em 72% das espécies analisadas. O forame crânio-lateral foi observado apenas em vértèbras cervicais posteriores. A presença de ambos os forames simultaneamente no centro vertebral ocorreu de forma variada, sendo observadas espécies apenas com o forame na posição crânio-lateral, como *Athene cunicularia* (AZ 1384), *Falco sparverius* (AZ 1547, AZ 1185, AZ 1548, AZ 1096, AZ 1092 e PI14) e *Ara macao* (MNA 001); espécies apresentando apenas o forame lateral, como *Cairina moschata* (AZ 763), *Pipile jacutinga* (AZ 767 e MNA 7664), *Fregata magnificens* (MNA 1977), *Catharthes aura* (AZ 578 e AZ 580), *Milvago chimachima* (MNA 4305 e MNA 5086) e *Caracara plancus* (MNA 4902 e MNA 4589); espécies apresentando forames em ambas as posições, como *Sula leucogaster* (MNA 766), *Procellaria aequinoctialis* (MNA 8353), *Pterodroma* sp. (AZ 1196), *Asio clamator* (AZ 1190) e *Ara chloropterus* (AZ 762); e espécies que não apresentaram forames no centro vertebral, como os Paleognathae, *Rhea americana* (MNA 776) e *Tinamus solitarius* (AZ 136, AZ 138 e AZ 139) (Figura 17).

Forames pneumáticos laterais no arco neural não foram observados em cervicais médias, mas foram relativamente comuns em cervicais posteriores e cervico-dorsais, exceto nas espécies de Galliformes, Pelecaniformes, Strigiformes e Psittaciformes (Figura 17). Eles são presentes próximos às bases de pós-zigapófises e foram observados apenas entre a oitava cervical e segunda torácica, vértebras sem processos transversos laterais bem desenvolvidos. Uma variação de tamanho é observada entre diferentes táxons; por exemplo, em *Cathartes aura* os forames apresentam tamanhos bem reduzidos, e em *Procellaria aequinoctialis*, eles são consideravelmente maiores (Figura 17F e D, respectivamente).

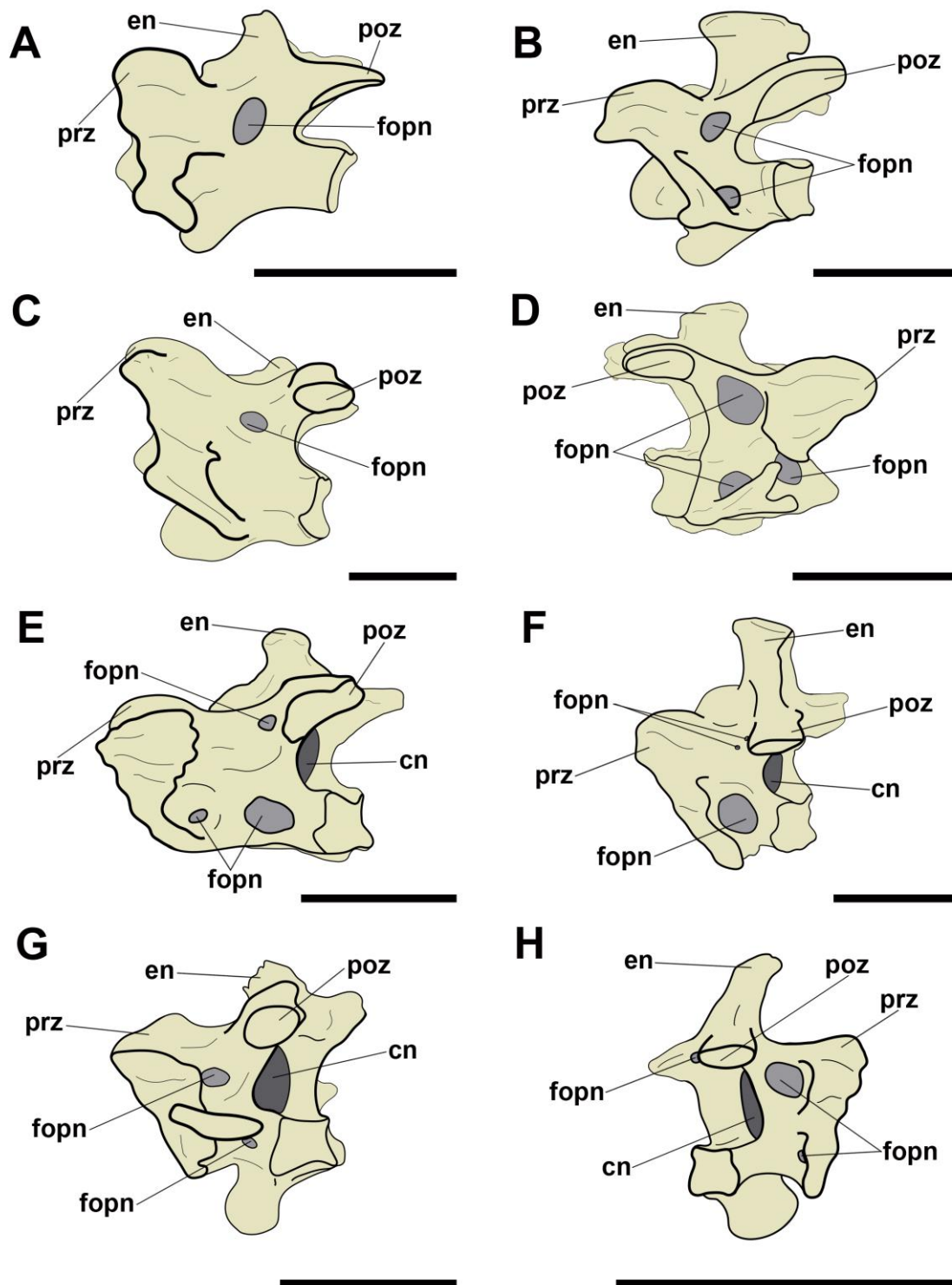


Figura 1713. Forames pneumáticos presentes na superfície lateral do arco neural e do centro de vértebras cervicais posteriores e cérvico-dorsais em aves. A, *Tinamus solitarius* (AZ 139) em vista lateral; B, *Cairina moschata* (AZ 763) em vista caudo-lateral; C, *Diomedea chlororhynchus* (MNA 1793) em vista lateral; D, *Procellaria aequinoctialis* (MNA 8553) em vista caudo-lateral; E, *Sula leucogaster* (MNA 7665) em vista caudo-lateral; F, *Cathartes aura* (AZ 578) em vista caudo-lateral; G, *Caracara plancus* (MNA 4902) em vista caudo-lateral; H, *Falco sparverius* (PI14) em vista caudo-lateral. Abreviações: cn, canal neural; en, espinho neural; fopn, forame pneumático; poz, pós-zigapófise; prz, pré-zigapófise. Escala: 1 cm.

Em Falconiformes, foram observados forames pneumáticos localizados na base do espinho neural de vértebras cervicais posteriores, com formato oval (Figura 18).

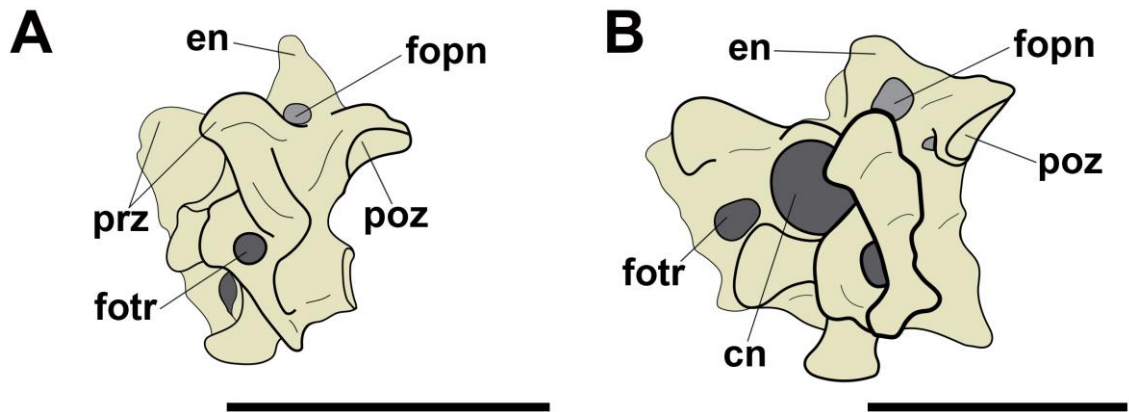


Figura 14. Forames pneumáticos localizados próximos à base do espinho neural de vértebras cervicais posteriores. A, *Milvago chimachima* (MNA 5086) em vista lateral; B, *Caracara plancus* (AZ 1297) em vista crânio-lateral. Abreviações: cn, canal neural; en, espinho neural; fopn, forame pneumático; fotr, forame transversarium; poz, pós-zigapófise; prz, pré-zigapófise. Escala: 1 cm.

4.2.3. Notário

Em todas as espécies em que o notário esteve presente observaram-se forames pneumáticos nas bases de processos transversos, posicionados tanto cranialmente como caudalmente, mas apenas nas bases, nunca se estendendo ao longo dos processos transversos (Figura 19). Tais forames não seguiram um padrão de quantidade ou forma. Nenhuma espécie analisada apresentou forames pneumáticos laterais no centro vertebral.

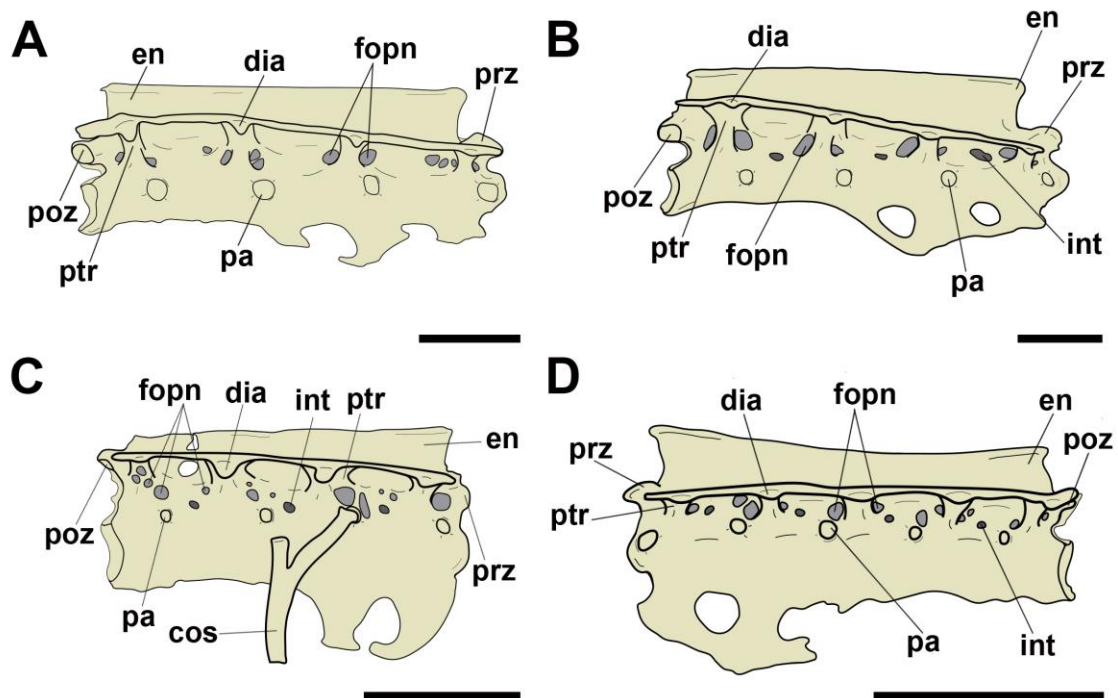


Figura 15. Forames pneumáticos localizados próximos as bases de processos transversos do notário de aves. A, *Penelope superciliaris* (MNA 2058) em vista lateral; B, *Pipile jacutinga* (MNA 7664) em vista lateral; C, *Milvago chimachima* (MNA 4305) em vista lateral; D, *Falco sparverius* (PI14) em vista lateral. Abreviações: cos, costela; dia, diapófise; en, espinho neural; fopn, forame pneumático; int, espaço intervertebral; pa, parapófise; poz, pós-zigapófise; prz, pré-zigapófise; ptr, processo transversos. Escala: 1 cm.

4.2.4. Vértébras torácicas livres

Em todas as espécies analisadas, foram observados forames pneumáticos nas bases dos processos transversos das vértebras torácicas livres, que variam em quantidade. Determinados clados possuem forames comparativamente maiores que outros, como Procellariiformes, Suliformes, Accipitriformes e Psittaciformes (Figura 20); no caso de *Fregata magnificens*, esta estrutura se estende até a extremidade da diapófise (Figura 20C). Em relação às posições destes forames, observa-se pelo menos um forame posicionado anteriormente e outro posteriormente às bases dos processos transversos de todas as espécies analisadas.

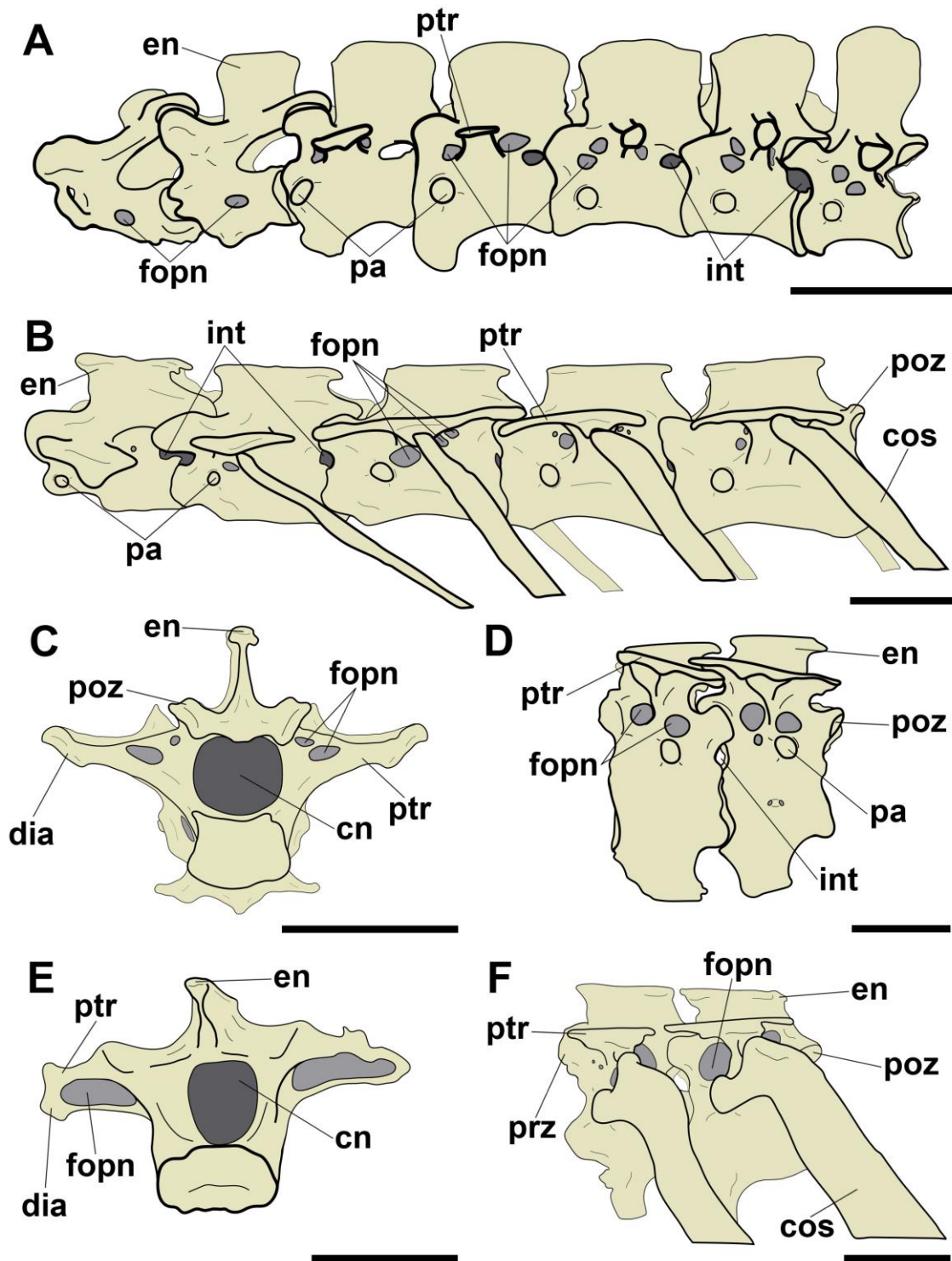


Figura 16. Forames pneumáticos localizados próximos às bases dos processos transversos de vértebras torácicas livres em aves. A, *Pipile jacutinga* (AZ 767) em vista lateral; B, *Ardea alba* (MNA 51321) em vista lateral; C, *Procellaria aequinoctialis* (MNA 8553) em vista caudal; D, *Cathartes aura* (AZ 578) em vista lateral; E, *Fregata magnificens* (MNA 1977) em vista cranial; F, *Ara chloropterus* (AZ 762) em vista lateral. Abreviações: cn, canal neural; cos, costela; dia, diapófise; en, espinho neural; fopn, forame pneumático; int, espaço intervertebral; pa, parapófise; poz, pós-zigapófise; prz, pré-zigapófise; ptr, processo transversos. Escala: 1 cm.

Forames pneumáticos laterais na porção medial do centro vertebral foram observados apenas em Neoaves, sendo comuns apenas em Procellariiformes (MNA 8553; MNA 1793), mas estando presentes também em Suliformes (*Sula leucogaster* - MNA 7665) e Psittaciformes (*Ara ararauna* - AZUSP 040) (Figura 21). Estes forames são ovais, assim como os forames em centros de vértebras cervicais, embora os tamanhos dos forames nas torácicas sejam maiores. Associados a eles, foram observados pequenos forames pneumáticos nos Suliformes e Procellariiformes analisados (ver Figura 21A, B e C).

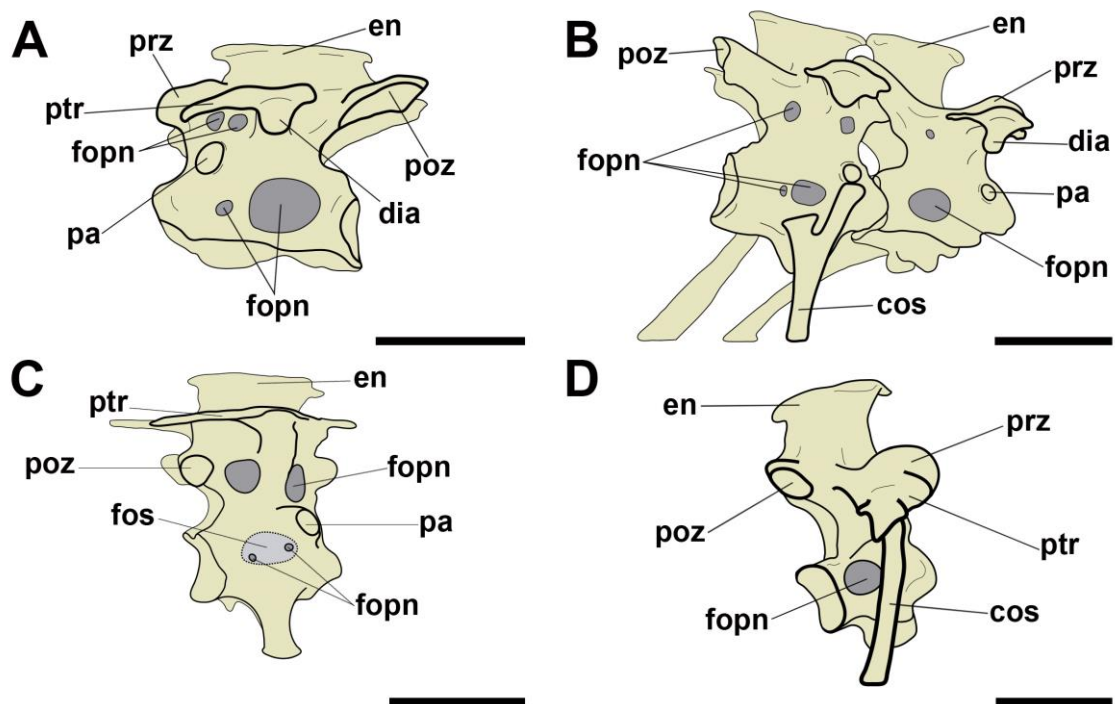


Figura 17. Forames pneumáticos na superfície lateral do centro de vértebras torácicas em aves. A, *Sula leucogaster* (MNA 7665) em vista lateral; B, *Diomedea chlororhynchus* (MNA 1793) em vista lateral; C, *Procellaria aequinoctialis* (MNA 8553) em vista lateral; D, *Ara ararauna* (AZUSP 040) em vista lateral. Abreviações: cos, costela; dia, diapófise; en, espinho neural; fopn, forame pneumático; fos, fossa; pa, parapófise; poz, pós-zigapófise; prz, pré-zigapófise; ptr, processo transversal. Escala: 1 cm.

Algumas espécies analisadas apresentaram também fossas lateralmente nos centros vertebrais e/ou expandindo-se ao longo dos processos transversos. Elas variaram em profundidade. No espécime AZ 1196 (*Pterodroma* sp.), são profundas, situam-se nas bases de processos transversos e na lateral dos centros sem qualquer associação com forames pneumáticos; já em MNA 009 (*Ara ararauna*) as fossas são mais rasas, presentes ao longo dos processos transversos e associadas a forames pneumáticos em seu interior (Figura 22); em MNA 8353 (*Procellaria aequinoctialis*) foram observadas

nas laterais do centro, e também apresentam pequenos forames pneumáticos ovais em seu interior (Figura 21C).

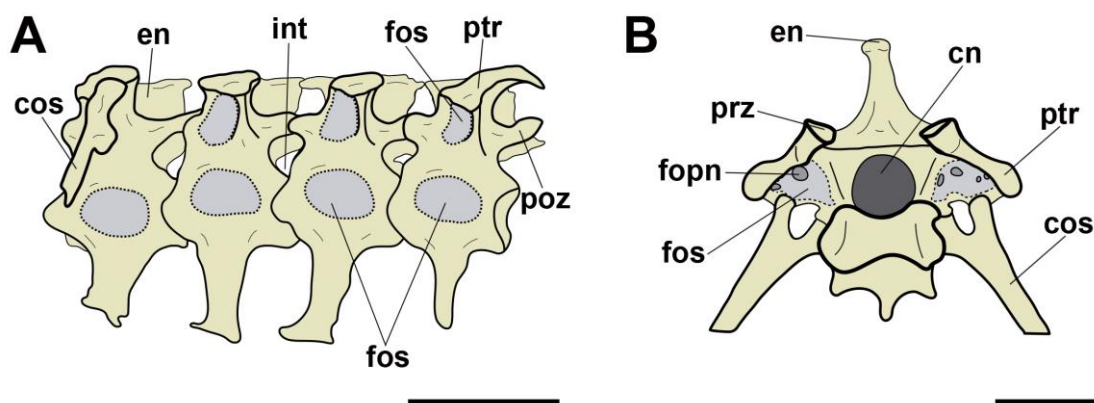


Figura 18. Fossas observadas na superfície de vértebras torácicas livres de aves. A, *Pterodroma* sp. (AZ 1196) em vista lateral; B, *Ara ararauna* (AZUSP 040) em vista cranial. Abreviações: cn, canal neural; cos, costela; en, espinho neural; fopn, forame pneumático; fos, fossa; int, espaço intervertebral; poz, pós-zigapófise; prz, pré-zigapófise; ptr, processo transversal. Escala: 1cm.

Tabela 2. As posições dos forames pneumáticos mais relevantes observados em vértebras de aves sendo destacadas nas respectivas espécies em que os forames foram encontrados. +, corresponde a presença do forame; -, corresponde a ausência do forame,. Forames pneumáticos restritos a apenas um clado foram excluídos desta tabela. Abreviações: fopn, forame pneumático.

Espécie/fopn	Crânio-lateral no centro em cervicais médias	Adjacente ao canal neural em cervicais médias	Lateral do arco neural em cervicais posteriores e cérvico-dorsais	Lateral do centro em cervicais posteriores e cérvico-dorsais	Base de processos transversos em torácicas livres	Lateral do centro de torácicas livres
<i>Rhea americana</i>	+	-	+	-	+	-
<i>Tynamus solitarius</i>	+	+	+	-	+	-
<i>Cairina moschata</i>	+	+	+	+	+	-
<i>Pipile jacutinga</i>	+	-	-	+	+	-
<i>Penelope superciliaris</i>	-	+	-	-	+	-
<i>Procellaria aequinoctialis</i>	+	-	+	+	+	+
<i>Diomedea chlororhynchus</i>	+	+	+	+	+	+

<i>Pterodroma</i> sp.	+	+	+	+	+	-
<i>Egretta caerulea</i>	+	-	-	-	+	-
<i>Ardea alba</i>	-	-	-	-	+	-
<i>Egretta thula</i>	+	-	-	-	+	-
<i>Phalacrocorax brasilianus</i>	-	-	-	-	+	-
<i>Fregata magnificens</i>	+	+	+	+	+	-
<i>Sula leucogaster</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Cathartes aura</i>	+	-	+	+	+	-
<i>Athene cunicularia</i>	+	+	-	-	+	-
<i>Megascops choliba</i>	+	-	-	-	+	-
<i>Glaucidium brasilianus</i>	+	-	+	+	+	-
<i>Asio clamator</i>	+	+	-	+	+	-
<i>Tyto furcata</i>	+	+	+	+	+	-
<i>Milvago chimachima</i>	+	+	+	+	+	-
<i>Caracara plancus</i>	+	+	+	+	+	-
<i>Falco sparverius</i>	+	+	+	+	+	-
<i>Ara macao</i>	+	+	-	+	+	-
<i>Ara ararauna</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Ara chloropterus</i>	+	+	-	+	+	-
<i>Amazona amazonica</i>	+	-	-	+	+	-

5. Discussão

Pterosauria e Neornithes apresentam evidências inequívocas da pneumatização vertebral. Dentre todas as espécies analisadas, apenas *Phalacrocorax brasilianus* não apresentou nenhuma evidência de pneumatização no esqueleto axial pós-craniano, o que pode estar relacionado ao seu hábito de forrageamento aquático, visto que ossos menos densos atrapalham a submersão (O'Connor, 2004), ou à presença de centros vertebrais extremamente compactos.

Variações nas estruturas pneumáticas presentes na superfície cortical das vértebras cervicais médias foram observadas entre Pterosauria e Neornithes. Os forames pneumáticos observados nas laterais dos centros de vértebras cervicais médias dos pterossauros analisados são considerados uma sinapomorfia para o clado Ornithocheiroidea (Kellner, 2003), embora este caráter ter sido perdido secundariamente em Azhdarchidae (Kellner, 2003) e já tenham sido vistos forames análogos aos mesmos em pterossauros não-Ornithocheiroidea, como *Dimorphodon macronyx* (Buckland, 1829) (NHMUK R1034; Butler et al. 2009), caracterizando uma convergência do caráter, as variações na quantidade destes forames pneumáticos aqui observadas são consistentes com o relatado na literatura (Buissonjé, 1980; Wellnhofer, 1991; Veldmeijer et al., 2009). Forames em posição crânio-lateral em cervicais médias foram observados em todos os clados analisados de Neornithes, o que sugere que seja um caráter sinapomórfico para o grupo. A ausência deste forame em algumas espécies provavelmente pode ser explicada como uma perda secundária considerando a filogenia recuperada em Yuri et al. (2013). Comparando os referidos forames pneumáticos laterais em pterossauros e aves, observamos que estes diferem em posição, dispostos mais cranialmente em aves, e em formato, exibindo morfologia oval em aves e alongada em pterossauros.

Forames pneumáticos na lateral do arco neural de cervicais médias foram descritos apenas em pterossauros não-Pterodactyloidea, como *Raeticodactylus filisurensis* Stecher, 2008 (BNM 14524; Butler et al. 2009), *Austriadraco dallavechiai* (Kellner, 2015) (BSP 1994 I 51; Butler et al. 2009) e *Sericipterus wucaiwansensis* Andres et al., 2010 (IVPP V14725; Andres et al. 2010). Dentre as aves, forames presentes em uma mesma posição foram observados apenas em Paleognathae, indicando uma origem convergente entre Pterosauria e Neornithes.

Os forames pneumáticos adjacentes ao canal neural das vértebras cervicais médias dos pterossauros não se restringem ao clado Dsungaripteroidea, sendo identificados no espécime IVPP V14725, holótipo da espécie *Sericipterus wucaiwansensis* (Andres et al., 2010). A presença de três forames adjacentes ao canal neural (dois lateralmente e um dorsalmente) observada nos tapejarídeos analisados, foi anteriormente descrita também nas famílias Azhdarchidae (Averianov, 2010) e Pteranodontidae (Bennett, 2001). Ao menos um forame adjacente foi encontrado em vista cranial e caudal nas vértebras cervicais médias de pterossauros, diferentemente do padrão observado em aves, sendo encontrados apenas em vista caudal. A posição em relação ao canal neural, quantidade e tamanho também variaram, pois em aves os forames localizam-se mais dorsalmente, organizando-se entre as pós-zigapófises, dispostos em pares, além de apresentar o tamanho bem reduzido quando comparados aos presentes em pterossauros.

Nas cervicais posteriores, há uma tendência à redução do tamanho e perda dos forames laterais localizados no centro em Pterosauria (Wellnhofer, 1991; Bennett, 2001; Bonde & Christiansen, 2003), embora o contrário tenha sido descrito em materiais atribuídos a *Azhdarcho lancicollis*, nos quais um forame pneumático foi reconhecido no espécime ZIN PH 137/44, uma oitava cervical, mas está ausente nos espécimes ZIN PH 131/44, ZIN PH 144/44, ZIN PH 147/44, ZIN PH 138/44, interpretados, respectivamente, como terceira, quarta, sexta e sétima vértebra cervicais (Averianov, 2010). Em contraste, em Aves não há redução do forame pneumático crânio-lateral, e, além disso, em Neognathae há a presença de um forame pneumático na porção mediana do centro das vértebras cervicais posteriores, que se assemelha em posição ao observado nas mesmas vértebras em pterossauros. Estes forames em aves exibiram uma forma oval, como os forames crânio-laterais, embora, o tamanho seja consideravelmente superior.

Forames pneumáticos na lateral do arco neural em cervicais posteriores são reduzidos ou ausentes em Pterosauria, mas foram comumente encontrados nos Paleognathae, Anseriformes, Suliformes, Procellariiformes e Falconiformes, sugerindo novamente que a pneumatização vertebral é convergente, e não homóloga, entre estes clados.

Algumas espécies atribuídas a pterossauros e aves aqui analisadas apresentaram o notário. A ausência de forames pneumáticos nesta estrutura observada neste estudo é concordante com a literatura, que até o momento, não apresenta relatos sobre a presença de forames pneumáticos lateralmente ou nas bases de processos transversos no notário de pterossauros. Condição provavelmente devido a esta região da coluna estar susceptível a maiores tensões por consequência do esforço exigido pelo voo do animal, as quais são minimizadas justamente pela presença do notário em espécies Dsungaripteoridea (Bennett, 2001; Kellner, 2003). No entanto, tal característica difere de aves, pois todos os notários observados em espécies deste clado apresentaram forames dispostos cranialmente e caudalmente nas bases dos processos transversos das vértebras que compõem a estrutura, inclusive em Falconiformes, aves adaptadas a suportar longos períodos de voo (Kerlinger, 1985).

Diferindo do que foi observado no notário, as vértebras dorsais livres de pterossauros apresentaram forames pneumáticos na margem de bases dos processos transversos, os quais também foram relatados, em Pteranodontoidea (Bennett, 2001; Veldmeijer et al., 2009) e Azhdarchoidea (Eck et al., 2011; Elgin & Hone, 2013), sendo similares em forma e quantidade nestes táxons. Estes forames pneumáticos foram semelhantes também aos observados Neornithes. A presença destes forames pneumáticos foi observada em praticamente todas as aves analisadas, e de acordo com a literatura, forames pneumáticos também são observados na base dos processos transversos de vértebras dorsais atribuídas a Neotheropoda não-avianos, como no espécime UA 8678, identificado como *Majungasaurus crenatissimus* (O'Connor & Claessens, 2005; O'Connor, 2006), sugerindo que o surgimento deste caráter provavelmente ocorreu em um ancestral dos Theropoda.

Apesar da ausência de forames pneumáticos na lateral do centro de vértebras dorsais livres dos pterossauros, estes foram anteriormente observados em não-Pterodactyloidea, como na terceira vértebra dorsal do holótipo de *Raeticodactylus filisurensis* (Butler et al., 2009), e nas cinco primeiras vértebras dorsais preservadas do espécime GSM 1546, identificado como *Dimorphodon macronyx* (Butler et al., 2009). Estes forames pneumáticos apresentam morfologia alongada e posição medial no centro vertebral, semelhantes ao observados em vértebras cervicais médias de pterossauros. Em contraste, os forames pneumáticos laterais de vértebras torácicas de Neoaves diferem de Pterosauria por apresentarem formato oval e dimensões maiores. Em

Procellariiformes e Suliformes, estes forames contaram ainda com a presença de pequenos forames pneumáticos associados, os quais não seguiram padrões evidentes, e possivelmente podem contribuir com um aumento da pneumatização na estrutura, servindo como uma via adicional para a entrada de ar. A ausência de qualquer característica pneumática no córtex do centro vertebral de Neornithes não-Neoaves sugere que os forames laterais no centro podem ser caracteres exclusivos para o clado.

A presença de fossas em pterossauros foi observada na literatura margeando as bases de processos transversos em vértebras dorsais em IVPP V14725, holótipo da espécie *Sericipterus wucaiwanensis*, as quais não têm qualquer conexão com cavidades internas (Andres et al., 2010), enquanto em *Rhamphorhynchus muensteri* (MGUH 1891.783) elas são associadas a forames pneumáticos (Bonde & Christiansen, 2003), como as observadas em bases de processos transversos de torácicas livres pertencentes a *Pterodroma* sp. (AZ 1196).

A presença de forame pneumático que possuem localizações incomuns em determinados clados, como os observados próximos ao espinho neural na cervical VIII em pterossauros Thalassodrominae e nas cervicais posteriores de Falconiformes, e a ausência de forames, como na lateral de cervicais posteriores em aves Ardeidae e na lateral de cervicais médias em Azhdarchidae anteriormente descrita na literatura, foram interpretadas como surgimentos ou a perdas de forames pneumáticos exclusivas de cada clado.

Considerando todos os forames pneumáticos presentes lateralmente ao longo da coluna, notamos que as aves demonstram um aumento do tamanho e/ou quantidade dos forames pneumáticos nas cervicais posteriores, quando estas são comparadas às suas próprias cervicais médias, ao contrário do que é observado em pterossauros. O'Connor (2006) reconhece essa condição para aves viventes e ainda assume o mesmo padrão para terópodes não-avianos, como *Majungasaurus*, *Spinostropheus*, *Allosaurus*, *Monolophosaurus* e *Sinraptor*; indicando que este padrão possivelmente esteja associado a um ancestral Theropoda. A evidente redução no tamanho em Strigiformes e Psittaciformes e um aumento de tamanho e quantidade em Procellariiformes, Suliformes e Falconiformes, sugerindo que provavelmente algum hábito de vida influencia no acréscimo ou diminuição da pneumatização nesta região da coluna, provavelmente tipos de estratégias de voo.

Um nítido aumento da quantidade e dimensões dos forames pneumáticos foi perceptível nas vértebras cervicais médias dos pterossauros Anhangueridae e Tapejaridae em relação às cervicais posteriores, cérvico-dorsais (ou notário) e dorsais livres. Este aumento também pode ser observado em comparação aos forames pneumáticos presentes em vértebras cervicais de espécies não-Pterodactyloidea e Archaeopterodactyloidea (Bonaparte, 1970; Howse, 1986; Bonde & Christiansen, 2003; Butler et al., 2009). A presença de forames pneumáticos maiores e em maior número possivelmente aumenta a pneumatização esquelética da estrutura, tal condição possivelmente é justificada devido às dimensões destas vértebras, notavelmente mais compridas em relação as mais caudais analisadas. No entanto, nenhum tipo de quantificação da pneumatização foi realizada para suportar esta hipótese.

Como os pterossauros Anhangueridae e Tapejaridae, as espécies pertencentes à Procellariiformes, Suliformes e Falconiformes também se destacaram por apresentarem um aumento significativo da quantidade e tamanho dos forames pneumáticos ao longo da coluna em relação às demais espécies de aves analisadas. Embora os Falconiformes possuam hábitos mais continentais, enquanto Procellariiformes e Suliformes estão associados a um ambiente marinho, tais espécies apresentam hábitos de voo muito similares adaptadas a uma estratégia de forrageamento, sendo especializadas em voos duradouros (Kerlinger, 1985; Prince et al., 1992; Anchundia et al., 2017), sugerindo que o provável aumento da pneumatização nestas espécies pode estar relacionada com este hábito.

Embora Procellariiformes, Suliformes e Falconiformes tenham apresentado um aumento de quantidade e tamanho dos forames pneumáticos como ocorrido em Anhangueridae e Tapejaridae, tal padrão ocorreu de modo análogo em aves, sendo observado em vértebras cervicais posteriores, cérvico-dorsais (ou notário) e torácicas livres, o contrário da condição apresentada pelos pterossauros analisados, dando suporte às hipóteses de homoplasia para pneumatização em ambos os clados.

6. Conclusão

A análise das evidências referentes à pneumatização presentes no córtex das vértebras cervicais e dorsais/torácicas de aves e pterossauros aponta uma convergência evolutiva entre ambos os clados, visto que os forames pneumáticos observados diferiram em posição, tamanho, forma e quantidade. As semelhanças observadas quanto

à posição, como nos forames pneumáticos exibidos em bases de processos transversos em ambos os clados, podem ser atribuídas à presença dos forames em locais que preservem a integridade física da vértebra (O'Connor, 2004).

Em ambos os clados foram observados presenças e ausências de forames pneumáticos em locais incomuns em determinadas ordens ou famílias, os quais foram interpretados como surgimentos e perdas exclusivos de cada grupo. Tais variações, bem como as diferenças na quantidade e tamanho dos forames associados a uma determinada região da coluna foram atribuídas aos diferentes portes corpóreos e/ou hábitos de vida de cada espécie (O'Connor, 2004).

Em especial, a grande semelhança no aumento da quantidade e dimensões de forames pneumáticos observados em espécies de Procellariiformes, Suliformes e Falconiformes quando comparados com as demais espécies de aves, sugere que alguma influência exercida pelos hábitos de vida das espécies possivelmente pode ter interferido no nível de pneumatização apresentado pelas vértebras, que provavelmente estaria relacionado às estratégias de voo, o qual se assemelha entre as espécies.

Referências Bibliográficas

- Anchundia, D.J., Anderson, J.F., Anderson, D.J. 2017. Overland flight by seabirds at Isla Isabela Galápagos. *Marine Ornithology* 45, 139–141.
- Andres, B., Clark, J., Xu, X. 2010. A new rhamphorhynchid pterosaur from the Upper Jurassic of Xinjiang, China, and the phylogenetic relationships of basal pterosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30 (1), 163–187.
- Averianov, A.O. 2010. The osteology of *Azhdarcho lancicollis* Nesso, 1984 (Pterosauria, Azhdarchidae) from the Late Cretaceous of Uzbekistan. *Proceedings of the Zoological Institute RAS* 314 (3), 264–317.
- Baumel, Julian J., Witmer, Lawrence M. 1993. Osteologia. Em: *Nomina anatomica avium* 2. Cambridge, p. 45–132.
- Bennett, S.C. 2001. The osteology and functional morphology of the Late Cretaceous pterosaur *Pteranodon*. *Paleontographica A* 260, 112 p.
- Bonaparte, J.L. 1970. Pterosaurio de la Formacion Lagarcito, provincial de San Luis, Argentina y su significado em la geologia regional (Pterodactylidae) *Acta Geologica Lilloana* 10, 207–226.
- Bonde, N., Christiansen, P. 2003. The detailed anatomy of *Rhamphorhynchus*: axial pneumaticity and its implications. *Geological Society of London: Special Publications* 217, 217–232.
- Buchmann, R., Rodrigues, T., Polegario, S., Kellner, A.W.A. 2017. New information on the postcranial skeleton of the Thalassodrominae (Pterosauria, Pterodactyloidea, Tapejaridae). *Historical Biology* 1, 1–11.
- Butler, R.J., Barrett, P.M., Gower, D.J. 2009. Postcranial skeletal pneumaticity and air-sacs in the earliest pterosaurs. *Biology Letters* 5, 557–560.
- Butler, R.J., Barrett, P.M., Gower, D.J. 2012. Reassessment of the evidence for postcranial skeletal pneumaticity in Triassic archosaurs, and the early evolution of the avian respiratory system. *PLoS One* 7, e34094.

- Claessens, L.P.A.M., O'Connor, P.M., Unwin, D.M. 2009. Respiratory evolution facilitated the origin of pterosaur flight and aerial gigantism. *PLoS ONE* 4, e4497.
- Crisp, E. 1857. On the presence or absence of air in the bones of birds. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 215–220.
- De Buissonjé, P.H. 1980. “*Santanadactylus brasiliensis* nov. gen., nov. sp., a long-necked, large pterosaur from the Aptian of Brasil”. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen B /Palaeontology* 83, 145–172.
- Eck, K., Elgin, R.A., Frey, E. 2011. On the osteology of *Tapejara wellnhoferi* Kellner 1989 and the first occurrence of a multiple specimen assemblage from the Santana Formation, Araripe Basin, NE-Brazil. *Swiss Journal of Palaeontology* 130, 277–296.
- Elgin, R.A., Hone, D.W.E. 2013. Pneumatization of an immature azhdarchoid pterosaur. *Cretaceous Research* 45, 16–24.
- Gower, D.J. 2001. Possible postcranial pneumaticity in the last common ancestor of birds and crocodylians: evidence from *Erythrosuchus* and other Mesozoic archosaurs. *Naturwissenschaften* 88, 119–122.
- Howse, S.C.B. 1986. On the cervical vertebrae of the Pterodactyloidea (Reptilia: Archosauria) *Zoological Journal of the Linnean Society* 88, 307–328.
- Kellner, A.W.A. 2003. Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group. *Geological Society of London: Special Publications* 217, 105–137.
- Kerlinger, P. 1985. Water-crossing behavior of raptors during migration. *The Wilson Bulletin* 97, 109–113.
- Müller, B. 1908. The air-sacs of the pigeon. *Smith Misc College* 50, 365–414.
- O'Connor, P.M. 2004. Pulmonary pneumaticity in the postcranial skeleton of extant Aves: a case study examining Anseriformes. *Journal of Morphology* 261, 141–161.

- O'Connor, P.M., Claessens, L.P.A.M. 2005. Basic avian pulmonary design and flowthrough ventilation in nonavian theropod dinosaurs. *Nature* 436, 253–256.
- O'Connor, P.M. 2006. Postcranial pneumaticity: an evaluation of soft-tissue influences on the postcranial skeleton and the reconstruction of pulmonary anatomy in archosaurs. *Journal of Morphology* 267, 1199–1226.
- Prince, P.A., Wood, A.G., Barton, T., Croxall, J.P. 1992. Satellite tracking of wandering albatrosses (*Diomedea exulans*) in South Atlantic. *Antarctic Science* 4, 31–36.
- Sayão, J.M., Kellner, A.W.A. 2006. Novo esqueleto parcial de pterossauro (Pterodactyloidea, Tapejaridae) from the Crato (Aptiano), Formação Santana, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Estudos Geológicos* 16, 16–40.
- Veldmeijer, A.J., Meijer, H.J.M., Signore, M. 2009. Description of pterosaurian (Pterodactyloidea: Anhangueridae, *Brasileodactylus*) remains from the Lower Cretaceous of Brazil. *Deinsea* 13, 9–40.
- Vila Nova, B.C., Sayão, J.M., Langer, M.C., Kellner, A.W.A. 2015. Comments on the cervical vertebrae of the Tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea) with description of new specimens *Historical Biology* 27, 770–780.
- Wellnhofer, P. 1991. Weitere Pterosaurierfunde aus der Santana-Formation (Apt) der Chapada do Araripe, Brasilien. *Palaentographica A* 215, 43–101.

Capítulo II

Análise da distribuição da pneumatização esquelética ao longo da série vertebral do pterossauro *Brasileodactylus* (Anhangueria, Pterosauria).

**Richard BUCHMANN^{1,2,3}; Gabriela SOBRAL^{4,5}; Leonardo dos Santos AVILLA^{1,2}
Johannes MÜLLER⁵; Oliver RAUHUT⁶; Taissa RODRIGUES³.**

¹Laboratório de Mastozoologia, Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil; ²Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Biodiversidade Neotropical), Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil; ³Laboratório de Paleontologia, Departamento de Ciências Biológicas, Centro de Ciências Humanas e Naturais, Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória, Brasil; ⁴ Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil; ⁵Museum für Naturkunde Berlin, Leibniz-Institut für Evolutions-und Biodiversitätsforschung, Berlin, Germany; ⁶Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München, Germany.

Resumo

A pneumatização esquelética pós-craniana atualmente é presente apenas em aves. No entanto, esta é observada inequivocamente em outros arcossauros extintos, como pterossauros. Pesquisas em relação à distribuição da pneumatização em arcossauros observados apenas em registro fossilífero tornaram-se cada vez mais frequentes, contudo a distribuição desta condição no esqueleto axial de pterossauros ainda permanece pouco estudada. Para esta análise, foram tomografadas uma sequência vertebral que correspondente da sexta cervical até a quarta dorsal da série preservada do espécime SNSB/BSPG 1991 I 27, identificado como *Brasileodactylus* sp. e pertencente à coleção Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, em Munique, Alemanha. As cavidades expostas nas camadas recuperadas foram posteriormente segmentadas e quantificadas para o cálculo da ASP (proporção do espaço aéreo) nos eixos e extremidades articulares do centro e arco neural de cada uma das vértebras. A pneumatização em todas as vértebras variou entre 67% e 72% do volume total ocupado pelo espaço aéreo. A região que apresentou maior ASP em todas as vértebras foi o eixo do arco neural, demonstrando uma nítida variação entre esta porção e as zigapófises. O mesmo padrão não se repetiu no centro vertebral, onde eixo, côndilo e cótilo

apresentaram valores muito similares, provavelmente devido à compactação da estrutura. A ASP obtida em vértebras de SNSB/BSPG 1991 I 27 foi geralmente maior do que a observada em vértebras pertencentes a dinossauros Sauropoda e em diáfises de ossos longos de aves viventes, considerando que para este último, se tratando do esqueleto apendicular, sabe-se que o aumento e redução da pneumatização variam rigorosamente de táxon para táxon, dependendo do tamanho e hábitos de vida do animal. As médias totais da pneumatização observadas nas vértebras de SNSB/BSPG 1991 I 27 foram menores do que as presentes no esqueleto apendicular de outros espécimes Pterodactyloidea. Contudo, séries vertebrais de outros espécimes do táxon em questão e outras espécies devem ser analisadas para inferências mais assertivas.

1. Introdução

Ossos pneumáticos são aqueles que possuem divertículos de ar em seu interior. Estes são facilmente diferenciados dos não-pneumáticos por apresentarem um córtex menos espesso, menor vascularização e forames pneumáticos em sua superfície, que são responsáveis pela entrada de ar via sacos aéreos (O'Connor, 2004). A pneumatização esquelética atualmente é restrita as aves (Crisp, 1857), embora sua presença também seja confirmada em animais extintos, como pterossauros e dinossauros não-avianos (O'Connor & Claessens, 2005; O'Connor, 2006; Wedel, 2006). O reconhecimento dessa condição sugere hipóteses sobre o surgimento deste caracter em arcossauros (Gower, 2001; Claessens et al., 2009; Butler et al., 2012).

Currey e Alexander (1985) analisando cortes de ossos longos de aves utilizaram a variável K para calcular a proporção do espaço aéreo, este cálculo se restringe a ossos tubulares. Com o objetivo de calcular também esta proporção em ossos de formas livres, como vértebras e epífises de ossos longos, Wedel (2005) sugeriu a variável da Proporção dos espaços aéreos (ASP). No referido estudo o autor demonstra a aplicação do método calculando tal proporção em vértebras de Sauropodomorpha.

Atualmente, o referido método foi aplicado nas tomografias em ossos longos de pterossauros, pois permite que novas medidas sejam realizadas ao longo das camadas virtuais sem que seja necessário danificar o material (Martin & Palmer, 2014). No entanto, ainda reconhece-se uma escassez na literatura em estudos envolvendo tomografias no esqueleto axial pós-craniano de pterossauros. Em Claessens et al. (2009) é relatado apenas a pneumatização em tomografia da sexta cervical do espécime AMNH

22555, atribuído a *Anhanguera* (Wellnhofer, 1985; Pinheiro & Rodrigues, 2017). Contudo, uma análise restrita a apenas uma vértebra impossibilita conclusões acerca da distribuição da pneumatização ao longo da coluna vertebral, bem como torna inviável qualquer tipo de inferência mais assertiva de um possível padrão para a pneumatização em diferentes pontos de uma mesma vértebra.

Aqui, realizamos a quantificação por meio de ASP em uma série vertebral tomografada atribuída a um pterossauro *Anhangueria*, objetivando observar a variação da pneumatização em regiões de uma só vértebra, bem como, sua distribuição ao longo de uma série vertebral.

2. Material e métodos

A análise das cavidades pneumáticas presentes internamente na série vertebral foi realizada em SNSB/BSPG 1991 I 27, proveniente da Bacia do Araripe, Formação Romualdo, de idade Aptiana/Albiana (Cretáceo Inferior), no Grupo Santana. Este espécime encontra-se tombado na coleção da Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, em Munique, Alemanha. O espécime em questão foi descrito por Veldmeijer et al. (2009) que o identificou como *Brasileodactylus* sp.. Os elementos consistem em um esqueleto incompleto, incluindo a sequência da sexta vértebra cervical até a décima vértebra dorsal (Veldmeijer et al., 2009). Consideramos a escolha deste espécime devido excelente preservação apresentada, sem sinais de mineralização, achatamento ou estufamento significantes, os quais possivelmente influenciariam os resultados desta análise.

A série vertebral utilizada para análise consistiu apenas da sexta cervical até a quarta vértebra dorsal (Figura 23), considerando que as evidências da pneumatização presente externamente na superfície cortical não são observadas nas vértebras dorsais mais caudais. As tomografias foram realizadas em um micro-tomógrafo de raios-x Nanotom, da linha Phoenix|x-ray da GE Healthcare, pertencente ao Museum für Naturkunde, em Berlim, na Alemanha. O software utilizado para a aquisição dos dados foi o datos|x – acquisition version 1.5.3.1 e o de reconstrução das imagens em um arquivo tridimensional foi o datos|x – reconstruction versão 1.5.0.22 - 64 bit. Posteriormente, as imagens foram exportadas em DICOM no software Volume Graphics, conversão necessária para a visualização das camadas dos arquivos. Por fim, utilizando o software ImageJ o equilíbrio de cinza das sequências de imagens de cada

vértebra foi trabalhada para que pudéssemos observar as cavidades pneumáticas no espaço medular vertebral. Os valores estipulados para o equilíbrio de cinza foram semelhantes em cada camada das sequências de imagens.

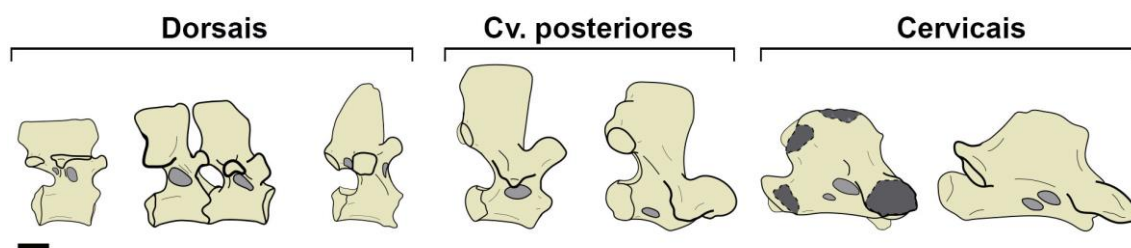


Figura 23. Sequência vertebral tomografada pertencente ao espécime SNSB/BSPG 1991 I 27. Escala: 1 cm.

Para a comparação do volume das cavidades internas apresentadas em cada vértebra utilizamos o índice da proporção de espaços aéreos (ASP), proposto por Wedel (2005). Este índice é calculado através da proporção do espaço aéreo sobre a área total do plano transversal do corte analisado. Os resultados variam entre 0 e 1, sendo os valores mínimo e máximo respectivamente, em que quanto maior o valor, mais pneumatizado é o osso (Wedel, 2005). Considerando que os valores são obtidos em um corte transversal de um ponto, este pode não ser representativo para o restante da estrutura, sendo pertinente que a medida seja realizada em mais de uma região relevante (Wedel, 2005). Portanto, foram escolhidos pontos que melhor representassem a análise, sendo eles, no eixo vertebral, tanto do centro como arco neural, e nas extremidades articulares do centro, cortes do cótilo e côndilo, e do arco neural, cortes nas pré-zigapófises e pós-zigapófises, de cada vértebra (Figura 24). Quando algum desses pontos esteve totalmente ausente ou parcialmente danificado, a medida não foi realizada.

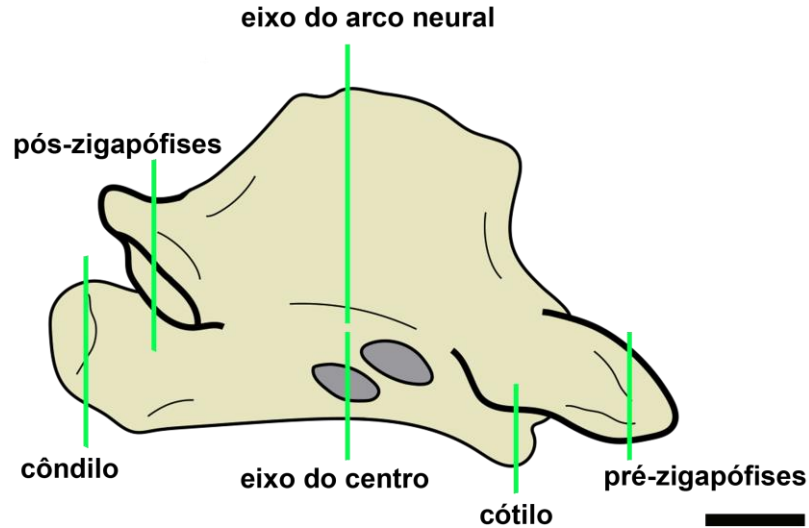


Figura 24. Pontos escolhidos para as análises da ASP ao longo da estrutura vertebral indicados pela cor verde. Escala: 1 cm.

Para a quantificação das cavidades intertrabeculares e da área total dos planos transversais nos cortes das vértebras foi necessário a segmentação das mesmas em um software de edição de imagens, utilizamos aqui o Photoshop CS6 para demarcar tais regiões (Figura 25). Posteriormente, os valores de cada área foram obtidos através da ferramenta de medidas pertencente ao ImageJ (<https://imagej.nih.gov/ij/>), um software de acesso livre, onde a quantificação foi feita por pixels, reconhecendo as áreas demarcadas pela diferença da coloração. Finalmente, os valores atribuídos às áreas segmentadas foram utilizados para o cálculo final da ASP em regiões que consideramos representativas ao longo da estrutura de cada vértebra. A ASP obtida em cada ponto ainda foi utilizada para realização de médias da pneumatização encontradas apenas no arco neural e centro e em toda a estrutura vertebral.

Os valores de ASP obtidos aqui para as vértebras de SNSB/BSPG 1991 I 27 foram comparados com resultados da mesma variável encontrados para vértebras de Sauropodomorpha e esqueleto apendicular de Pterosauria e Neornithes (neste último, a ASP foi reconhecida pela conversão a partir dos valores de K) descritos na literatura.

Os valores do nível de pneumatização atribuídos ao esqueleto apendicular de Neornithes encontrados por Currey & Alexander (1985) e Cubo & Casinos (2000) utilizados para comparação neste estudo foram obtidos através de K . Tal coeficiente corresponde ao diâmetro medido do córtex interno do osso sobre o diâmetro medido da superfície externa, sendo que K^2 é equivalente a ASP. Para confrontar os dados obtidos

por Currey & Alexander (1985) e Cubo & Casinos (2000) e os observados no presente estudo foi necessário à conversão dos valores encontrados através de K para ASP.

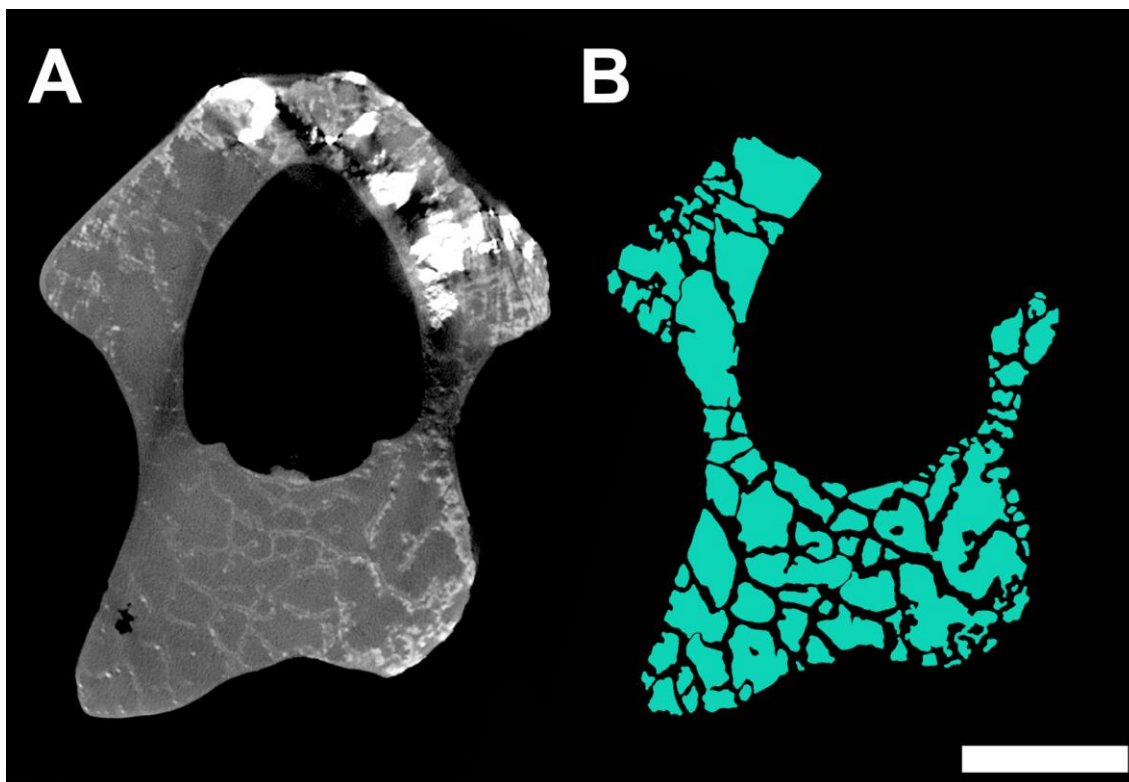


Figura 19. Corte transversal na altura da região do côndilo da sétima vértebra cervical de SNSB/BSPG 1991 I 27. A, imagem adquirida pela tomografia computadorizada. B, cavidades segmentadas após a edição de imagem. Escala: 1 cm.

3. Resultados

Os valores obtidos pelos cálculos da ASP nos planos transversais em cada região da vértebra, bem como as médias referentes à pneumatização presente nas articulações cótilo-côndilo e zigapófises e na estrutura do centro, arco neural e total das vértebras são dados nas Tabelas 3 e 4. Observando a média obtida pela ASP de todos os cortes analisados de cada vértebra, notou-se que vértebras cervicais apresentaram valores sempre iguais ou superiores a 70% do volume preenchido por ar, enquanto as dorsais obtiveram valores inferiores a este, com exceção da média da ASP apresentada pela terceira dorsal, demonstrando que a pneumatização seja menor nesta região da coluna. No entanto, tais valores não variaram significativamente ao longo da série, apresentando constantes entre 67% e 72% de média total.

Tabela 3. Valores obtidos pela ASP calculada nos eixos e extremidades do arco neural e centro das oito vértebras mais craniais preservadas pertencentes a SNSB/BSPG 1991 I 27. Abreviações: An, eio do arco neural; Cen, eio do centro; Con, côndilo; Cot, cótilo; Pozd, pós-

zigapófise direita; Poze, pós-zigapófise esquerda; Przd, pré-zigapófise direita; Prze, pré-zigapófise esquerda.

Vértebra/Região	Cot	Cen	Con	Przd	Prze	An	Pozd	Poze
Cervical VI	0,73	0,71	0,75	0,65	0,68	0,78	-	0,74
Cervical VII	0,71	0,73	0,60	0,69	-	0,79	-	-
Cervical VIII	0,70	0,69	0,57	0,74	0,76	0,80	0,73	0,80
Cervical IX	0,56	0,73	0,70	0,62	0,80	0,84	0,72	0,69
Dorsal I	0,64	0,73	0,60	0,73	0,67	0,81	0,62	0,67
Dorsal II	0,70	0,63	0,57	0,69	0,75	0,77	0,69	0,66
Dorsal III	0,67	0,64	0,68	0,65	0,69	0,82	0,79	0,75
Dorsal IV	0,56	0,64	0,53	0,75	0,73	0,82	0,67	0,72

Tabela 4. Médias obtidas pelos valores das ASP calculados nas extremidades articulares do arco neural e centro, ao longo da estrutura do arco neural e centro e da área total das oito vértebras mais craniais preservadas pertencentes à SNSB/BSPG 1991 I 27.

Vértebra/Região	Média da ASP no cótilo e cõndilo	Média da ASP nas zigapófises	Média total do centro	Média do total arco neural	Média total da vértebra
Cervical VI	0,74	0,69	0,73	0,69	0,72
Cervical VII	0,65	0,69	0,68	0,74	0,70
Cervical VIII	0,63	0,75	0,65	0,76	0,72
Cervical IX	0,63	0,70	0,66	0,73	0,70
Dorsal I	0,62	0,67	0,65	0,70	0,68
Dorsal II	0,63	0,69	0,63	0,71	0,68
Dorsal III	0,67	0,72	0,66	0,74	0,71
Dorsal IV	0,54	0,71	0,57	0,73	0,67

Quando se analisa apenas a ASP obtida na região do centro vertebral, reconhece-se que o centro de cervicais médias são mais pneumatizados quando comparados com os presentes em cervicais posteriores e dorsais, possuindo média superior a 68% de ASP, enquanto a ASP encontrada no centro das demais vértebras variam entre 66% e 63%, exceto pelo valor obtido para a última dorsal analisada, a qual apresentou um valor ainda menor, com 57% de ASP (ver Tabela 4).

Considerando a ASP encontrada em diferentes regiões analisadas em uma mesma vértebra, notamos que o eixo do arco neural comumente apresentou ASP maiores que as zigapófises, estabelecendo uma nítida variação da pneumatização do eixo para as extremidades. Em relação ao eixo do arco neural deve-se ressaltar ainda que este normalmente foi a região mais pneumatizada da vértebra.

O padrão de variação eixo-extremidades presente no arco neural foi menos comum no centro vertebral, onde foi observado apenas em quatro (sétima cervical, nona cervical, primeira dorsal e quarta dorsal) das oito vértebras analisadas. A oitava cervical e segunda dorsal ainda apresentaram uma variação ao longo de uma extremidade para a outra do centro, com um aumento gradual da pneumatização no sentido côndilo-cótilo. No entanto, apesar da presença de um aumento da pneumatização em determinadas regiões do centro notou-se que os valores de ASP não variaram significativamente ao longo do centro como variam no arco neural. Percebe-se ainda que ao contrário do que se observa no arco neural, o eixo do centro não atinge mais de 80% do seu volume ocupado pelo espaço aéreo, com a maior ASP encontrada correspondente a 73% da área total observada na sétima e nona cervicais e primeira dorsal.

Ainda observando apenas a ASP obtida em uma mesma vértebra, notou-se que comumente há um volume aéreo maior nas articulações vertebrais do arco neural do que naquelas do centro vertebral (ver Tabelas 4), com médias variando entre 67% a 75% nas zigapófises e 54% a 74% no cótilo e côndilo (Figura 26). A sexta cervical foi a única vértebra que apresentou as articulações do centro com maior invasão do espaço aéreo em seu interior do que as zigapófises, com 74% do volume total ocupado pelas cavidades.

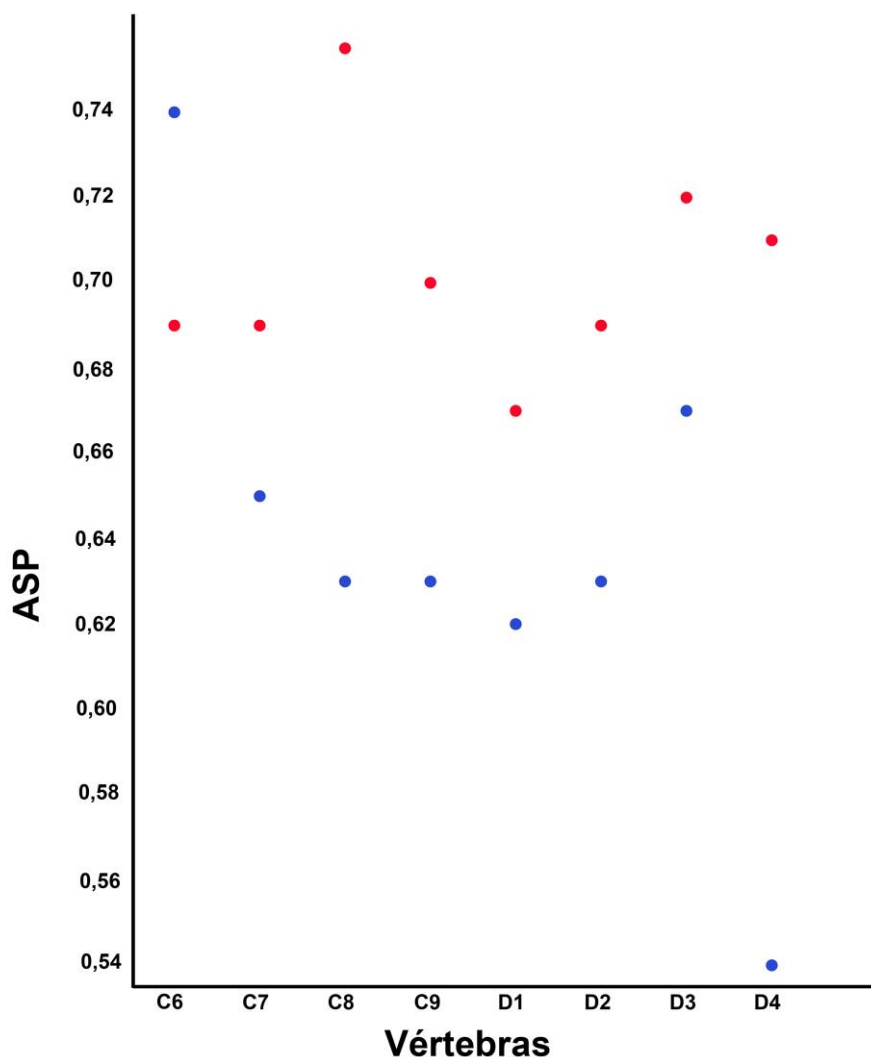


Figura 26. Gráfico destacando a média da ASP apresentada no cótilo e côneo, em azul, e nas zigapófises, em vermelho, de cada vértebra analisada pertencente à SNSB/BSPG 1991 I 27. As médias da pneumatização observada nas articulações do cótilo-côneo e zigapófises são observadas na Tabela 4.

4. Discussão

4.1. Pneumatização em diferentes regiões da vértebra

Apesar de vértebras apresentarem comprimento extremamente reduzido comparado aos ossos dos membros do animal, a pneumatização em um mesmo osso variou entre regiões mais próximas as extremidades e o eixo do arco neural, como também observado em ossos longos de pterossauros (Martin & Palmer, 2014). Tal condição justifica a importância da análise do ASP em pelo menos mais de um corte da estrutura, mesmo quando esta não apresenta comprimentos elevados.

A diminuição da pneumatização do centro em relação ao arco neural pode estar relacionada com a estrutura vertebral, o qual exibe uma compactação no volume e que

provavelmente influencia no tamanho das cavidades nesta região (Figura 27). Assim, considerando que o centro é uma região comprimida lateralmente e dorso-ventralmente (Baumel & Witmer, 1993), devido à resistência a tensões de compressão exercidas durante a flexão da coluna e minimamente durante a posição natural do animal (Zusi, 1962). Contudo, embora o eixo do arco neural tenha apresentado maior pneumatização em toda a série vertebral de SNSB/BSPG 1991 I 27, nenhum forame pneumático lateral ou adjacente ao canal neural é observado no córtex ósseo do arco neural em vértebras cervicais médias, estando dispostos apenas na lateral do centro (Veldmeijer et al., 2009), diferindo de outros Anhangueria em que a presença de forames adjacentes ao canal neural já foi anteriormente descrita na literatura (Wellnhofer, 1991; Kellner & Tomida, 2000). De acordo com os cortes do eixo vertebral analisado, cavidades internas próximas à superfície lateral do centro que se distribuem e aumentam em volume na região do pediciclo formando grandes cavidades na porção superior ao canal neural, condição que configura que a região mais pneumatizada da vértebra independe da presença do forame pneumático disposto externamente na mesma região (Figura 27A). No entanto, ao contrário do que se observa em vértebras cervicais médias, pequenos forames pneumáticos em vértebras cervicais posteriores e forames maiores a partir da primeira dorsal de SNSB/BSPG 1991 I 27 são observados em bases de processos transversos. Portanto, estes são localizados apenas no arco neural destas vértebras (Veldmeijer et al., 2009), sendo os únicos responsáveis pela passagem do ar distribuído ao longo da estrutura, até mesmo no centro vertebral, o qual é menos pneumatizado do que o arco neural. Porém, neste caso deve-se destacar que além da estrutura óssea do centro ser comprimida em relação ao arco neural, os centros de vértebras cervicais posteriores e dorsais ainda são mais compactos em relação aos presentes em cervicais médias, condição comumente descrita para espécies atribuídas a *Dsungaripteroidea* (Kellner & Tomida, 2000; Bennett, 2001; Averianov, 2010; Vila Nova et al., 2015). Conseqüentemente as cavidades apresentadas pelos centros destas vértebras possuem um volume ainda menor que os observados nos centros de vértebras cervicais médias (Figura 27B-D).

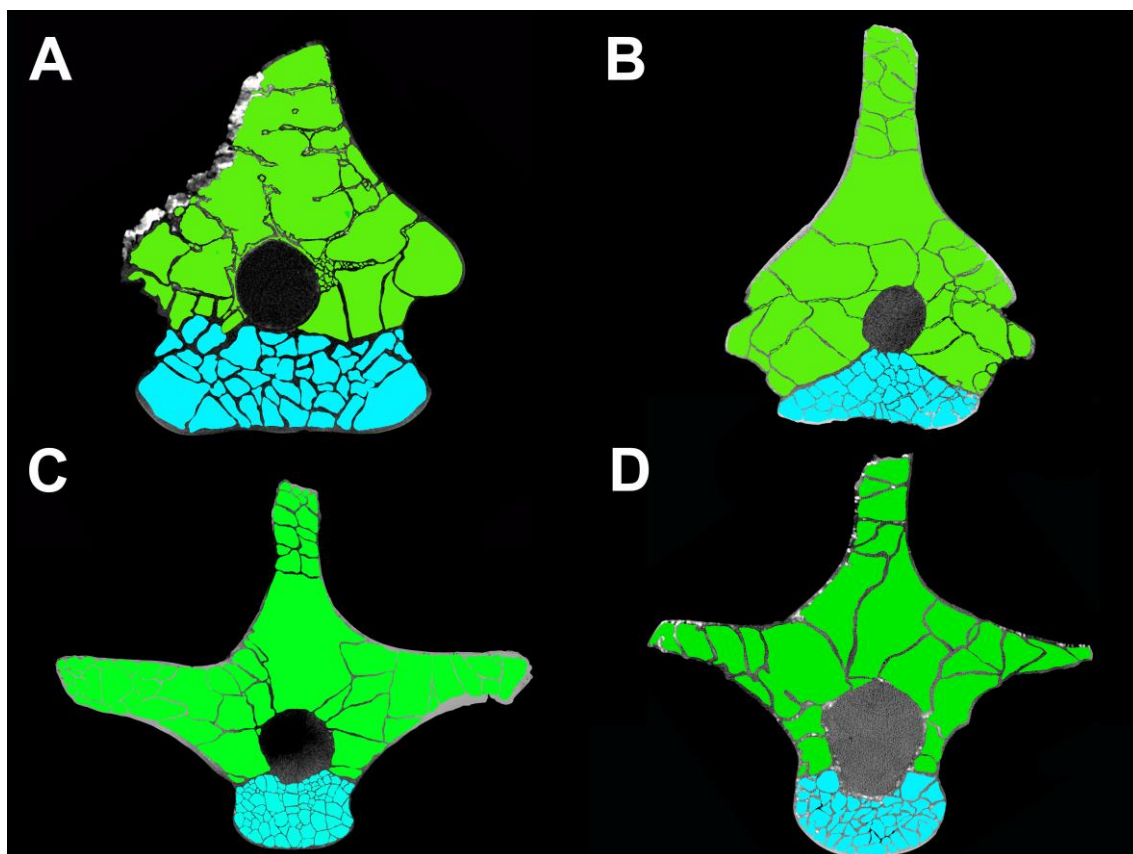


Figura 27. Cavidades destacadas no eixo do arco neural, em verde, e centro, em azul, de vértebras pertencentes a SNSB/BSPG 1991 I 27. A, sexta cervical; B, oitava cervical; C, primeira dorsal; D, segunda dorsal.

A variação observada entre a pneumatização exibida pelo eixo do arco neural e extremidades articulares era esperada pela necessidade do aumento do volume ósseo nas zigapófises, onde se supõe que há uma maior exigência no grau de resistência quando comparadas ao eixo (ver Martin & Palmer, 2014). As ASP constantes obtidas ao longo dos centros de todas as vértebras da sequência podem estar relacionadas à condição comprimida do centro. Tal estrutura apresenta-se achatada dorso-ventralmente e lateralmente no eixo, o que conseqüentemente comprime as extremidades nesta região, e expande crânio-caudalmente. Este cenário confere em um aumento do volume da área total das extremidades em relação ao eixo, sem exercer uma compressão nas cavidades desta região, a qual possui um aumento natural do volume ósseo, considerando que a articulação entre cótilo-côndilo confere em grande flexibilidade ao pescoço do animal, adaptação importante não só ao movimento quanto pela absorção de possíveis choques mecânicos (Humphries et al., 2007), fator que provavelmente limita altos níveis de pneumatização devido à resistência exigida. Contudo, com o aumento da espessura das trabéculas e do córtex nas regiões articulares possivelmente o espaço aéreo tenderia a

ser mais reduzido que o eixo comprimido, no entanto, as presenças de pequenas cavidades no interior das trabéculas sugerem que com o aumento da espessura das mesmas a invasão de ar esteve presente, culminando no aumento da pneumatização e tornando-a similar em relação ao eixo do centro (Figura 28), condição similar a trabéculas espessas presentes no arco neural, as quais também apresentaram formação de pequenas cavidades em seu interior (Figura 27A).

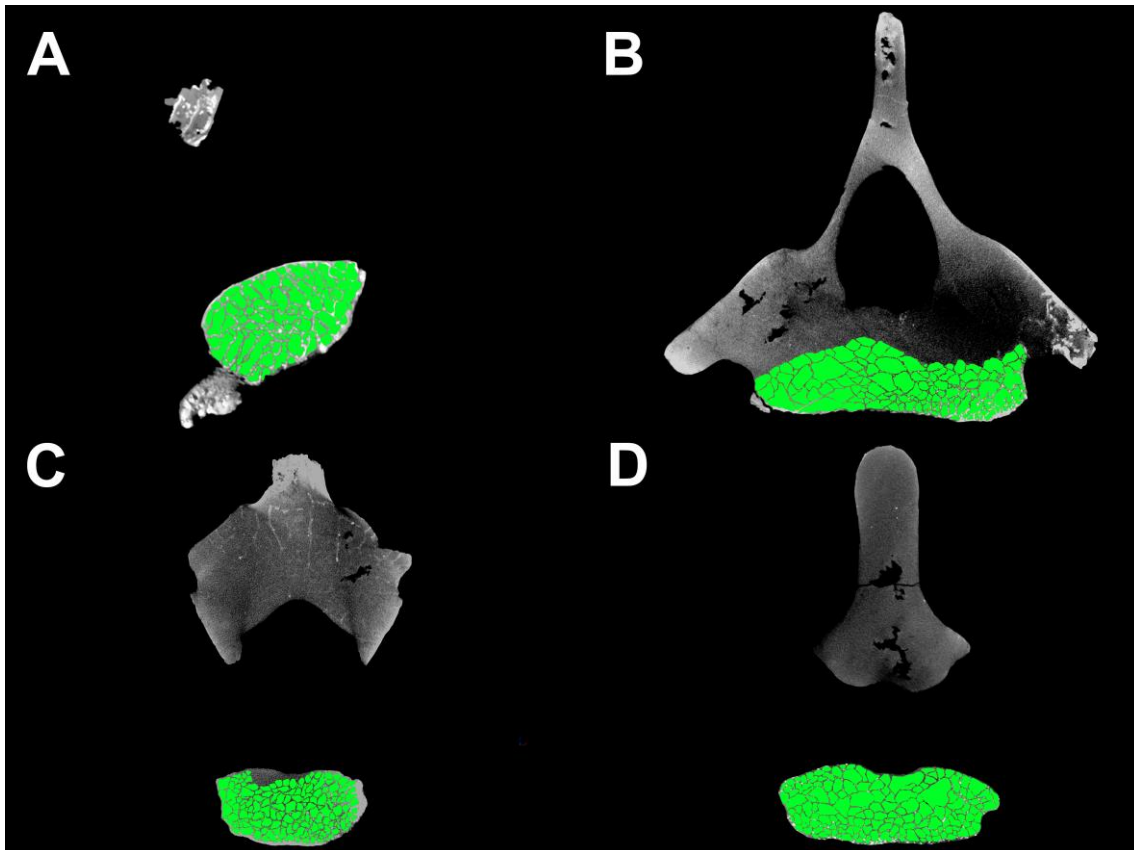


Figura 28. Cavidades destacadas em extremidades dos centros de vértebras pertencentes ao espécime SNSB/BSPG 1991 I 27. A, seção transversal do côndilo da sétima cervical; B, seção transversal do cótilo da oitava cervical; C, seção transversal do côndilo da oitava cervical; D, seção transversal do côndilo da nona cervical.

Os menores valores de ASP recuperados nas regiões articulares do centro quando comparados aos observados no arco neural provavelmente se devem a dois fatores, o primeiro, anteriormente mencionado, devido ao centro naturalmente exibir uma compressão maior ao longo da coluna em relação ao arco neural. O segundo pela necessidade da articulação côndilo-cótilo possuir um volume ósseo mais elevado comparada às zigapófises, pois a primeira possui um caráter que confere flexibilidade a série vertebral, culminando em maior exigência às torções causadas pela tensão sofrida nesta região da coluna (Zusi, 1962). A exceção para esse padrão estar presente

justamente na sexta vértebra cervical, a qual apresentou o cótilo e côndilo mais pneumatizado dentre todas as vértebras analisadas (ver Figura 26), sugere que a resistência exigida naturalmente nesta vértebra seja menor do que nas cervicais mais caudais, semelhante ao padrão das tensões sofridas nos segmentos do pescoço de aves, em que as vértebras do terceiro segmento, posição similar às ocupadas por cervicais posteriores e primeiras dorsais em pterossauros, sofrem maior tensão a compressão do centro vertebral do que vértebras pertencentes ao segundo segmento, as quais ocupam posições similares as cervicais médias (Boas, 1929; Zusi, 1962), contudo, para suportar tal hipótese em vértebras de pterossauros novas análises devem ser realizadas em cervicais médias mais craniais.

4.2 Comparação com a ASP descrita na literatura para esqueleto axial de outros táxons

Considerando apenas a média da ASP observada nos elementos do centro vertebral (cótilo, eixo e côndilo), notamos que ao menos as vértebras cervicais de pterossauros aparentemente são mais pneumatizadas do que as cervicais de Sauropoda. A comparação baseia-se em quatro espécimes identificados como *Apatosaurus* sp., *Brachiosaurus* sp., *Camarasaurus* sp. e *Sauroposeidon proteles*, em que o cálculo das três referidas medidas foi possível (Wedel, 2005), as quais, com exceção de *Sauroposeidon proteles*, não resultaram em um ASP superior com mais de 70% do volume ocupado por cavidades em nenhuma das regiões (ASP de Sauropoda são mostrados na Tabela 5). As médias da proporção encontradas a partir das três regiões do centro corroboram este cenário, em que nenhuma das vértebras atribuídas a Sauropoda atingiu 60% de ASP.

Tabela 5. ASP observada em três regiões distintas do centro vertebral calculada a partir de quatro espécimes atribuídas a Sauropodomorpha. Retirado de Wedel (2005).

Espécime	Vértebra	Região	ASP
OMNH 01094 (<i>Apatosaurus</i> sp.)	Cervical indet.	Cótilo	0,32
		Eixo do centro	0,52
		Côndilo	0,69
BYU 12866 (<i>Brachiosaurus</i> sp.)	Cervical indet.	Cótilo	0,39
		Eixo do centro	0,67
		Côndilo	0,73
OMNH 01313 (<i>Camarasaurus</i> sp.)	Cervical indet.	Cótilo	0,50
		Eixo do centro	0,52
		Côndilo	0,49
OMNH 53062 (<i>Sauroposeidon proteles</i>)	Sexta cervical	Eixo do centro	0,74
		Pré-zigapófise	0,89
		Pós-zigapófise	0,75

Contudo, destacando os valores obtidos para a sexta cervical de *Sauroposeidon proteles*, observamos que estes foram maiores do que qualquer vértebra do espécime aqui analisado. No entanto, comparando estes valores com a vértebra equivalente a observada em SNSB/BSPG 1991 I 27 notamos que estes não variaram significativamente, com exceção para a ASP apresentada pela pré-zigapófise, a qual se mostrou consideravelmente alta na sexta cervical do Sauropoda (ver Tabelas 3 e 5). Aparentemente as duas estruturas ainda se relacionam pela pouca variação da pneumatização entre eixo e articulações, caracterizada pela alta ASP apresentada nas extremidades em ambas.

A sétima cervical e as cervicais posteriores de SNSB/BSPG 1991 I 27 apresentaram ao menos uma extremidade com volume ósseo significativamente maior característica também observada nos espécimes BYU 12866 e OMNH 01094, identificados como *Brachiosaurus* sp. e *Apatosaurus* sp., respectivamente, contudo,

apesar da semelhança estrutural, os cortes dos cótilos destes espécimes revelam uma pneumatização extremamente baixa, não apresentando nem 40% de ASP (Wedel, 2005), diferindo das vértebras mencionadas de SNSB/BSPG 1991 I 27. Tais vértebras ainda diferem na distribuição da pneumatização ao longo da vértebra, ao contrário das cervicais do pterossauro que aparentemente não seguem nenhum padrão nítido para a pneumatização no centro vertebral. As cervicais de ambas as espécies de Sauropoda apresentaram o côndilo e o cótilo com maior e menor ASP, respectivamente, ao longo da estrutura, indicando que nestas espécies a pneumatização pode apresentar um crescimento gradual de uma extremidade a outra no centro (Wedel, 2005).

Contudo, o padrão mais observado, conferindo a maior pneumatização sendo presente no eixo vertebral, foi observado na cervical de OMNH 01313, atribuída ao gênero *Camarasaurus*, (ver Tabela 5), embora esta variação não tenha sido significativa (Wedel, 2005), como visto na terceira dorsal de SNSB/BSPG 1991 I 27 (ver Tabela 3).

4.3 Comparação com a ASP descrito na literatura para esqueleto apendicular de pterossauros e outros táxons

Apesar da pneumatização em ossos apendiculares em pterossauros não-Pterodactyloidea ser praticamente ou totalmente ausente, a média das ASP obtidas neste estudo em vértebras de um *Brasileodacylus* sp. foi comumente inferior às médias obtidas pela ASP apresentada em ossos longos de Pterodactyloidea analisados por Martin & Palmer (2014), as quais variaram entre 0,68 e 0,83 dentre os oito espécimes analisados (Tabela 6). Este cenário indica que a pneumatização poderia ter sido superior no esqueleto apendicular em Pterodactyloidea, condição esperada pela função de sustentação corpórea conferida ao esqueleto axial, embora, mais espécimes com esqueleto axial preservado tenham que ser analisados para suportar a hipótese.

Tabela 6. Média da ASP observada no esqueleto apendicular de oito espécimes Pterodactyloidea. Retirado de Martin & Palmer (2014).

Espécime	Osso	Mínimo-Máximo ASP	Média da ASP
NHMUK PV R3880 (Istiodactylidae indet.)	Falange do dígito IV indet.	0,71–0,77	0,74
NHMUK PV OR35228 (Anhangueria indet.)	Falange do dígito IV indet.	0,74–0,76	0,76
NHMUK PV OR39411 (Anhangueria indet.)	I Falange do dígito IV	0,68–0,88	0,77
NHMUK PV OR41637 (Anhangueria indet.)	I Falange do dígito IV	0,70–0,88	0,83
UP WP1 (Anhangueria indet.)	I Falange do dígito IV	0,77–0,87	0,81
UP WP2 (Anhangueria indet.)	II Falange do dígito IV	0,69–0,84	0,76
UP WP3 (Anhangueria indet.)	III Falange do dígito IV	0,59–0,76	0,68
USNM 11925 (<i>Bennettazhia oregonensis</i>)	Úmero	0,77–0,85	0,81

Ao contrário do que se observou nas vértebras de pterossauros, a pneumatização em um mesmo osso longo de pterossauros apresenta maior ASP nas epífises, a qual provavelmente se justifica pela presença das paredes extremamente finas das trabéculas, que são capazes de conferir a resistência necessária e ainda armazenar uma grande proporção de espaço aéreo (Martin & Palmer, 2014), como também foi comumente observado nas trabéculas presentes nos cortes atribuídos ao cótilo e côndilo de vértebras pertencentes à SNSB/BSPG 1991 I 27. A espessura do córtex também foi destacada em ossos longos, notou-se que nas epífises o córtex é consideravelmente menos espesso do que nas diáfises, condição que contribui para a diminuição do volume ósseo nas extremidades (Martin e Palmer, 2014), no entanto, tal variação não foi observada em uma mesma vértebra de *Brasileodactylus* sp..

Em Currey & Alexander (1985) e Cubo & Casinos (2000) os valores representando a pneumatização do corte transversal de ossos longos pertencentes a aves foram quantificados através de K , e posteriormente convertidos para ASP utilizando K^2 para esta comparação. Em ambos os trabalhos, os autores calcularam a proporção apenas nas diáfises, impossibilitando uma análise mais refinada quanto a uma possível variação ao longo do osso. Os valores mínimos do preenchimento aéreo dos cortes foram extremamente baixos, como de 11% e 21%, condição incomum para vértebras, porém frequentemente observado em ossos longos de alguns táxons que possuem a pneumatização reduzida no esqueleto apendicular, sendo comum em aves de tamanho reduzido ou que possuam um forrageamento aquático, onde a presença de ossos mais densos seria desvantajosa para o animal (O'Connor, 2004). A redução ou ausência da pneumatização também é observada nos ossos dos membros de pterossauros com envergadura inferior a 2,5m (O'Connor & Claessens, 2005). No entanto, ossos longos de aves não atingiram 80% do espaço ocupado por ar em nenhum dos cortes analisados, apresentando valor máximo de 76% em um fêmur observado (Currey & Alexander, 1985), valor inferior aos eixos do arco neural de todas as vértebras analisadas aqui, indicando que possivelmente a pneumatização na diáfise de ossos longos de aves apresenta nível comumente inferior ou semelhante ao que se observava no esqueleto axial pós-craniano de pterossauros, embora deva se considerar que a pneumatização no esqueleto apendicular apresente grande variação de táxon para táxon.

4.4 Variação da ASP o longo da coluna vertebral

Observando a ASP total de cada vértebra ao longo da coluna vertebral de SNSB/BSPG 1991 I 27 notamos que as cervicais são ligeiramente mais pneumatizadas que as dorsais, variando entre 72% e 70% da área total ocupada por ar, enquanto em dorsais observamos os valores variando entre 71% e 67%. No entanto, analisando apenas a ASP apresentada pelo arco neural de cada vértebra observamos valores variando acima de 70% do volume das estruturas ocupado por espaço aéreo, exceto pela cervical VII que apresentou 69%, que não justificam uma redução da pneumatização nas vértebras dorsais. Contudo, uma redução logarítmica do volume aéreo é observada na transição entre os centros de vértebras cervicais e dorsais, que possivelmente tenha sido o diferencial para que vértebras dorsais apresentassem a redução da pneumatização em comparação com as vértebras cervicais, visto que enquanto que a pneumatização esquelética nos centros vertebrais de dorsais reduziu, variando entre 66% e 57% do

nível de volume aéreo, nos centros de cervicais estes valores permaneceram entre 73% e 66%. Associando os valores de ASP com os dados estruturais de cada centro analisado, observamos que a medida que a pneumatização diminui ao longo da coluna, os centros de cada vértebra ficam também reduzem em comprimento, portanto, possivelmente a variação da pneumatização ao longo da série vertebral está atribuída a compactação do centro vertebral em dorsais, anatomicamente exigida para conferindo maior absorção das tensões ocasionadas pelo movimento de flexão da coluna (Zusi, 1962) (Figura 29).

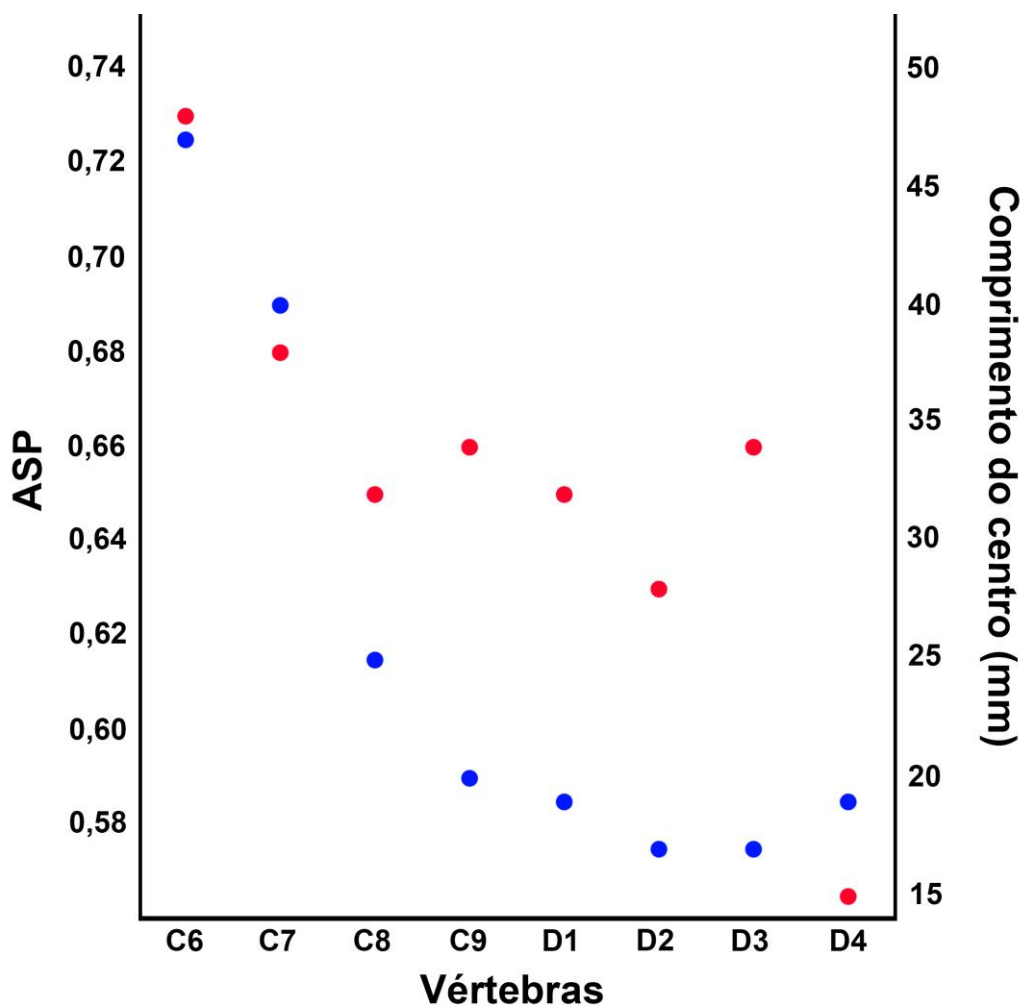


Figura 29. Gráfico confrontando os dados obtidos pela ASP, indicados no gráfico pelos pontos vermelhos, e o comprimento do centro, indicados no gráfico pelos pontos azuis, das oito vértebras tomografadas pertencentes ao espécime SNSB/BSPG 1991 I 27. Nota-se que as variáveis são diretamente proporcionais, exibindo uma redução logarítmica da pneumatização e do comprimento na zona de transição entre as vértebras cervicais e dorsais. A média dos valores para as ASP dos centros podem ser observadas na Tabela 2, enquanto as medidas exibidas do comprimento dos centros em milímetros foram retiradas de Veldmeijer et al. (2009).

Embora não deva se descartar que tal variação da pneumatização em vértebras dorsais está atrelada ao fato de que esta região da coluna está mais propensa a sofrer com a tração por consequência do esforço exigido pelo voo, o qual é minimizada em

espécies na maioria dos Dsungaripteoridea pela presença do notário (Bennett, 2001; Kellner, 2003), diferentemente de *Brasileodactylus* (Veldmeijer et al., 2009). A presença de uma estrutura menos óssea poderia conferir menor resistência para os centros das referidas vértebras.

5. Conclusão

Embora as médias das ASP reconhecidas para cada vértebra do espécime SNSB/BSPG 1991 I 27 tenham variado apenas entre 72 e 67%, com os maiores níveis atribuídos as cervicais médias reduzindo exponencialmente ao longo da coluna, variação provavelmente ocasionada devido à estrutura vertebral, que exibe uma compactação do centro em cervicais posteriores e dorsais em resposta às tensões de compressão sofridas por essas estruturas ao longo da coluna, refletindo no volume das cavidades internas.

Considerando a possível variação da pneumatização individualmente ao longo da vértebra, provavelmente em reflexo da condição de compactação anteriormente mencionada, no centro, não foram observados qualquer tipo de padrão para a variação, enquanto que no arco neural a pneumatização variou ao longo de cada vértebra, as quais apresentaram o maior nível de ASP no eixo e aumento do volume ósseo nas zigapófises.

As vértebras cervicais de SNSB/BSPG 1991 I 27 mostraram-se ser comumente mais pneumatizadas que as vértebras de dinossauros Sauropoda, exceto pela alta ASP demonstrada pela sexta cervical de *Sauroposeidon proteles*. Como em cervicais de *Brasileodactylus* sp., não foram vistos picos de pneumatização no eixo do centro em nenhuma vértebra dos Sauropoda observados, embora dois espécimes apresentem um aumento gradual da pneumatização no sentido cótilo-côndilo, não visto no pterossauro.

Todas as vértebras analisadas atribuídas *Brasileodactylus* sp. comumente exibem pneumatização maior do que as observadas nas diáfises de ossos longos de aves viventes, no entanto, sabe-se que a presença de ossos pneumáticos, principalmente no esqueleto apendicular, é variável de táxon para táxon, estando sujeita a redução ou aumento da mesma dependendo do tamanho ou hábitos de vida do animal.

Ossos apendiculares de Pterodactyloidea apresentam maior pneumatização em comparação as vértebras analisadas aqui, condição provavelmente atribuída a função do estrutural de sustentação do corpo que cabe ao esqueleto axial, embora mais análises em

séries vertebrais devam ser realizadas antes de qualquer inferência quanto a esta hipótese neste clado.

Referências Bibliográficas

- Averianov, A.O. 2010. The osteology of *Azhdarcho lancicollis* Nessov, 1984 (Pterosauria, Azhdarchidae) from the Late Cretaceous of Uzbekistan. Proceedings of the Zoological Institute RAS 314 (3), 264–317.
- Baumel, Julian J., Witmer, Lawrence M. 1993. Osteologia. Em: *Nomina anatomica avium 2*. Cambridge. 45–132.
- Bennett, S.C. 2001. The osteology and functional morphology of the Late Cretaceous pterosaur *Pteranodon*. Paleontographica A 260, 112 p.
- Boas, J.E.V. 1929. Biologisch-anatomische Studien über den Hals der Vögel. Kongl. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter, Naturvidensk. Math (Ser. 9) 1, 105–222.
- Butler, R.J., Barrett, P.M., Gower, D.J. 2012. Reassessment of the evidence for postcranial skeletal pneumaticity in Triassic archosaurs, and the early evolution of the avian respiratory system. PLoS One 7, e34094.
- Claessens, L.P.A.M., O'Connor, P.M., Unwin, D.M. 2009. Respiratory evolution facilitated the origin of pterosaur flight and aerial gigantism. PLoS ONE 4, e4497.
- Crisp, E. 1857. On the presence or absence of air in the bones of birds. Proceedings of the Zoological Society of London, 215–220.
- Cubo J., Casinos A. 2000. Incidence and mechanical significance of pneumatization in the long bones of birds. Zoological Journal of the Linnean Society 130, 499–510.
- Currey J.D., Alexander R. 1985. The thickness of the walls of tubular bones. Journal of Zoology 206, 453–468.
- Gower, D.J. 2001. Possible postcranial pneumaticity in the last common ancestor of birds and crocodylians: evidence from *Erythrosuchus* and other Mesozoic archosaurs. Naturwissenschaften 88, 119–122.

- Humphries, S., Bosner, R.H.C., Witton, M.P., Martill, D.M. 2007. Did pterosaurs feed by skimming? Physical modelling and anatomical evaluation of an unusual feeding method. *Plos Biology* 5, 1647–1655.
- Kellner, A.W.A. 2003. Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group. *Geological Society of London: Special Publications* 217, 105–137.
- Kellner, A.W.A., Tomida, Y. 2000. Description of a new species of Anhangueridae (Pterodactyloidea) with comments on the pterosaur fauna from the Santana Formation (Aptian-Albian), Northeastern Brazil. *National Science Museum, Monographs, Tokyo* 17, 1–135.
- Müller, B. 1908. The air-sacs of the pigeon. *Smith Misc College* 50, 365–414.
- O'Connor, P.M. 2004. Pulmonary pneumaticity in the postcranial skeleton of extant Aves: a case study examining Anseriformes. *Journal of Morphology* 261, 141–161.
- O'Connor, P.M., Claessens, L.P.A.M. 2005. Basic avian pulmonary design and flowthrough ventilation in nonavian theropod dinosaurs. *Nature* 436, 253–256.
- O'Connor, P.M. 2006. Postcranial pneumaticity: an evaluation of soft-tissue influences on the postcranial skeleton and the reconstruction of pulmonary anatomy in archosaurs. *Journal of Morphology* 267, 1199–1226.
- Veldmeijer, A.J., Meijer, H.J.M, Signore, M. 2009. Description of pterosaurian (Pterodactyloidea: Anhangueridae, *Brasileodactylus*) remains from the Lower Cretaceous of Brazil. *Deinsea* 13, 9–40.
- Vila Nova, B.C., Sayão, J.M., Langer, M.C., Kellner, A.W.A. 2015. Comments on the cervical vertebrae of the Tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea) with description of new specimens *Historical Biology* 27, 770–780.
- Wedel, M.J. 2005. Postcranial pneumaticity in sauropods and its implications for mass estimates. *Em: The sauropods: evolution and paleobiology*. Berkeley: University of California Press. 201–228.
- Wellnhofer, P. 1991. Weitere Pterosaurierfunde aus der Santana-Formation (Apt) der Chapada do Araripe, Brasilien. *Palaentographica A* 215, 43–101.

Zusi, R. L. 1962, Structural adaptations of the head and neck in the Black Skimmer, *Rhynchops nigra* Linnaeus. Publications of the Nuttall Ornithological Club 3, 1–153.

Conclusões Gerais

A grande variação observada entre os forames pneumáticos presentes no córtex das vértebras cervicais e dorsais/torácicas de pterossauros *Dsungaripteroidea* e *Neornithes* indicam surgimentos independentes deste caráter em ambos os clados, sugerindo uma convergência evolutiva. As pequenas semelhanças observadas quanto à posição de forames em dorsais/torácicas livres, possivelmente se justificam devido à presença dos forames em locais que preservem a integridade física da vértebra (O'Connor, 2004).

As ausências ou presença de forames pneumáticos em locais incomuns em vértebras de espécies de pterossauros e aves, são consistentes com a hipótese de que o surgimento ou não destes caracteres podem estar atribuídos aos diferentes portes corpóreos e/ou hábitos de vida de cada espécie (O'Connor, 2004).

Em especial, a grande semelhança no aumento da quantidade e dimensões de forames pneumáticos observados em espécies de *Procellariiformes*, *Suliformes* e *Falconiformes* quando comparados com as demais espécies, sugere que alguma influência exercida pelos hábitos de vida das espécies, possivelmente pode ter interferido no nível de pneumatização apresentado pelas vértebras, que provavelmente estaria relacionado às estratégias de voo, o qual se assemelha entre as espécies.

O espaço ocupado pelas cavidades pneumáticas corresponde a aproximadamente 70% do volume total de cada vértebra ao longo da coluna do pterossauro *Brasileodactylus*, apresentando os maiores valores em cervicais médias. Aparentemente a estrutura vertebral é o principal limitante da pneumatização em vértebras, a qual é reduzida em locais que provavelmente sejam estruturalmente mais frágeis ao movimento natural do animal. No entanto, na espécie analisada, a quantidade e tamanho dos forames pneumáticos presentes nas vértebras não apresentou muitas variações ao longo da série, similar aos volumes ocupados pelas cavidades pneumáticas (variando apenas entre 72% e 67%), impossibilitando inferências mais assertivas quanto ao potencial de que o aumento na quantidade e tamanho de forames pneumáticos indique um maior nível de pneumatização da estrutura.

As vértebras cervicais de *Brasileodactylus* mostraram-se ser comumente mais pneumatizadas que as vértebras *Sauropoda* e ossos apendiculares de aves viventes, sugerindo uma alta pneumatização para pterossauros em relação a outros clados.

No entanto, ossos apendiculares de Pterodactyloidea por sua vez apresentam maior pneumatização em comparação às vértebras analisadas aqui, indicando maior invasão aérea em ossos dos membros, contudo, para realização de inferências mais assertivas, mais espécimes apresentando séries vertebrais preservadas tenham que ser analisadas.

Referências Bibliográficas

- Anchundia, David J., Anderson, Jacob F., Anderson, David J. “Overland flight by seabirds at Isla Isabela Galápagos”. *Marine Ornithology* 45 (2017): 139–141.
- Andres, Brian, Clark James M., Xu, Xing. “A new rhamphorhynchid pterosaur from the Upper Jurassic of Xinjiang, China, and the phylogenetic relationships of basal pterosaurs”. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30 (2010): 163–187.
- Averianov, Alexander O. “The osteology of *Azhdarcho lancicollis* Nesso, 1984 (Pterosauria, Azhdarchidae) from the Late Cretaceous of Uzbekistan”. *Proceedings of the Zoological Institute RAS* 314 (2010): 264–317.
- Baron, Matthew G., Norman, David B., Barrett, Paul M. “A new hypothesis of dinosaur relationships and early dinosaur evolution”. *Nature* 543 (2017): 501–506.
- Baumel, Julian J., Witmer, Lawrence M. *Osteologia. Em: Nomina anatomica avium* 2. Cambridge, 1993. 45–132.
- Bennett, S. Christopher. “The osteology and functional morphology of the Late Cretaceous pterosaur *Pteranodon*”. *Paleontographica A* 260 (2001): 112 p.
- Boas, Johan Erik Vesti. “Biologisch-anatomische Studien über den Hals der Vögel. Kongl. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter, Naturvidensk”. *Math* 1 (1929): 105–222.
- Bonaparte, Jose. F. “Pterosaurio de la Formacion Lagarcito, provincial de San Luis, Argentina y su significado em la geologia regional (Pterodactylidae)”. *Acta Geologica Lilloana* 10 (1970): 207–226.
- Bonde, Niels, Christiansen, Per, 2003. “The detailed anatomy of *Rhamphorhynchus*: axial pneumaticity and its implications”. *Geological Society of London: Special Publications* 217, 217–232.
- Buchmann, Richard, Rodrigues, Taissa, Polegario, Sabrina, Kellner, Alexander W. Armin. “New information on the postcranial skeleton of the Thalassodrominae (Pterosauria, Pterodactyloidea, Tapejaridae)”. *Historical Biology* 1 (2017): 1–11.
- Butler, Richard J., Barrett, Paul M., Gower, David J. “Postcranial skeletal pneumaticity and air-sacs in the earliest pterosaurs”. *Biology Letters* 5 (2009): 557–560.

Butler, Richard J., Barrett, Paul M., Gower, David J. “Reassessment of the evidence for postcranial skeletal pneumaticity in Triassic archosaurs, and the early evolution of the avian respiratory system”. PLoS One 7 (2012): e34094.

Claessens, Leon P.A.M., O’Connor, Patrick M., Unwin, David M. “Respiratory evolution facilitated the origin of pterosaur flight and aerial gigantism”. PLoS ONE 4 (2009): e4497.

Crisp, Edward. “On the presence or absence of air in the bones of birds”. Proceedings of the Zoological Society of London (1857): 215–220.

Cubo, Jorge, Casinos, Adrià. “Incidence and mechanical significance of pneumatization in the long bones of birds”. Zoological Journal of the Linnean Society 130 (2000): 499–510.

Currey, John D., Alexander, Robert McNeil. “The thickness of the walls of tubular bones”. Journal of Zoology 206 (1985): 453–468.

De Buisonjé, Paul H. “*Santanadactylus brasiliensis* nov. gen., nov. sp., a long-necked, large pterosaur from the Aptian of Brasil”. Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen B /Palaeontology 83 (1980): 145–172.

Eck, Kristina, Elgin, Ross A., Frey, Eberhard. “On the osteology of *Tapejara wellnhoferi* Kellner 1989 and the first occurrence of a multiple specimen assemblage from the Santana Formation, Araripe Basin, NE-Brazil”. Swiss Journal of Palaeontology 130 (2011): 277–296.

Elgin, Ross A., Hone, David W. E. “Pneumatization of an immature azhdarchoid pterosaur”. Cretaceous Research 45 (2013): 16–24.

Farmer, Colleen G., Sanders, Kent. “Unidirectional airflow in the lungs of alligators”. Science 327 (2010): 338–340.

Gower, David J. “Possible postcranial pneumaticity in the last common ancestor of birds and crocodylians: evidence from *Erythrosuchus* and other Mesozoic archosaurs”. Naturwissenschaften 88 (2001): 119–122.

Howse, S. C. B. “On the cervical vertebrae of the Pterodactyloidea (Reptilia: Archosauria)”. Zoological Journal of the Linnean Society 88 (1986): 307–328.

- Humphries, Stuart, Bosner, Richard H. C., Witton, Mark P., Martill, David M. “Did pterosaurs feed by skimming? Physical modelling and anatomical evaluation of an unusual feeding method”. *Plos Biology* 5 (2007): 1647–1655.
- Kellner, Alexander W. Armin, Tomida, Yukimitsu. “Description of a new species of Anhangueridae (Pterodactyloidea) with comments on the pterosaur fauna from the Santana Formation (Aptian-Albian), Northeastern Brazil”. National Science Museum, Monographs, Tokyo 17 (2000): 1–135.
- Kellner, Alexander W. Armin. “Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group”. Geological Society of London: Special Publications 217 (2003): 105–137.
- Kerlinger, Paul. “Water-crossing behavior of raptors during migration”. *The Wilson Bulletin* 97 (1985): 109–113.
- King, Anthony S. “Structural and functional aspects of the avian lungs and air sacs”. *International Review of Experimental Zoology* 2 (1966): 171–267.
- King, Anthony S. *Apparatus Respiratorius. Em: Nomina anatomica avium 2*, Cambridge (1993). 257–300.
- Müller, B. “The air-sacs of the pigeon”. *Smith Misc College* 50 (1908): 365–414.
- Nesbitt, Sterling J. “The early evolution of archosaurs: relationships and the origins of major clades”. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 352 (2011): 1–292.
- O’Connor, Patrick M. “Pulmonary pneumaticity in the postcranial skeleton of extant Aves: a case study examining Anseriformes”. *Journal of Morphology* 261 (2004): 141–161.
- O’Connor, Patrick M., Claessens, Leon P. A. M. “Basic avian pulmonary design and flowthrough ventilation in nonavian theropod dinosaurs”. *Nature* 436 (2005): 253–256.
- O’Connor, Patrick M. “Postcranial pneumaticity: an evaluation of soft-tissue influences on the postcranial skeleton and the reconstruction of pulmonary anatomy in archosaurs”. *Journal of Morphology* 267 (2006): 1199–1226.

- O'Connor, Patrick M. "Evolution of archosaurian body plans: skeletal adaptations of an air-sac-based breathing apparatus in birds and other archosaurs". *Journal of Experimental Zoology* 311 (2009): 629–646.
- Pinheiro, Felipe L., Rodrigues, Taissa. 2017. "Anhanguera taxonomy revisited: is our understanding of Santana Group pterosaur diversity biased by poor biological and stratigraphic control?". *PeerJ* 5 (2017): e3285.
- Prince, P.A., Wood, A. G., Barton, T., Croxall, J. P. "Satellite tracking of wandering albatrosses (*Diomedea exulans*) in South Atlantic". *Antarctic Science* 4 (1992): 31–36.
- Sayão, Juliana Manso, Kellner, Alexander W. Armin. "Novo esqueleto parcial de pterossauro (Pterodactyloidea, Tapejaridae) from the Crato (Aptiano), Formação Santana, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil". *Estudos Geológicos* 16 (2006): 16–40.
- Schachner, Emma R., Cieri, Robert L., Butler, James P., Farmer, Colleen G. "Unidirectional pulmonary patterns in the savannah monitor lizard". *Nature* 506 (2014): 367–370.
- Veldmeijer, André J., Meijer, Hanneke J. M., Signore, Marco. "Description of pterosaurian (Pterodactyloidea: Anhangueridae, *Brasileodactylus*) remains from the Lower Cretaceous of Brazil". *Deinsea* 13 (2009): 9–40.
- Vila Nova, Bruno C., Sayão, Juliana Manso, Langer, Max C., Kellner, Alexander W. Armin. "Comments on the cervical vertebrae of the Tapejaridae (Pterosauria, Pterodactyloidea) with description of new specimens". *Historical Biology* 27 (2015): 770–780.
- Wedel, Mathew J. Postcranial pneumaticity in sauropods and its implications for mass estimates. Em: *The sauropods: evolution and paleobiology*. Berkeley: University of California Press. (2005). 201–228.
- Wedel, Mathew J. "Origin of postcranial skeletal pneumaticity in dinosaurs". *Integrative Zoology* 2 (2006): 80–85.
- Wellnhofer, Peter. "Neue pterosaurier aus der Santana-Formation (Apt) der Chapada do Araripe, Brasilien". *Palaeontographica Abt. A* 187 (1985): 105–182.
- Wellnhofer, Peter. "Weitere Pterosaurierfunde aus der Santana-Formation (Apt) der Chapada do Araripe, Brasilien". *Palaentographica A* 215 (1991): 43–101.

Yates, Adam M. “A new species of the primitive dinosaur *Thecodontosaurus* (Saurischia: Sauropodomorpha) and its implications for the systematics of early dinosaurs”. *Journal of Systematic Palaeontology* 1 (2003): 1–42.

Yuri, Tamaki, Kimball, Rebecca T., Harshman, John, Bowie, Rauri C. K., Braun, Michael J., Chojnowski, Jena L., Han, Kin-Lan, Hackett, Shannon J., Huddleston, Christopher J., Moore, William S., Reddy, Sushma, Sheldon, Frederick H., Steadman, David W., Witt, Christopher C., Braun, Edward L. “Parsimony and model-based analyses of indels in avian nuclear genes reveal congruent and incongruent phylogenetic signals”. *Biology* 2 (2013): 419–444.

Zusi, Richard L. “Structural adaptations of the head and neck in the Black Skimmer, *Rhynchops nigra* Linnaeus”. *Publications of the Nuttall Ornithological Club* 3 (1962): 1–153.