



# Paleodest

*Paleontologia em Destaque*, v. 37, n. 77, p. 70-85, 2022  
e-ISSN 1807-2550 – Sociedade Brasileira de Paleontologia

## DE GALHO EM GALHO – LAGERPETIDAE & A ORIGEM DOS PTEROSSAUROS

JOÃO LUCAS DA SILVA<sup>1\*</sup>   
FELIPE LIMA PINHEIRO<sup>2</sup>   
MATEUS ANILSON COSTA SANTOS<sup>1</sup>   
MAURÍCIO GARCIA<sup>3,4</sup> 

<sup>1</sup> Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Laboratório de Paleobiologia, Universidade Federal do Pampa, São Gabriel, Rua Aluizio Barros Macedo, s/n. BR 290 – km 423, CEP: 97300-970, Rio Grande do Sul, Brasil.

<sup>2</sup> Laboratório de Paleobiologia, Universidade Federal do Pampa, São Gabriel, Rua Aluizio Barros Macedo, s/n. BR 290 – km 423, CEP: 97300-970, Rio Grande do Sul, Brasil.

<sup>3</sup> Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, Universidade Federal de Santa Maria, Centro de Ciências Naturais e Exatas. Prédio 17, sala 1140-D, Cidade Universitária, Bairro Camobi, km 9, 97105-120, Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil.

<sup>4</sup> Centro de Apoio à Pesquisa Paleontológica da Quarta Colônia, Universidade Federal de Santa Maria, Rua Maximiliano Vizzotto, 598, 97230-000, Centro, São João do Polêsine, Rio Grande do Sul, Brasil.

[joalds.aluno@unipampa.edu.br](mailto:joalds.aluno@unipampa.edu.br), [felipepinheiro@unipampa.edu.br](mailto:felipepinheiro@unipampa.edu.br), [santosmac@outlook.com.br](mailto:santosmac@outlook.com.br), [mauriciosauero@gmail.com](mailto:mauriciosauero@gmail.com).

\*Autor correspondente: [joalds.aluno@unipampa.edu.br](mailto:joalds.aluno@unipampa.edu.br)

doi: 10.4072/paleodest.2022.37.77.04

Recebido em: 23 de maio de 2022  
Aceito em: 22 de novembro de 2022



Silva et al., 2022. *Paleontologia em Destaque*, v. 37, n. 77, p. 79, Figura 7.

# DE GALHO EM GALHO – LAGERPETIDAE & A ORIGEM DOS PTEROSSAUROS

JOÃO LUCAS DA SILVA<sup>1\*</sup> 

FELIPE LIMA PINHEIRO<sup>2</sup> 

MATEUS ANILSON COSTA SANTOS<sup>1</sup> 

MAURÍCIO GARCIA<sup>3,4</sup> 

<sup>1</sup> Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Laboratório de Paleobiologia, Universidade Federal do Pampa, São Gabriel, Rua Aluizio Barros Macedo, s/n. BR 290 – km 423, CEP: 97300-970, Rio Grande do Sul, Brasil.

<sup>2</sup> Laboratório de Paleobiologia, Universidade Federal do Pampa, São Gabriel, Rua Aluizio Barros Macedo, s/n. BR 290 – km 423, CEP: 97300-970, Rio Grande do Sul, Brasil.

<sup>3</sup> Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, Universidade Federal de Santa Maria, Centro de Ciências Naturais e Exatas. Prédio 17, sala 1140-D, Cidade Universitária, Bairro Camobi, km 9, 97105-120, Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil.

<sup>4</sup> Centro de Apoio à Pesquisa Paleontológica da Quarta Colônia, Universidade Federal de Santa Maria, Rua Maximiliano Vizzotto, 598, 97230-000, Centro, São João do Polêsine, Rio Grande do Sul, Brasil.

*joalds.aluno@unipampa.edu.br, felipepinheiro@unipampa.edu.br, santosmac@outlook.com.br, mauriciossauro@gmail.com*

\*Autor correspondente: *joalds.aluno@unipampa.edu.br*

## RESUMO

Pterossauros são répteis alados extintos com surgimento no Triássico e grande diversificação no Jurássico e no Cretáceo, sendo os primeiros vertebrados a desenvolver voo ativo. Visto que os primeiros pterossauros já apresentam padrões morfológicos típicos para o clado, há uma considerável lacuna entre os primeiros pterossauros preservados no registro fóssilífero e seus parentes mais próximos. Aqui, discutimos diferentes propostas filogenéticas apresentadas ao longo de décadas, sendo a Hipótese Dinosauromorpha–Pterosauromorpha a mais frequentemente recuperada. Porém, mesmo considerando essa hipótese, tal lacuna morfológica ainda persiste. Desta forma, discutimos como o conhecimento sobre os lagerpetídeos tem auxiliado na elucidação sobre a origem dos pterossauros, visto que trabalhos recentes indicam que o grupo estaria aninhado dentro de Pterosauromorpha. Lagerpetidae é um grupo de pequenos répteis encontrados no Triássico Superior da América do Norte, Brasil, Argentina e Madagascar, com os registros datados para o Carniano restritos até então para o hemisfério Sul, e com os primeiros registros para a América do Norte ocorrendo no Noriano. Descobertas recentes apontam para a presença de dentição insetívora dentro de Lagerpetidae, assim como o que ocorre em pterossauros triássicos. Desta forma, a insetivoria pode ser atribuída como um hábito alimentar ancestral em Pterosauromorpha. Esta dieta é dada como uma possível força motriz para a evolução do voo em Pterosauria.

**Palavras-chave:** Pterosauria, Lagerpetidae, Ornithodira, Triássico.

## ABSTRACT

**Leaping from branch to branch - Lagerpetidae and the origin of pterosaurs.** Pterosaurs are a group of extinct flying reptiles with emergence in the Triassic and great radiation in the Jurassic and Cretaceous, being the first vertebrates to develop active flight. Since the first pterosaurs already show morphologic patterns that are typical for the clade, there is a substantial gap between the first preserved pterosaurs in the fossil record and their closest relatives. Here, we discuss different phylogenetics proposals presented through decades, being the Dinosauromorpha–Pterosauromorpha Hypothesis the most usually recovered. Even considering this hypothesis, however, the morphological gap persists. Thus, we discuss how the knowledge about Lagerpetidae has helped to elucidate the origin of pterosaurs, since recent works indicates that the group would be nested inside the Pterosauromorpha. Lagerpetidae is a group of small reptiles found in the Upper Triassic of North America, Brazil, Argentina and Madagascar, with the Carnian record thus far restricted to the South hemisphere, and with the first records for North America being Norian in age. Recent discoveries point to the presence of insectivorous dentition among Lagerpetidae, as it happens in triassic pterosaurs. Thus, insectivory can be assigned as an ancestral diet in Pterosauromorpha. This diet is assigned as a possible driving force to the evolution of flight in Pterosauria.

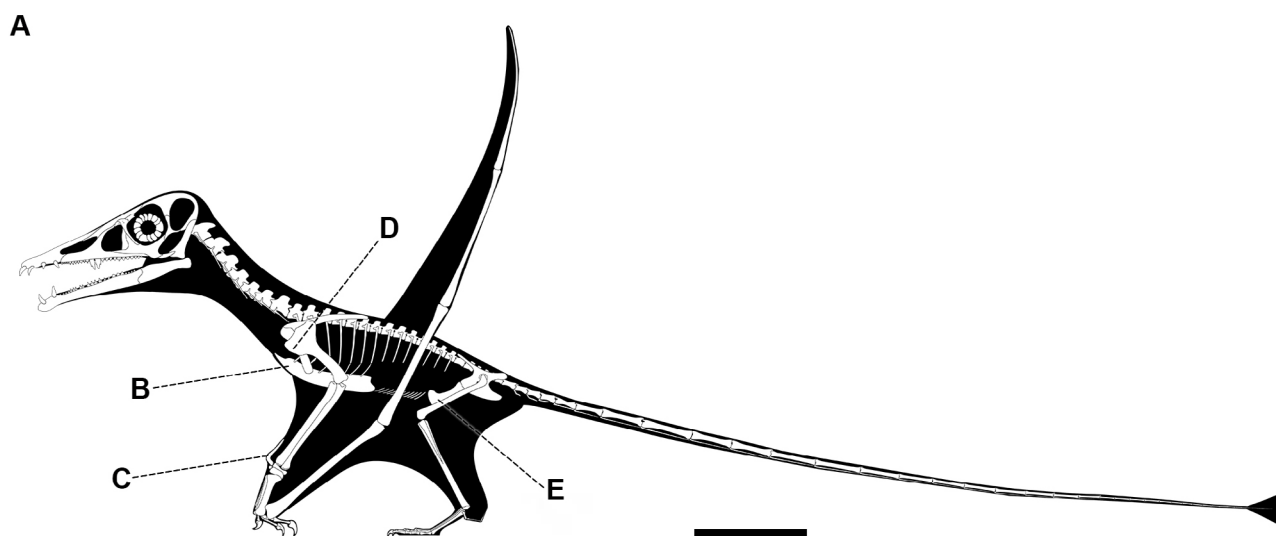
**Keywords:** Pterosauria, Lagerpetidae, Ornithodira, Triassic.

## INTRODUÇÃO

Os pterossauros foram répteis<sup>1</sup> alados que viveram durante a Era Mesozoica, sendo os primeiros vertebrados a desenvolver o voo ativo, dezenas de milhões de anos antes dos dinossauros avianos (Witton, 2013; Hone *et al.*, 2017). Os pterossauros mais antigos foram encontrados em depósitos do período Triássico Superior, datados entre 219 e 201,3 milhões de anos (Ezcurra *et al.*, 2020), como as espécies *Eudimorphodon ranzii* e *Caelestiventus hanseni*, da Itália e Estados Unidos da América, respectivamente (Dalla Vecchia, 2013; Britt *et al.*, 2018). Os pterossauros se diversificaram no Jurássico e Cretáceo, dando origem a diversas formas adaptadas a diferentes hábitos de vida, produzindo inclusive as maiores criaturas a já terem sobrevoado os céus da Terra – as maiores espécies poderiam atingir de 10 a 12 metros de envergadura (Witton, 2013).

Os mais antigos membros desse grupo já exibem morfologia e adaptações típicas dos pterossauros (Figura 1) (Dalla Vecchia, 2013), tais quais: o esterno é amplo e possui uma projeção óssea anterior – a quilha ou carena; crista deltopeitoral do úmero é robusta, para receber os poderosos músculos utilizados no voo; dígito IV da mão possuindo as falanges de I a IV hiper-alongadas, servindo de ancoragem para uma porção da asa membranosa chamada de braquiopatágio (Witton, 2013); ossos pré-púbicos pareados; osso pteróide, exclusivo dos pterossauros, que se localiza na região do pulso e serve de suporte para porção da membrana alar entre o pulso e o ombro, formalmente chamada de propatágio (Witton, 2013).

Dessa forma, o que observamos no registro fóssilífero é que há uma considerável lacuna morfológica entre os primeiros pterossauros preservados e os outros répteis tidos como seus parentes mais próximos, mesmo considerando as diversas propostas de parentesco discutidas na próxima seção (Ezcurra *et al.*, 2020; Baron, 2021). Na presente contribuição, discutiremos brevemente as alternativas propostas para o posicionamento filogenético dos pterossauros ao longo das décadas. Adicionalmente, discutiremos como o nosso conhecimento acerca dos lagerpetídeos, um grupo de arcossauros comumente considerados parentes próximos dos dinossauros, recentemente tem lançado luz sobre o enigma da origem dos pterossauros.



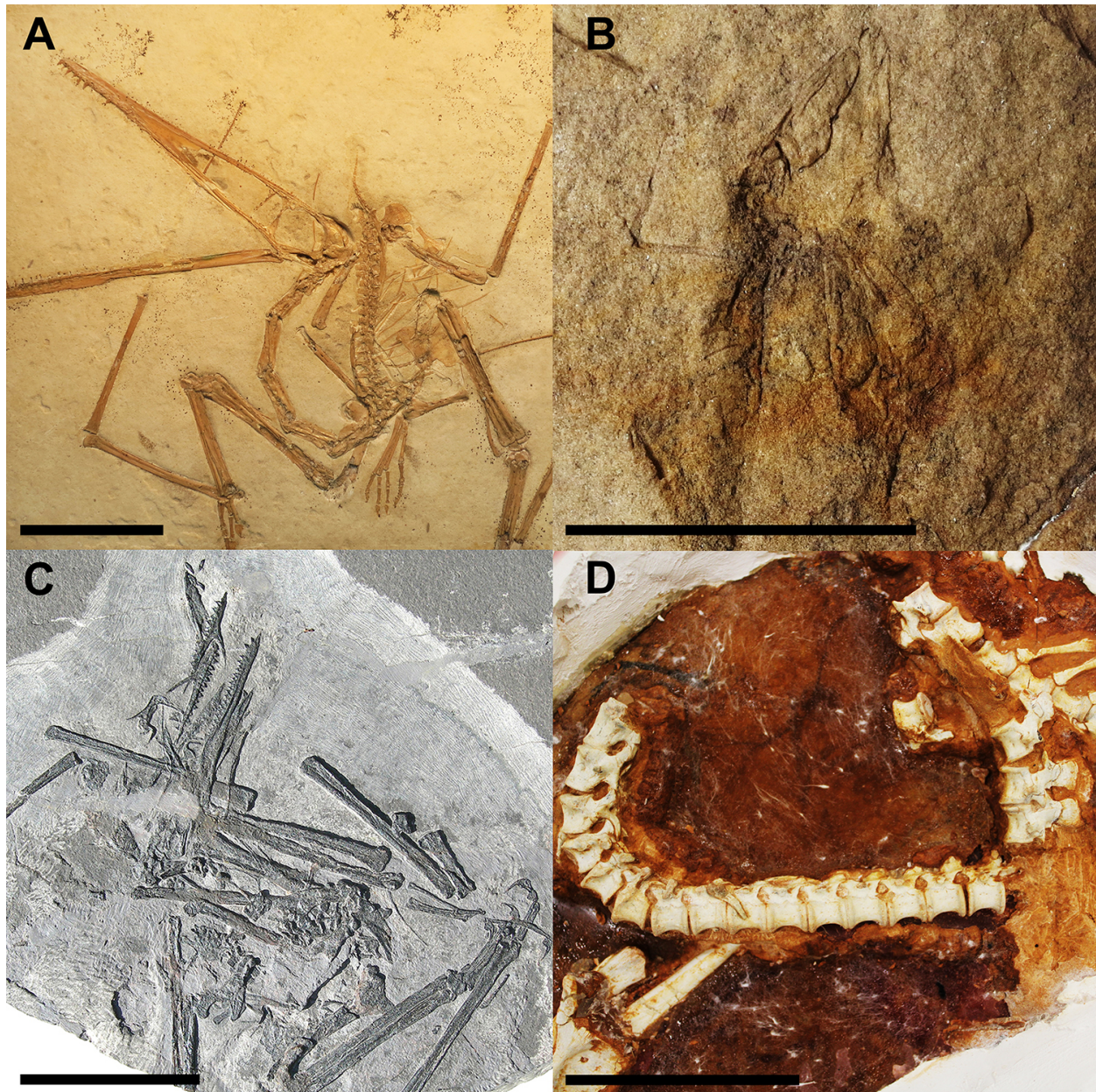
**Figura 1.** Características selecionadas de Pterosauria. **A**, Reconstrução do esqueleto de *Eudimorphodon ranzii*; **B**, esterno amplo e com projeção óssea anterior; **C**, osso pteróide; **D**, crista deltopeitoral do úmero robusta; **E**, ossos pré-púbicos pareados. Referências no texto principal. Escala de 5 cm.

**Figure 1.** Selected traits of Pterosauria. **A**, Skeletal reconstruction of *Eudimorphodon ranzii*; **B**, broad sternum with anterior bone projection; **C**, pteroid bone; **D**, robust deltopectoral crest of the humerus; **E**, paired prepubic bones. References in the main text. 5 cm scale.

<sup>1</sup> Seguimos aqui uma definição filogenética de Reptilia conforme consta no *Phylonoms: A Companion to the PhyloCode* (De Queiroz *et al.*, 2020): Reptilia é o menor clado coroa contendo *Testudo graeca* Linnaeus 1758 (Testudines), *Iguana iguana* Linnaeus 1758 (Lepidosauria), e *Crocodylus niloticus* Laurenti 1768 (Archosauria).

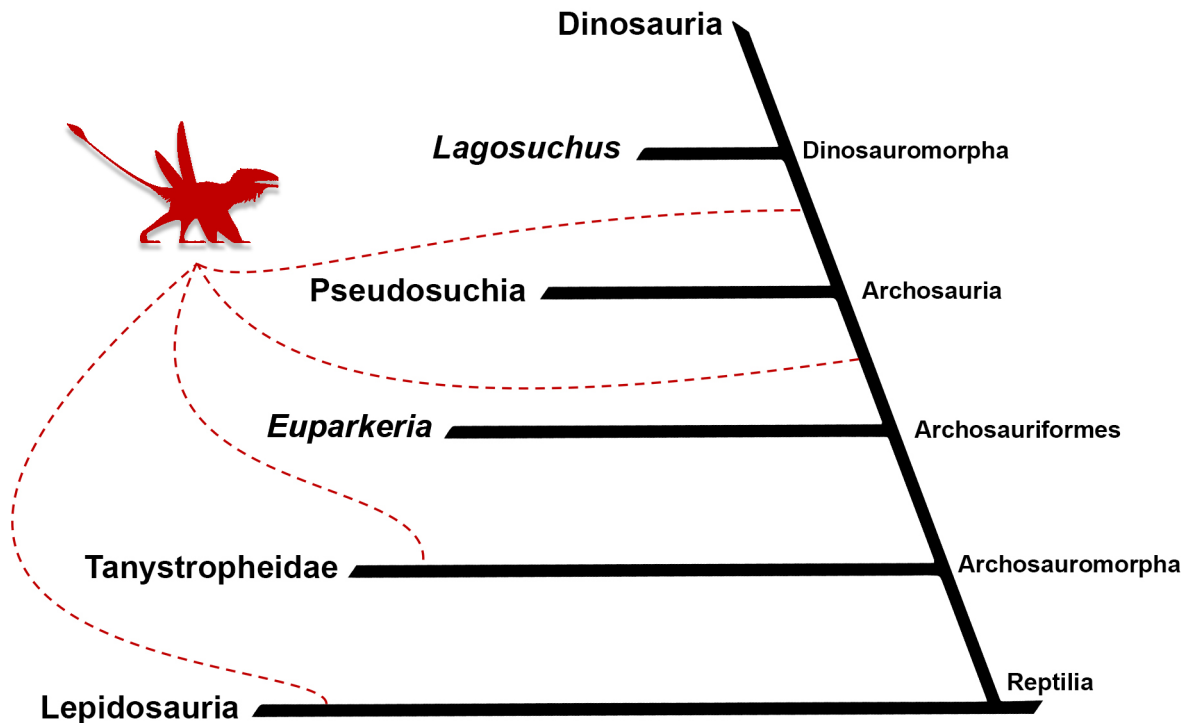
## PTEROSSAUROS DE GALHO EM GALHO

Que os pterossauros são répteis é consenso desde o século XIX, quando Georges Cuvier estabeleceu de vez a natureza reptiliana dessas criaturas, com base em *Pterodactylus antiquus* (Figura 2A) (Wellnhofer, 2008). Contudo, a qual grupo de répteis os pterossauros pertencem? A resposta para essa questão aparentemente simples tem sido motivo de muita discussão ao longo das décadas de estudo do grupo (Figura 3). A seguir, revisamos brevemente algumas hipóteses modernas sobre as relações de parentesco dos pterossauros (Figura 4). É preciso dizer que não cobrimos aqui toda a gama de hipóteses advogadas, mas apenas uma seleção de algumas delas, especificamente aquelas frequentemente discutidas na literatura de pterossauros. Para uma revisão mais detalhada das afinidades filogenéticas dos pterossauros, sugerimos o trabalho de Baron (2021).



**Figura 2.** Fotografias de fósseis relacionados à Pterosauroomorpha. **A**, *Pterodactylus antiquus*, exemplar BSP AS I 739; **B**, *Scleromochlus taylori*, exemplar NHMUK R3146; **C**, *Seazzadactylus venieri*, exemplar MFSN 21545 modificado de Dalla Vecchia (2019); **D**, *Ixalerpeton polesinensis*, exemplar ULBRA-PVT059. Escala de 5 cm.

**Figure 2.** Photographs of fossils related to Pterosauroomorpha. **A**, *Pterodactylus antiquus*, exemplary BSP AS I 739; **B**, *Scleromochlus taylori*, exemplary NHMUK R3146; **C**, *Seazzadactylus venieri*, specimen MFSN 21545 modified from Dalla Vecchia (2019); **D**, *Ixalerpeton polesinensis*, specimen ULBRA-PVT059. 5 cm scale.



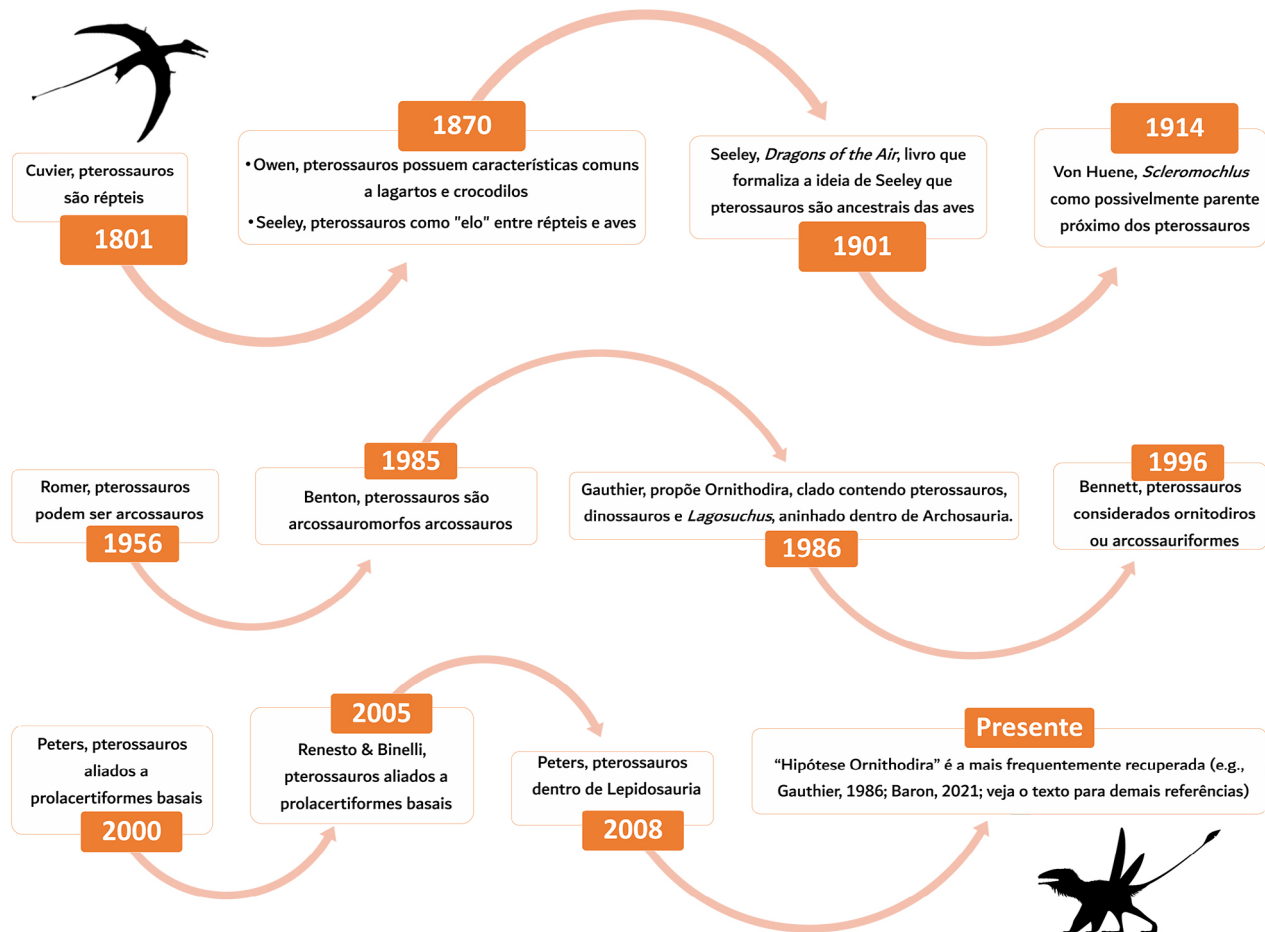
**Figura 3.** Árvore simplificada das relações filogenéticas dos répteis com ênfase nas diferentes posições propostas para Pterosauria. Filogenia baseada em Ezcurra (2016).

**Figure 3.** Simplified three of the phylogenetic relationships of reptiles with focus on the different positions assigned to Pterosauria. Phylogeny based on Ezcurra (2016).

Em uma avaliação das afinidades dos pterossauros, Peters (2000) sugeriu que os pterossauros são arcossauromorfos intimamente relacionados aos “prolacertiformes”. Sua análise produziu um clado onde os pterossauros se encontravam juntos aos “prolacertiformes” *Cosesaurus* e *Sharovipteryx* e o táxon *Longisquama*. A hipótese de Peters (2000) foi nomeada de “hipótese prolacertifome” por Baron (2021). Apesar do apelo que essa hipótese pode ter, pois ela sugere parentesco próximo entre pterossauros e *Sharovipteryx* (um réptil planador), ela foi duramente criticada por conter falhas metodológicas, como deleção/modificação injustificada de alguns caracteres na análise e codificação questionável de outros (Hone & Benton, 2007; Baron, 2021). Ainda envolvendo os “prolacertiformes”, Renesto & Dalla Vecchia (2005) observaram similaridades entre pterossauros e o drepanossaurídeo *Megalancosaurus*, como a forma dos ossos pré-maxilares e nasais, mas também expressaram que essa similaridade pode ser resultado de convergência evolutiva e não parentesco especialmente próximo.

Peters (2007) fez uma proposta radicalmente diferente, retirando os pterossauros do clado Archosauromorpha. Nesse estudo, Peters argumentou que os pterossauros seriam membros do clado Lepidosauria. Lembrando que, neste contexto, os supracitados *Cosesaurus*, *Sharovipteryx* e *Longisquama* são considerados lepidossauros proximamente relacionados aos pterossauros. Essa hipótese tem sido sistematicamente refutada e é hoje vista entre os especialistas como extremamente improvável. Adicionalmente, vale ressaltar que Peters é notório entre a comunidade paleontológica por sua abordagem pseudocientífica. Para críticas à abordagem de Peters, veja Naish (2012, 2020).

Análises filogenéticas conduzidas por Benton (1985) recuperaram os pterossauros como o membro mais precocemente divergente do clado Archosauromorpha. Contudo, análises mais detalhadas performadas por Benton (1990, 1999, 2004) falharam em recuperar essa topologia – em todas elas os pterossauros foram recuperados como proximamente relacionados a Dinosauromorpha (hipótese que discutiremos mais adiante nessa seção). Bennett (1996) realizou uma extensiva análise que recuperou os pterossauros como arcossauriformes não intimamente relacionados aos dinossauros. Contudo, tal resultado só foi obtido quando ele propositalmente removeu caracteres que julgou serem convergências. Quando tais caracteres eram mantidos na análise, pterossauros voltavam a ser recuperados como proximamente relacionados



**Figura 4.** Linha do tempo das propostas de relações filogenéticas para Pterosauria. Silhueta inferior por Tasman Dixon. Referências no texto principal.

**Figure 4.** Timeline of the phylogenetic proposals to Pterosauria. Lower silhouette by Tasman Dixon. References in the main text.

a Dinosauromorpha, sendo *Scleromochlus* (ver abaixo) e Dinosauromorpha seus sucessivos táxons-irmãos. Análises conduzidas por Bennett (2013, 2020) sugerem que embora arcossauriformes, os pterossauros não são especialmente tão próximos dos dinossauros; nesses trabalhos, portanto, o autor tem rejeitado a Hipótese Dinosauromorpha – Pterosauromorpha (a ser discutida a seguir).

Embora alguns estudos sugiram em que os pterossauros são arcossauriformes não-arcossauros (Bennett, 1996; Unwin, 2006; Bennett, 2013; Bennett, 2020), há crescente evidência, proveniente de diversas análises filogenéticas, indicando que os pterossauros são membros do clado Archosauria (Ezcurra *et al.*, 2020). Dentro de Archosauria, Pterosauria é consistentemente associado à linhagem Pan-Aves<sup>2</sup> e, mais especificamente, a “Hipótese Dinosauromorpha–Pterosauromorpha” é a mais frequentemente recuperada (Gauthier, 1986; Benton, 1999; Hone & Benton, 2007, 2008; Nesbitt & Hone, 2010; Nesbitt, 2011; Ezcurra, 2016; Nesbitt *et al.*, 2017; Kammerer *et al.*, 2020; Ezcurra *et al.*, 2020; Baron, 2021). Segundo essa hipótese em sua versão atual, Pterosauromorpha e Dinosauromorpha são grupos-irmãos<sup>3</sup>. O clado menos inclusivo contendo dinossauros e pterossauros, mas que exclui os crocodilianos, é chamado de Ornithodira (Gauthier, 1986; Ezcurra *et al.*, 2020).

<sup>2</sup> Pan-Aves Gauthier & de Queiroz, 2001, nome de clado convertido por Ezcurra *et al.* (2020): o clado mais inclusivo contendo *Vultur gryphus* Linnaeus, 1758 (Aves), mas não *Crocodylus niloticus* Laurenti, 1768 (Crocodylia). Conforme Ezcurra *et al.* (2020) esse clado é equivalente a Avenmetatarsalia Benton, 1999.

<sup>3</sup> Pterosauromorpha sensu Andres & Padian (2020): o clado que consiste de *Pterodactylus antiquus* (Von Sömmerring 1812) (Pterosauria) e todos os organismos ou espécies que compartilham um ancestral comum mais recente com ele do que com *Alligator mississippiensis* Daudin 1802 (Suchia/Crocodylia) e *Compsognathus longipes* Wagner, 1859 (Dinosauromorpha/ Dinosauria). Dinosauromorpha Benton, 1985: o clado mais inclusivo contendo *Compsognathus longipes* Wagner, 1859 (Dinosauria), mas não *Pterodactylus antiquus* (Von Sömmerring, 1812) (Pterosauria) ou *Alligator mississippiensis* (Daudin, 1802) (Crocodylia).

Um dos mais enigmáticos personagens na história dos estudos sobre as origens dos pterossauros não é, infelizmente, conhecido pelos melhores fósseis. *Scleromochlus taylori* (Figura 2B), descrito por Woodward (1907), é um pequeno diápsido encontrado em rochas do Triássico Superior da famosa fauna de Elgin, Escócia. A preservação em arenito grosso não permitiu a retenção de material ósseo, de forma que, de *Scleromochlus*, conhecemos apenas moldes externos rudimentares e ambíguos, dificultando seu estudo. von Huene, em 1914, já apontava semelhanças entre *Scleromochlus* e pterossauros, tais como o coracóide alongado, morfologia dos tarsais proximais, metatarso e membro anterior alongados. von Huene (1914) interpretou *Scleromochlus* como um animal arbóreo planador, provavelmente dotado de um patágio rudimentar formado por dobras de pele nas superfícies laterais do corpo. A hipótese de von Huene foi, décadas depois, ecoada por Padian (1984) que, embora concordando em uma próxima relação entre *Scleromochlus* e pterossauros, acreditava em um hábito de vida terrestre e cursorial para o primeiro, o que levaria a uma hipótese terrestre para o surgimento do voo dos pterossauros. Mais tarde, a proximidade entre *Scleromochlus* e pterossauros voltaria a ser recuperada por Sereno (1991), embora esse autor tenha questionado a robustez desse resultado, tendo afirmado que as relações de parentesco entre o táxon em questão e Pterosauria ou Dinosauromorpha são incertas.

Cabe ressaltar a dificuldade envolvida no estudo de *Scleromochlus*. A ambiguidade inerente à interpretação da anatomia deste curioso animal levou, muitas vezes, à sua exclusão como táxon terminal de importantes estudos filogenéticos. Esse é o caso, por exemplo, de Nesbitt (2011), Ezcurra (2016) e mesmo Ezcurra *et al.* (2020), este último escolhendo incluir *Scleromochlus* apenas em uma análise complementar. Embora a reavaliação recente de Bennett (2020) tenha questionado a hipótese Dinosauromorpha–Pterosauromorpha para as relações filogenéticas de *Scleromochlus* (esse autor recupera, para o táxon, uma posição basal dentro de Archosauriformes), o trabalho de Baron (2021, discutido abaixo) oferece suporte cladístico para o posicionamento do táxon como ornitodiro de afinidades incertas. Recentemente, o táxon foi novamente interpretado como um ornitodiro, possivelmente relacionado aos pterossauros (veja adiante), seguindo interpretações baseadas em reconstruções tridimensionais geradas a partir de tomografia computadorizada (Foffa *et al.*, 2022)

Tendo discutido as supramencionadas hipóteses e ponderado que aquela mais frequente é a Hipótese Dinosauromorpha–Pterosauromorpha, vale ressaltar que apesar do inferido parentesco próximo entre dinossauromorfos e pterossauros, ainda assim permanece uma lacuna morfológica na nossa compreensão da evolução desses répteis alados. É nesse contexto que trazemos aqui uma breve discussão a respeito dos lagerpetídeos e uma hipótese recente sobre a relação deles com os pterossauros (Nesbitt, 2011; Kammerer *et al.*, 2020; Ezcurra *et al.*, 2020; Baron, 2021). Essas descobertas e a hipótese recente podem, na visão de Ezcurra *et al.* (2020), ter lançado luz sobre o enigma da origem dos pterossauros.

## OS LAGERPETÍDEOS

Lagerpetidae Arcucci, 1986 compreende um grupo de répteis gráteis de pequeno porte, geralmente com menos de um metro de comprimento, porém com alguns poucos exemplares podendo alcançar até dois metros. Seus fósseis foram encontrados em rochas do Triássico Superior da América do Norte, Brasil, Argentina e Madagascar. Por enquanto, os lagerpetídeos são conhecidos através de exemplares indeterminados (Martínez *et al.*, 2013; Garcia *et al.*, 2019) e seis espécies inequívocas, distribuídas em pelo menos quatro gêneros: *Lagerpeton chanarensis* (Argentina; Romer, 1971), *Ixalerpeton polesinensis* (Figura 2D) (Brasil; Cabreira *et al.*, 2016), *Kongonaphon kely* (Madagascar; Kammerer *et al.*, 2020), *Dromomeron romeri* (EUA; Irmis *et al.*, 2007), *Dromomeron gregorii* (EUA; Nesbitt *et al.*, 2009) e *Dromomeron gigas* (Argentina; Martínez *et al.*, 2016).

Como veremos adiante, a anatomia femoral dos lagerpetídeos é bastante conhecida, pois é o único elemento que pode ser comparado entre todas as espécies e, portanto, este carrega diversas das características que são diagnósticas do grupo, tais como o côndilo fibular expandido na epífise distal e um sulco bem-marcado entre o côndilo fibular e o côndilo lateral (veja Müller *et al.*, 2018) (Figura 5). Nas próximas seções será apresentado o estado da arte do conhecimento acerca dos lagerpetídeos até o ano de 2020. A partir deste ano, as novas descobertas serão discutidas adiante em uma seção própria.

## HISTÓRICO DE DESCOBERTAS E PUBLICAÇÕES

O registro inicial de lagerpetídeos se deu com a descrição de *Lagerpeton chanarensis* (Romer, 1971) com base apenas em um membro posterior praticamente completo proveniente da Formação Chañares (Carniano, Argentina). Nos anos seguintes, materiais adicionais foram reportados, e alguns autores reavaliaram os exemplares conhecidos de *Lagerpeton* (Romer, 1972; Arcucci, 1986), chegando à conclusão de que o pequeno animal seria peça fundamental para

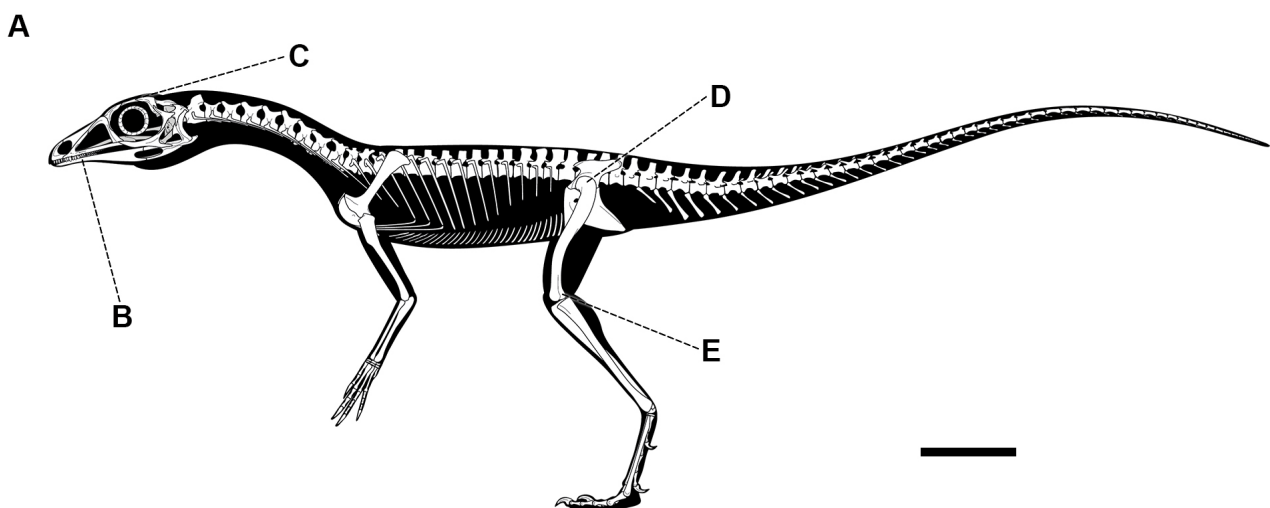
um entendimento da aquisição de características que levou à origem dos dinossauros (Sereno & Arcucci, 1994). Ainda assim, mesmo após a descrição de mais espécimes, o esqueleto de *Lagerpeton* era um mistério, uma vez que era conhecido apenas por elementos da cintura pélvica, membro posterior e algumas vértebras.

Foi somente na segunda metade da primeira década do século XXI que novos lagerpetídeos foram reconhecidos e publicados, sendo estes *D. romeri* (Irmis et al., 2007) da Formação Chinle (Noriano, EUA) e *D. gregorii* (Nesbitt et al., 2009) da Formação Colorado City (Noriano, EUA). Embora tais registros tenham estendido o alcance geográfico e temporal do grupo, o conhecimento acerca do esqueleto dos lagerpetídeos não aumentou consideravelmente, haja visto que as novas espécies descritas foram nomeadas com base somente em ossos do membro posterior. Embora diagnósticos para o grupo, estes elementos já eram conhecidos para *Lagerpeton*, que até então se mantinha como o lagerpetídeo mais completo conhecido, ainda que Nesbitt et al. (2009) tenham reportado brevemente um esqueleto razoavelmente completo de *D. romeri*. Este, porém, ainda não foi figurado ou descrito completamente até o presente momento.

Nos anos seguintes, um exemplar fragmentário (apenas a porção distal de um fêmur) de lagerpetídeo foi reportado por Martínez et al. (2013) para Formação Ischigualasto (Carniano, Argentina), além de uma nova espécie *D. gigas* (Martínez et al., 2016) para a Formação Quebrada Del Barro (Noriano, Argentina). Este último também é conhecido apenas por fragmentos de um único fêmur parcial, mas pertencente a um animal relativamente grande em comparação com outros exemplares de lagerpetídeos, sendo um dos maiores conhecidos até hoje.

Ainda em 2016, os lagerpetídeos receberam uma grande atualização, com a descrição de *I. polesinensis* (Cabreira et al., 2016) da Formação Santa Maria/Sequência Candelária (Carniano, Brasil), que representa até hoje o esqueleto mais completo de lagerpetídeo publicado. *Ixalerpeton* é conhecido por mais de um exemplar, sendo o mais completo constituído de um esqueleto semi-articulado que preservou vértebras cervicais, dorsais, sacrais e caudais, além de elementos do crânio, cintura e membro escapular, e cintura e membro pélvico, fornecendo dados inéditos a respeito de diversas porções do esqueleto dos lagerpetídeos (Figura 5).

A partir deste momento, numerosos exemplares de lagerpetídeos foram descritos e publicados, geralmente a partir de elementos fragmentários, principalmente pertencentes ao gênero *Dromomeron* (Sarigül, 2016; Lessner et al., 2018; Marsh, 2018; Martz & Small, 2019; Beyl et al., 2020). Griffin et al. (2019) analisou a ontogenia e padrão de desenvolvimento das cicatrizes musculares em *Dromomeron*. Adicionalmente, foi reportado um fragmento distal do fêmur de um lagerpetídeo indeterminado (provável juvenil) da Formação Santa Maria/Sequência Candelária do Sul do Brasil, que provém de uma localidade distinta daquela de *Ixalerpeton* e também apresenta diversas diferenças morfológicas com relação a este último



**Figura 5.** Características selecionadas de Lagerpetidae. **A**, reconstrução do esqueleto de *Ixalerpeton polesinensis*; **B**, dentes marginais com a base da coroa de formato circular; **C**, contorno das regiões temporal e orbital fortemente convexo dorsalmente em vista lateral; **D**, transição da diáfise femoral para a epífise proximal marcada por uma concavidade; **E**, côndilo fibular do fêmur expandido. Referências no texto principal. Escala de 5 cm.

**Figure 5.** Selected features of Lagerpetidae. **A**, reconstruction of the skeleton of *Ixalerpeton polesinensis*; **B**, marginal teeth with a circular base of the crown; **C**, outline of the temporal and orbital regions strongly convex dorsally in lateral view; **D**, transition from the femoral diaphysis to the proximal epiphysis marked by a concavity; **E**, expanded fibular condyle of the femur. References in the main text. 5 cm scale.



e outros lagerptídeos, caracterizando um possível novo morfótipo (Garcia *et al.*, 2019). Por outro lado, Bennett (2015) propôs que o holótipo de *D. romeri* (GR 218), juntamente de dois exemplares atribuídos ao dinossauro *Tawa hallae* (GR 155 e 235), na verdade corresponderiam a uma série ontogenética de um único táxon. Sua argumentação se baseou em uma suposta condição imatura de GR 218, além de deformações plásticas no único elemento (fêmur) preservado neste espécime. Porém, esta hipótese foi refutada por Müller (2017), que demonstrou que as diferenças entre este exemplar de *D. romeri* e os exemplares de *Tawa* iam além daquelas já reportadas para o espectro de variação ontogenética em outros dinossauros. Além disso, *D. romeri* é conhecido por vários exemplares, incluindo indivíduos maduros e que não se assemelham à morfologia vista nos espécimes atribuídos à *Tawa* (Müller, 2017).

A partir de 2020 diversas novidades sobre os lagerpetídeos foram publicadas, deixando o grupo em evidência uma vez mais. Kammerer *et al.* (2020) publicaram um pequeno lagerpetídeo dos depósitos Isalo II (Carniano, Madagascar), nomeado *K. kely*. Ezcurra *et al.* (2020) trazem novos dados a respeito dos lagerpetídeos, fruto de uma parceria de pesquisadores de vários países, inclusive do Brasil. Ao examinar espécimes dos lagerpetídeos *Lagerpeton* (Argentina) e *Ixalerpeton* (Brasil), os pesquisadores se depararam com ossos incomuns e que pensavam inicialmente não pertencer a estes animais. Foi só quando compararam suas descobertas de forma coletiva, que puderam se assegurar que os novos elementos de fato pertenciam aos lagerpetídeos já conhecidos, revelando feições antes desconhecidas para o grupo (veja mais abaixo). Frente às novas descobertas, outros autores também puderam identificar novos elementos de lagerpetídeos em suas coleções, tais como o úmero e escapulocoracoide atribuíveis a *Lagerpeton* que foram reportados por McCabe & Nesbitt (2021). Baron (2021) discute a origem dos pterossauros e constrói suas análises em cima dos dados de Kammerer *et al.* (2020), reforçando os resultados obtidos por estes autores. Para um resumo do histórico de descobertas, ver Figura 6.

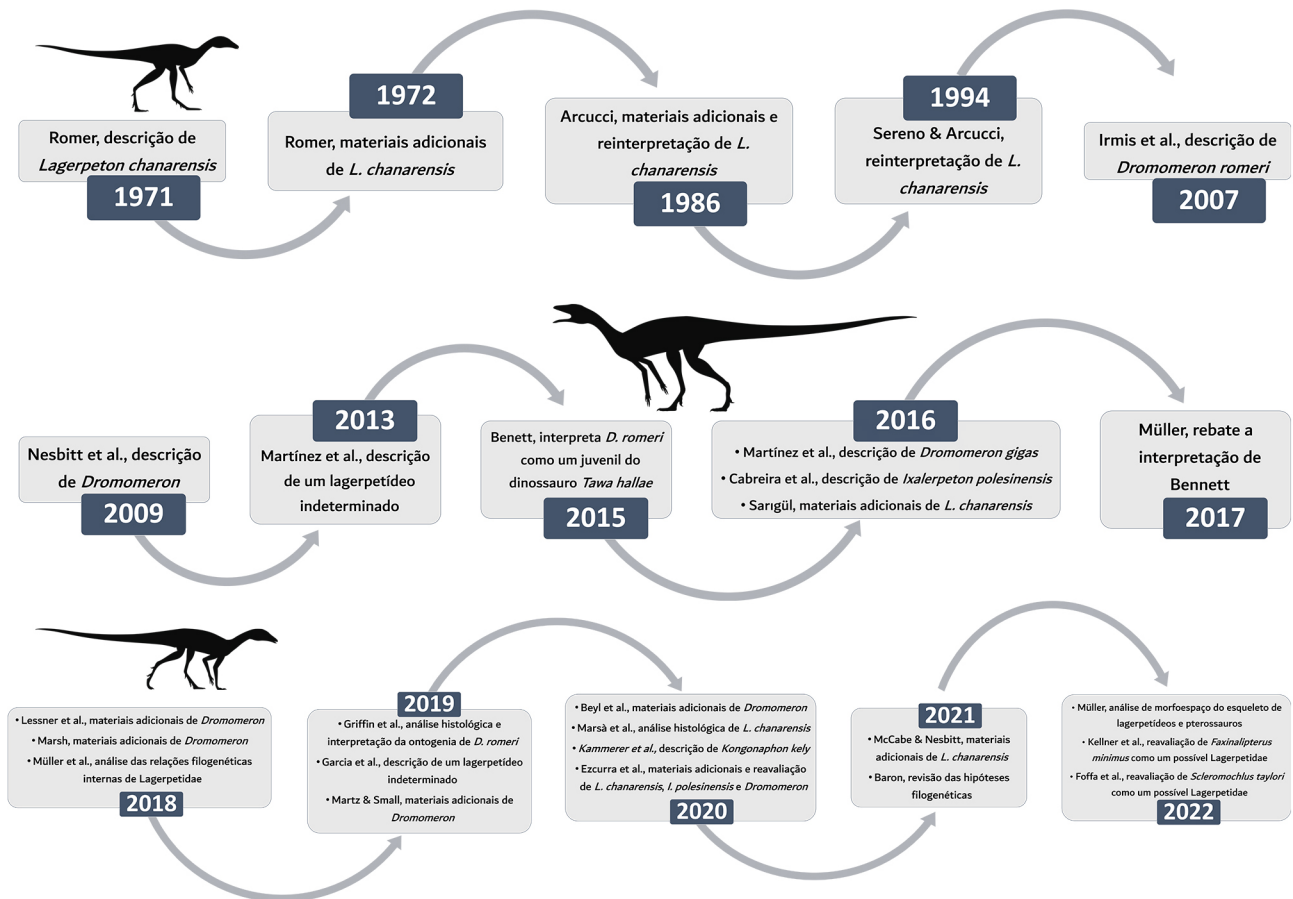


Figura 6. Linha do tempo das descobertas relacionadas à Lagerpetidae. Referências no texto principal.

Figure 6. Timeline of discoveries related to Lagerpetidae. References in the main text.

## PALEOBIOLOGIA

A paleobiologia dos lagerpetídeos ainda é um tópico pouco estudado, mas isso se deve ao fato de que até poucos anos atrás o grupo era conhecido apenas por restos fragmentários. Por conta das proporções entre os elementos do membro posterior, os lagerpetídeos foram historicamente considerados cursoriais ou saltatoriais (Sereno & Arcucci, 1994).

Griffin *et al.* (2019) analisou a morfologia interna de *D. romeri* através de osteohistologia, evidenciando que o táxon apresenta um padrão de crescimento similar ao de outros pan-avianos triássicos. Também foi verificado que a presença de cicatrizes musculares pouco desenvolvidas é, de fato, diagnóstica para o táxon e não resultado de imaturidade esquelética dos indivíduos amostrados (Griffin *et al.*, 2019). Marsà *et al.* (2020) também realizaram análises osteohistológicas em *Lagerpeton*. A microestrutura interna indicou um rápido crescimento e altas taxas metabólicas para o táxon, o que é congruente com a evidência presente em *D. romeri* (Griffin *et al.*, 2019). Este resultado foi interpretado como uma possível adaptação de *Lagerpeton* às condições ambientais da Formação Los Chañares (Marsà *et al.*, 2020).

Com a descoberta do diminuto *Kongonaphon*, Kammerer *et al.* (2020) forneceram os primeiros materiais dentários atribuídos a Lagerpetidae e uma análise da evolução do tamanho corpóreo em pan-avianos. Os dentes do único exemplar conhecido de *Kongonaphon* eram cônicos e com microestrutura peculiar, indicando uma dieta insetívora para o táxon. Uma vez que a diminuição do tamanho corpóreo parece ser um elemento chave para a aquisição do voo em vertebrados (Lee *et al.*, 2014), Kammerer *et al.* (2020) hipotetizaram um pequeno tamanho corpóreo ancestral para os ornitodiros, e no caso de *Kongonaphon*, isto estaria associado com a insetivoria. Além disso, o tamanho diminuto dos elementos destes animais contribuiria também para a escassez de fósseis, que estaria atribuída a um viés tafonômico e não à história evolutiva do grupo (Kammerer *et al.*, 2020). É argumentado também que um pequeno tamanho corpóreo como estado ancestral para Dinosauromorpha–Pterosauromorpha teria implicações na retenção de calor, favorecendo hipótese sobre a homologia entre estruturas tegumentares (e.g., filamentos, penas e picnofibras; Figura 7) presentes em pterossauros e dinossauros (Yang *et al.*, 2019), ainda que isso não seja consenso.



**Figura 7.** Reconstrução em vida do lagerpetídeo *Ixalerpeton polesinensis*, exibindo estruturas tegumentares filamentosas, conforme a hipótese mencionada no texto. Arte de Johnny Pauly Vieira (Mingau).

**Figure 7.** Reconstruction in life of the lagerpetid *Ixalerpeton polesinensis*, featuring filamentous integumentary structures, according to the hypothesis mentioned in the text. Art by Johnny Pauly Vieira (Mingau).

## DISTRIBUIÇÃO TEMPORAL E PALEOBIOGEOGRÁFICA

Os exemplares conhecidos de *Lagerpeton* da Argentina e *Kongonaphon* de Madagascar são, atualmente, os registros mais antigos de lagerpetídeos, datados de cerca de 236–234 milhões de anos (Ezcurra *et al.*, 2017) e 236 milhões de anos (Philipp *et al.*, 2018), respectivamente. Na faixa de cerca de 233 a 231 milhões de anos (Martínez *et al.*, 2011; Langer *et al.*, 2018), a presença de *Ixalerpeton* (Cabreira *et al.*, 2016) e um lagerpetídeo indeterminado (Garcia *et al.*, 2019) no Brasil, e de um lagerpetídeo indeterminado (Martínez *et al.*, 2013) na Argentina completam os registros do Carniano para o grupo. Isso demonstra que os lagerpetídeos já apresentavam uma ampla dispersão no hemisfério Sul, análoga ao que é visto em outros pan-avianos, tais como afanossauros e dinossauros (Nesbitt *et al.*, 2017).

Já em relação a registros do Noriano, até o momento apenas lagerpetídeos do gênero *Dromomeron* são registrados. Estes estão presentes em rochas da Argentina (Martínez *et al.*, 2016) e da América do Norte (Irmis *et al.*, 2007; Nesbitt *et al.*, 2009), o que sugere um padrão de dispersão dos lagerpetídeos no sentido Sul–Norte (Müller *et al.*, 2018). Até o presente momento não há registros inequívocos de lagerpetídeos norianos em solo brasileiro.

## RELAÇÕES FILOGENÉTICAS

Lagerpetídeos têm sido associados com a origem dinossauros desde a reavaliação de *Lagerpeton* por Sereno & Arcucci (1994), e permaneceram como tal até anos recentes (Irmis *et al.*, 2007; Nesbitt, 2009; Müller *et al.*, 2018) sendo recuperados constantemente como a primeira linhagem divergente dentro do grande grupo Dinosauromorpha (e.g., Nesbitt, 2009; Martínez *et al.*, 2013; 2016; Nesbitt *et al.*, 2017; Müller *et al.*, 2018; Garcia *et al.*, 2019). Tal clado inclui todos os dinossauros e espécies próximas (Benton, 1985; Ezcurra *et al.*, 2020). No entanto, com base em dados inéditos, esta visão foi contestada por Kammerer *et al.* (2020), Ezcurra *et al.* (2020) e Baron (2021), cujos trabalhos suportam que os lagerpetídeos estariam aninhados em Pterosauromorpha, sendo o grupo-irmão de Pterosauria (veja mais abaixo).

Com a possível remoção dos lagerpetídeos de Dinosauromorpha e a incerteza no posicionamento filogenético dos sillessauros (Cabreira *et al.*, 2016, Müller & Garcia, 2020), a diversidade de dinossauromorfos não-dinossaurianos inequívocos ficaria restrita apenas a *Lagosuchus talampayensis*, um pequeno dinossauromorfo da Formação Los Chañares (Carniano, Argentina).

## OS IRMÃOS PERDIDOS DOS PTEROSSAUROS?

Nesbitt (2011) sugeriu tentativamente que Pterosauria e Lagerpetidae poderiam ser clados irmãos, hipótese que teria como base algumas características bastante peculiares no tornozelo dos lagerpetídeos, que se assemelham mais à condição observada nos pterossauros do que nos dinossauros. Contudo, a própria análise filogenética conduzida por Nesbitt nesse mesmo estudo recuperou Lagerpetidae como membro de Dinosauromorpha.

Mais recentemente, Kammerer *et al.* (2020) discutiram essa hipótese brevemente no artigo de descrição do lagerpetídeo *Kongonaphon*. Os autores observaram que, quando o táxon *Scleromochlus* não era incluído na análise filogenética, Lagerpetidae era recuperado em sua posição tradicional, ou seja, alocado em Dinosauromorpha. Por outro lado, se *Scleromochlus* era incluído, formava-se o clado Pterosauromorpha com o seguinte conteúdo: Lagerpetidae como grupo-irmão de Pterosauria e *Scleromochlus* como grupo irmão do clado formado por esses dois últimos. Contudo, Kammerer *et al.* (2020) ressaltaram que, embora digna de atenção, a evidência em prol de tal hipótese era fraca e problemática devido ao caráter fragmentário dos fósseis de lagerpetídeos. Além disso, é importante ressaltar que os autores levaram em conta a interpretação tradicional a respeito de *Scleromochlus*, que o considera um animal pertencente ao grupo Pan-Aves, ainda que suas afinidades menos inclusivas não sejam definidas. No entanto, uma revisão do táxon por Bennett (2020) reinterpretou diversas características, incluindo a identificação de osteodermas e de um tornozelo com morfologia crurotarsal, que são mais frequentemente observados em arcossauriformes não pertencentes a Pan-Aves.

Ezcurra *et al.* (2020) reportaram novas informações importantes sobre a anatomia dos lagerpetídeos. Essa nova informação foi codificada e implementada em uma ampla matriz filogenética para analisar as relações de parentesco entre arcossauromorfos do Permiano e Triássico. Tal matriz engloba 157 unidades taxonômicas terminais, conta com 822 caracteres morfológicos e inclui todas as espécies (válidas) de lagerpetídeos, além de 13 espécies de pterossauros – 9 triássicas e 4 jurássicas. Para contemplar as hipóteses alternativas de relações filogenéticas entre pterossauros e outros arcossauromorfos, a matriz de dados também inclui ampla variedade de arcossauromorfos, inclusive os tanistroteídeos,

mas não os drepanossauros. A partir dessa matriz, duas análises independentes foram realizadas com o emprego de métodos diferentes. Em ambos os casos Lagerpetidae e Pterosauria foram recuperados como grupos-irmãos. A relação foi sustentada por pelo menos 33 sinapomorfias, mas dado o limitado espaço ressaltamos apenas algumas características que unem pterossauros e lagerpetídeos. Para uma lista completa, veja o material suplementar de Ezcurra et al. (2020), que é a fonte para a discussão das características a seguir.

*Lagerpeton* e *Ixalerpeton* têm dentários cuja extremidade anterior é edêntula e pontiaguda, uma condição também observada em pterossauros do Triássico, como *Seazzadactylus* (Fig. 2C), *Carniadactylus* e *Raeticodactylus*; essa condição também é observada em alguns silesaurídeos. Alguns dentes de lagerpetídeos têm coroas dentárias com três cúspides, sendo a cúspide central a mais desenvolvida. Dentes com múltiplas cúspides são raros em arcossauriformes, mas, além dos lagerpetídeos, ocorrem também em vários dos mais antigos pterossauros, como o *Austriadraco*. Um outro exemplo de arcossauromorfo cujos dentes são multicuspidados (especificamente, dentes tricúspides no dentário e na maxila) é o gênero tanistrofeídeo *Langobardisaurus pandolfi* (Saller et al., 2013), que no novo estudo foram recuperados como parentes consideravelmente distantes dos lagerpetídeos e pterossauros. Os dentes com múltiplas cúspides nesse gênero, portanto, devem-se ao fenômeno da convergência evolutiva. Alguns outros tanistrofeídeos, tais como espécimes imaturos de *Tanystropheus longobardicus*, também podem apresentar dentes multicuspidados.

Por meio de tomografia computadorizada, Ezcurra et al. (2020) construíram modelos dos encéfalos de *D. gregorii* e *Ixalerpeton*, revelando que os flóculos cerebelares desses lagerpetídeos eram relativamente bem desenvolvidos, projetando-se pótero-lateralmente, ao mesmo tempo em que afunilam nesse mesmo sentido. Essa condição é semelhante aos lobos floculares ainda mais desenvolvidos dos pterossauros (Witmer et al., 2003). Há uma conexão entre os flóculos e a coordenação da movimentação dos olhos, cabeça e pescoço. Para os pterossauros, foi proposto que o aumento dos flóculos está correlacionado com o voo, pois seria importante no processamento de informação relacionada a essa capacidade (Witmer et al., 2003). Se esse for o caso, os flóculos aumentados dos lagerpetídeos indicam que, pelo menos inicialmente, o aumento dessas estruturas não se deu devido ao voo (Ezcurra et al., 2020). Enquanto os flóculos eram bem desenvolvidos nos pterossauros, os bulbos olfativos eram pouco desenvolvidos, refletindo em uma olfação mais limitada (Cordoniu et al., 2016). Os lagerpetídeos, por outro lado, mantiveram a condição ancestral dos arcossauromorfos, ou seja, sem redução dos bulbos olfativos (Ezcurra, 2016). Portanto, pode-se dizer que os lagerpetídeos tem uma neuroanatomia, de certa forma, intermediária entre pterossauros e outros arcossauriformes do Triássico (Ezcurra et al., 2020).

A orelha interna, o fêmur e a pelve dos lagerpetídeos e pterossauros também guardam consideráveis similaridades. A conformação da orelha interna, isto é, a disposição e morfologia dos canais semicirculares, que detectam o movimento da cabeça, é bastante similar em lagerpetídeos e pterossauros (Ezcurra et al., 2020). Particularmente, o canal semicircular anterior dos lagerpetídeos e pterossauros forma um longo arco, fortemente curvado. Em primatas e aves, sabe-se que um canal semicircular anterior com forte curvatura implica em equilíbrio mais apurado (Spoor & Zonneveld, 1998). Em se tratando de fósseis, essa conformação pode indicar uma relação com o ambiente arbóreo, bem como formas ágeis de locomoção terrestre e movimentos rápidos, além de voo ou planeio (Ezcurra et al., 2020). Na pelve dos lagerpetídeos *Lagerpeton* e *Ixalerpeton*, púbis e ísquio fazem um extensivo contato, o qual se estende até o nível da margem anteroventral do púbis, formando a placa pubo-isquiática; o mesmo se observa nos pterossauros mais antigos, como *Austriadraco*, *Peteinosaurus*, que são do Triássico, mas também no gênero jurássico *Dimorphodon* (Ezcurra et al., 2020). Quanto ao fêmur, tanto em pterossauros “basais” (como *Raeticodactylus*, *Peteinosaurus* e *Dimorphodon*) quanto em lagerpetídeos, a cabeça do fêmur tem formato de gancho (Ezcurra et al., 2020).

Além de revisar as hipóteses propostas para a origem dos pterossauros, o trabalho de Baron (2021) pode ser encarado como um teste independente para o arcabouço filogenético recuperado por Ezcurra et al. (2020). Partindo de uma matriz de dados independente, que também inclui uma amostragem considerável de possíveis candidatos a “pterossauros mais basais”, Baron (2021) recupera uma relação mais próxima entre Lagerpetidae e Pterosauria do que entre Lagerpetidae e Dinosauriformes (hipótese tradicional). Ressalta-se que, embora o posicionamento de *Scleromochlus* permaneça dubio nas análises de Baron (2021), a recuperação de Lagerpetidae dentro de Pterosauriformes independe da presença deste táxon como unidade taxonômica terminal. Além de suportar o novo modelo de Ezcurra et al. (2020) para a origem dos pterossauros, Baron (2021) chama atenção para o fato de que a presença de dentição insetívora em lagerpetídeos (e.g. *Kongonaphon*) e pterossauros triássicos aponta para a insetivoria como hábito alimentar primitivo em Pterosauriformes, sendo esta dieta uma possível força motriz para a evolução do voo em Pterosauria.

Müller (2022) investigou as características presentes em regiões distintas do esqueleto de lagerpetídeos e comparou com o espectro morfológico presente em outros pan-avianos. Desta forma, seria possível avaliar quais porções do esqueleto dos lagerpetídeos são mais similares ao esqueleto de pterossauros e o papel das homoplasias no sinal filogenético das características presentes. A análise de morfoespaço de Müller (2022) demonstrou que as feições craniomandibulares de lagerpetídeos e pterossauros são muito semelhantes, fato este que é peça chave na argumentação de Kammerer *et al.* (2020) e Ezcurra *et al.* (2020). No entanto, lagerpetídeos apresentam uma cintura escapular e membro anterior mais parecido com o que é visto em dinossauros. E por fim, o esqueleto axial, a cintura pélvica e o membro posterior se demonstraram únicos em relação aos pan-avianos, apresentando um alto grau de especialização. Müller (2022) comenta que a coocorrência de dois grupos de pterossauros distintos e altamente especializados com uma ampla gama de dinossauros sugere uma pressão seletiva para ocupação de nichos no Triássico. Vale ressaltar que a maior parte dos lagerpetídeos ainda são conhecidos por esqueletos demasiadamente incompletos, então é importante que novos achados ocorram, assim é possível refinar as análises e tecer hipóteses mais robustas acerca destes animais.

Como uma das mais recentes contribuições para a compreensão da evolução inicial dos Pterosauroomorpha, Kellner *et al.* (2022) reavaliam o enigmático táxon *Faxinalipterus minimus*, proveniente do topo da Sequência Candelária (Noriano). Uma delicada preparação mecânica do holótipo, descrito por Bonaparte *et al.* (2010) como pterossauro basal, permitiu a reinterpretação de diversos elementos ósseos do animal. Como resultado, *Faxinalipterus* é recuperado por Kellner *et al.* (2022) como possível membro de Lagerpetidae ao invés de Pterosauria (veja também Soares *et al.*, 2013). Adicionalmente, os autores descrevem um novo táxon a partir de um maxilar associado por Bonaparte *et al.* (2010) ao holótipo de *Faxinalipterus*, além de materiais cranianos e pós-cranianos mais bem preservados e que provém da mesma localidade. O novo animal, *Maehary bonapartei*, é recuperado, nas análises realizadas por Kellner *et al.* (2022), como o membro mais basal de Pterosauroomorpha, figurando como táxon irmão de (Lagerpetidae + Pterosauria), corroborando com a hipótese de relação filogenética próxima entre pterossauros e lagerpetídeos. Desse modo, com a reinterpretação de *Faxinalipterus*, os mais antigos registros inequívocos de pterossauros para o hemisfério Sul passam a ser os recentemente descritos *Yelaphomte praderioi* e *Pachagnathus benitoi*, ambos da Formação Quebrada Del Barro (Noriano-Rético) da Argentina (Martínez *et al.*, 2022).

Por fim, o já citado *Scleromochlus taylori* foi reavaliado mais uma vez, em um trabalho por Foffa *et al.* (2022). Neste artigo, foram reportadas reconstruções tridimensionais de diversas porções do esqueleto de *Scleromochlus*, obtidas através de tomografia computadorizada e interpretações anatômicas dos autores. O trabalho reforça a hipótese de que *Scleromochlus* é um ornitodiro proximamente relacionado aos pterossauros e possivelmente pertencente à Lagerpetidae. É notado que *Scleromochlus* não apresenta adaptações relacionadas ao hábito arborícola, as quais são vistas em outros lagerpetídeos (Ezcurra *et al.*, 2020), e ao invés disso apresentaria um hábito cursorial terrícola (Foffa *et al.* 2022).

## CONSIDERAÇÕES FINAIS – UM SALTO NA ÁRVORE DA VIDA

Apesar de reveladora, a hipótese de estreita relação filogenética entre pterossauros e lagerpetídeos ainda deixa envolta em mistério a aquisição de diversas características associadas com o voo. Entretanto, as garras manuais fortemente curvadas dos lagerpetídeos sugerem que os membros anteriores, além do evidente papel na locomoção, poderiam também ser utilizados na captura de presas e para escalar (Ezcurra *et al.*, 2020). Nesse cenário, os lagerpetídeos, que eram pequenos predadores gráteis, ágeis, com um senso de equilíbrio melhorado e possivelmente com hábitos arborícolas (embora seja difícil dizer quanto tempo eles dispndiam vivendo em árvores), podem lançar luz sobre a evolução inicial dos ancestrais dos pterossauros, antes da aquisição do voo propriamente dito (Baron, 2021).

O enigma da origem dos pterossauros ainda não foi desvendado, no sentido de que ainda não temos aqueles fósseis que estão mais próximos dos animais voadores, mas ainda assim não tão distantes dos completamente terrestres. Entretanto, os novos estudos aqui apresentados, se consolidados, são um importante passo na direção da dissolução do mistério. Podemos dizer que embora um pequeno passo para um pterossauro, as novas descobertas podem representar um salto na nossa compreensão dos lagerpetídeos e pterossauros. Para os lagerpetídeos, representam também um salto nos galhos da árvore da vida.

## REFERÊNCIAS

- Andres, B. & Padian, K. 2020. Pterosauria R. Owen 1842 [B. Andres and K. Padian], converted clade name. In: de Queiroz, P. D. Cantino; J. A. Gauthier (eds.) *Phylogonyms: a companion to the PhyloCode*. CRC Press, p. 1201-1204.
- Arcucci, A. 1986. New materials and reinterpretation of *Lagerpeton chanarensis* Romer (Thecodontia, Lagerpetonidae nov.) from the Middle Triassic of La Rioja, Argentina. *Ameghiniana*, **23**:233-242.
- Baron, M.G. 2021. The origin of Pterosaurs. *Earth-Science Reviews*, **221**:103777. doi.org/10.1016/j.earscirev.2021.103777
- Bennett, S.C. 1996. The phylogenetic position of the Pterosauria within the Archosauromorpha. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **118**:261-308. doi.org/10.1111/j.1096-3642.1996.tb01267.x
- Bennett, S.C. 2013. The phylogenetic position of the Pterosauria within the Archosauromorpha re-examined. *Historical Biology*, **25**:545-563. doi.org/10.1080/08912963.2012.725727
- Bennett, S. C. 2015. An external mandibular fenestra and other archosauriform characters in basal pterosaurs re-examined. *Historical Biology*, **27**: 796-814. doi.org/10.1080/08912963.2015.1036257
- Bennet, S. C. 2020. Reassessment of the Triassic archosauriform *Scleromochlus taylori*: neither runner nor biped, but hopper. *PeerJ*, **8**: e8418. doi.org/10.7717/peerj.8418
- Benton, M. J. 1985. Classification and phylogeny of the diapsid reptiles. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **84**:97-164. doi.org/10.1111/j.1096-3642.1985.tb01796.x
- Benton, M.J. 1990. Origin and interrelationships of dinosaurs. In: D.B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmolska (eds.) *The Dinosauria*, University of California Press, p. 11-30.
- Benton, M.J. 1999. *Scleromochlus taylori* and the origin of dinosaurs and pterosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **354**:1423-1446. doi.org/10.1098/rstb.1999.0489
- Benton, M.J. 2004. Origin and relationships of Dinosauria. *The dinosauria*, **2**:7-19. doi: 10.1525/california/9780520242098.001.0001
- Beyl, A.; Nesbitt, S. & Stocker, M. R. 2020. An Otischalkian dinosauriform assemblage from the Los Esteros Member (Santa Rosa Formation) of New Mexico and its implications for biochronology and lagerpetid body size. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **40**: e1765788. doi.org/10.1080/02724634.2020.1765788
- Bonaparte, J. F.; Schultz, C. L. & Soares, M. B. 2010. Pterosauria from the Late Triassic of southern Brazil. In: S. Bandyopadhyay (ed.) *New aspects of Mesozoic biodiversity*. Springer, p. 63-71.
- Britt, B. B.; Dalla Vecchia, F. M.; Chure, D. J.; Engelman, G. F.; Whiting, M. F. & Scheetz, R. D. 2018. *Caelestiventus hanseni* gen. et sp. nov. extends the desert-dwelling pterosaur record back 65 million years. *Nature Ecology & Evolution*, **2**:1386-1392. doi.org/10.1038/s41559-018-0627-y
- Cabreira, S. F.; Kellner, A.W.A.; Dias-da-Silva, S.; da Silva, L. R.; Bronzati, M.; Marsola, J. C. A.; Müller, R. T.; Bittencourt, J. S.; Batista, B. J.; Raugust, T.; Carrilho, R.; Brodt, A & Langer, M. C. 2016. A unique Late Triassic dinosauriform assemblage reveals dinosaur ancestral anatomy and diet. *Current Biology*, **26**:3090-3095. doi.org/10.1016/j.cub.2016.09.040
- Codorniu, L.; Carbajal, A. P.; Pol, D.; Unwin, D. & Rauhut, O. W. M. 2016. A Jurassic pterosaur from Patagonia and the origin of the pterodactyloid neurocranium. *PeerJ*, **4**:e2311. doi.org/10.7717/peerj.2311
- Dalla Vecchia, F. M. 2013. Triassic pterosaurs. *Geological Society, London, Special Publications*, **379**:119-155. doi.org/10.1144/SP379.14
- Daudin, François-Marie. 1802. *Histoire naturelle des rainettes, des grenouilles et des crapauds*. Avec planches. Paris, De l'imprimerie de Bertrandet, 111p.
- De Queiroz, K.; Cantino, P.; D.; Gauthier, J. A. (Ed.). 2020. *Phylogonyms: a Companion to the PhyloCode*. CRC Press, 2020
- Ezcurra, M. D. 2016. The phylogenetic relationships of basal archosauromorphs, with an emphasis on the systematics of proterosuchian archosauriforms. *PeerJ*, **4**: e1778. doi.org/10.7717/peerj.1778
- Ezcurra, M. D.; Fiorelli, L. E. Martinelli, A. G.; Rocher, S.; von Baczko, M. B.; Ezpeleta, M.; Taborda, J. R. A.; Hechenleitner, E. M.; Trotteyn, M. J. & Desojo, J. B. 2017. Deep faunistic turnovers preceded the rise of dinosaurs in southwestern Pangaea. *Nature Ecology & Evolution*, **1**:1477-1483. doi.org/10.1038/s41559-017-0305-5
- Ezcurra, M. D.; Nesbitt, S. J.; Bronzati, M.; Dalla Vecchia, F. M.; Agnolin, F. L.; Benson, R. B. J.; Egli, F. B.; Cabreira, S. F.; Evers, S. W.; Gentil, A. R.; Irmis, R. B.; Martinelli, A. G.; Novas, F. E.; da Silva, L. R.; Smith, N. D.; Stocker, M. R.; Turner, A. H. & Langer, M. C. 2020. Enigmatic dinosaur precursors bridge the gap to the origin of Pterosauria. *Nature*, **588**:445-449. doi.org/10.1038/s41586-020-3011-4
- Foffa, D.; Dunne, E. M.; Nesbitt, S. J.; Butler, R. J.; Fraser, N. C.; Brusatte, S. L.; Farnsworth, A.; Lunt, D. J.; Valdes, P. J.; Walsh, S. & Barrett, P. M. 2022. *Scleromochlus* and the early evolution of Pterosauriforms. *Nature*, **610**:313-318. doi.org/10.1038/s41586-022-05284-x
- Garcia, M. S.; Müller, R. T.; Da Rosa, A. A. S. & Dias-da-Silva, S. 2019. The oldest known co-occurrence of dinosaurs and their closest relatives: a new lagerpetid from a Carnian (Upper Triassic) bed of Brazil with implications for dinosauriform biostratigraphy, early diversification and biogeography. *Journal of South American Earth Sciences*, **91**:02-319. doi.org/10.1016/j.jsames.2019.02.005
- Gauthier, J. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. *Memoirs of the California Academy of Sciences*, **8**:1-55.
- Gauthier, J. & de Queiroz, K. 2001. Feathered dinosaurs, crown dinosaurs, and the name "Aves". In: J. Gauthier & L.F. Gall (eds.) *New Perspectives on the Origin and Early Evolution of Birds: proceedings of the international symposium in honor of John H. Ostrom*. Peabody Museum of Natural History, Yale University, p.1-35.
- Griffin, C. T.; Bano, L. S.; Turner, A. H.; Smith, N. D.; Irmis, R. B. & Nesbitt, S. J. 2019. Integrating gross morphology and bone histology to assess skeletal maturity in early dinosauriforms: new insights from *Dromomeron* (Archosauria: Dinosauriforms). *PeerJ*, **7**:e6331. doi.org/10.7717/peerj.6331
- Hone, D. W. E. & Benton, M. J. 2007. An evaluation of the phylogenetic relationships of the pterosaurs among archosauromorph reptiles. *Journal of Systematic Palaeontology*, **5**:465-469. doi.org/10.1017/S147201907002064
- Hone, D. W. E. & Benton, M. J. 2008. Contrasting supertree and total-evidence methods: the origin of the pterosaurs. *Zitteliana*, **B28**:35-60.
- Hone, D. W. E.; Witton, M. P. & Martill, D. M. 2017. New perspectives on pterosaur palaeobiology. *Geological Society, London, Special Publications*, **455**:1-6. doi.org/10.1144/SP455.18
- Irmis, R. B.; Nesbitt, S. J.; Padian, K.; Smith, N. D.; Turner, A. H.; Woody, D. & Downs, A. 2007. A Late Triassic dinosauriform

- assemblage from New Mexico and the rise of dinosaurs. *Science*, **317**:358-361. doi.org/10.1126/science.1143325
- Kammerer, C. F.; Nesbitt, S. J.; Flynn, J. J.; Ranivoharimanana, L. & Wyss, A. R. 2020. A tiny ornithomimid archosaur from the Triassic of Madagascar and the role of miniaturization in dinosaur and pterosaur ancestry. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **117**:17932-17936. doi.org/10.1073/pnas.1916631117
- Kellner, A. W. A.; Holgado, B.; Grillo, O.; Pretto, F. A.; Kerber, L.; Pinheiro, F. L.; Soares, M. B.; Schultz, C. L.; Lopes, R. T.; Araújo, O.; Müller, R. T. 2022. Reassessment of *Faxinalipterus minimus*, a purported Triassic pterosaur from southern Brazil with the description of a new taxon. *PeerJ*, **10**:e13276. doi.org/10.7717/peerj.13276
- Langer, M. C.; Ramezani, J. & Da Rosa, A. A. S. 2018. U-Pb age constraints on dinosaur rise from south Brazil. *Gondwana Research*, **57**:133-140. doi.org/10.1016/j.gr.2018.01.005
- Laurenti, J.N. 1768. *Specimen medicum, exhibens synopin reptilium emendatam cum experimentis circa venena et antidota reptilium Austriacorum*. Vienna, Joan. Thomae, 247p.
- Lee, M. S. Y.; Cau, A.; Naish, D. & Dyke, G. J. 2014. Sustained miniaturization and anatomical innovation in the dinosaurian ancestors of birds. *Science*, **345**:562-566. doi.org/10.1126/science.1252243
- Lessner, E. J.; Parker, W. G.; Marsh, A. D.; Nesbitt, S. J.; Irmis, R. B. & Mueller, B. D. 2018. New insights into Late Triassic dinosauriform-bearing assemblages from Texas using apomorphy-based identifications. *PaleoBios*, **35**:1-41. doi.org/10.5070/P9351039960
- Linnaeus, C. 1758. *Systema Naturae Per Regna Tria Naturae, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis*. 10<sup>a</sup> ed. Estocolmo, Laurentii Salvii, 824p.
- Marsà, J. A. G.; Agnolin, F. L. & Novas, F. E. 2020. Comparative bone microstructure of three archosauriforms from the Carnian, Late Triassic Chañares Formation of Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*, **65**:387-398. doi.org/10.4202/app.00644.2019
- Marsh, A. D. 2018. A new record of *Dromomeron romeri* Irmis et al., 2007 (Lagerpetidae) from the Chinle Formation of Arizona, USA. *PaleoBios*, **35**:1-8. doi.org/10.5070/P9351042075
- Martínez, R. N.; Andres, B.; Apaldetti, C. & Cerda, I. A. 2022. The dawn of the flying reptiles: first Triassic record in the southern hemisphere. *Papers in Palaeontology*, **8**: e1424. doi.org/10.1002/spp2.1424
- Martínez, R. N.; Apaldetti, C.; Alcober, O. A.; Colombi, C. E.; Sereno, P. C.; Fernandez, E.; Malnis, P. S.; Correa, G. A. & Abelin, D. 2013. Vertebrate succession in the Ischigualasto Formation. *Journal of Vertebrate paleontology*, **32**:10-30. doi.org/10.1080/02724634.2013.818546
- Martínez, R. N.; Apaldetti, C.; Correa, G. A. & Abelin, D. 2016. A Norian lagerpetid dinosauriform from the Quebrada del Barro Formation, northwestern Argentina. *Ameghiniana*, **53**:1-13. doi.org/10.5710/AMGH.21.06.2015.2894
- Martínez, R. N.; Sereno, P. C.; Alcober, O. A.; Colombi, C. E.; Renne, P. R.; Montañez, I. P. & Currie, B. S. 2011. A basal dinosaur from the dawn of the dinosaur era in southwestern Pangaea. *Science*, **331**:206-210. doi.org/10.1126/science.1198467
- Martz, J. W. & Small, B. J. 2019. Non-dinosaurian dinosauriforms from the Chinle Formation (Upper Triassic) of the Eagle Basin, northern Colorado: *Dromomeron romeri* (Lagerpetidae) and a new taxon, *Kwanasaurus williamparkeri* (Silesauridae). *PeerJ*, **7**:e7551. doi.org/10.7717/peerj.7551
- Mccabe, M. B. & Nesbitt, S. J. 2021. The first pectoral and forelimb material assigned to the lagerpetid *Lagerpeton chanarensis* (Archosauria: Dinosauriforma) from the upper portion of the Chañares Formation, Late Triassic. *Palaeodiversity*, **14**:121-131. doi.org/10.18476/pale.v14.a5
- Müller, R. T. 2017. Are the dinosauriform femora from the Upper Triassic of Hayden Quarry (New Mexico) three stages in a growth series of a single taxon?. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **89**:835-839. doi.org/10.1590/0001-3765201720160583
- Müller, R. T. 2022. The closest evolutionary relatives of pterosaurs: what the morphospace occupation of different skeletal regions tell us about lagerpetids. *The Anatomical Record*, **305**:1-7. doi.org/10.1002/ar.24904
- Müller, R. T. & Garcia, M. S. 2020. A paraphyletic 'Silesauridae' as an alternative hypothesis for the initial radiation of ornithischian dinosaurs. *Biology letters*, **16**:20200417. doi.org/10.1098/rsbl.2020.0417
- Müller, R. T.; Langer, M. C. & Dias-da-Silva, S. 2018. Ingroup relationships of Lagerpetidae (Avemetatarsalia: Dinosauriforma): a further phylogenetic investigation on the understanding of dinosaur relatives. *Zootaxa*, **4392**:149-158. doi.org/10.11646/zootaxa.4392.1.7
- Naish, D. 2012. Why the World Has to Ignore ReptileEvolution.com. Disponível em blogs.scientificamerican.com/tetrapod-zoology/world-must-ignore-reptileevolution-com/; acessado em 17/03/2022.
- Naish, D. 2020. Why the World Has to Ignore David Peters and ReptileEvolution.com. Disponível em tetzoo.com/blog/2020/7/23/the-david-peters-problem; acessado em 17/03/2022.
- Nesbitt, S. J. 2009. The early evolution of archosaurs: relationships and the origin of major clades. Graduate School of Arts and Sciences, Columbia University, Tese de Doutorado. 676p.
- Nesbitt, S. J. 2011. The early evolution of archosaurs: relationships and the origins of major clades. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **352**: 1-292.
- Nesbitt, S. J.; Butler, R. J.; Ezcurra, M. D.; Barrett, P. M.; Stocker, M. R.; Angielczyk, K. D.; Smith, R. M. H.; Sidor, C. A.; Niedźwiedzki, G.; Sennikov, A. G. & Charig, A. J. 2017. The earliest bird-line archosaurs and the assembly of the dinosaur body plan. *Nature*, **544**:484-487. doi.org/10.1038/nature22037
- Nesbitt, S. J. & Hone, D. W. 2010. An external mandibular fenestra and other archosauriform character states in basal pterosaurs. *Palaeodiversity*, **3**:225-233.
- Nesbitt, S. J.; Irmis, R. B.; Parjer, W. G.; Smith, N. D.; Turner, A. H. & Rowe, T. 2009. Hindlimb osteology and distribution of basal dinosauriforms from the Late Triassic of North America. *Journal of Vertebrate paleontology*, **29**:498-516. doi.org/10.1671/039.029.0218
- Padian, K. 1984. The origin of pterosaurs. In: SYMPOSIUM ON MESOZOIC TERRESTRIAL ECOSYSTEMS. 3. 1984. *Short papers*, Tübingen, p. 163-168.
- Peters, D. 2000. A reexamination of four prolacertiforms with implications for pterosaur phylogenesis. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **106**:293-336. doi.org/10.13130/2039-4942/6148

- Peters, D. 2007. The origin and radiation of the Pterosauria. In: FLUGSAURIER: THE WELLNHOFER PTEROSAUR MEETING, 2007. *Abstract Volume edited by D. Hone*, Munich, Bavarian State Collection for Palaeontology, p. 27-28.
- Philipp, R. P.; Schultz, C. L.; Kloss, H. P.; Horn, B. L. D.; Soares, M. B. & Basei, M. A. S. 2018. Middle Triassic SW Gondwana paleogeography and sedimentary dispersal revealed by integration of stratigraphy and U-Pb zircon analysis: the Santa Cruz Sequence, Paraná Basin, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, **88**:216-237. doi.org/10.1016/j.jsames.2018.08.018
- Renesto, S. & Dalla Vecchia, F. M. 2005. The skull and lower jaw of the holotype of *Megalancosaurus preonensis* (Diapsida, Drepanosauridae) from the Upper Triassic of northern Italy. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **111**:247-257. doi.org/10.13130/2039-4942/6310
- Romer, A. S. 1971. The Chãnares (Argentina) Triassic Reptile Fauna: Two New But Incompletely Known Long-limbed Pseudosuchians. XI. *Breviora*, **378**:1-10.
- Saller, F.; Renesto, S. & Dalla Vecchia, F. M. 2013. First record of Langobardisaurus (Diapsida, Protorosauria) from the Norian (Late Triassic) of Austria, and a revision of the genus. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, **268**:83-95. doi.org/10.1127/0077-7749/2013/0319
- Sarigül, V. 2016. New basal dinosauriform records from the Dockum Group of Texas, USA. *Palaeontologia Electronica*, **19**:1-16. doi.org/10.26879/564
- Sereno, P. C. 1991. Basal archosaurs: phylogenetic relationships and functional implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **11**:1-53. doi.org/10.1080/02724634.1991.10011426
- Sereno, P. C. & Arcucci, A. B. 1994. Dinosaurian precursors from the Middle Triassic of Argentina: *Lagerpeton chanarensis*. *Journal of Vertebrate paleontology*, **13**:385-399. doi.org/10.1080/02724634.1994.10011522
- Soares, M. B.; Dalla Vecchia F. M.; Schultz, C. L. & Kellner, A. W. A. 2013. On the supposed pterosaurian nature of *Faxinalipterus minima* Bonaparte et al. (2010) from the Upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON PTEROSAURS, RIO PTERO, 2013. *Short communications*, Rio de Janeiro, UFRJ, p. 95-98.
- Spoor, F. & Zonneveld, F. 1998. Comparative review of the human bony labyrinth. *American Journal of Physical Anthropology*, **107**:211-251. doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(1998)107:27+<211:AID-AJPA8>3.0.CO;2-V
- Unwin, D. 2006. Pterosaurs: from deep time. 1<sup>a</sup> ed. Nova Iorque, Pi Press, 352p.
- Von Huene, F. R. F. 1914. Beiträge zur geschichte der Archosaurier. *Geologische und Paläontologische Abhandlungen*, N. F. **13**:1-53.
- Von Sömmerring, S. T. 1812. "Über einen Ornithocephalus oder über das unbekanntes Thier der Vorwelt, dessen Fossiles Gerippe Collini im 5. Bande der Actorum Academiae Theodoro-Palatinae nebst einer Abbildung in natürlicher Grösse im Jahre 1784 beschrieben, und welches Gerippe sich gegenwärtig in der Naturalien-Sammlung der königlichen Akademie der Wissenschaften zu München befindet: vorgelesen in der mathematisch-physikalischen Classe am 27. Dec. 1810 und Nachtrag vorgelesen am 8. April 1811". *Denkschriften der Königlichen Bayerischen Akademie der Wissenschaften*, **3**:89-158.
- Wagner, J. A. 1859. "Über einige im lithographischen Schiefer neu aufgefundenen Schildkröten und Saurier". *Gelehrte Anzeigen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften*, **49**: 553.
- Wellnhofer, P. 2008. A short history of pterosaur research. *Zitteliana*, **B28**:7-19.
- Witmer, L. M.; Chatterjee, S.; Franzosa, J. & Rowe, T. 2003. Neuroanatomy of flying reptiles and implications for flight, posture and behaviour. *Nature*, **425**:950-953. doi.org/10.1038/nature02048
- Witton, M. P. 2013. Pterosaurs: Natural History, Evolution, Anatomy. 1<sup>a</sup> ed. New Jersey, Princeton University Press, 304 p.
- Woodward, A. S. 1907. On a new dinosaurian reptile (*Scleromochlus taylori*, gen. et sp. nov.) from the Trias of Lossiemouth, Elgin. *Quarterly Journal of the Geological Society*, **63**:140-145. doi.org/10.1144/GSL.JGS.1907.063.01-04.12
- Yang, Z.; Jiang, B.; McNamara, M. E.; Kearns, S. L.; Pittman, M.; Kaye, T. G.; Orr, P. J.; Xu, X & Benton, M. J. 2019. Pterosaur integumentary structures with complex feather-like branching. *Nature ecology & evolution*, **3**:24-30. doi.org/10.1038/s41559-018-0728-7