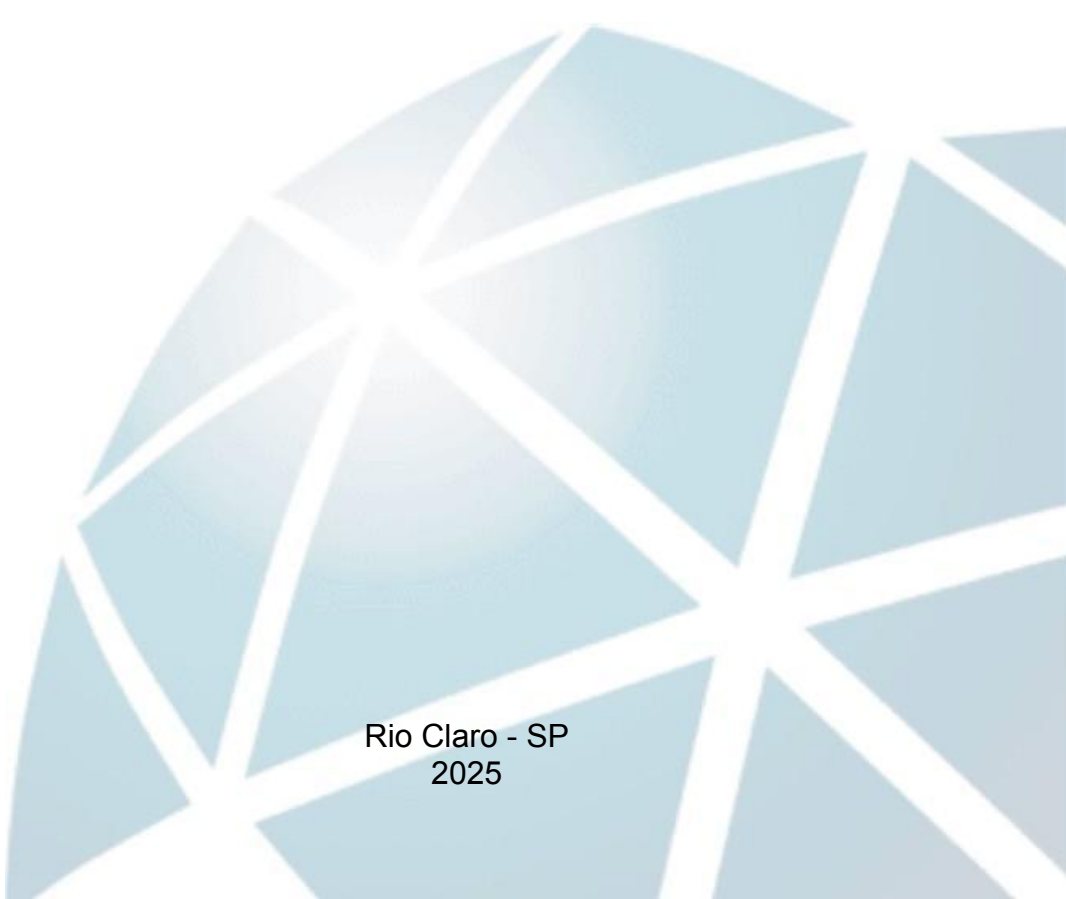

ECOLOGIA

Gabriel Querubim Riehl

**A Ascensão dos Pterossauros: Uma Análise
Quantitativa da Diversificação dos Primeiros
Pan-Aves Voadores**



Rio Claro - SP
2025

Gabriel Querubim Riehl

**A Ascensão dos Pterossauros: Uma Análise Quantitativa da
Diversificação dos Primeiros Pan-Aves Voadores**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao
Instituto de Biociências – Câmpus de Rio Claro, da
Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita
Filho”, para obtenção do grau de Ecólogo.

Orientador(a): Max Cardoso Langer

Coorientador(a): Matheus Lisboa Nobre da Silva

Rio Claro - SP
2025

R555a Riehl, Gabriel Querubim

A Ascensão dos Pterossauros : Uma Análise Quantitativa da Diversificação dos Primeiros Pan-Aves Voadores / Gabriel Querubim Riehl. -- Rio Claro, 2025

58 p. : il.

Trabalho de conclusão de curso (Bacharelado - Ecologia) - Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Rio Claro

Orientador: Max Cardoso Langer

Coorientador: Matheus Lisboa Nobre da Silva

1. Paleontologia. 2. Paleoecologia. 3. Vertebrados fósseis. 4. Répteis fósseis. 5. Pesquisa quantitativa. I. Título.

Gabriel Querubim Riehl

**A Ascensão dos Pterossauros: Uma Análise Quantitativa da
Diversificação dos Primeiros Pan-Aves Voadores**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao
Instituto de Biociências, Câmpus de Rio Claro, da
Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita
Filho", para obtenção do grau de Ecólogo

BANCA EXAMINADORA:

Prof. Dr. Max Cardoso Langer

Prof. Dr. Lucas Warren

Prof. Dr. Lucas Inglez Dos Reis

Aprovado em: 7 de Novembro de 2025

Assinatura do discente

Assinatura do(a) orientador(a)

Assinatura do(a) coorientador(a)
(se houver)

Assinatura do(a) supervisor(a)
(se houver)

AGRADECIMENTOS

Ao concluir esta etapa de minha jornada acadêmica, desejo expressar minha mais profunda gratidão a todos que, de alguma forma, contribuíram para a realização deste trabalho e para a minha formação. O apoio de cada um foi fundamental para que eu pudesse alcançar este objetivo. À minha família, meu alicerce. Agradeço imensuravelmente ao meu pai, Rudolf, à minha mãe, Maria, e à minha irmã, Deborah. Mesmo com a distância física, o suporte incondicional, o incentivo constante e o amor de vocês foram a base que me sustentou ao longo de todo o percurso. Vocês sempre estiveram ao meu lado em pensamento e em ação, e por isso sou eternamente grato.

Aos meus mentores e professores, que iluminaram meu caminho. Um agradecimento especial ao corpo docente, cuja sabedoria e orientação foram cruciais para o desenvolvimento desta pesquisa: Ao Professor Max, por me conceder a valiosa oportunidade de ingressar neste projeto de pesquisa, abrindo portas e me guiando por caminhos que, até então, pareciam de difícil acesso. Sua confiança em meu potencial foi um verdadeiro divisor de águas em minha trajetória. Ao Professor Matheus, pela chance única de estagiar na área que sempre almejei. Sua disponibilidade e seus conselhos foram essenciais para o meu crescimento profissional e para a consolidação de meus objetivos de carreira. Ao Professor Lucas, docente da disciplina na qual tive a honra de ser monitor, que, juntamente com o Professor Matheus, desempenhou um papel vital nesta reta final. Suas orientações foram precisas e sua amizade, um presente inesperado e valioso. Ao Professor Pedro, que, apesar de suas inúmeras responsabilidades, generosamente dedicou seu tempo e seu conhecimento para me auxiliar no desenvolvimento desta pesquisa. Sua orientação foi indispensável; sem ela, este trabalho simplesmente não teria sido concluído.

Expresso minha sincera gratidão ao meu psicólogo, Romeu. Seu acompanhamento foi fundamental para a manutenção da minha estabilidade mental e emocional nos momentos mais desafiadores destes últimos anos. Seu apoio foi um pilar essencial para que eu pudesse me dedicar aos estudos e concluir minha formação.

Aos amigos que a jornada acadêmica me deu. Agradeço ao Nicolas e ao Elias, e aos demais colegas de turma, por todos os momentos compartilhados, pelas discussões enriquecedoras e pelo apoio mútuo. A presença de vocês tornou a caminhada muito mais leve e significativa. Agradeço também a república Catota, que me recebeu de portas abertas desde o meu primeiro dia na graduação, as amizades feitas ao longo desses 6 anos ficarão marcadas em minha alma.

Aos meus amigos de longa data, de Bauru, Guilherme, Gustavo, João Pedro e Lucca. O laço que nos une desde os tempos do ensino fundamental é uma força constante em minha vida. Obrigado por estarem ao meu lado em mais esta conquista.

Por fim, e de forma mais profunda, agradeço a você, Larissa, minha companheira. Seu amor, sua paciência e seu incentivo foram a força motriz que me impulsionou a cada dia, especialmente nos últimos dois anos. Você me levantou nos momentos de dúvida e celebrou comigo cada vitória. Nada disso seria possível sem você ao meu lado. Espero, de coração, que nossa caminhada juntos continue por toda a vida.

“Se as crianças crescerem sem conhecer a natureza e apreciá-la, não a compreenderão. Se não a compreenderem, não a protegem. E se não a protegerem, quem vai?” (ATTENBOROUGH, David, 2013).

RESUMO

O período Triássico, que sucedeu o maior evento de extinção em massa registrado na história do planeta, a extinção Permo-Triássica, testemunhou a irradiação evolutiva dos arcossauros, processo que culminou na emergência de grupos dominantes como dinossauros e pterossauros. A diversificação inicial de Pan-Aves, clado que abrange as aves e todos os seus parentes mais próximos, é comumente associada a eventos ambientais de grande magnitude, notadamente o Episódio Pluvial Carniano (CPE) e a extinção em massa do final do Triássico. Análises quantitativas recentes, como a de Langer e Godoy (2022), investigaram a macroevolução de Pan-Aves terrestres. Contudo, tal estudo não incluiu os pterossauros em suas análises, em virtude principalmente de sua distinta ocupação do espaço morfofuncional. Tal exclusão resultou em uma brecha substancial na compreensão da dinâmica evolutiva do clado em sua totalidade. Com o propósito de suprir tal lacuna, o presente estudo se propõe a caracterizar os padrões de diversidade de Pan-Aves ao longo dos estágios iniciais de sua evolução. A inclusão dos pterossauros teve o intuito de testar a hipótese de que suas trajetórias macroevolutivas foram semelhantes ou, alternativamente, distintas daquelas observadas em seus parentes terrestres. A análise, de natureza quantitativa e comparativa, fundamentou-se em dados previamente publicados e em ocorrências fósseis compiladas do *Paleobiology Database*. Uma topologia, compreendendo 21 táxons de pterossauros, foi integrada a quatro hipóteses filogenéticas de Pan-Aves, utilizadas por Langer & Godoy (2022), viabilizando a quantificação da riqueza taxonômica e a estimativa da diversidade filogenética do grupo ao longo do tempo (*Lineages Through Time* - LTT). Os resultados obtidos revelam uma profunda assimetria temporal entre as trajetórias evolutivas das linhagens aéreas e terrestres. A estimativa da diversidade filogenética demonstra que o Carniano, anteriormente interpretado como um intervalo de estagnação para Pan-Aves terrestres, com a inclusão dos pterossauros emerge como uma fase de irradiação explosiva para o clado, impulsionada pela diversificação inicial do grupo voador. De forma complementar, a análise de riqueza taxonômica indica que a robusta diversificação dos pterossauros durante o Noriano contrabalanceou uma estase relativa nas linhagens terrestres, elevando a diversidade total do clado a um ápice no Rético. Na

transição Triássico-Jurássico, os dados corroboram um declínio acentuado na diversidade para o clado em geral. Não obstante, durante o Jurássico Inferior, os níveis de riqueza e diversidade filogenética permanecem consistentemente superiores nas análises que incluem pterossauros, sugerindo que as linhagens sobreviventes deste grupo exibiram maior resiliência, atenuando a perda de diversidade total de Pan-Aves. Conclui-se, portanto, que a história evolutiva de Pan-Aves é substancialmente redefinida pela inclusão dos pterossauros. A ascensão do clado foi o produto de, no mínimo, duas grandes irradiações adaptativas, uma terrestre e outra aérea, com dinâmicas e cronologias distintas.

Palavras-chave: Pterosauria; Pan-Aves; macroevolução; diversidade filogenética; Triássico-Jurássico; Evento Pluvial Carniano

ABSTRACT

The Triassic period, which followed the largest mass extinction event in the planet's history, the Permian-Triassic extinction, witnessed the evolutionary radiation of archosaurs, a process that culminated in the emergence of dominant groups such as dinosaurs and pterosaurs. The initial diversification of Pan-Aves, the clade that encompasses birds and all their closest relatives, is commonly associated with major environmental events, notably the Carnian Pluvial Episode (CPE) and the end-Triassic mass extinction. Recent quantitative analyses, such as that of Langer and Godoy (2022), have investigated the macroevolution of terrestrial Pan-Aves; however, that study did not include pterosaurs in its analyses, primarily due to their distinct occupation of the morphofunctional space. This exclusion resulted in a substantial gap in the understanding of the evolutionary dynamics of the clade as a whole. With the purpose of filling this gap, the present study aims to characterize the diversity patterns of Pan-Aves throughout the initial stages of its evolution. The inclusion of pterosaurs was intended to test the hypothesis that their macroevolutionary trajectories were similar to or, alternatively, distinct from those observed in their terrestrial relatives. The analysis, of a quantitative and comparative nature, was based on previously published data and fossil occurrences compiled from the Paleobiology Database. A topology, comprising 21 pterosaur taxa, was integrated into four phylogenetic hypotheses of Pan-Aves used by Langer and Godoy (2022), enabling the quantification of taxonomic richness and the estimation of the group's phylogenetic diversity over time (Lineages Through Time - LTT). The results obtained reveal a profound temporal asymmetry between the evolutionary trajectories of the aerial and terrestrial lineages. The estimation of phylogenetic diversity demonstrates that the Carnian, previously interpreted as an interval of stagnation for terrestrial Pan-Aves, emerges as a phase of explosive radiation for the clade with the inclusion of pterosaurs, driven by the initial diversification of the flying group. In a complementary manner, the analysis of taxonomic richness indicates that the robust diversification of pterosaurs during the Norian counterbalanced a relative stasis in terrestrial lineages, elevating the total diversity of the clade to a peak in the Rhaetian. At the Triassic-Jurassic transition, the data corroborate a sharp decline in diversity for the clade in general. Nevertheless, during the Lower Jurassic, the levels

of richness and phylogenetic diversity remain consistently higher in the analyses that include pterosaurs, suggesting that the surviving lineages of this group exhibited greater resilience, mitigating the loss of total Pan-Aves diversity. It is concluded, therefore, that the evolutionary history of Pan-Aves is substantially redefined by the inclusion of pterosaurs. The rise of the clade was the product of at least two major adaptive radiations, one terrestrial and the other aerial, with distinct dynamics and chronologies

Keywords: Pterosauria; Pan-Aves; macroevolution; phylogenetic diversity; Triassic-Jurassic; Carnian Pluvial Event

Title in english: The Rise of Pterosaurs: A Quantitative Analysis of the Diversification of the First Flying Pan-Aves

LISTA DE ABREVIATURAS

CAMP	Província Magmática do Atlântico Central
CPE	Episódio Pluvial do Carniano
LAD	<i>Last Appearance Datum</i> (Última Ocorrência)
FAD	<i>First Appearance Datum</i> (Primeira Ocorrência)
LTT	<i>Lineages Through Time</i> (Linhagens Através do Tempo)
Ma	Milhões de anos
MBL	<i>Minimum Branch Length</i> (Comprimento Mínimo do Ramo)
PBDB	<i>Paleobiology Database</i>

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	13
1.1 Objetivo geral.....	18
1.2 Objetivos específicos.....	19
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	20
2.1 Construção da árvore filogenética base dos pterossauros.....	20
2.2 Inserção em topologias globais para Pan-Aves.....	23
2.3 Calibração temporal das árvores filogenéticas.....	24
2.4 Estimativa da Diversidade Filogenética.....	25
2.5 Análise da Riqueza Taxonômica e da Intensidade de Amostragem Fossilífera.....	27
3 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	30
3.1 Análise da Diversidade Filogenética de Pan-Aves.....	30
3.2 Análise Comparativa da Riqueza Taxonômica.....	35
3.3 Análise da Amostragem do Registro Fossilífero.....	37
4 CONCLUSÃO.....	41
4.1 Síntese dos Principais Resultados: Trajetórias Evolutivas Divergentes.....	41
4.2 O "Problema Pterossauriano": Origem e o Evento de Extinção.....	42
4.3 Limitações do Estudo e Sugestões para Trabalhos Futuros.....	43
REFERÊNCIAS.....	46

1 INTRODUÇÃO

O início do Mesozoico é marcado pela recuperação do maior evento de extinção já registrado na história do planeta Terra: a extinção Permo-Triássica, também conhecida como “The Great Dying” (A Grande Morte), responsável pela eliminação de aproximadamente 95% da vida no planeta (Benton et al., 2003). Apesar da magnitude catastrófica desse evento, a biosfera iniciou um processo lento, porém progressivo, de recuperação ecológica ao longo do Triássico, o que permitiu a ascensão de novos grupos de vertebrados (Sun et al., 2012; Ezcurra e Butler, 2018).

Dentre esses grupos, os arcossauros se destacaram, tornando-se dominantes nos ecossistemas terrestres e representando, até os dias atuais, uma parcela significativa dos vertebrados existentes. *Archosauria* é um grupo de répteis que teve sua origem no Permiano Superior ou no Triássico Inferior (Brusatte et al., 2010). Trata-se de um clado altamente diversificado, que inclui aves, dinossauros não-avianos, pterossauros e crocodilomorfos, além de diversos táxons extintos restritos ao Mesozoico. O grupo coroa (*crown group*) dos arcossauros é dividido em duas grandes linhagens: *Avenimetatarsalia*, ou, *Pan-Aves*, que inclui as aves e seus parentes mais próximos, e *Crurotarsi*, ou, *Pseudosuchia*, que agrupa os crocodilomorfos e seus parentes (Brusatte et al., 2010).

Embora a diversificação de *Archosauria* tenha se iniciado no Triássico Inferior, seus representantes eram provavelmente escassos durante esse período e o Triássico Médio (Brusatte et al., 2010). O registro fóssil indica que a fauna de tetrápodes era então dominada por outros grupos, como os rincossauros e os dicinodontes, mais bem adaptados às condições áridas e hostis da Pangéia triássica. A escassez de fósseis de arcossauros, mesmo em localidades bem amostradas do Triássico Inferior, sugere que esses animais estavam geograficamente restritos, especialmente a ambientes minimamente florestados (Brusatte et al., 2010).

À medida que o Triássico avançava, eventos ecológicos de impacto global contribuíram para o sucesso dos arcossauros. Dentre eles, destaca-se o Episódio Pluvial Carniano (CPE), datado em cerca de 232 milhões de anos, caracterizado por intensas chuvas e perturbações ambientais globais associadas ao vulcanismo da

Província Ígnea de Wrangellia (Benton et al., 2018). Esse evento é frequentemente apontado como um gatilho para a extinção de diversos tetrápodes, como os rincossauros, e para uma acentuada diversificação dos arcossauros, marcando a transição de faunas dominadas por sinapsídeos para faunas dominadas por dinossauros e pterossauros (Benton et al., 2018). No entanto, a magnitude de sua influência é debatida, já que análises baseadas em dados filogenéticos indicam que pulsos de diversificação significativos podem ter ocorrido antes do CPE, no Triássico Médio, sugerindo que esse evento pode ter tido um papel menos determinante do que tradicionalmente se pressupõe, mas ainda significativo (Langer e Godoy, 2022).

Dentro de *Archosauria*, o grupo em especial que se mostrou particularmente resiliente e melhor adaptado às novas condições ecológicas foram os Pan-Aves. Essa linhagem representa uma das mais notáveis radiações evolutivas da história da vida, englobando as aves, os dinossauros e os pterossauros (Langer e Godoy, 2022).

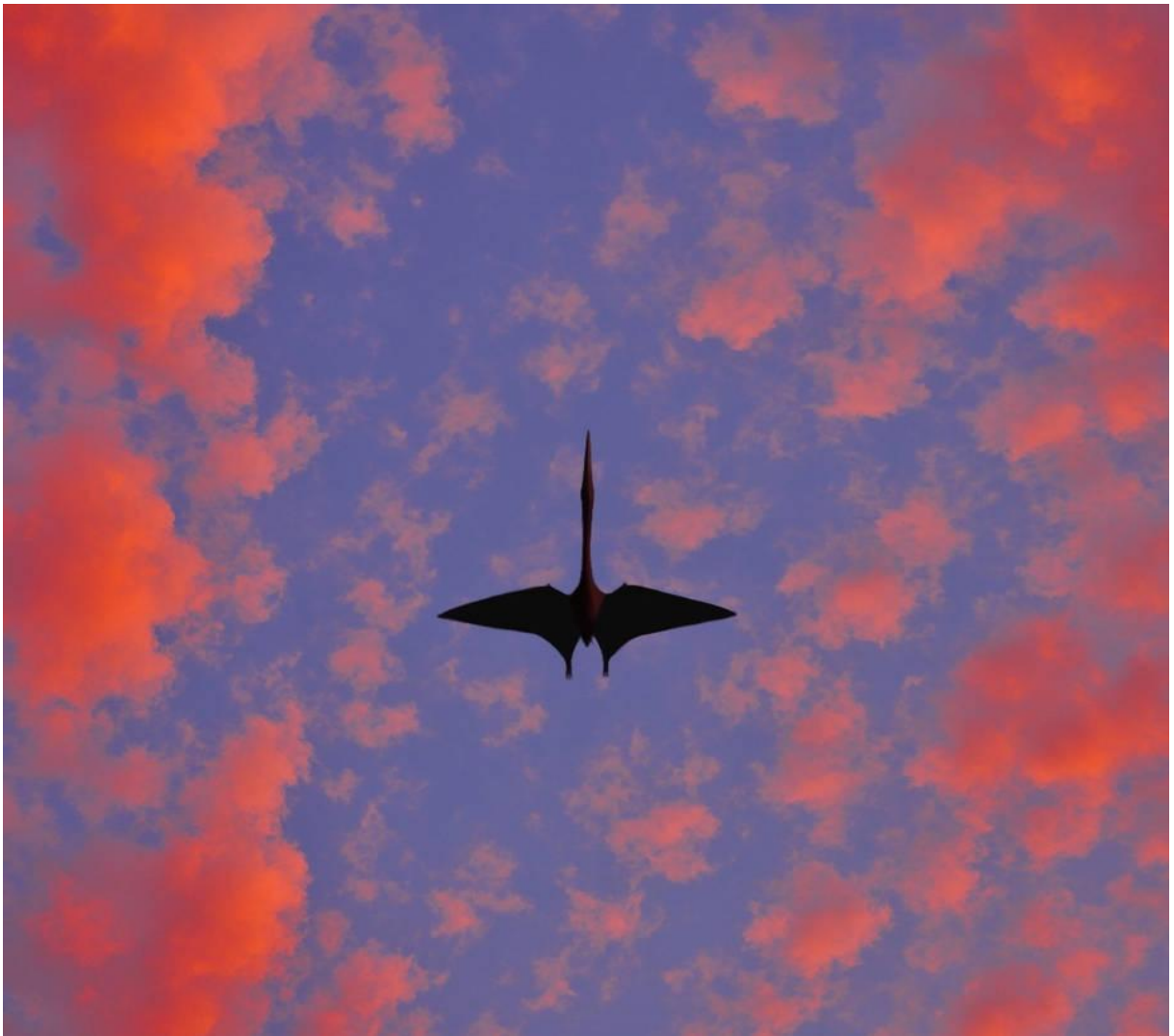
Caracterizados por inovações locomotoras, como postura ereta e o bipedalismo em diversos táxons, os Pan-Aves demonstraram grande capacidade de explorar nichos ecológicos abertos pela extinção de outras linhagens, especialmente após as perturbações ambientais do Carniano (Langer e Godoy, 2022). Sua diversificação também está associada a tendências macroevolutivas, como o aumento do tamanho corporal médio ao longo do Triássico, contrastando com a estase evolutiva observada em grupos como os primeiros crocodilomorfos (Langer e Godoy, 2022). Essa tendência pode ter sido impulsionada pela ocupação de nichos de predadores de médio a grande porte, anteriormente dominados por outros tetrápodes. Tanto os dinossauros quanto os pterossauros parecem ter seguido trajetórias evolutivas paralelas, aproveitando as transformações ecológicas e ambientais que marcaram o período.

Dentro de Pan-Aves, os pterossauros se destacam como os primeiros vertebrados a desenvolverem a capacidade de voo ativo, milhões de anos antes do surgimento das primeiras aves. Eles exploraram nichos aéreos ainda pouco ocupados nos ecossistemas triássicos da Pangéia (Unwin, 2006; Witton, 2013). Apesar de seu sucesso adaptativo, a origem dos pterossauros permanece pouco compreendida, principalmente pela ausência de fósseis de transição que documentem gradualmente o desenvolvimento das estruturas anatômicas relacionadas ao voo, como o esterno e os membros anteriores (Dalla Vecchia, 2013;

Nesbitt, 2011). Essa lacuna contrasta com o conhecimento mais completo da origem dos dinossauros e evidencia a necessidade de novas descobertas para elucidar os primeiros passos da evolução do voo nos pterossauros.

A evolução dos pterossauros ao longo da Era Mesozoica, impulsionada por uma complexa interação de fatores ecológicos, resultou em uma notável diversificação morfológica e de nicho. Este processo culminou no surgimento de formas verdadeiramente diversas e, posteriormente, gigantescas, que estabeleceram os limites máximos de tamanho para um vertebrado voador. O exemplo mais emblemático dessa tendência é o *Quetzalcoatlus northropi* (Figura 1), um pterossauro do Cretáceo Superior.

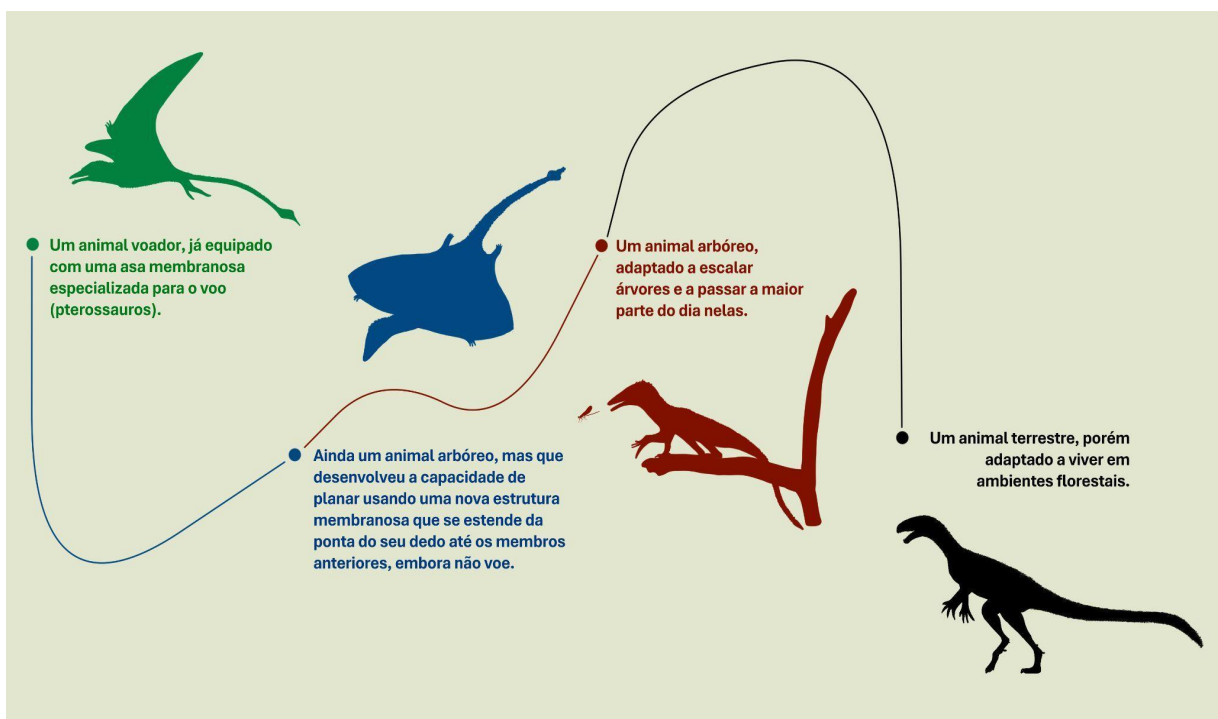
Figura 1 - *Quetzalcoatlus northropi*



Fonte: Elaborado pelo autor, 2025

Diversas teorias tentam explicar a origem do voo nesse grupo, sendo as mais debatidas as hipóteses “*ground up*” (do solo para cima) e “*trees down*” (das árvores para baixo), que discutem se a habilidade de voar surgiu a partir de animais corredores que saltavam do chão ou de formas arborícolas que planavam antes do voo batido (Padian, 2008; Unwin, 2006). Atualmente, a hipótese “*trees down*” tem recebido maior respaldo, especialmente por analogia com outros vertebrados voadores, como aves e morcegos, cuja origem do voo está relacionada a um estilo de vida arborícola e a uma transição gradual do salto ao planamento e, por fim, ao voo ativo (Dial, 2003; Witton, 2013). A Figura 2 demonstra a transição gradual, partindo de um ancestral terrestre (1) que adota um modo de vida arborícola (2), passando por um estágio intermediário de planador (3) e culminando na aquisição do voo ativo (4).

Figura 2 - Transição “*tree down*”



Fonte: Elaborado pelo autor, 2025

Considerando as mudanças ecológicas ocorridas durante o CPE, entre 234 e 232 Ma, há evidências de aumento da umidade e da cobertura vegetal em algumas regiões da Pangeia, favorecendo paisagens mais florestadas (Dal Corso et al., 2020; Mancuso et al., 2020). Nesse contexto, os ancestrais dos pterossauros podem ter se

beneficiado de ambientes tridimensionais ricos em oportunidades para exploração vertical, o que teria favorecido uma transição ecológica para hábitos arborícolas.

Essa hipótese é reforçada pelo estudo de seus possíveis grupos-irmãos, como os lagerpetídeos, que apresentam adaptações locomotoras compatíveis com saltos e agilidade, sugerindo comportamentos voltados à exploração de estruturas elevadas, ainda que não estritamente arborícolas (Kammerer et al., 2020). A partir desse modo de vida, o desenvolvimento de estruturas como o patágio (membrana alar) e o alongamento do quarto dedo teria favorecido o planamento, uma etapa plausível antes da aquisição do voo ativo. Assim, a origem do voo nos pterossauros provavelmente envolveu uma transição ecológica gradual, ligada ao ambiente florestado do Carniano, à seleção natural por locomoção tridimensional e à exploração de nichos aéreos pouco ocupados no final do Triássico.

Figura 3 - *Peteinosaurus zambelli*, pterossauro basal do Triássico



Fonte: Elaborado pelo autor, 2025

Referente a esse período, a extinção em massa do final do Triássico, há aproximadamente 201 milhões de anos, representa uma das maiores crises biológicas da história da Terra. Este evento é amplamente associado à intensa atividade vulcânica da Província Magmática do Atlântico Central (CAMP) (Whiteside et al., 2010; Blackburn et al., 2013; Davies et al., 2017). A hipótese tradicional

sustenta que essa extinção abriu caminho para a hegemonia dos dinossauros, eliminando grupos competidores como diversos arcossauros crurotarsos e outros tetrápodes, o que teria "esvaziado o eco-espço", possibilitando a radiação dos dinossauros no Jurássico (Colbert, 1958; Olsen et al., 2002; Brusatte et al., 2008).

Apesar da ampla aceitação dessa hipótese, os padrões de diversidade dos dinossauros através do limite Triássico-Jurássico ainda são debatidos. Enquanto alguns estudos apontam para um aumento na diversidade (Barrett et al., 2009; Butler et al., 2011; Irmis, 2011), outras análises sugerem que os dinossauros também sofreram os impactos da extinção, apresentando queda na diversidade e nas taxas de diversificação entre o final do Triássico e o início do Jurássico (Lloyd et al., 2008; Tennant et al., 2018).

O presente estudo busca compreender como esses eventos ecológicos influenciaram a diversificação dos pterossauros ao longo do Triássico e no início do Jurássico. Para tal, toma como base o trabalho de Langer e Godoy (2022), intitulado *"So Volcanoes Created the Dinosaurs? A Quantitative Characterization of the Early Evolution of Terrestrial Pan-Aves"*, que caracteriza quantitativamente a diversificação dos Pan-Aves terrestres ao longo do Triássico e do Jurássico Inferior. O objetivo dos autores foi testar a influência de grandes eventos ambientais, como a formação de províncias ígneas, na evolução do grupo. Contudo, os pterossauros não foram incluídos na análise, deixando uma lacuna ainda a ser estudada.

Para atingir seus objetivos, Langer & Godoy (2022) utilizaram abordagens baseadas em dados de ocorrência fóssil e em filogenias, quantificando riqueza de espécies, diversidade filogenética e estimando taxas de diversificação líquida por meio de modelos como *PyRate* e o modelo episódico de nascimento-morte fossilizado (EFBD). A evolução do tamanho corporal também foi avaliada ao longo do tempo. Seus resultados revelaram que a diversificação dos Pan-Aves terrestres foi mais matizada e complexa do que se previa, sugerindo que a ascensão dos dinossauros após a extinção Triássico-Jurássica não ocorreu de forma súbita e homogênea para todo o grupo.

1.1 Objetivo geral

O presente trabalho tem como objetivo aprofundar o conhecimento sobre a diversificação inicial de Pterosauria, documentando os padrões de diversidade do

grupo durante o Triássico Superior e o Jurássico Inferior. Pretende-se investigar a relação entre esses padrões e os grandes eventos ambientais que ocorreram nesse intervalo, como o CPE e a extinção Triássico-Jurássica.

Com o intuito de suprir lacunas deixadas por análises anteriores, será feita a caracterização quantitativa dos padrões de diversidade e evolução dos pterossauros durante o Triássico e Jurássico Inferior. Para isso, serão empregadas metodologias comparáveis às utilizadas por Langer e Godoy (2022), especialmente no que diz respeito ao uso integrado de dados filogenéticos e registros de ocorrência fóssil.

Cabe destacar que, embora o estudo de Langer e Godoy (2022) tenha incorporado modelos analíticos complexos como o PyRate e o modelo Episodic Fossilized Birth–Death (EFBD) para estimativas de taxas de originação e extinção, tais abordagens não serão aplicadas na presente análise. Em vez disso, este trabalho concentra-se nas outras métricas abordadas como diversidade filogenética e riqueza de linhagens ao longo do tempo, consideradas mais adequadas ao escopo e aos dados disponíveis neste estudo.

1.2 Objetivos específicos

Serão adotadas abordagens fundamentadas em dados de ocorrência e em filogenias calibradas, com os seguintes objetivos:

- Estimar a diversidade filogenética temporal utilizando árvores filogenéticas;
- Caracterizar os padrões de riqueza de espécies ao longo do tempo, com base em dados de ocorrência;
- Avaliar convergências ou discrepâncias entre os padrões inferidos por ambas as abordagens.

Um aspecto central da análise será a comparação direta entre os resultados obtidos para os pterossauros e os padrões documentados para os Pan-Aves terrestres (excluindo pterossauros). Essa comparação permitirá avaliar se os pterossauros seguiram trajetórias macroevolutivas similares ou distintas em resposta às mesmas mudanças paleoambientais. Assim, este estudo contribuirá para uma compreensão mais ampla dos processos que influenciaram a ascensão e o sucesso inicial dos pterossauros no contexto das transformações ecológicas do início do Mesozoico.

2 MATERIAL E MÉTODOS

A presente pesquisa adota uma abordagem quantitativa e comparativa para investigar os padrões macroevolutivos da diversificação inicial dos pterossauros, com foco temporal que se estende do final do Triássico até o início do Jurássico. A metodologia proposta combina análise filogenética com dados de ocorrência fóssilífera, permitindo a caracterização da trajetória evolutiva dos pterossauros e sua possível resposta a eventos ambientais críticos, como o Episódio Pluvial Carniano (CPE) e a Extinção Triássico-Jurássica. Esta abordagem visa preencher lacunas ainda persistentes no entendimento da origem e expansão desse grupo de Pan-Aves voadores.

2.1 Construção da árvore filogenética base dos pterossauros

O ponto de partida da presente investigação metodológica consistiu na construção manual de uma árvore filogenética direcionada à compreensão da diversificação inicial dos pterossauros, primeiros arcossauros voadores integrantes do clado Pan-Aves. A árvore contempla exclusivamente os representantes do grupo com ocorrência registrada entre o final do Triássico (aproximadamente 228 milhões de anos) e o início do Jurássico (cerca de 178 milhões de anos), intervalo crítico no qual os pterossauros surgem e se diversificam significativamente nas paisagens terrestres e costeiras do início do Mesozoico.

Para a elaboração da hipótese filogenética, foi conduzida uma revisão bibliográfica abrangente da literatura especializada, com foco na descrição morfológica, posicionamento taxonômico e contexto estratigráfico de cada táxon selecionado, além do uso da base de dados *Paleobiology Database* (PBDB). Táxons problemáticos e icnotáxons foram deixados de fora das análises. Essa etapa teve como principal referência o estudo de Baron et al. (2020), que apresenta uma proposta filogenética atualizada e abrangente para os primeiros pterossauros, destacando a reorganização de grupos tradicionalmente reconhecidos e a introdução de novos agrupamentos, como *Lonchognatha*, *Zambellisauria* e *Macronychoptera*. A escolha deste trabalho se justifica por sua abrangência filogenética e por incorporar dados recentes que auxiliam na resolução das relações entre os primeiros pterossauros.

A topologia construída foi organizada de forma hierárquica (Figura 4), com a separação inicial de *Pterosauria* em dois grandes clados: *Preondactyla* e *Lonchognatha*. *Preondactyla* é representado por *Preondactylus buffarinii* e *Austriadactylus cristatus* (Dalla Vecchia, 2009), enquanto *Lonchognatha* se subdivide em *Caviramidae*, cuja linhagem se desdobra no grupo *Austriadraconidae*, que inclui *Carniadactylus rosenfeldi*, *Seazzadactylus venieri*, *Arcticodactylus cromptonellus*, *Austriadraco dallavecchiai* e *Eotephradactylus mcintireae*, e em um grupo irmão, por vezes referenciado como *Raeticodactylidae*, que compreende espécies como *Raeticodactylus filisurensis*, *Caviramus schesaplanensis*, *Yelaphomte praderioi* e *Pachagnathus benitoi*. Notavelmente, estes dois últimos táxons constituem os primeiros e únicos registros claros de pterossauros para o Triássico do hemisfério sul.

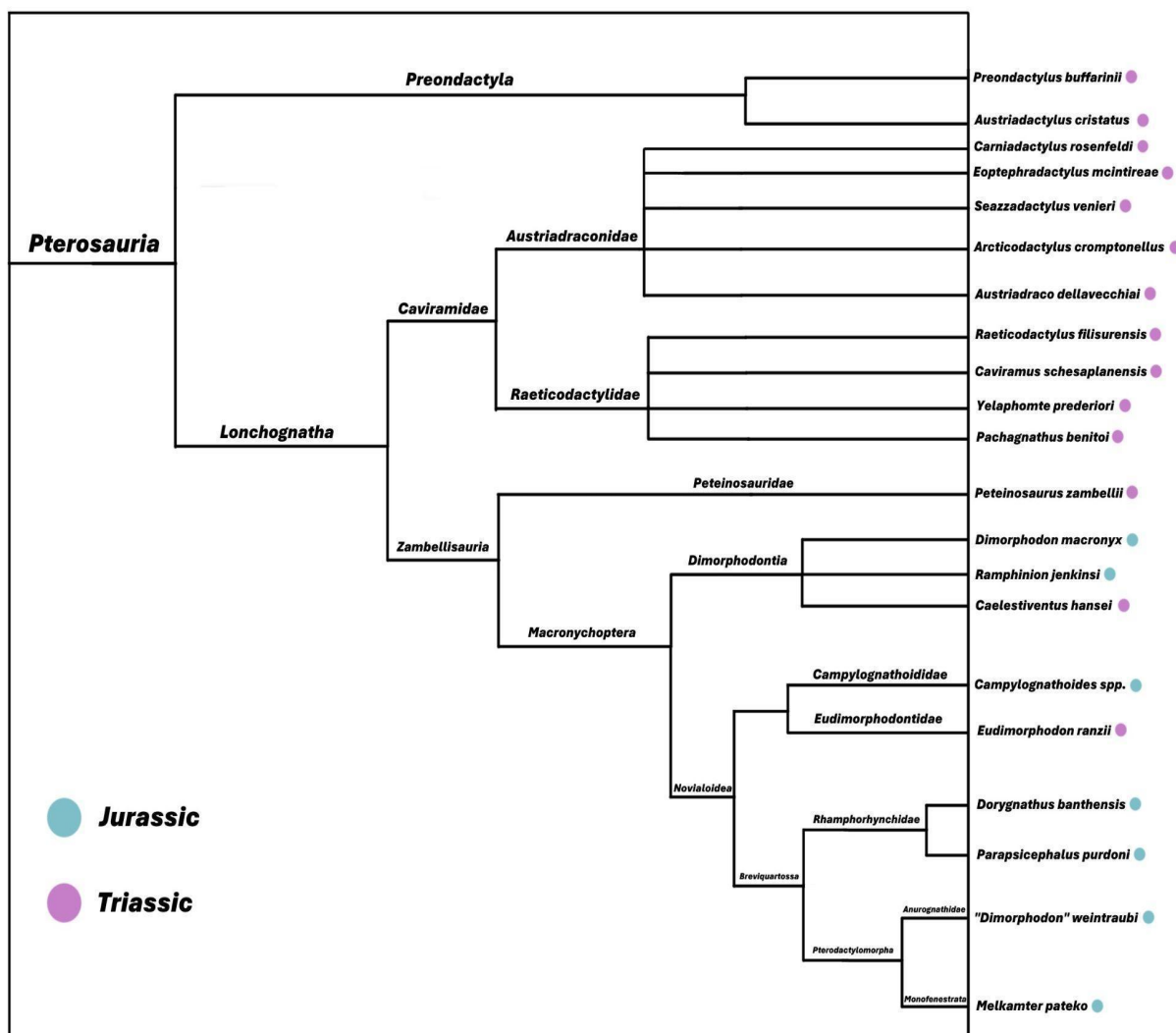
A seguir, *Zambellisauria*, também parte de *Lonchognatha*, ramifica-se em dois grupos principais: *Peteinosauridae*, representado por *Peteinosaurus zambelli* (Figura 3) e *Macronychoptera*. Esta última linhagem dá origem a dois clados: *Dimorphodontidae*, composto por *Dimorphodon macronyx*, *Rhamphinion jenkinsi* e *Caelestiventus hanseni*; e *Novialoidea*, que agrupa formas mais apicais da linhagem pterossauriana.

No interior de *Novialoidea*, observa-se uma subdivisão em dois grupos distintos: um composto por *Campylognathoides spp.* e *Eudimorphodon ranzii* (Zambelli, 1973), e outro que leva à radiação dos *Breviquartossas*. Este último se divide nos clados *Rhamphorhynchidae*, com *Dorygnathus banthensis* e *Parapsicephalus purdoni* e *Pterodactylomorpha*. No contexto deste segundo grupo, destacam-se os *Anurognathidae*, com o táxon enigmático “*Dimorphodon*” *weintraubi* (Vidovic e Martill, 2014), e o clado *Monofenestrata*, representado por *Melkamter pateko*, uma das formas mais antigas em que a fenestra nasal encontra-se fundida à antorbital (Fernandes et al., 2024).

A seleção dos táxons respeitou critérios estratigráficos e geográficos rigorosos, com representatividade paleobiogeográfica que compreende faunas da Europa, América do Sul e América do Norte. Alguns registros relevantes foram extraídos de unidades fossilíferas como a *Calcare di Zorzino* e *Dolomia di Forni*, na Itália, e a Formação *Cañadón Asfalto*, na Patagônia argentina (Dalla Vecchia, 2019; Martínez et al., 2022; Fernandes et al., 2024).

Ao término deste processo, foi obtida uma árvore filogenética composta por 21 táxons de pterossauros, distribuídos em 17 agrupamentos distintos, refletindo a diversidade taxonômica e morfológica do grupo durante sua fase inicial de diversificação. Esta topologia foi, posteriormente, incorporada às quatro árvores filogenéticas utilizadas por Langer e Godoy (2022), permitindo a inserção dos pterossauros nas análises comparativas da evolução dos Pan-Aves terrestres. Essa inserção representa um avanço metodológico ao possibilitar a investigação simultânea de padrões filogenéticos entre linhagens voadoras e não voadoras de arcossauros durante o Mesozoico Inferior.

Figura 4 – Filogenia da irradiação inicial de Pterosauria.



2.2 Inserção em topologias globais para Pan-Aves

Uma vez concluída a construção da árvore filogenética específica dos pterossauros, deu-se início à sua integração em topologias mais amplas, com o objetivo de posicionar o grupo no contexto evolutivo dos Pan-Aves terrestres. Essa etapa foi fundamental para permitir análises macroevolutivas comparativas entre os pterossauros e outros Pan-Aves não-voadores, conforme discutido por Langer e Godoy (2022). Para isso, foram selecionadas quatro topologias distintas, derivadas diretamente do conjunto de árvores previamente utilizadas pelos autores. No trabalho de Langer e Godoy (2022), foram feitas análises tanto de topologias que apresentavam linhagens fantasma quanto de topologias que não apresentavam; para acrescentar os pterossauros neste estudo, foram utilizadas somente topologias sem essas linhagens. As mesmas representam hipóteses genéricas de relacionamento entre diversos táxons de Pan-Aves terrestres, tendo sido escolhidas por sua compatibilidade estrutural com os objetivos deste trabalho.

A incorporação dos pterossauros às topologias foi realizada com o auxílio do software *Mesquite* (Maddison e Maddison, 2023), amplamente reconhecido por sua versatilidade na montagem, edição e manipulação de árvores filogenéticas. O procedimento envolveu a introdução da subárvore dos pterossauros nas quatro topologias globais, respeitando os vínculos filogenéticos propostos na literatura científica mais atual. Conforme sugerido por diversos estudos recentes, o clado Pterosauria foi posicionado como grupo irmão de Lagerpetidae, ambos reunidos em um clado maior denominado Pterosauriiformes. Essa disposição filogenética, apoiada por evidências morfológicas e filogenômicas, têm sido progressivamente aceita como uma hipótese plausível para a origem e os primeiros passos evolutivos dos pterossauros dentro de Pan-Aves.

Essa etapa metodológica não apenas permitiu a inserção contextual dos pterossauros em cenários evolutivos mais abrangentes, mas também viabilizou a aplicação de análises temporalmente calibradas que contemplam tanto linhagens voadoras quanto não voadoras de Pan-Aves durante o início do Mesozoico, reforçando o valor comparativo e evolutivo da abordagem adotada neste estudo

2.3 Calibração temporal das árvores filogenéticas

A etapa subsequente à inserção dos pterossauros nas topologias globais consistiu na calibração temporal das árvores filogenéticas expandidas. Essa etapa é essencial para a realização de análises macroevolutivas quantitativas, pois permite associar os eventos de divergência filogenética ao tempo geológico, possibilitando a identificação de padrões temporais de diversificação, extinção e sobrevivência dos clados ao longo do Mesozoico.

Para viabilizar a calibração, foi realizada uma pesquisa bibliográfica detalhada com o objetivo de obter as idades mínima e máxima de ocorrência para cada um dos 188 táxons presentes nas topologias, incluindo os 21 pterossauros. O procedimento adotado consistiu na análise das ocorrências fósseis atribuídas a cada espécie e sua respectiva unidade estratigráfica de proveniência. Sempre que possível, foram utilizadas as idades definidas para a formação geológica onde o fóssil foi encontrado. Por exemplo, se determinada espécie foi descrita com base em material proveniente da Formação Zorzino, sua faixa temporal foi estabelecida com base nas idades atribuídas a essa unidade.

Nos casos em que os fósseis foram atribuídos a membros específicos dentro de uma formação (por exemplo, o Membro Cañadón Ferrays da Formação Cañadón Asfalto), as estimativas de idade foram refinadas conforme a cronologia mais precisa disponível para aquele membro, garantindo maior fidelidade estratigráfica. Essa abordagem permitiu uma resolução temporal mais acurada, ao passo que evitou a generalização excessiva das idades, algo que pode comprometer a precisão das calibrações.

Adicionalmente, registros de ocorrência com atribuição estratigráfica incerta, inconsistências temporais ou ausência de contexto geológico confiável foram desconsiderados ou tratados com cautela, estipulando suas idades máximas e mínimas com base na idade geológica que se relacionam, sendo priorizados táxons com respaldo bioestratigráfico sólido, conforme sugerido por estudos recentes (Fernandes et al., 2024; Dalla Vecchia, 2019).

Com as idades estabelecidas, as quatro topologias expandidas foram calibradas no tempo utilizando o software R (R Core Team, 2021), em conjunto com os pacotes ape (Paradis e Schliep, 2019) e paleotree (Bapst, 2012). O método de calibração empregado foi o Minimum Branch Length (MBL), que busca garantir que

todos os ramos da árvore possuam um comprimento mínimo definido, evitando a compactação excessiva dos eventos de divergência. Esse método difere de abordagens como o método "equal", pois preserva, sempre que possível, a estrutura relativa dos nós e a distribuição cronológica dos eventos, ajustando apenas os pontos em que os ramos se tornariam irrealisticamente curtos.

Cada uma das quatro topologias foi calibrada 100 vezes, totalizando a geração de 400 árvores filogenéticas temporalmente calibradas. A multiplicidade de replicações visa reduzir o impacto de vieses metodológicos decorrentes de uma única calibração e permite a geração de um conjunto estatisticamente robusto de árvores. A análise da variação entre essas árvores auxilia na avaliação da consistência e estabilidade dos padrões de diversificação inferidos ao longo do tempo, fortalecendo a confiabilidade dos resultados evolutivos extraídos das reconstruções filogenéticas.

2.4 Estimativa da Diversidade Filogenética

Para estimar a diversidade filogenética dos Pan-Aves, incluindo os pterossauros, ao longo do Triássico e Jurássico Inferior, foi empregada uma abordagem baseada em árvores filogenéticas calibradas no tempo. A estimativa da diversidade filogenética, entendida como o número de linhagens coexistentes ao longo do tempo (Lineages Through Time – LTT), permite inferir a dinâmica macroevolutiva do grupo de maneira complementar à riqueza taxonômica bruta derivada de dados de ocorrência (Langer e Godoy, 2022).

As análises foram realizadas no ambiente estatístico R (R Core Team, 2025), com o auxílio de scripts customizados e funções adaptadas da função `ltt95()` do pacote `phytools` (Revell, 2012). Inicialmente, foi realizada a leitura de um conjunto de árvores filogenéticas calibradas temporalmente contendo linhagens de Pan-Aves na qual foram incluídos os pterossauros. As árvores foram construídas no software *Mesquite* (Maddison e Maddison, 2023), conforme detalhado anteriormente, e armazenadas no formato `.txt`. Após a leitura e seleção de um subconjunto de 50 árvores representativas, para cada uma das 4 topologias calibradas 100 vezes no tempo, procedeu-se ao alinhamento dos tempos de origem das linhagens com os limites dos estágios geológicos de interesse, por meio de um arquivo com as idades geológicas estabelecidas.

Para permitir a visualização e a quantificação estatística da diversidade filogenética ao longo do tempo, utilizou-se uma função modificada para calcular a trajetória média do número de linhagens por tempo geológico, com intervalos de confiança de 95%. Esta função implementa o cálculo do número de linhagens ao longo de um eixo temporal contínuo, seja baseado nos tempos absolutos das árvores (método times), seja pelo número cumulativo de linhagens (método lineages), sendo o segundo o adotado neste estudo.

A diversidade filogenética foi então plotada ao longo do tempo utilizando tanto visualizações básicas quanto gráficos elaborados com a biblioteca ggplot2. Este último recurso permitiu incluir zonas de incerteza por meio de faixas de confiança (ribbons) e marcações verticais associadas a eventos geológicos relevantes, como o Episódio Pluvial Carniano (CPE), a Extinção Triássico-Jurássica e a origem estimada de Pan-Aves, além dos limites cronológicos dos estágios geológicos utilizados como referência (ex.: Hetangiano, Noriano, Pliensbaquiano). A visualização final da curva de diversidade filogenética, com média e intervalo de confiança (método "mean" com mode = "mean"), proporcionou a leitura das tendências macroevolutivas do grupo ao longo do intervalo estudado.

O uso de árvores calibradas no tempo permitiu uma abordagem comparável à adotada por Langer e Godoy (2022), que também utilizaram árvores calibradas temporalmente para estimar a diversidade filogenética dos Pan-Aves terrestres, embora tenham excluído os pterossauros de suas análises por compreenderem que estes ocupavam um espaço morfofuncional distinto. Assim, ao incluir os pterossauros, foi permitida a possibilidade de investigar se os padrões macroevolutivos do grupo voador seguiu uma trajetória convergente ou divergente em relação às linhagens exclusivamente terrestres de Pan-Aves. A utilização do método LTT em conjunto com scripts customizados reflete a flexibilidade analítica da abordagem e permite comparações diretas entre topologias distintas.

A metodologia adotada aqui se alinha com práticas contemporâneas de análise macroevolutiva baseadas em filogenias calibradas no tempo, como demonstrado por Langer e Godoy (2022), embora com a adaptação necessária para abarcar grupos voadores. A padronização dos dados, os critérios de exclusão de táxons problemáticos, a calibração temporal e a visualização gráfica com intervalos de confiança representam etapas fundamentais para garantir a reprodutibilidade e a robustez dos resultados. A partir dessa abordagem, foi possível avaliar com maior

precisão como os pterossauros responderam às transformações ambientais ocorridas no início do Mesozoico e qual foi seu papel na diversificação inicial dos Pan-Aves.

2.5 Análise da Riqueza Taxonômica e da Intensidade de Amostragem Fossilífera

Para obter uma perspectiva complementar e independente das análises filogenéticas, foi conduzida uma avaliação da diversidade taxonômica bruta (*taxic richness*) e da intensidade de amostragem ao longo do tempo. Enquanto as abordagens filogenéticas estimam a diversidade de linhagens, às vezes, incluindo aquelas não preservadas no registro fóssil ("*ghost lineages*"), a análise de riqueza taxonômica oferece um retrato direto dos táxons efetivamente conhecidos em cada intervalo de tempo. Esta abordagem, embora mais suscetível a vieses de preservação e coleta, é fundamental para "ancorar" as inferências macroevolutivas na evidência fóssil concreta, permitindo uma avaliação crítica dos padrões de diversidade observados.

A extração dos dados foi realizada a partir do *Paleobiology Database* (PBDB), um banco de dados paleontológicos compilado em escala global. O termo de busca primário utilizado foi "Avenmetatarsalia", de modo a abranger a totalidade do clado Pan-Aves, escopo desta pesquisa. Essa abordagem inclui os pterossauros, considerando sua distinta ocupação do eco-espço aéreo.

Tal escolha metodológica contrasta com a abordagem de Langer e Godoy (2022) em seu estudo sobre a evolução inicial dos Pan-Aves terrestres. Os autores optaram por excluir os pterossauros, sob a justificativa de que estes ocupam um espaço morfofuncional inteiramente distinto, o que poderia introduzir vieses na análise das formas terrestres. Consequentemente, a busca realizada no trabalho dos autores foi mais restrita, focando nos grupos Aphanosauria, Lagerpetidae e Dinosauromorpha, animais estritamente terrestres.

Para garantir a reprodutibilidade e a qualidade dos dados, Langer e Godoy (2022) detalharam um rigoroso protocolo de filtragem no PBDB com os seguintes parâmetros: resolução taxonômica em nível de espécie, preservação limitada a "*regular taxa only*", status do táxon como "*all*", critério de identificação como "*latest*" e regra temporal como "*major*".

A fim de contextualizar os padrões de diversidade e mitigar os efeitos de vieses amostrais, foram geradas três matrizes de dados distintas. A primeira continha as ocorrências de todos os táxons de Pan-Aves (resultantes da busca por "Avemetatarsalia"). A segunda quantificava o número de coleções fossilíferas que continham registros de Pan-Aves. A terceira, de escopo mais amplo, contabilizava todas as coleções com registros de Tetrapoda em geral. Esta última serve como um importante indicador para o esforço de amostragem paleontológica global em ambientes continentais para um determinado intervalo de tempo.

A lógica subjacente é que, se a diversidade de Pan-Aves aumenta enquanto o número total de coleções de tetrápodes permanece estável ou diminui, o padrão observado mais provavelmente reflete uma genuína radiação evolutiva. Inversamente, um aumento síncrono em ambas as métricas pode indicar que o sinal de diversidade é, em parte, um artefato de maior esforço de coleta.

Para a implementação da análise, os arquivos de dados foram pré-processados para conter os tempos de primeira e última ocorrência de cada táxon (FAD e LAD). A análise temporal foi executada no ambiente R, utilizando funções personalizadas que discretizam os dados de ocorrência contínuos em intervalos de tempo pré-definidos. O intervalo de interesse abrangeu de 250 a 168,3 Ma, e os *bins* temporais foram definidos pelos limites dos estágios geológicos do Triássico e Jurássico. Funções específicas, como `taxicDivDisc2()`, `taxicDivDisc3()` e `taxicDivDisc4()`, foram aplicadas para calcular, respectivamente, a riqueza de táxons de Pan-Aves e o número de coleções de Pan-Aves e de Tetrápoda por intervalo.

A visualização dos resultados foi projetada para facilitar a comparação direta entre as tendências de diversidade e amostragem. Utilizando as bibliotecas gráficas `ggplot2` e `hrbrthemes`, o número de coleções foi representado por gráficos de retângulos (azul para Pan-Aves e verde para Tetrápoda), refletindo valores discretos por *bin* temporal. Sobre estes, a riqueza taxonômica foi plotada como uma linha contínua, permitindo observar flutuações de diversidade. Linhas verticais tracejadas foram sobrepostas para marcar eventos geológicos e macroevolutivos chave, como o Episódio Pluvial Carniano (CPE) e a extinção em massa do final do Triássico, contextualizando os padrões biológicos com potenciais gatilhos ambientais. Esta abordagem dualística, combinando a contagem de táxons com proxies de esforço de coleta, oferece uma avaliação mais crítica da dinâmica da diversidade, permitindo

distinguir com maior confiabilidade as tendências evolutivas genuínas dos artefatos do registro fóssilífero.

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1 Análise da Diversidade Filogenética de Pan-Aves

A análise inicial concentra-se na diversidade filogenética ao longo do tempo (*Lineages Through Time* – LTT), com base em um conjunto de 400 árvores filogenéticas temporalmente calibradas. Essa abordagem permite reconstruir a trajetória macroevolutiva dos Pan-Aves, incluindo os pterossauros, durante o Triássico e o Jurássico Inferior. Os resultados são apresentados em quatro gráficos comparativos de curvas de diversidade (Figuras 5-8). Em todos os gráficos, a linha contínua representa a média do número de linhagens, enquanto as linhas pontilhadas indicam o intervalo de confiança de 95%. Adicionalmente, linhas verticais tracejadas marcam eventos geológicos de referência, que são, da esquerda para a direita: os limites dos estágios Ladiniano/Carniano (237 Ma), Carniano/Noriano (227 Ma), Noriano/Reciano (208.5 Ma), a extinção do Triássico-Jurássico (201.3 Ma) e o limite do Toarciano/Aaleniano (174.1 Ma). Essas linhas verticais tracejadas também servirão de orientação para as figuras dos demais resultados apresentados neste trabalho

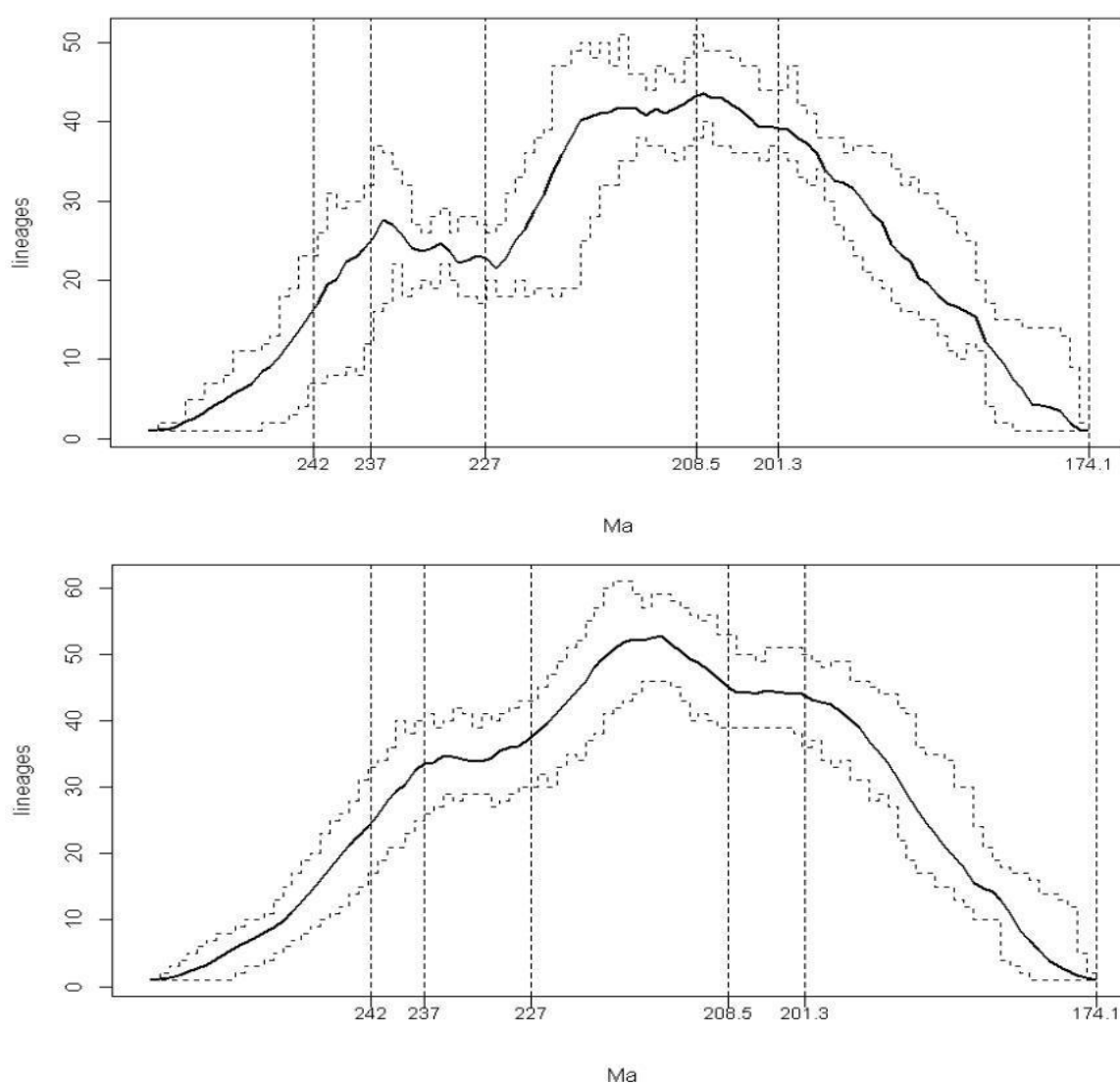
Para uma melhor interpretação, cada figura (Figuras 5-8) compara diretamente a curva de diversidade que representa apenas os Pan-Aves terrestres, baseada nas quatro topologias de Langer e Godoy (2022) com a que incorpora os pterossauros (gerada neste estudo). Essa comparação direta possibilita avaliar congruências e discrepâncias entre os diferentes conjuntos de dados e inferências evolutivas.

Na análise original de Langer e Godoy (2022), que exclui os pterossauros, a diversidade filogenética de Pan-Aves terrestres apresenta um aumento constante durante o Triássico Médio. Esse crescimento é seguido por uma estagnação no Carniano, atingindo o pico de diversidade no Noriano e, por fim, iniciando uma queda gradual que se acentua após o limite Triássico-Jurássico (Figuras 5-8, gráficos superiores).

Em contrapartida, a inclusão dos pterossauros na presente análise altera significativamente esse padrão (Figuras 5-8, gráficos inferiores). A modificação mais evidente é um aumento no número de linhagens estimadas ao longo de todo o intervalo de tempo. Tal resultado era esperado, visto que 21 táxons foram acrescentados à matriz de dados original.

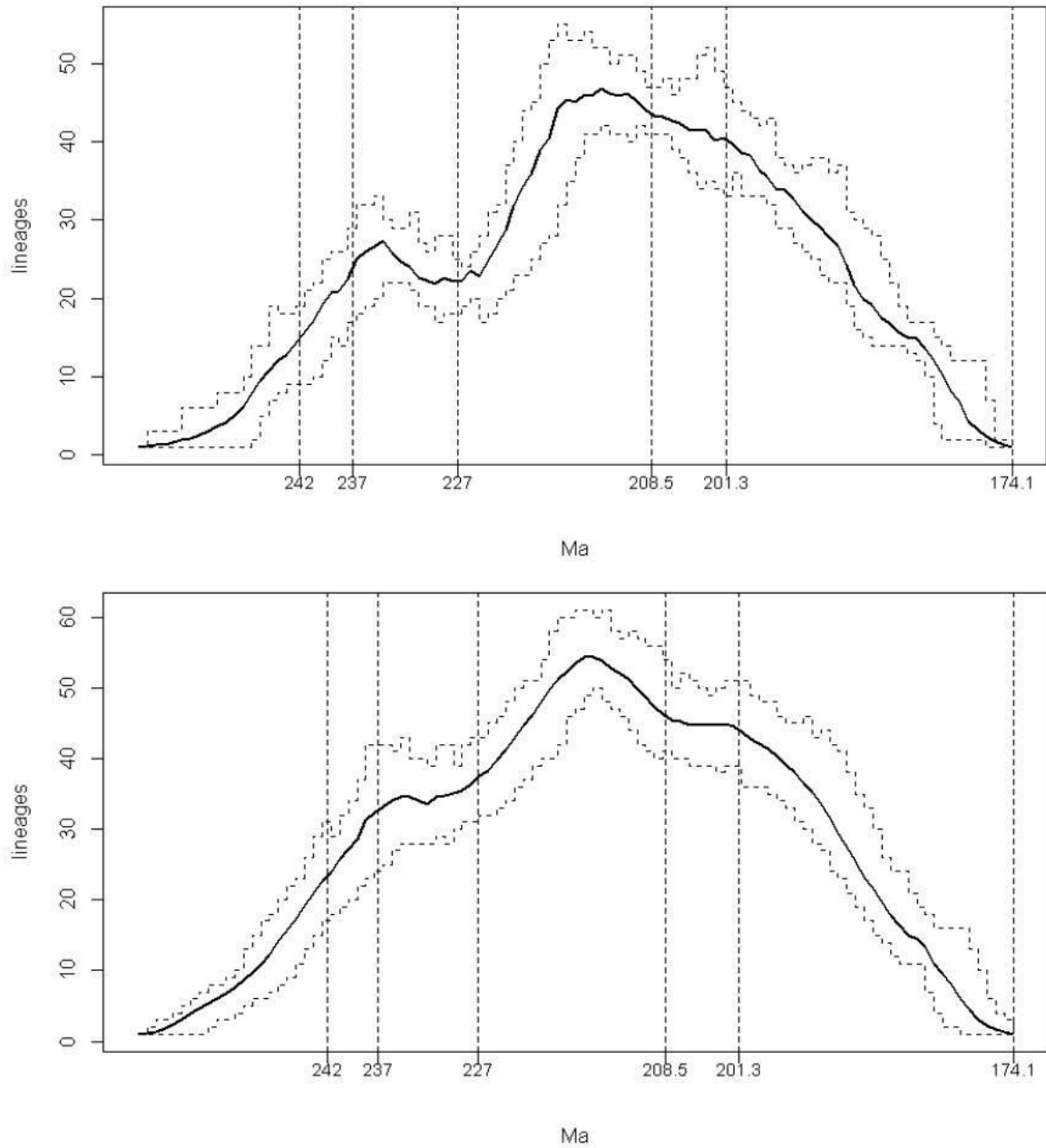
Uma das discrepâncias mais notáveis ocorre durante o Carniano. Em contraste com a estagnação reportada para os Pan-Aves terrestres, as novas análises indicam um pico proeminente de diversidade filogenética neste estágio para o grupo como um todo. Esse padrão é consistente em todas as quatro topologias (Figuras 5-8, gráficos inferiores) e sugere que o Carniano, possivelmente associado aos eventos do Episódio Pluvial Carniano (CPE), foi um período de importante radiação inicial não apenas para os dinossauros, mas também para os pterossauros, elevando a diversidade total de Pan-Aves.

Figura 5 - Diversidade de Pan-Aves terrestres (LTT) segundo a Topologia 1 de Langer e Godoy (2022) (gráfico acima) e o efeito da inclusão de pterossauros (gráfico abaixo)



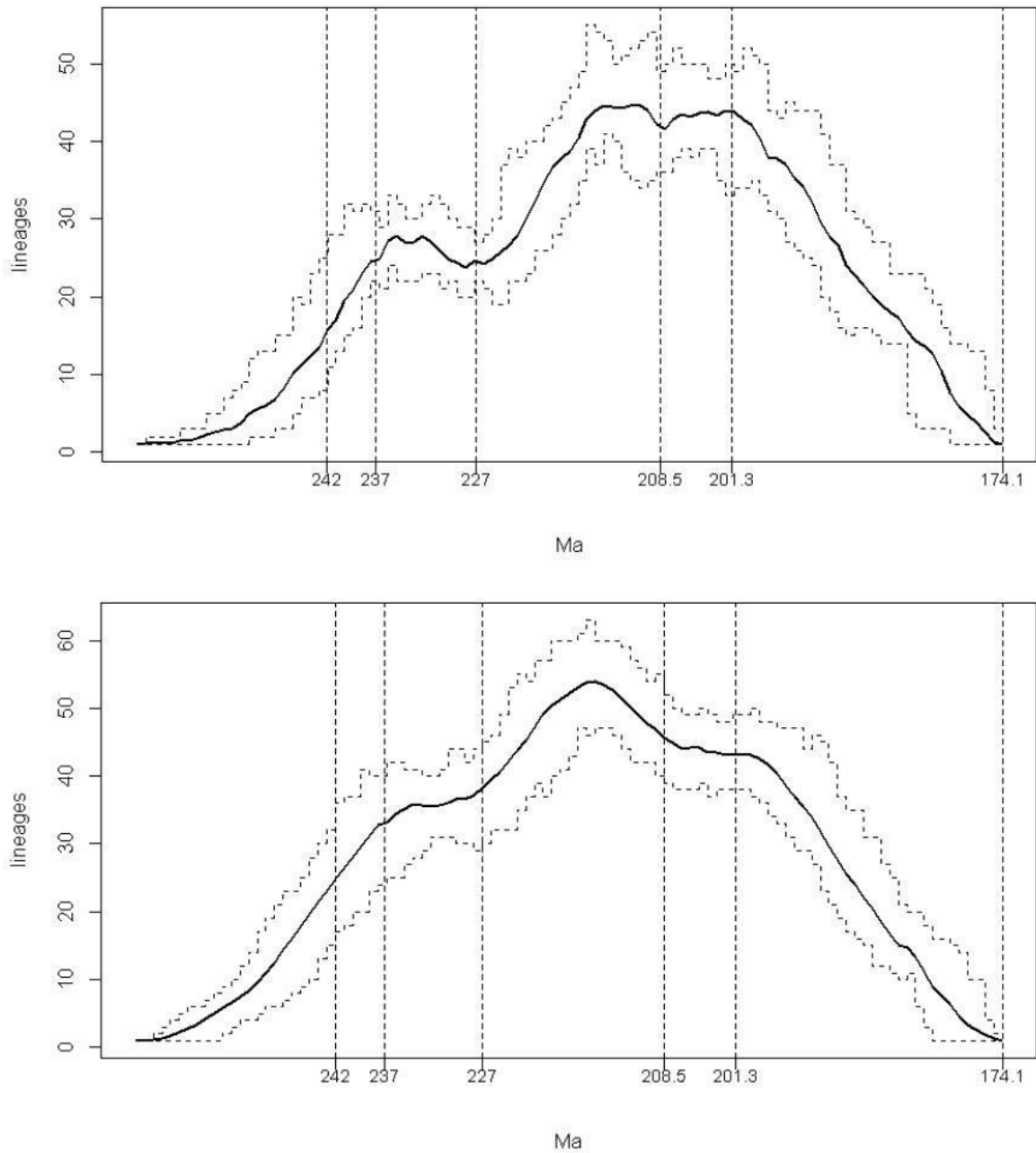
Fonte: Elaborado pelo autor, 2025

Figura 6 - Diversidade de Pan-Aves terrestres (LTT) segundo a Topologia 2 de Langer e Godoy (2022) (gráfico acima) e o efeito da inclusão de pterossauros (gráfico abaixo)



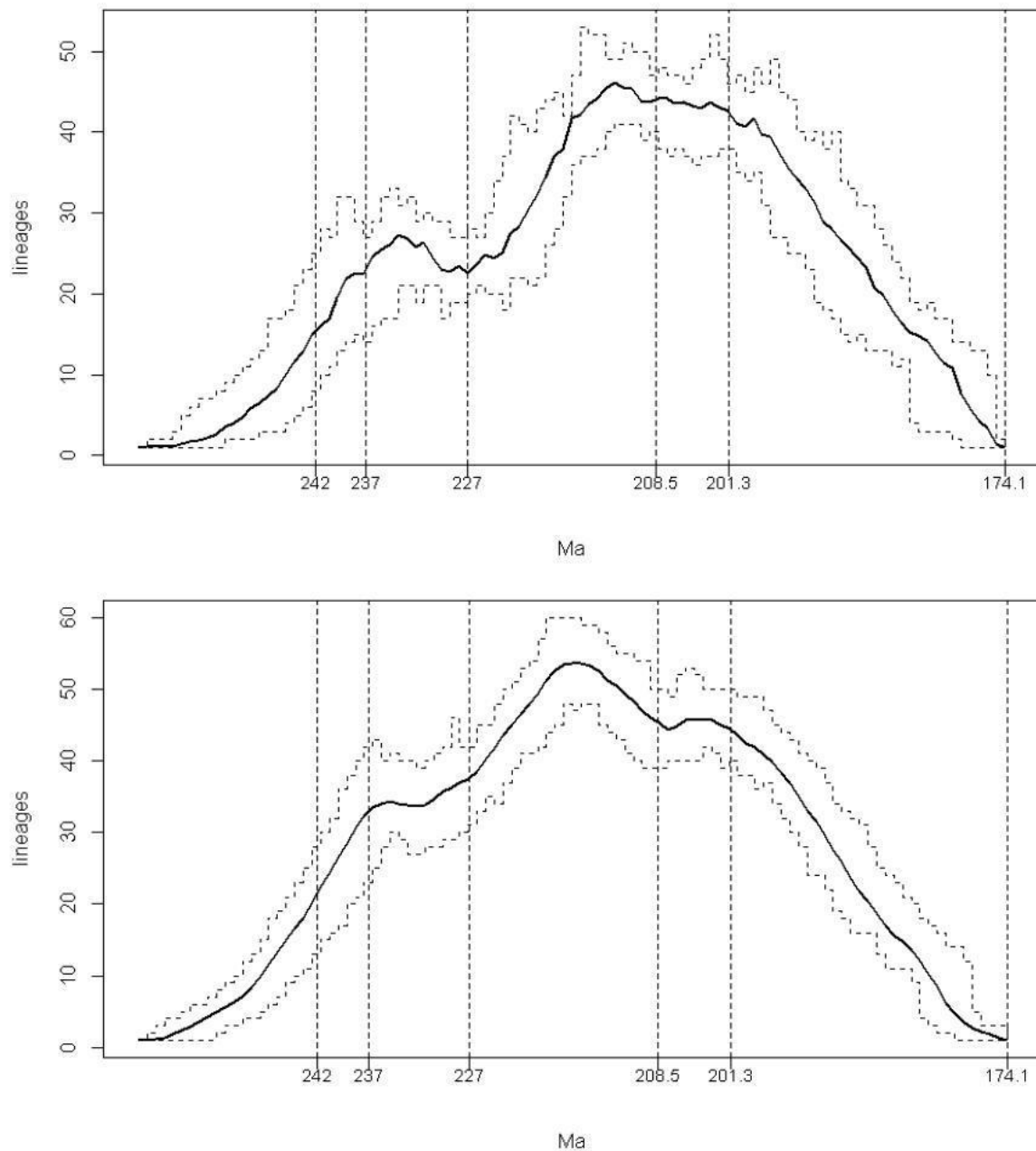
Fonte: Elaborado pelo autor, 2025

Figura 7 - Diversidade de Pan-Aves terrestres (LTT) segundo a Topologia 3 de Langer e Godoy (2022) (gráfico acima) e o efeito da inclusão de pterossauros (gráfico abaixo)



Fonte: Elaborado pelo autor, 2025

Figura 8 - Diversidade de Pan-Aves terrestres (LTT) segundo a Topologia 4 de Langer e Godoy (2022) (gráfico acima) e o efeito da inclusão de pterossauros (gráfico abaixo)



Fonte: Elaborado pelo autor, 2025

Ambos os conjuntos de análises identificam o Noriano como o período de máxima diversidade filogenética para Pan-Aves durante o intervalo estudado. No entanto, com a adição dos pterossauros, a magnitude desse pico é

consideravelmente ampliada. Isso indica que, enquanto os Pan-Aves terrestres atingiam seu ápice de diversidade, os pterossauros também estavam em um momento de alta diversificação, contribuindo para um pico ainda mais expressivo para o clado total.

A travessia do limite Triássico-Jurássico mantém a tendência de queda na diversidade em ambas as abordagens. Contudo, nas análises que incluem os pterossauros, a diversidade de linhagens no início do Jurássico permanece em um patamar mais elevado do que o observado para os Pan-Aves exclusivamente terrestres. Isso sugere que, embora o grupo como um todo tenha sido afetado pelo evento de extinção do final do Triássico, a contribuição dos pterossauros que sobreviveram ajudou a manter níveis de diversidade filogenética mais altos no início do período seguinte.

Em suma, a inclusão dos pterossauros na análise de diversidade filogenética (LTT) não apenas eleva os valores de diversidade ao longo do tempo, mas também redefine a importância de certos intervalos geológicos. O Carniano emerge como um período de radiação chave para a linhagem Pan-Aves como um todo, e não apenas de estagnação prévia ao pico noriano. Esse resultado reforça a hipótese de que os eventos ambientais do Carniano foram um gatilho significativo para a diversificação de múltiplas linhagens de arcossauros.

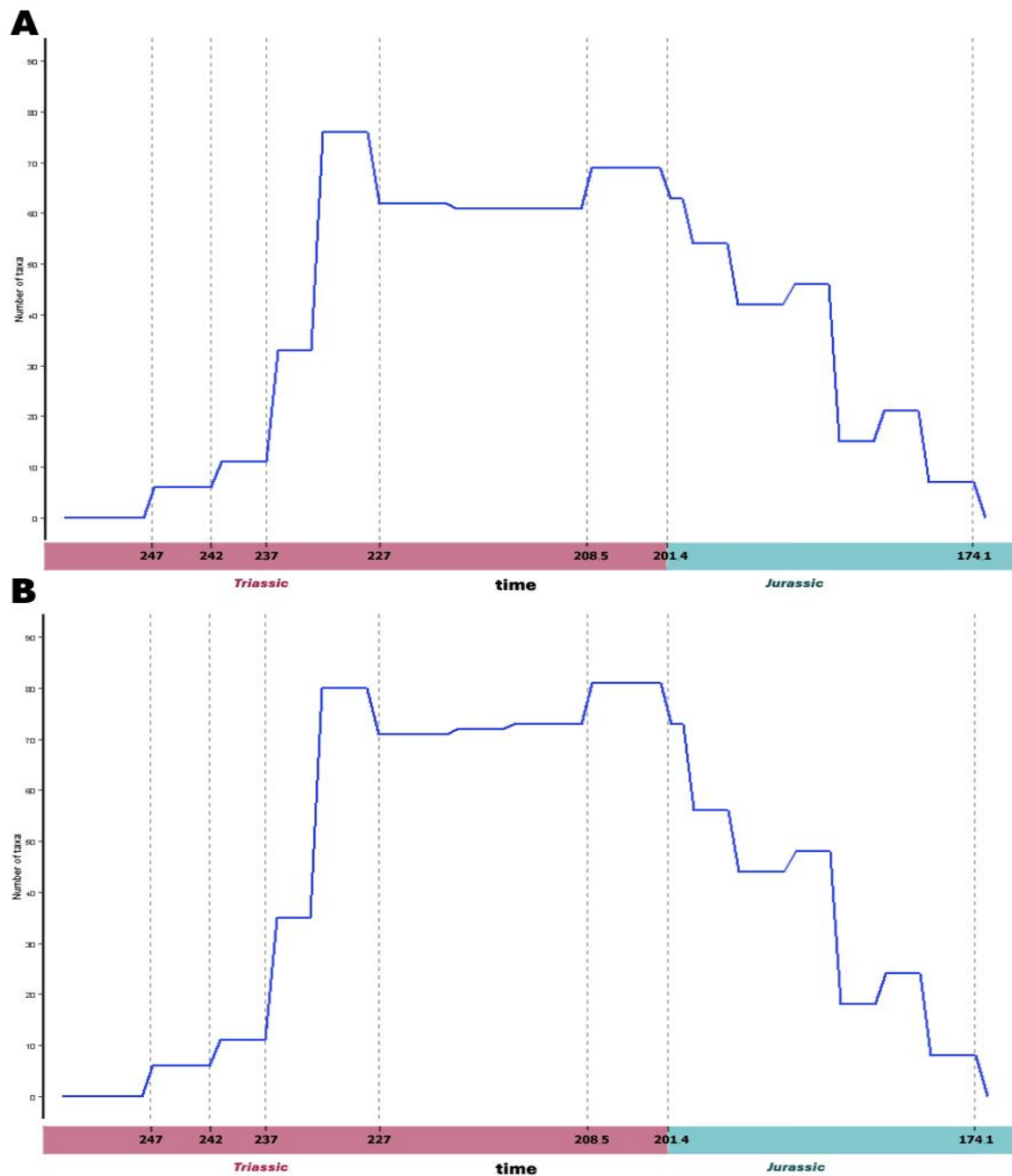
3.2 Análise Comparativa da Riqueza Taxonômica

A análise da riqueza taxonômica (Figura 9) revela padrões complexos e destaca uma divergência macroevolutiva notável entre as linhagens terrestres e voadoras de Pan-Aves dessa época. A comparação é realizada por meio de dois gráficos que ilustram a variação no número de espécies (eixo Y) ao longo do tempo geológico em milhões de anos (eixo X). Em ambos, os dados foram compilados a partir do *Paleobiology Database* (PBDB) e as linhas verticais tracejadas marcam os limites dos principais estágios geológicos. O primeiro gráfico (Figura 9, gráfico A) foca na diversidade de Pan-Aves excluindo Pterosauria, enquanto o segundo (Figura 9, gráfico B) demonstra o impacto da inclusão dos táxons voadores na diversidade total do clado.

No Triássico Médio (Anisiano e Ladiniano), ambos os conjuntos de dados apresentam um padrão idêntico de baixa diversidade, refletindo a fase inicial da

radiação do grupo, antes do surgimento expressivo dos pterossauros no registro fóssil.

Figura 9 - Comparativo da riqueza taxonômica de Pan-Aves, sem (A) e com (B) a inclusão de Pterosauria



Fonte: Elaborado pelo autor, 2025

O "Evento Carniano" marca o primeiro grande pulso de diversificação. Para os Pan-Aves sem considerar os pterossauros (Figura 9, gráfico A), a riqueza de táxons salta de aproximadamente 35 para um pico de cerca de 75 espécies. Este aumento coincide temporalmente com o pico de coleções fossilíferas, sugerindo que a magnitude desta "explosão" de diversidade pode ser parcialmente superestimada pelo viés amostral. Ao incluir os pterossauros (Figura 9, gráfico B), o pico Carniano é ligeiramente elevado para aproximadamente 80 espécies, indicando que os primeiros pterossauros foram um componente inicial, embora minoritário, desta radiação.

A divergência mais significativa entre os dois conjuntos de dados ocorre no intervalo Noriano-Rético. Na análise restrita aos Pan-Aves terrestres, observa-se uma queda notável na riqueza após o pico Carniano, estabilizando-se em um platô de aproximadamente 60 espécies durante o Noriano, antes de uma recuperação para um segundo pico de 70 espécies no Rético. Em contraste direto, a inclusão dos pterossauros altera drasticamente esse padrão: a queda pós-carniana é muito menos acentuada, e a diversidade é sustentada em um patamar elevado, acima de 70 espécies, durante todo o Noriano. Subsequentemente, a riqueza continua a crescer, atingindo o pico máximo para todo o clado Pan-Aves no Rético, com mais de 80 táxons. Essa discrepância demonstra que a diversificação dos pterossauros foi particularmente intensa durante o Noriano, impulsionando a diversidade total do clado.

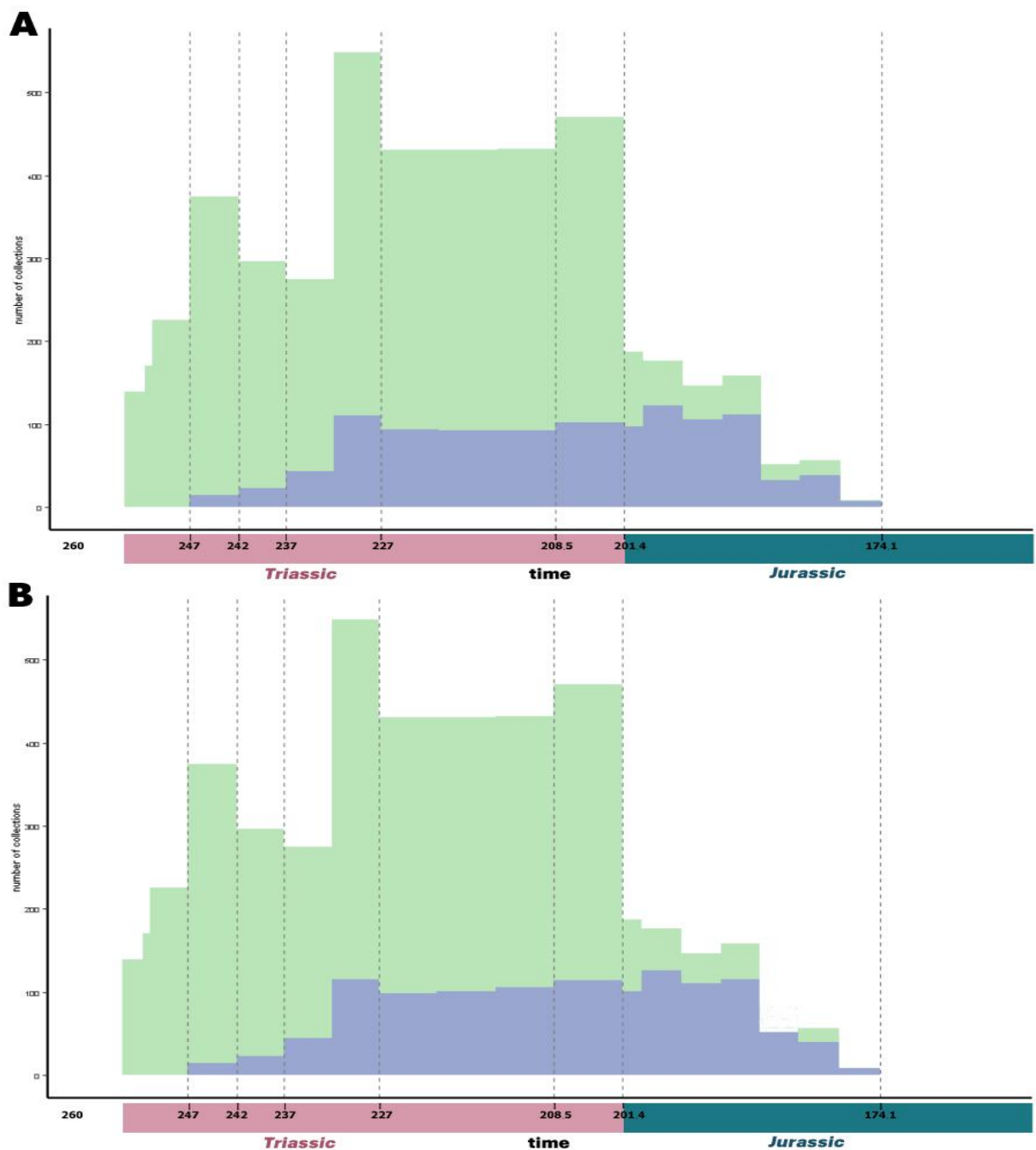
Ambos os gráficos registram uma queda acentuada na diversidade através do limite Triássico-Jurássico. No entanto, no Jurássico Inferior, a curva que inclui os pterossauros (Figura 9, gráfico B) mantém-se consistentemente em níveis de riqueza ligeiramente superiores, sugerindo que as linhagens de pterossauros que sobreviveram à extinção contribuíram para uma maior resiliência e diversidade geral do clado no período subsequente.

3.3 Análise da Amostragem do Registro Fossilífero

A interpretação de padrões macroevolutivos a partir do registro fóssil é intrinsecamente dependente da qualidade da amostragem. O número de coleções fossilíferas em um determinado intervalo de tempo serve como um proxy para o esforço amostral e a ubiquidade de um grupo, permitindo uma avaliação mais crítica

das curvas de diversidade. A comparação entre o número de coleções de Pan-Aves com e sem a inclusão de Pterosauria oferece uma visão detalhada sobre a dinâmica de um dos clados mais importantes do Mesozoico, revelando trajetórias evolutivas distintas entre seus componentes terrestres e aéreos.

Figura 10 - Comparação da distribuição de coleções fóssilíferas de Pan-Aves (azul) e tetrápodes (verde), analisando o cenário sem Pterosauria (A) e com sua inclusão (B)



Fonte: Elaborado pelo autor, 2025

A análise é apresentada em dois gráficos de barras que ilustram a distribuição temporal do número de coleções fossilíferas (Figura 10). Em ambos, as barras em verde representam o número total de coleções contendo tetrápodes terrestres, utilizadas como proxy para a amostragem geral do registro fóssil. A distinção entre os gráficos reside na representação dos Pan-Aves, indicada pelas barras em azul. O primeiro gráfico (A) mostra o subconjunto de coleções que contêm registros de Pan-Aves excluindo Pterosauria, servindo como linha de base para a representatividade das linhagens terrestres. Em contrapartida, o segundo gráfico (B) demonstra o impacto da inclusão de Pterosauria, permitindo uma comparação direta sobre como este grupo aéreo altera a percepção da presença do clado no registro fóssil.

Uma observação geral em ambos os cenários é que o registro de Pan-Aves (barras azuis) representa uma fração do registro total de tetrápodes (barras verdes). No Triássico Médio (aproximadamente 250-237 Ma), as coleções de Pan-Aves são escassas em ambas as análises, refletindo a fase inicial e ainda rara do grupo nos ecossistemas da época. O primeiro aumento significativo ocorre no Carniano (c. 237-227 Ma), alinhado com o que é frequentemente descrito como a primeira grande radiação dos dinossauros.

No entanto, é no intervalo subsequente, o Noriano-Rético (c. 227-201 Ma), que a divergência entre as duas abordagens se torna mais pronunciada. Na análise que exclui os pterossauros (Figura 10, gráfico A), o número de coleções de Pan-Aves atinge um platô após o pico Carniano. Embora os Pan-Aves terrestres (essencialmente dinossauiromorfos) sejam um componente faunístico estabelecido, sua representatividade em termos de número de localidades não demonstra um crescimento expressivo, sugerindo uma fase de consolidação em vez de uma expansão geográfica explosiva.

Em contrapartida, a inclusão dos pterossauros (Figura 10, gráfico B) altera drasticamente essa interpretação. O número de coleções contendo Pan-Aves é substancialmente maior durante todo o Noriano e Reciano. Este aumento evidencia que os pterossauros não eram apenas diversos, mas também geograficamente disseminados e suficientemente abundantes para serem preservados em um número considerável de localidades. A análise sugere que, enquanto a radiação dos Pan-Aves terrestres pode ter desacelerado em termos de ocupação de novas áreas,

os pterossauros estavam em plena expansão, colonizando novos nichos e se tornando um elemento comum nos ecossistemas do final do Triássico.

A comparação direta dos gráficos permite concluir que a exclusão dos pterossauros da análise de amostragem de Pan-Aves subestima significativamente a presença e o sucesso do clado durante o Triássico Superior. A aparente estagnação observada nas linhagens terrestres durante o Noriano é compensada pela robusta expansão dos pterossauros. Portanto, a ascensão dos Pan-Aves no final do Triássico foi um fenômeno duplo: uma consolidação das linhagens terrestres e uma expressiva e ampla radiação das primeiras formas voadoras. Esta análise reforça que a história evolutiva de um clado tão diverso como Pan-Aves só pode ser plenamente compreendida ao se considerar a contribuição de todos os seus principais subgrupos.

4 CONCLUSÃO

O presente estudo propôs-se a investigar a diversificação inicial dos pterossauros, contextualizando-a no panorama mais amplo da evolução dos Pan-Aves durante o Triássico e o Jurássico Inferior. Partindo da lacuna deliberadamente deixada por Langer e Godoy (2022), que excluíram os pterossauros de sua análise quantitativa, esta pesquisa buscou responder a uma questão central: as trajetórias macroevolutivas dos primeiros Pan-Aves voadores foram semelhantes ou distintas em relação às de seus parentes terrestres? A partir da integração dos dados de pterossauros em análises comparativas de riqueza taxonômica e diversidade filogenética, os resultados aqui apresentados não apenas preenchem a referida lacuna, mas também redefinem a interpretação de momentos-chave da ascensão dos arcossauros pan-avianos no Mesozoico. A principal conclusão deste trabalho é que a evolução dos pterossauros seguiu uma dinâmica própria e assimétrica, cuja inclusão contribui a compreensão dos padrões de diversidade do clado Pan-Aves, revelando um processo evolutivo ainda mais complexo e matizado do que previamente documentado.

4.1 Síntese dos Principais Resultados: Trajetórias Evolutivas Divergentes

A comparação direta entre os padrões de diversidade dos Pan-Aves terrestres e do clado total (incluindo pterossauros) revelou algumas diferenças. A análise de riqueza taxonômica, baseada em dados de ocorrência fóssil, demonstrou que, embora ambos os grupos tenham participado da grande radiação do Triássico Superior, seus picos de diversificação não foram totalmente coincidentes. Enquanto os Pan-Aves terrestres exibem um platô de diversidade durante o Noriano, após um acentuado pico no Carniano, a inclusão dos pterossauros sustenta a riqueza total do clado em um patamar elevado e crescente durante todo o Noriano, culminando no ápice de diversidade do grupo no Rético. Este resultado indica que a diversificação dos pterossauros foi particularmente marcante no final do Triássico, compensando uma relativa estagnação das linhagens terrestres e sugerindo que os fatores ecológicos que impulsionaram ambos os grupos podem não ter sido os mesmos, ou pelo menos não atuaram com a mesma intensidade e no mesmo tempo.

De forma ainda mais contundente, a análise de diversidade filogenética (*Lineages Through Time* - LTT) revelou um cenário de profunda assimetria temporal.

Para os Pan-Aves terrestres, o Carniano é interpretado como um período de desaceleração ou estagnação no acúmulo de novas linhagens, com os principais pulsos de diversificação ocorrendo anteriormente, no Triássico Médio. No entanto, ao incorporar os pterossauros, o Carniano emerge como um período de radiação filogenética para o clado Pan-Aves como um todo. A aparição de um pico proeminente de diversidade neste estágio, antes ausente, sugere que as transformações ambientais associadas ao Episódio Pluvial Carniano (CPE) possivelmente foram um gatilho de importância fundamental para a origem e diversificação inicial dos pterossauros. Este evento, que favoreceu a expansão de paisagens mais florestadas e úmidas, teria criado o cenário ecológico ideal para a transição para a arborealidade, um passo crucial na hipótese mais aceita para a origem do voo pterossauriano, a "trees down".

A aparente discrepância entre as métricas, com a radiação filogenética dos pterossauros no Carniano e seu maior impacto na riqueza taxonômica no Noriano-Rético, pode ser interpretada à luz da teoria macroevolutiva. O Carniano teria testemunhado a origem e a diferenciação das primeiras linhagens de pterossauros, um processo de inovação evolutiva que não se traduz imediatamente em alta abundância ou ampla distribuição geográfica. O intervalo subsequente, Noriano-Rético, representaria a fase de consolidação ecológica, na qual essas linhagens, já estabelecidas, se espalharam e se diversificaram, tornando-se um componente faunístico suficientemente proeminente para ser capturado de forma robusta pelo registro fóssil.

4.2 O "Problema Pterossauriano": Origem e o Evento de Extinção

A abrupta aparição dos pterossauros no registro fóssil do Carniano, já como animais plenamente adaptados ao voo, cria uma das mais notáveis lacunas na história evolutiva dos vertebrados. Esta ausência de fósseis de transição que documentem a aquisição gradual das especializações para o voo torna a compreensão de sua origem extremamente problemática (Dalla Vecchia, 2013; Nesbitt, 2011). A inferência de uma longa linhagem fantasma desde sua divergência de outros lagerpetídeos até seu primeiro aparecimento fóssil é uma consequência direta desta falha no registro. As razões para essa escassez são provavelmente multifatoriais: os ancestrais dos pterossauros eram provavelmente animais de

pequeno porte, com ossos pneumáticos e frágeis, o que naturalmente reduz seu potencial de preservação. Adicionalmente, se a hipótese de uma origem em ambientes florestados ou de planalto estiver correta, seus restos teriam tido uma chance ainda menor de serem preservados em comparação com animais de planícies aluviais ou ambientes lacustres, que dominam o registro fóssil do Triássico.

No outro extremo do intervalo analisado, a extinção em massa do Triássico-Jurássico (ca. 201 Ma), associada ao vulcanismo da Província Magmática do Atlântico Central (CAMP), também é vista sob uma nova luz. Os resultados de Langer e Godoy (2022) já haviam desafiado a noção tradicional de uma "explosão" de diversidade dos dinossauros imediatamente após a crise, mostrando, ao contrário, uma queda na diversidade das linhagens terrestres. Os resultados desta pesquisa corroboram essa tendência de declínio para o clado Pan-Aves como um todo. Contudo, a análise comparativa demonstra que, no início do Jurássico, os níveis de riqueza taxonômica e diversidade filogenética se mantêm consistentemente mais elevados quando os pterossauros são incluídos. Isso sugere que, embora também tenham sido severamente impactados, os pterossauros exibiram um grau de resiliência que contribuiu para amortecer a perda de diversidade do clado, garantindo a sobrevivência de um maior número de linhagens que serviriam de base para as grandes radiações do Jurássico.

4.3 Limitações do Estudo e Sugestões para Trabalhos Futuros

Durante a produção desta pesquisa, foi concluído que este estudo possui limitações inerentes à natureza dos dados paleontológicos. A dependência de dados de ocorrência torna os resultados de riqueza taxonômica suscetíveis a vieses de amostragem e preservação, um fator evidenciado pela forte correlação entre o número de táxons e o número de coleções fossilíferas. Embora a análise da diversidade filogenética mitigue parcialmente esse problema, ela depende da acurácia das topologias filogenéticas e da calibração temporal, que estão em constante revisão. Conforme delineado na metodologia, este trabalho focou em métricas de diversidade, excluindo deliberadamente modelos analíticos mais complexos, como PyRate ou o modelo de nascimento-morte fossilizado (EFBD), que poderiam estimar taxas de especiação e extinção.

De forma ainda mais importante, a principal limitação que permeia todas as análises aqui apresentadas é o "Problema Pterosauriano" mencionado anteriormente. Essa lacuna impacta diretamente as métricas de diversidade. O pico de diversificação filogenética "explosivo" que este estudo infere para o Carniano, por exemplo, pode ser parcialmente um artefato dessa aparição súbita. Em vez de uma radiação instantânea, é provável que a diversificação inicial tenha ocorrido de forma mais gradual ao longo do Triássico Médio, durante o período invisível da linhagem fantasma. A ausência desses precursores no registro fóssil comprime o sinal de diversificação no momento em que os "verdadeiros pterossauros" finalmente aparecem, potencialmente superestimando o *tempo* (velocidade) e distorcendo o *timing* (cronologia) da radiação inicial.

Diante disso, é delineado as seguintes sugestões para trabalhos futuros:

1. Aplicação de Modelos de Taxas: A base de dados expandida, contendo pterossauros, deve ser submetida a análises que utilizem modelos como o PyRate e o EFBd. Isso permitiria testar se os picos de diversidade observados foram impulsionados por um aumento nas taxas de especiação, uma diminuição nas taxas de extinção, ou uma combinação de ambos, oferecendo uma resolução muito mais fina da dinâmica macroevolutiva.
2. Análise de Disparidade Morfológica e Tamanho Corporal: A quantificação de dados morfométricos para os pterossauros do Triássico e Jurássico Inferior permitiria investigar a evolução da disparidade morfológica e do tamanho corporal. Seria possível, assim, verificar se a radiação filogenética do Carniano foi acompanhada por uma explosão de inovação morfológica ou se a diversificação de formas ocorreu de maneira mais gradual, em paralelo com o que já foi documentado para os Pan-Aves terrestres.
3. Investigação Paleobiogeográfica: Uma análise detalhada da distribuição geográfica dos táxons ao longo do tempo poderia revelar se a diversificação dos pterossauros foi um fenômeno global ou se esteve concentrada em regiões específicas, como o Tétis Ocidental, onde se encontram os registros mais antigos, expandindo-se posteriormente.
4. Foco em Novas Descobertas Paleontológicas: Em última análise, a solução para o "Problema Pterosauriano" reside na descoberta de fósseis de transição. Esforços de prospecção em depósitos do Triássico Médio, com

potencial para a preservação de vertebrados de pequeno porte e ossos frágeis, são cruciais para preencher a lacuna mais notável na história evolutiva do grupo e testar empiricamente as hipóteses sobre a origem do voo.

Em conclusão, este trabalho demonstrou que a história evolutiva dos Pan-Aves não pode ser plenamente compreendida sem a inclusão dos pterossauros. A ascensão destes não foi um mero evento secundário, mas um componente central que redefine o papel de eventos ambientais como o CPE e a extinção do final do Triássico. A evolução dos Pan-Aves foi, portanto, o resultado de, no mínimo, duas grandes radiações adaptativas com dinâmicas e *timings* distintos: uma terrestre e outra aérea. Ao fornecer a primeira caracterização quantitativa e comparativa desta dicotomia, esperamos ter contribuído para uma visão mais integrada e precisa da complexa tapeçaria evolutiva que levou à dominação dos arcossauros durante o Mesozoico.

REFERÊNCIAS

- ANDERSON, J. F.; HALL-MARTIN, A.; RUSSELL, D. A. Long-Bone Circumference and Weight in Mammals, Birds and Dinosaurs. **Journal of Zoology**, London, v. 207, p. 53-61, 1985.
- APALDETTI, C. et al. An Early Trend Towards Gigantism in Triassic Sauropodomorph Dinosaurs. **Nature Ecology & Evolution**, London, v. 2, p. 1227-1232, 2018.
- APALDETTI, C.; POL, D.; EZCURRA, M. D.; MARTINEZ, R. N. Sauropodomorph Evolution Across the Triassic-Jurassic Boundary: Body Size, Locomotion, and Their Influence on Morphological Disparity. **Scientific Reports**, London, v. 11, n. 22534, 2021.
- BAKER, J. et al. Positive Phenotypic Selection Inferred from Phylogenies. **Biological Journal of the Linnean Society**, London, v. 118, p. 95-115, 2016.
- BAPST, D. W. Paleotree: An R Package for Paleontological and Phylogenetic Analyses of Evolution. **Methods in Ecology and Evolution**, Oxford, v. 3, p. 803-807, 2012.
- BARON, M. G. Testing pterosaur ingroup relationships through broader sampling of avemetatarsalian taxa and characters and a range of phylogenetic analysis techniques. **PeerJ**, v. 8, e9604, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.7717/peerj.9604>. Acesso em: 28 ago. 2025.
- BARON, M. G.; NORMAN, D. B.; BARRETT, P. M. A New Hypothesis of Dinosaur Relationships and Early Dinosaur Evolution. **Nature**, London, v. 543, p. 501-506, 2017.
- BARRETT, P. M.; MCGOWAN, A. J.; PAGE, V. Dinosaur Diversity and the Rock Record. **Proceedings of the Royal Society B**, London, v. 276, p. 2667-2674, 2009.
- BENSON, R. B. J. Dinosaur Macroevolution and Macroecology. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, Palo Alto, v. 49, p. 379-408, 2018.
- BENSON, R. B. J. et al. Rates of Dinosaur Body Mass Evolution Indicate 170 Million Years of Sustained Ecological Innovation on the Avian Stem Lineage. **PLoS Biology**, San Francisco, v. 12, e1001853, 2014.
- BENSON, R. B. J. et al. Reconstructed Evolutionary Patterns for Crocodile-Line Archosaurs Demonstrate Impact of Failure to Log-Transform Body Size Data. **Communications Biology**, London, v. 5, n. 171, 2022.
- BENTON, M. J. Dinosaurs' Lucky Break. **Natural History**, New York, v. 93, p. 54-59, 1984.
- BENTON, M. J.; FENCHEL, T.; VERMEIJ, G. J. The Carnian Pluvial Episode and the origin of dinosaurs. **Journal of the Geological Society**, London, v. 175, n. 5, p. 1019-1026, 2018.

BENTON, M. J.; TWITCHETT, R. J. How to kill (almost) all life: the end-Permian extinction event. **Trends in Ecology & Evolution**, Amsterdam, v. 18, n. 7, p. 358-365, 2003.

BENTON, M. J. et al. Russia-UK Collaboration in Paleontology: Past, Present, and Future. **Paleontological Journal**, Moscow, v. 51, p. 576-599, 2017.

BERNARDI, M. et al. Dinosaur Diversification Linked with the Carnian Pluvial Episode. **Nature Communications**, London, v. 9, n. 1499, 2018.

BLACKBURN, T. J. et al. Zircon U-Pb Geochronology Links the End-Triassic Extinction with the Central Atlantic Magmatic Province. **Science**, Washington, D.C., v. 340, p. 941-945, 2013.

BRUSATTE, S. L.; BENTON, M. J.; RUTA, M.; LLOYD, G. T. The First 50 Myr of Dinosaur Evolution: Macroevolutionary Pattern and Morphological Disparity. **Biology Letters**, London, v. 4, p. 733-736, 2008.

BRUSATTE, S. L.; BENTON, M. J.; DESOJO, J. B.; LANGER, M. C. Superiority, competition, and opportunism in the evolutionary radiation of dinosaurs. **Science**, Washington, D.C., v. 321, n. 5895, p. 1485-1488, 2008.

BRUSATTE, S. L.; NIEDŹWIEDZKI, G.; BUTLER, R. J. Footprints Pull Origin and Diversification of Dinosaur Stem Lineage Deep into Early Triassic. **Proceedings of the Royal Society B**, London, v. 278, p. 1107-1113, 2011.

BURGESS, S. D.; BOWRING, S. A.; SHEN, S. Z. High-precision timeline for Earth's most severe extinction. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, D.C., v. 111, n. 9, p. 3316-3321, 2014.

BURGESS, S. D.; MUIRHEAD, J. D.; BOWRING, S. A. Initial Pulse of Siberian Traps Sills as the Trigger of the End-Permian Mass Extinction. **Nature Communications**, London, v. 8, n. 164, 2017.

BUTLER, R. J. et al. Sea Level, Dinosaur Diversity and Sampling Biases: Investigating the 'common Cause' Hypothesis in the Terrestrial Realm. **Proceedings of the Royal Society B**, London, v. 278, p. 1165-1170, 2011.

CARRANO, M. T. Body-size Evolution in the Dinosauria. In: CARRANO, M. T. et al. (ed.). **Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds, and Reptiles**. Chicago: University of Chicago Press, 2006. p. 225-268.

CARRANO, M. T.; WILSON, J. A. Taxon Distributions and the Tetrapod Track Record. **Paleobiology**, Washington, D.C., v. 27, p. 564-582, 2001.

ČERNÝ, D.; MADZIA, D.; SLATER, G. J. Empirical and Methodological Challenges to the Model-Based Inference of Diversification Rates in Extinct Clades. **Systematic Biology**, Oxford, v. 71, p. 153-171, 2021.

CHIARI, Y. et al. Phylogenomic Analyses Support the Position of Turtles as the Sister Group of Birds and Crocodiles (Archosauria). **BMC Biology**, London, v. 10, n. 65, 2012.

CLARKE, J. A. et al. Aves C. Linnaeus 1758. *In*: DE QUEIROZ, K.; CANTINO, P. D.; GAUTHIER, J. A. (ed.). **Phylonyms: A Companion to the PhyloCode**. Boca Raton: CRC Press, 2020. p. 1247-1254.

COLBERT, E. H. Tetrapod Extinctions at the End of the Triassic Period. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, D.C., v. 44, p. 973-977, 1958.

CONSERVING Wonder. Apresentação de David Attenborough. Produção: Learning through Landscapes e Green Eyed Monster Films. [Winchester, UK]: Learning through Landscapes, 21 out. 2014. 1 vídeo (3 min). Publicado pelo canal Learning through Landscapes. Disponível em: <https://www.youtube.com/watch?v=lmZhcnIL07s>. Acesso em: 3 set. 2025.

COOPER, S. L. A.; SMITH, R. E.; MARTILL, D. M. Dietary tendencies of the Early Jurassic pterosaurs *Campylognathoides* Strand, 1928 and *Dorygnathus* Wagner, 1860, with additional evidence for teuthophagy in Pterosauria. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 44, n. 2, e2403577, 2024.

DAL CORSO, J. et al. Extinction and Dawn of the Modern World in the Carnian (Late Triassic). **Science Advances**, Washington, D.C., v. 6, eaba0099, 2020.

DALLA VECCHIA, F. M. New observations on the osteology and taxonomic status of *Preondactylus buffarinii* WILD, 1984 (Reptilia, Pterosauria). **Bollettino della Società Paleontologica Italiana**, Modena, v. 36, n. 3, p. 355-366, 1997.

DALLA VECCHIA, F. M. First record of a Triassic pterosaur from the Southern Hemisphere, Norian (Upper Triassic) of Argentina. **Bollettino della Società Paleontologica Italiana**, Modena, v. 41, n. 1, p. 3-8, 2002.

DALLA VECCHIA, F. M. Anatomy and systematics of the pterosaur *Carniadactylus* gen. n. *rosenfeldi* (Dalla Vecchia, 1995). **Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia**, Milano, v. 115, n. 2, p. 159-188, 2009.

DALLA VECCHIA, F. M. The first Italian specimen of *Austriadactylus cristatus* (Diapsida, Pterosauria) from the Norian (Upper Triassic) of the Carnic Prealps. **Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia**, Milano, v. 115, n. 3, p. 291-304, 2009.

DALLA VECCHIA, F. M. *Seazzadactylus venieri* gen. et sp. nov., a new pterosaur (Diapsida: Pterosauria) from the Upper Triassic (Norian) of northeastern Italy. **PeerJ**, v. 7, e7363, 2019.

DALLA VECCHIA, F. M. Triassic pterosaurs. *In*: NESBITT, S. J.; DESOJO, J. B.; IRMIS, R. B. (ed.). **Anatomy, Phylogeny and Palaeobiology of Early Archosaurs and Their Kin**. London: Geological Society, 2013. p. 119-155. (Special Publications, 379).

DAVIES, J. H. F. L. et al. End-Triassic Mass Extinction Started by Intrusive CAMP Activity. **Nature Communications**, London, v. 8, n. 15596, 2017.

DESOJO, J. B. et al. The Late Triassic Ischigualasto Formation at Cerro Las Lajas (La Rioja, Argentina): Fossil Tetrapods, High-Resolution Chronostratigraphy, and Faunal Correlations. **Scientific Reports**, London, v. 10, n. 12782, 2020.

ERWIN, D. H. **The great Paleozoic crisis: life and death in the Permian**. New York: Columbia University Press, 1993.

EZCURRA, M. D. A Review of the Systematic Position of the Dinosauriform Archosaur *Eucoelophysis Baldwinii* from the Upper Triassic of New Mexico, USA. **Geodiversitas**, Paris, v. 28, p. 649-684, 2006.

EZCURRA, M. D. A New Early Dinosaur (Saurischia: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Argentina: A Reassessment of Dinosaur Origin and Phylogeny. **Journal of Systematic Palaeontology**, London, v. 8, p. 371-425, 2010.

EZCURRA, M. D.; BANDYOPADHYAY, S.; GOWER, D. J. A New Erythrosuchid Archosauriform from the Middle Triassic Yerrapalli Formation of South-Central India. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 58, p. 132-168, 2021.

EZCURRA, M. D.; BUTLER, R. J. The Rise of the Ruling Reptiles and Ecosystem Recovery from the Permo-Triassic Mass Extinction. **Proceedings of the Royal Society B**, London, v. 285, n. 20180361, 2018.

EZCURRA, M. D. et al. Deep Faunistic Turnovers Preceded the Rise of Dinosaurs in Southwestern Pangaea. **Nature Ecology & Evolution**, London, v. 1, p. 1477-1483, 2017.

FARLOW, J. O. et al. Pedal Proportions of *Poposaurus Gracilis*: Convergence and Divergence in the Feet of Archosaurs. **The Anatomical Record**, Hoboken, v. 297, p. 1022-1046, 2014.

FERNANDES, A. E.; POL, D.; RAUHUT, O. W. M. The oldest monofenestratan pterosaur from the Queso Rallado locality (Cañadón Asfalto Formation, Toarcian) of Chubut Province, Patagonia, Argentina. **Royal Society Open Science**, London, v. 11, n. 241238, 2024.

FIELD, D. J. et al. Early Evolution of Modern Birds Structured by Global Forest Collapse at the End-Cretaceous Mass Extinction. **Current Biology**, Cambridge, v. 28, p. 1825-1831, 2018.

GAUTHIER, J.; DE QUEIROZ, K. Feathered dinosaurs, flying dinosaurs, crown dinosaurs, and the name "Aves". In: GAUTHIER, J.; GALL, L. F. (ed.). **New Perspectives on the Origin and Early Evolution of Birds: Proceedings of the International Symposium in Honor of John H. Ostrom**. New Haven: Yale Peabody Museum, 2001. p. 7-41.

GAVRYUSHKINA, A. et al. Bayesian Inference of Sampled Ancestor Trees for Epidemiology and Fossil Calibration. **PLoS Computational Biology**, San Francisco, v. 10, e1003919, 2014.

GRIFFIN, C. T. Large Neotheropods from the Upper Triassic of North America and the Early Evolution of Large Theropod Body Sizes. **Journal of Paleontology**, Cambridge, v. 93, p. 1010-1030, 2019.

GRIFFIN, C. T.; NESBITT, S. J. Does the Maximum Body Size of Theropods Increase across the Triassic-Jurassic Boundary? Integrating Ontogeny, Phylogeny, and Body Size. **The Anatomical Record**, Hoboken, v. 303, p. 1158-1169, 2019.

GUILLERME, T. dispRity: A Modular R Package for Measuring Disparity. **Methods in Ecology and Evolution**, Oxford, v. 9, p. 1755-1763, 2018.

HEATH, T. A.; HUELSENBECK, J. P.; STADLER, T. The Fossilized Birth-Death Process for Coherent Calibration of Divergence-Time Estimates. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, D.C., v. 111, E2957-E2966, 2014.

HÖHNA, S. et al. RevBayes: Bayesian Phylogenetic Inference Using Graphical Models and an Interactive Model-Specification Language. **Systematic Biology**, Oxford, v. 65, p. 726-736, 2016.

IRMIS, R. B. Evaluating Hypotheses for the Early Diversification of Dinosaurs. **Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh**, Cambridge, v. 101, p. 397-426, 2011.

IRMIS, R. B. Evaluating Hypotheses for the Early Diversification of Dinosaurs. **Biological Reviews**, Cambridge, v. 86, n. 1, p. 139-162, 2011.

IRMIS, R. B.; WHITESIDE, J. H. Delayed recovery of non-marine tetrapods after the end-Permian mass extinction tracks global carbon cycle. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, London, v. 279, n. 1732, p. 1310-1318, 2012.

IRMIS, R. B. et al. A Late Triassic Dinosauriform Assemblage from New Mexico and the Rise of Dinosaurs. **Science**, Washington, D.C., v. 317, n. 5836, p. 358-361, 2007.

KAMMERER, C. F. et al. 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 of the United States of America**, Washington, D.C., v. 117, p. 17932-17936, 2020.

KELLNER, A. W. A. The first pterosaur from the Upper Cretaceous of Brazil with an emphasis on the South American pterosaur faunas. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 76, n. 3, p. 468-482, 2004.

KELLNER, A. W. A. Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the group. In: BUFFETAUT, E.; MAZIN, J.-M. (ed.). **Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs**. London: Geological Society, 2003. p. 105-137. (Special Publications, 217).

KENT, D. V.; CLEMMENSEN, L. B. Northward Dispersal of Dinosaurs from Gondwana to Greenland at the Mid-Norian (215-212 Ma, Late Triassic) Dip in

Atmospheric pCO₂. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, D.C., v. 118, e2020778118, 2021.

KUHL, H. et al. An Unbiased Molecular Approach Using 3'-UTRs Resolves the Avian Family-Level Tree of Life. **Molecular Biology and Evolution**, Oxford, v. 38, p. 108-127, 2021.

LANGER, M. C.; FERIGOLO, J. The Late Triassic Dinosauriform Sacisaurus Agudoensis (Caturrita Formation; Rio Grande Do Sul, Brazil): Anatomy and Affinities. **Geological Society, London, Special Publications**, London, v. 379, p. 353-392, 2013.

LANGER, M. C.; GODOY, P. L. So Volcanoes Created the Dinosaurs? A Quantitative Characterization of the Early Evolution of Terrestrial Pan-Aves. **Frontiers in Earth Science**, Lausanne, v. 10, n. 899562, 2022.

LANGER, M. C.; EZCURRA, M. D.; BITTENCOURT, J. S.; NOVAS, F. E. The Origin and Early Evolution of Dinosaurs. **Biological Reviews**, Cambridge, v. 85, p. 55-110, 2010.

LANGER, M. C.; RAMEZANI, J.; DA ROSA, Á. A. S. U-Pb Age Constraints on Dinosaur Rise from South Brazil. **Gondwana Research**, Amsterdam, v. 57, p. 133-140, 2018.

LEE, M. S. Y. et al. Morphological Clocks in Paleontology, and a Mid-Cretaceous Origin of Crown Aves. **Systematic Biology**, Oxford, v. 63, p. 442-449, 2014.

LIU, J. et al. High-Precision Temporal Calibration of Middle Triassic Vertebrate Biostratigraphy: U-Pb Zircon Constraints for the Sinokannemeyeria Fauna and Yonghesuchus. **Vertebrata Palasiatica**, Beijing, v. 56, p. 16-24, 2018.

LLOYD, G. T. et al. Dinosaurs and the Cretaceous Terrestrial Revolution. **Proceedings of the Royal Society B**, London, v. 275, p. 2483-2490, 2008.

MADDISON, W. P.; MADDISON, D. R. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Versão 3.61. 2019. Disponível em: <http://www.mesquiteproject.org>. Acesso em: 27 mar. 2025.

MAGEE, A. F.; HÖHNA, S. Impact of K-Pg Mass Extinction Event on Crocodylomorpha Inferred from Phylogeny of Extinct and Extant Taxa. **bioRxiv**, Cold Spring Harbor, 2021. DOI: 10.1101/2021.01.14.426715.

MAGEE, A. F. et al. Locally Adaptive Bayesian Birth-Death Model Successfully Detects Slow and Rapid Rate Shifts. **PLoS Computational Biology**, San Francisco, v. 16, e1007999, 2020.

MANCUSO, A. C. et al. Evidence for the Carnian Pluvial Episode in Gondwana: New Multiproxy Climate Records and Their Bearing on Early Dinosaur Diversification. **Gondwana Research**, Amsterdam, v. 86, p. 104-125, 2020.

MANNION, P. D. et al. Testing the Effect of the Rock Record on Diversity: A Multidisciplinary Approach to Elucidating the Generic Richness of Sauropodomorph Dinosaurs through Time. **Biological Reviews**, Cambridge, v. 86, p. 157-181, 2011.

MARSH, A. D. et al. **Eotephradactylus mcintireae: novo pterossauro do Triássico da América do Norte**. [S.l.: s.n.], [20--?]. Preprint.

MARSICANO, C. A.; DOMNANOVICH, N. S.; MANCUSO, A. C. Dinosaur Origins: Evidence from the Footprint Record. **Historical Biology**, London, v. 19, p. 83-91, 2007.

MARSICANO, C. A. et al. The Precise Temporal Calibration of Dinosaur Origins. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, D.C., v. 113, p. 509-513, 2016.

MARTÍNEZ, R. N. et al. The dawn of the flying reptiles: first Triassic record in the southern hemisphere. **Papers in Palaeontology**, Hoboken, e1424, 2022.

MCPHEE, B. W. et al. The Sauropodomorph Biostratigraphy of the Elliot Formation of Southern Africa: Tracking the Evolution of Sauropodomorpha Across the Triassic-Jurassic Boundary. **Acta Palaeontologica Polonica**, Warsaw, v. 62, p. 441-465, 2017.

MEADE, A.; PAGEL, M. Bayes Traits V3.0. 2017. Disponível em: <http://www.evolution.reading.ac.uk/BayesTraitsV3/BayesTraitsV3.html>. Acesso em: 28 ago. 2025.

MÜLLER, R. T.; GARCIA, M. S. A Paraphyletic Silesauridae as an Alternative Hypothesis for the Initial Radiation of Ornithischian Dinosaurs. **Biology Letters**, London, v. 16, n. 20200417, 2020.

MÜLLER, R. T. et al. Early Evolution of Sauropodomorphs: Anatomy and Phylogenetic Relationships of a Remarkably Wellpreserved Dinosaur from the Upper Triassic of Southern Brazil. **Zoological Journal of the Linnean Society**, London, v. 184, p. 1187-1248, 2018.

NESBITT, S. J. The early evolution of archosaurs: relationships and the origin of major clades. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, New York, v. 352, p. 1-292, 2011.

NESBITT, S. J. et al. A Complete Skeleton of a Late Triassic Saurischian and the Early Evolution of Dinosaurs. **Science**, Washington, D.C., v. 326, p. 1530-1533, 2009.

NESBITT, S. J. et al. Ecologically Distinct Dinosaurian Sister Group Shows Early Diversification of Ornithodira. **Nature**, London, v. 464, p. 95-98, 2010.

NESBITT, S. J. et al. The Oldest Dinosaur? A Middle Triassic Dinosauriform from Tanzania. **Biology Letters**, London, v. 9, n. 20120949, 2013.

NOVAS, F. E. et al. Review of the Fossil Record of Early Dinosaurs from South America, and its Phylogenetic Implications. **Journal of South American Earth Sciences**, Amsterdam, v. 110, n. 103341, 2021.

OLSEN, P. E.; SHUBIN, N. H.; ANDERS, M. H. New Early Jurassic Tetrapod Assemblages Constrain Triassic-Jurassic Tetrapod Extinction Event. **Science**, Washington, D.C., v. 237, p. 1025-1029, 1987.

OLSEN, P. E.; SMITH, J. B.; MCDONALD, N. G. Type Material of the Type Species of the Classic Theropod Footprint genera *Eubrontes*, *Anchisauripus*, and *Grallator* (Early Jurassic, Hartford and Deerfield Basins, Connecticut and Massachusetts, U.S.A.). **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, v. 18, p. 586-601, 1998.

OLSEN, P. E. et al. Ascent of Dinosaurs Linked to an Iridium Anomaly at the Triassic-Jurassic Boundary. **Science**, Washington, D.C., v. 296, p. 1305-1307, 2002.

PACHECO, C. et al. *Gnathovorax Cabreirai*: A New Early Dinosaur and the Origin and Initial Radiation of Predatory Dinosaurs. **PeerJ**, v. 7, e7963, 2019.

PADIAN, K. Osteology and Functional Morphology of *Dimorphodon macronyx* (Buckland) (Pterosauria: Rhamphorhynchoidea) Based on New Material in the Yale Peabody Museum. **Postilla**, New Haven, n. 189, p. 1-44, 1983.

PADIAN, K. Pterosaur remains from the Kayenta Formation (?Early Jurassic) of Arizona. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, v. 2, n. 4, p. 407-413, 1983.

PAGEL, M.; MEADE, A. Bayesian Analysis of Correlated Evolution of Discrete Characters by Reversible-Jump Markov Chain Monte Carlo. **The American Naturalist**, Chicago, v. 167, p. 808-825, 2006.

PEECOOK, B. R. et al. A New Silesaurid from the Upper Ntawere Formation of Zambia (Middle Triassic) Demonstrates the Rapid Diversification of Silesauridae (Avenetatarsalia, Dinosauriformes). **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, v. 33, p. 1127-1137, 2013.

PLUMMER, M. et al. CODA: Convergence Diagnosis and Output Analysis for MCMC. **R News**, Vienna, v. 6, p. 7-11, 2006.

POL, D. et al. Extinction of Herbivorous Dinosaurs Linked to Early Jurassic Global Warming Event. **Proceedings of the Royal Society B**, London, v. 287, n. 20202310, 2020.

PRADELLI, L. A.; LEARDI, J. M.; EZCURRA, M. D. Body Size Disparity of the Archosauromorph Reptiles During the First 90 Million Years of Their Evolution. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 59, p. 47-77, 2022.

R CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2021. Disponível em: <https://www.R-project.org/>. Acesso em: 27 mar. 2025.

RAMBAUT, A. et al. Posterior Summarization in Bayesian Phylogenetics Using Tracer 1.7. **Systematic Biology**, Oxford, v. 67, p. 901-904, 2018.

REVELL, L. J. phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). **Methods in Ecology and Evolution**, Oxford, v. 2, p. 217-223, 2012.

RONQUIST, F. et al. A Total-Evidence Approach to Dating with Fossils, Applied to the Early Radiation of the Hymenoptera. **Systematic Biology**, Oxford, v. 61, p. 973-999, 2012a.

RONQUIST, F. et al. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian Phylogenetic Inference and Model Choice across a Large Model Space. **Systematic Biology**, Oxford, v. 61, p. 539-542, 2012b.

SAHNEY, S.; BENTON, M. J. Recovery from the most profound mass extinction of all time. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, London, v. 275, n. 1636, p. 759-765, 2008.

SAKAMOTO, M.; BENTON, M. J.; VENDITTI, C. Dinosaurs in Decline Tens of Millions of Years Before Their Final Extinction. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, D.C., v. 113, p. 5036-5040, 2016.

SENGUPTA, S.; EZCURRA, M. D.; BANDYOPADHYAY, S. A New Horned and Long-Necked Herbivorous Stem-Archosaur from the Middle Triassic of India. **Scientific Reports**, London, v. 7, n. 8366, 2017.

SERENO, P. C. The Evolution of Dinosaurs. **Science**, Washington, D.C., v. 5423, p. 2137-2147, 1990.

SILVESTRO, D.; CASCALES-MIÑANA, B.; BACON, C. D.; ANTONELLI, A. Revisiting the Origin and Diversification of Vascular Plants Through a Comprehensive Bayesian Analysis of the Fossil Record. **New Phytologist**, Hoboken, v. 207, p. 425-436, 2015.

SILVESTRO, D.; SALAMIN, N.; ANTONELLI, A.; MEYER, X. Improved Estimation of Macroevolutionary Rates from Fossil Data Using a Bayesian Framework. **Paleobiology**, Washington, D.C., v. 45, p. 546-570, 2019.

SILVESTRO, D.; SALAMIN, N.; SCHNITZLER, J. PyRate: A New Program to Estimate Speciation and Extinction Rates from Incomplete Fossil Data. **Methods in Ecology and Evolution**, Oxford, v. 5, p. 1126-1131, 2014.

SILVESTRO, D. et al. Bayesian Estimation of Speciation and Extinction from Incomplete Fossil Occurrence Data. **Systematic Biology**, Oxford, v. 63, p. 349-367, 2014.

SOOKIAS, R. B.; BENSON, R. B. J.; BUTLER, R. J. Biology, Not Environment, Drives Major Patterns in Maximum Tetrapod Body Size Through Time. **Biology Letters**, London, v. 8, p. 674-677, 2012.

SOOKIAS, R. B.; BUTLER, R. J.; BENSON, R. B. Rise of Dinosaurs Reveals Major Body-Size Transitions Are Driven by Passive Processes of Trait Evolution. **Proceedings of the Royal Society B**, London, v. 279, p. 2180-2187, 2012.

SPIEKMAN, S. N. F. et al. Pendraig Milnerae, a New Small-Sized Coelophysoid Theropod from the Late Triassic of Wales. **Royal Society Open Science**, London, v. 8, n. 210915, 2021.

STADLER, T. Sampling-Through-Time in Birth-Death Trees. **Journal of Theoretical Biology**, Amsterdam, v. 267, p. 396-404, 2010.

STARRFELT, J.; LIOW, L. H. How Many Dinosaur Species Were There? Fossil Bias and True Richness Estimated Using a Poisson Sampling Model. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, London, v. 371, n. 20150219, 2016.

STECHER, R. A new Triassic pterosaur from Switzerland (Central Austroalpine, Grisons), *Raeticodactylus filisurensis* gen. et sp. nov. **Swiss Journal of Geosciences**, Basel, v. 101, p. 185-201, 2008.

STUBBS, T. L. et al. Ecological Opportunity and the Rise and Fall of Crocodylomorph Evolutionary Innovation. **Proceedings of the Royal Society B**, London, v. 288, n. 1947, 20210069, 2021.

SUN, Y. et al. Lethally Hot Temperatures During the Early Triassic Greenhouse. **Science**, Washington, D.C., v. 338, p. 366-370, 2012.

TENNANT, J. P.; CHIARENZA, A. A.; BARON, M. How Has Our Knowledge of Dinosaur Diversity Through Geologic Time Changed Through Research History? **PeerJ**, v. 6, e4417, 2018.

TRIBBLE, C. M. et al. RevGadgets: An R Package for Visualizing Bayesian Phylogenetic Analyses from RevBayes. **Methods in Ecology and Evolution**, Oxford, v. 13, p. 314-323, 2021.

TURNER, A. H.; NESBITT, S. J. Body Size Evolution During the Triassic Archosauriform Radiation. **Geological Society, London, Special Publications**, London, v. 379, p. 573-597, 2013.

TURNER, A. H.; PRITCHARD, A. C.; MATZKE, N. J. Empirical and Bayesian Approaches to Fossil-Only Divergence Times: A Study Across Three Reptile Clades. **PLoS One**, San Francisco, v. 12, e0169885, 2017.

UNWIN, D. M. On the phylogeny and evolutionary history of pterosaurs. *In*: BUFFETAUT, E.; MAZIN, J.-M. (ed.). **Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs**. London: Geological Society, 2003. p. 139–190. (Special Publications, 217).

UNWIN, D. M. **The Pterosaurs: From Deep Time**. New York: Pi Press, 2006.

UPCHURCH, P.; MANNION, P. D.; BARRETT, P. M. Case study: the long-term legacy of the end-Triassic extinction. *In*: MCGOWAN, A. J.; SMITH, A. B. (ed.). **Comparing the Geological and Fossil Records: Implications for Biodiversity Studies**. London: Geological Society, 2011. p. 287-303. (Special Publications, 358).

UPCHURCH, P. et al. Geological and Anthropogenic Controls on the Sampling of the Terrestrial Fossil Record: A Case Study from the Dinosauria. *In*: MCGOWAN, A. J.; SMITH, A. B. (ed.). **Comparing the Geological and Fossil Records: Implications for Biodiversity Studies**. London: Geological Society of London, 2011. p. 209-240. (Special Publications, 358).

VENDITTI, C.; MEADE, A.; PAGEL, M. Multiple Routes to Mammalian Diversity. **Nature**, London, v. 479, p. 393-396, 2011.

VIDOVIC, S. U.; MARTILL, D. M. Dimorphodon weintraubi, a new species of Dimorphodontidae from the Lower Jurassic of England, with a review of Dimorphodon (Pterosauria, Rhamphorhynchoidea). **Acta Palaeontologica Polonica**, Warsaw, v. 59, n. 3, p. 523-535, 2014.

VIDOVIC, S. U.; MARTILL, D. M. The most complete specimen of Dimorphodon weintraubi from the Lower Jurassic (Sinemurian) of Dorset, England, with an appraisal of the genus Anurognathus (Pterosauria, Anurognathidae). **Journal of Systematic Palaeontology**, London, v. 15, n. 10, p. 819-835, 2017.

WANG, S. C.; DODSON, P. Estimating the Diversity of Dinosaurs. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, D.C., v. 103, p. 13601-13605, 2006.

WHITESIDE, J. H.; OLSEN, P. E.; EGLINTON, T.; BROOKFIELD, M. E.; SAMBROTTO, R. N. Compound-Specific Carbon Isotopes from Earth's Largest Flood Basalt Eruptions Directly Linked to the End-Triassic Mass Extinction. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, D.C., v. 107, p. 6721-6725, 2010.

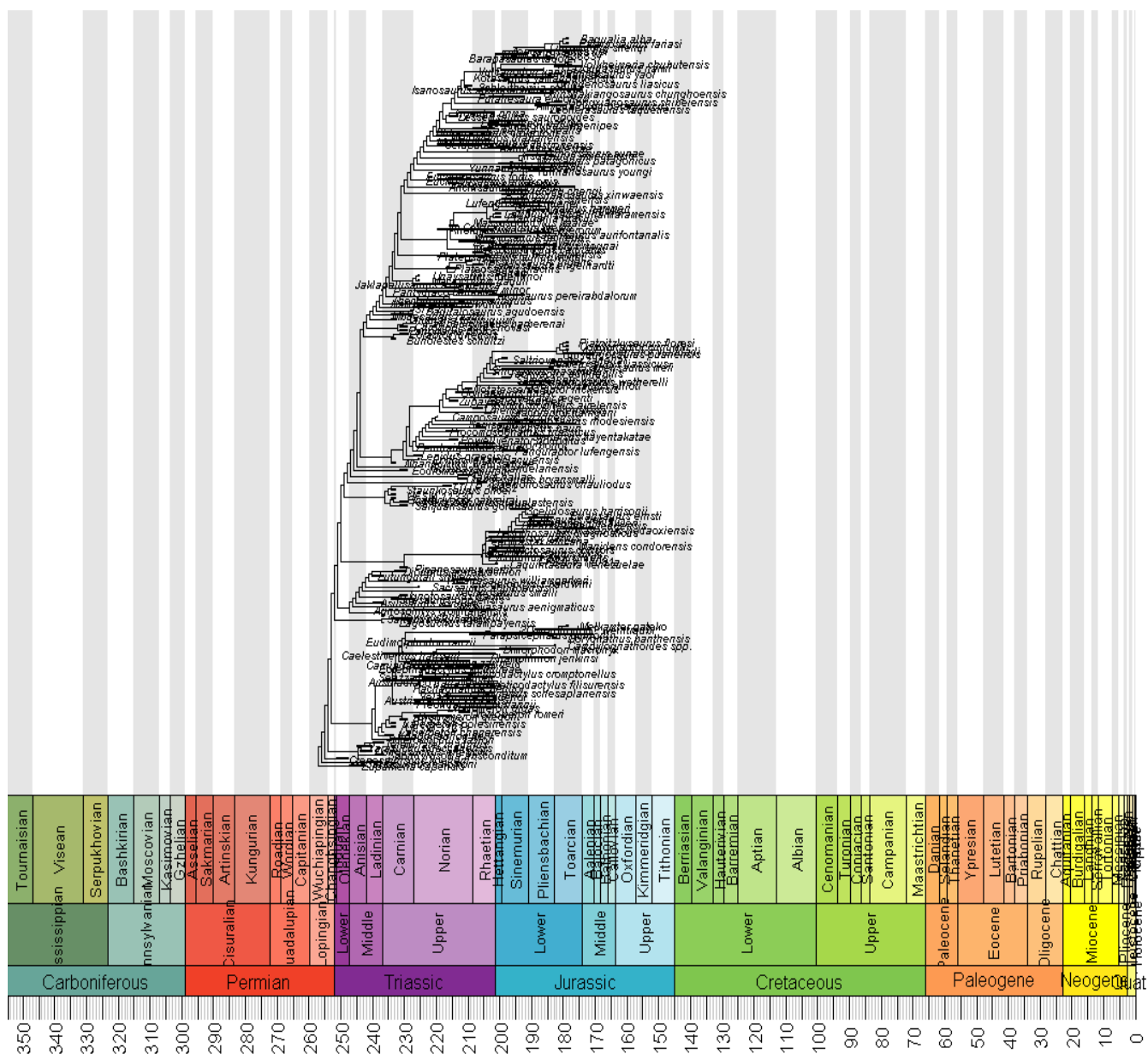
WHITESIDE, J. H. et al. Extreme Ecosystem Instability Suppressed Tropical Dinosaur Dominance for 30 Million Years. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, D.C., v. 112, p. 7909-7913, 2015.

WIGNALL, P. B. Large igneous provinces and mass extinctions. **Earth-Science Reviews**, Amsterdam, v. 53, n. 1-2, p. 1-33, 2001.

WITTON, M. P. **Pterosaurs: Natural History, Evolution, Anatomy**. Princeton: Princeton University Press, 2013.

ZAMBELLI, R. Eudimorphodon Ranzii gen.nov.,sp.nov. Uno Pterosauro Triassico (Preliminary note). **Rendiconti - Istituto Lombardo, Accademia di Scienze e Lettere**, Milano, v. 107, p. 27-32, 1973.

APÊNDICE A – EXEMPLO DE ÁRVORE CALIBRADA TEMPORALMENTE



**APÊNDICE B – GALGADRACO ZEPHYRIUS: UM PTEROSSAURO
AZHDARCHIDAE DO BRASIL, REPRESENTANTE DO GRUPO DOS MAIORES
ANIMAIS QUE JÁ VOARAM**

