



# UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

Dipartimento di Geoscienze

Direttore: Prof. Cristina Stefani

TESI DI LAUREA MAGISTRALE  
IN  
GEOLOGIA E GEOLOGIA TECNICA

## STUDIO DI UN CRANIO ECCEZIONALMENTE BEN CONSERVATO DI UNO PTEROSAURO DENTATO E CRESTATO DEL CRETACEO INFERIORE BRASILIANO

**Relatore:** Dott. Luca Giusberti

**Correlatori:** Dott. Fabio Marco Dalla Vecchia

Dott. Michela Disarò

**Laureando:** Marco Filippini

ANNO ACCADEMICO: 2014/2015



# INDICE

Abstract

- 1) Introduzione
- 2) Inquadramento geologico della microregione di Chapada do Araripe
- 3) Metodologie impiegate e risultati ottenuti
- 4) Descrizione del reperto MSNVE 21232
- 5) Confronto del reperto MSNVE 21232 con gli altri pterosauri dentati e crestati provenienti da Chapada do Araripe
  - 6.1) *Anhanguera blittersdorffi*
  - 6.2) *Anhanguera araripensis*
  - 6.3) *Anhanguera santanae*
  - 6.4) *Tropeognathus mesembrinus*
  - 6.5) *Coloborhynchus robustus*
  - 6.6) *Anhanguera piscator*
  - 6.7) *Anhanguera spielbergi*
  - 6.8) *Maaradactylus kellneri*
  - 6.9) Creste e alveoli a confronto
- 6) Conclusioni

Ringraziamenti

Bibliografia



## ABSTRACT

### *Study of an exceptionally well preserved skull of a toothed and crested pterosaur from the Lower Cretaceous of Brazil*

The purpose of this work is the study of an unpublished skull of a toothed and crested pterosaur from the Lower Cretaceous Romualdo Formation of Chapada do Araripe (Northeastern Brazil). The specimen, presently housed in the Museum of Natural History of Venice (catalogue number MSNVE 21232), was acquired in 1983 by Centro Studi Ricerche Ligabue of Venice and never received a proper description.

The fossil was studied in detail, in strict collaboration with Natural History Museum and San Giovanni e Paolo Hospital of Venice. Analyses with both UV light and CT scan show that the specimen suffered little reconstruction and all its fragments come from the same individual.

Morphologic comparisons with other toothed and crested pterosaurs from Chapada do Araripe support MSNVE 21232 as a new species of *Anhanguera*, not yet formally described.



## 1) INTRODUZIONE

Il presente studio riguarda un cranio eccezionalmente ben conservato di uno pterosauro cretato proveniente da Chapada do Araripe (Brasile).

Gli pterosauri sono un gruppo di vertebrati vissuti durante il Mesozoico; apparvero probabilmente nel Triassico Superiore (circa 215 milioni di anni fa) e si estinsero al limite K/Pg (66 milioni di anni fa). Sono stati i primi vertebrati ad aver sviluppato il volo attivo (vale a dire la capacità di volare sbattendo le ali), un'abilità acquisita poi dagli uccelli e dai mammiferi (chiroteri) in modo indipendente.

Tradizionalmente gli pterosauri vengono suddivisi in “primitivi” ed “evoluti” (derivati): i primi – detti anche “ranforincoidei” – sono caratterizzati da dimensioni ridotte (l'apertura alare non superava i 2 metri), vertebre del collo corti, una coda molto lunga, la presenza di una finestra antorbitale separata dalla narice, costole cervicali presenti in tutte le relative vertebre, metacarpale alare corto e dito V del pes ben sviluppato; i secondi – detti anche “pterodattiloidei” – sono invece caratterizzati da dimensioni mediamente molto maggiori (l'apertura alare poteva raggiungere i 12 metri), un cranio allungato con la finestra antorbitale confluyente con la narice a formare una finestra nasoantorbitale, dentatura ridotta o assente, vertebre cervicali allungate e prive di costole, metacarpale alare molto allungato, dito V del pes ridotto ad un moncherino e la coda estremamente corta.

Il reperto oggetto di questa tesi – attribuibile al gruppo degli pterosauri pterodattiloidei in base alle dimensioni e alla conformazione del cranio – è attualmente conservato presso il Museo di Storia Naturale di Venezia con il numero di inventario MSNVE 21232, dove è arrivato, tramite donazione, in seguito alla sua acquisizione nel 1983 da parte del Centro Studi Ricerche Ligabue di Venezia. Il Museo conserva anche altri resti di pterosauri provenienti da Chapada do Araripe, il più noto dei quali è senza dubbio l'olotipo di *Cearadactylus? ligabuei*, descritto da Dalla Vecchia (1993).

Chapada do Araripe è diventata famosa negli ultimi quarant'anni per aver fornito moltissimi resti di pterosauri, spesso molto ben conservati; tali resti si presentano di solito inglobati all'interno di noduli calcarei e non è infrequente che vengano recuperati dai cavaatori locali a scopo di lucro.

L'obiettivo di questo lavoro di tesi è lo studio morfologico dettagliato del reperto MSNVE 21232, supportato dall'impiego della luce ultravioletta (UV) e della tomografia assiale computerizzata (TAC) al fine di meglio comprenderne le caratteristiche morfologiche interne ed esterne.

Il lavoro si è sviluppato su due fronti: il primo è stato l'accertamento dell'autenticità del reperto, cioè la ricerca di eventuali parti ricostruite e l'analisi di quelle originali al fine di determinarne la reale appartenenza ad un unico individuo; in seguito si è cercato di determinare il reperto a livello specifico, confrontandolo con gli altri resti di pterosauri dentati e crestati di Chapada do Araripe descritti in letteratura.



## 2) INQUADRAMENTO GEOLOGICO DELLA MICROREGIONE DI CHAPADA DO ARARIPE

Il reperto MSNVE 21232 proviene da Chapada do Araripe, un *plateau* localizzato al confine tra gli stati di Ceará, Piauí e Pernambuco, nel Brasile nord-orientale. Il reperto è stato acquisito nel 1983 dal Centro Studi e Ricerche Ligabue di Venezia, nell'ambito di una spedizione a cui hanno partecipato Philippe Taquet, Diogenes de Almeida Campos, Giuseppe Leonardi e Giancarlo Ligabue.

Chapada do Araripe (Figura 2.1) è un altipiano costituito da rocce sedimentarie formatosi per sollevamento tettonico nel Bacino di Araripe; si estende per circa 160 km da est a ovest, per circa 50 km da nord a sud e ha un'altezza di circa 700 m.

La datazione su base palinologica (Pons et al., 1990) indica che la deposizione dei sedimenti che hanno formato Chapada do Araripe è avvenuta a cavallo tra l'Aptiano e l'Albiano (Cretaceo Inferiore).



Figura 2.1 – Il margine settentrionale dell'altipiano di Chapada do Araripe, visto da Santana do Cariri (da Martill et al., 2007).

La Formazione Santana, la più significativa dal punto di vista paleontologico, era stata originariamente suddivisa in tre membri principali – Crato, Ipubi e Romualdo – famosi sia per la quantità che per la qualità dei loro fossili (Beurlen, 1971). In tempi più recenti (Martill, 1993), i tre membri sono stati elevati al rango di Formazione (Figure 2.2 e 2.3).

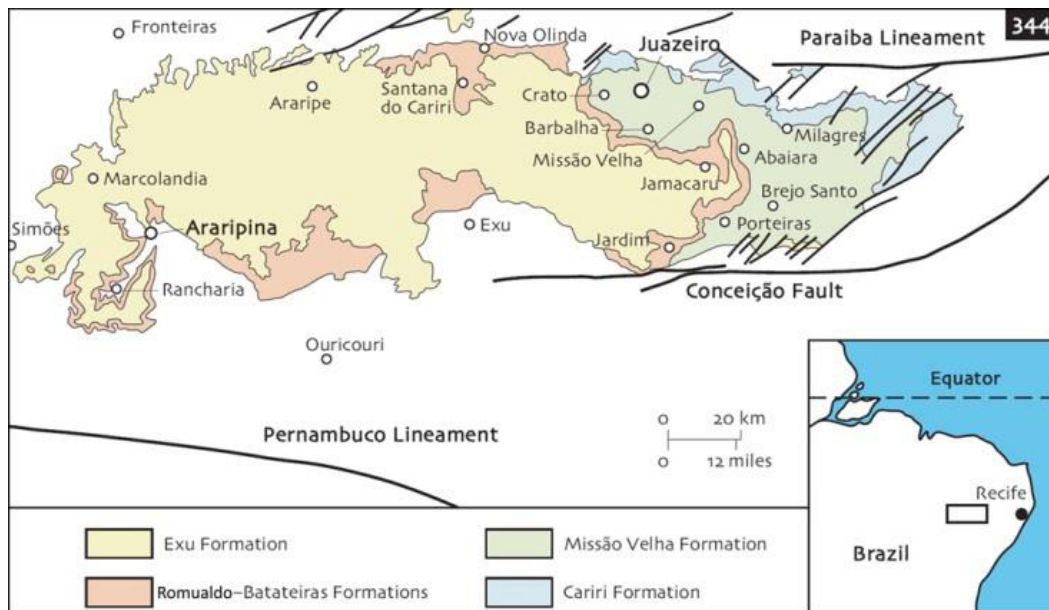


Figura 2.2 – Formazioni affioranti nel Bacino di Araripe. Modificato da Selden & Nudds (2012).

La Formazione Crato è essenzialmente costituita da carbonati micritici fittamente laminati, con occasionali intercalazioni di siltiti e marne (Viana, 1992); il paleoambiente doveva essere di tipo lacustre, assunzione confermata anche dagli abbondanti fossili di piante, pesci e soprattutto insetti. Si conoscono anche alcuni resti di pterosauri (Frey & Martill, 1994; Campos & Kellner, 1997; Frey et al., 2003).

La Formazione Ipubi è costituita soprattutto da depositi di gesso e anidrite, con alcune intercalazioni di *black shales*, da cui provengono i pochi fossili che si conoscono di questa Formazione, che è altrimenti considerata sterile. In seguito ad alcuni studi isotopici (Berthou & Pierre, 1990), il paleoambiente della Formazione di Ipubi è stato interpretato come lagunare, con salinità variabile.

La Formazione Romualdo è costituita da arenarie e marne grigio-verdastre; queste ultime contengono grandi concrezioni calcaree (Cavalcanti & Viana, 1990), all'interno delle quali si rinvencono spesso resti fossili non compressi (Maisey, 1990), probabilmente a causa di un rapido seppellimento unito ad una veloce cementazione diagenetica (Martill, 1988). Il contenuto fossilifero di questa Formazione è molto vario e, oltre agli pterosauri, include piante, invertebrati, pesci, coccodrilli e dinosauri. Dal punto di vista paleoambientale, rappresenta ancora un ambiente lagunare ma, rispetto alla sottostante Formazione Ipubi, c'è un maggiore influsso marino (Kellner, 1994).

Il reperto MSNVE 21232 conserva ancora parte della tipica matrice calcarea del nodulo in cui era fossilizzato ed è preservato tridimensionalmente (diversamente dagli pterosauri provenienti dalla Formazione Crato), quindi proviene dalla Formazione Romualdo.

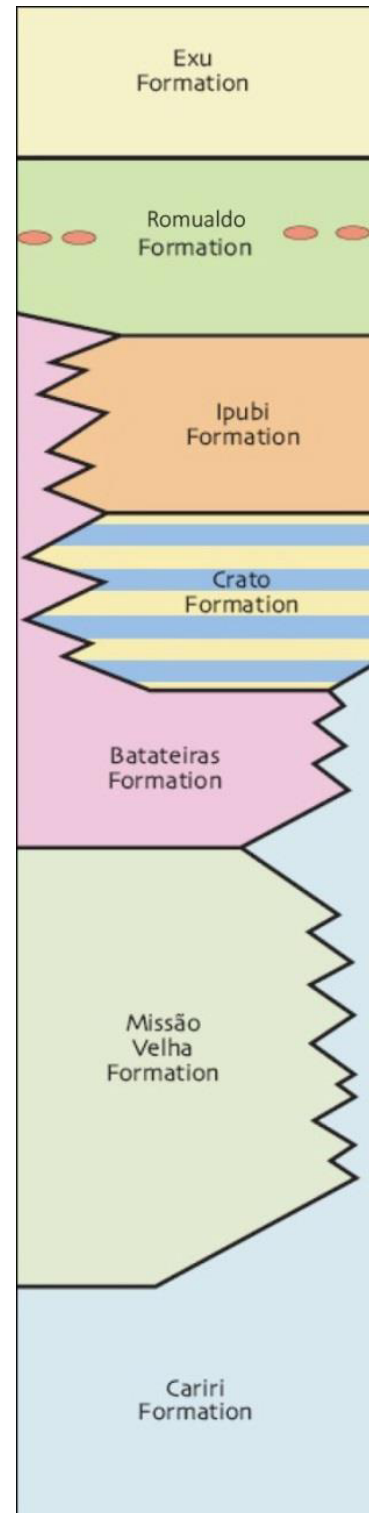


Figura 2.3 – Successione stratigrafica del Bacino di Araripe. Modificato da Selden & Nudds (2012).



### 3) METODOLOGIE IMPIEGATE E RISULTATI OTTENUTI

Il principale problema che affligge la maggior parte dei resti di vertebrati non estratti e preparati da paleontologi esperti è quello dell'autenticità dei reperti.

Accade spesso, infatti, che i cavatori locali e i commercianti di fossili tentino di ricostruire le parti mancanti dei reperti o “fabbrichino” esemplari più o meno completi con parti appartenenti ad individui diversi al fine di poterli vendere ad un prezzo maggiore (ad es. Maisey, 1991).

Si contano pertanto innumerevoli casi di falsificazione, alcuni dei quali realizzati con mano molto esperta.

Tra i casi più eclatanti si può senz'altro citare quello dello scheletro di pterosauro conservato al Museo della Scienza “CosmoCaixa” di Barcellona (Dalla Vecchia et al., 2014); ritenuto un esemplare quasi completo di *Anhanguera piscator*, dopo attente analisi si è invece rivelato un *collage* di frammenti appartenenti a individui diversi, con numerose parti ricostruite.

Il problema non è solo la ricostruzione delle parti mancanti tramite l'uso di resine o altri tipi di polimeri sintetici, ma è soprattutto legato all'assemblaggio di parti di individui diversi (spesso non appartenenti nemmeno alla stessa specie o allo stesso genere), con risultati disastrosi dal punto di vista scientifico, poiché lo studio rigoroso del reperto diventa un lavoro ancora più complesso, se non addirittura impossibile.

È stato quindi necessario procedere per prima cosa all'accertamento dell'autenticità del reperto studiato, identificando le eventuali parti ricostruite e verificando attentamente la congruenza tra quelle genuine.

Il primo passo è stato uno studio preliminare con la raccolta delle misure del cranio e la realizzazione del *set* fotografico (Figure 3.1–3.6) e del modello 3D (Figura 3.7).

Le misure del cranio sono state raccolte con un calibro. Le foto sono state scattate con una Nikon D300s con obiettivo NIKKOR AF 24–85 mm F2.8–4 D IF, utilizzato a 50 mm, mentre il modello 3D è stato realizzato con Agisoft PhotoScan.



Figure 3.1 e 3.2 – Vista laterale destra e sinistra del reperto MSNVE 21232.





Figure 3.3 e 3.4 – Vista dorsale e palatale del reperto MSNVE 21232.



Figura 3.5 – Vista anteriore del reperto MSNVE 21232.



Figura 3.6 – Vista posteriore del reperto MSNVE 21232.





Figura 3.7 – Esempi di immagini tratte dal modello 3D ricavato dalle fotografie.

In una fase successiva è stata impiegata una lampada a raggi UV (Way Too Cool, 95 Watt, Triple UVC–UVB–UVA – 4608 West Bluefield Avenue, Glendale, Arizona, USA, AZ85308) per mettere in risalto le parti non originali, che generalmente assumono colori molto differenti da quelli delle ossa vere e della roccia: le colle assumono una colorazione azzurra, mentre i materiali originali e inalterati diventano semplicemente più scuri. Si è immediatamente notato che la superficie del reperto, illuminata ai raggi UV, assume colori azzurri in pochi punti, il che ha permesso di ipotizzare che il reperto avesse subito una limitata ricostruzione (Figure 3.8–3.10). Nel dettaglio, si è osservato un cambiamento di colore in corrispondenza delle due grandi fratture, lungo il processo mascellare dello giugale destro, vicino agli alveoli dei denti ancora presenti e lungo la cresta premaxillare.

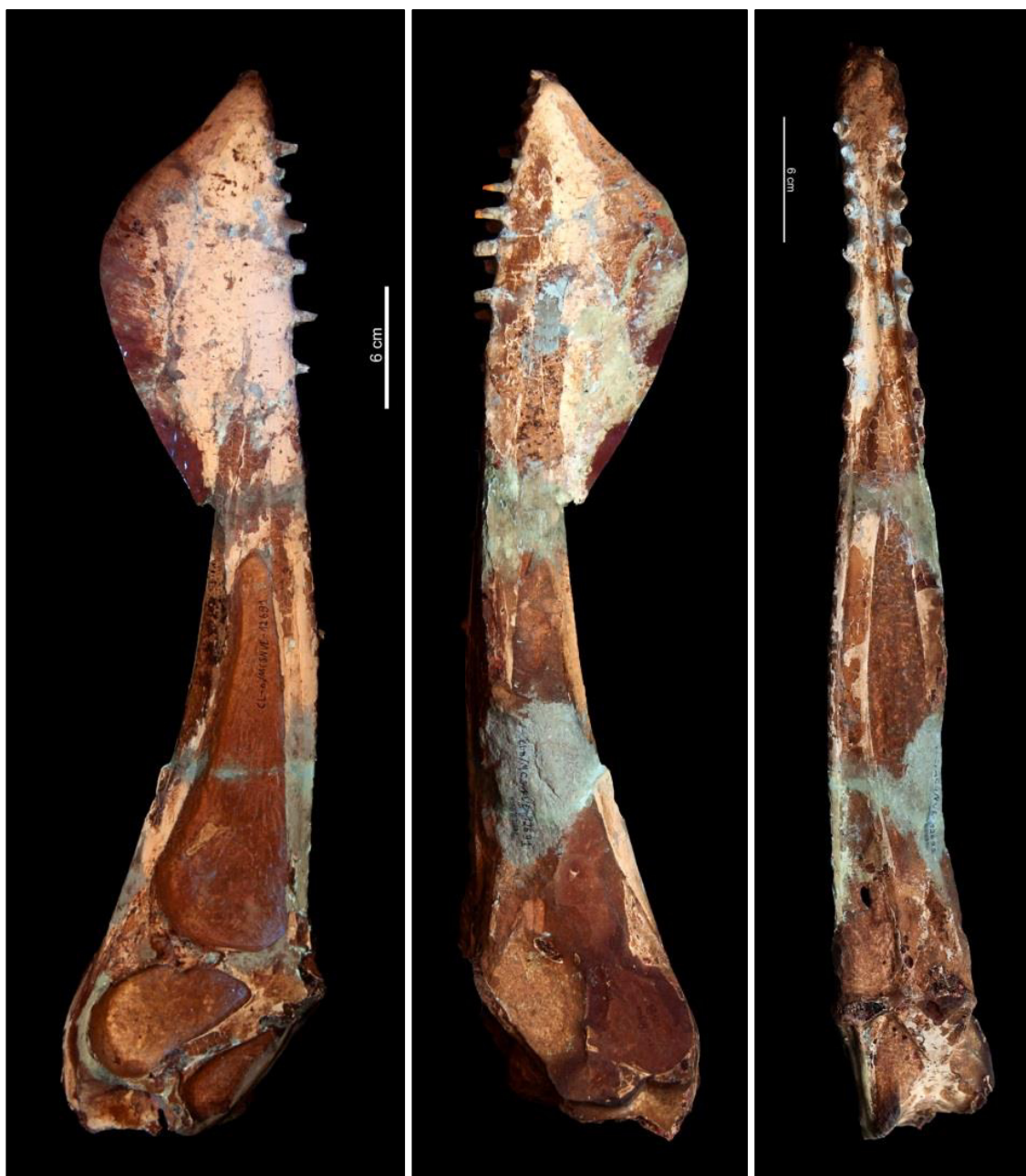


Figura 3.8, 3.9 e 3.10 – Vista laterale destra, laterale sinistra e palatale del reperto MSNVE 21232 illuminate con luce UV.

Per proseguire ulteriormente con l'indagine si è proceduto ad uno studio molto più dettagliato, sottoponendo il cranio ad una tomografia assiale computerizzata (TAC) eseguita presso l'Ospedale San Giovanni e Paolo di Venezia.

Nello specifico, è stato utilizzato il TC 16 Slice Philips Brilliance, che ha eseguito scansioni con algoritmo per osso a strato sottile, rilevando superfici e volumi, codificandoli e attribuendogli delle scale di grigio arbitrarie (il colore è tanto più intenso quanto maggiore è la densità); il successivo *post-processing* con *software* dedicato si è

basato su tre tipologie di ricostruzioni: multiplanare (cioè nei tre piani coronale, sagittale e assiale), volumetrica (3D) e misurazioni di densità e spessori.

I risultati sono stati molto incoraggianti in quanto hanno confermato la sostanziale autenticità del reperto. Si sono riconosciute infatti delle strutture e degli aloni (probabilmente dovuti alla diagenesi) che proseguono in continuità da un pezzo all'altro (Figure 3.11–3.15) e che fugano eventuali dubbi sull'appartenenza dei diversi frammenti a crani diversi.

Si osservano inoltre zone ad alta densità, dovute probabilmente a concentrazioni di ossidi di ferro (sempre dovute alla diagenesi).

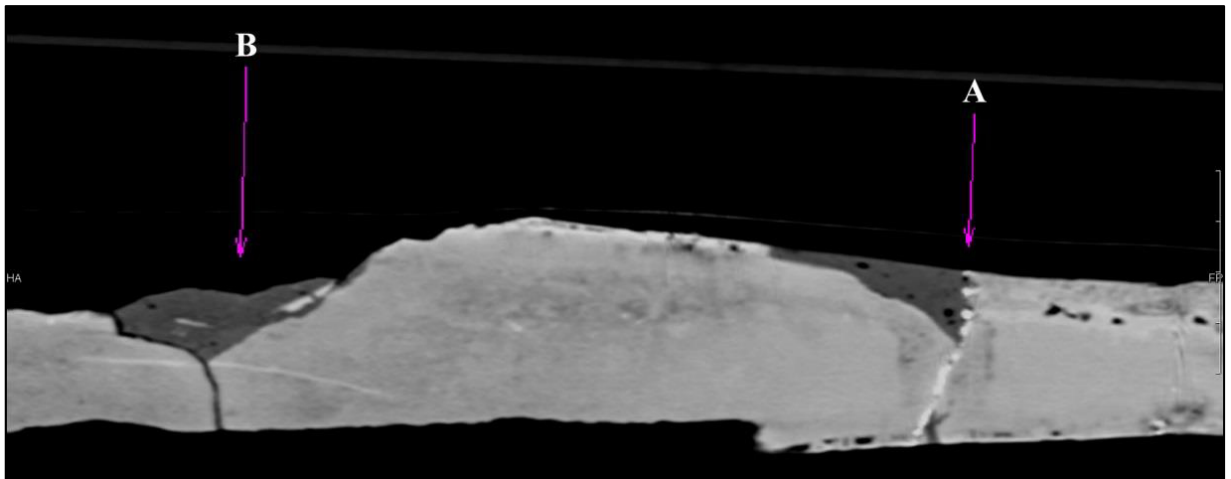


Figura 3.11 – Le due fratture (A e B) viste nella TAC; le aree in grigio scuro indicano parti a minore densità (ricostruite), mentre quelle bianche corrispondono agli ossidi di ferro di origine diagenetica.

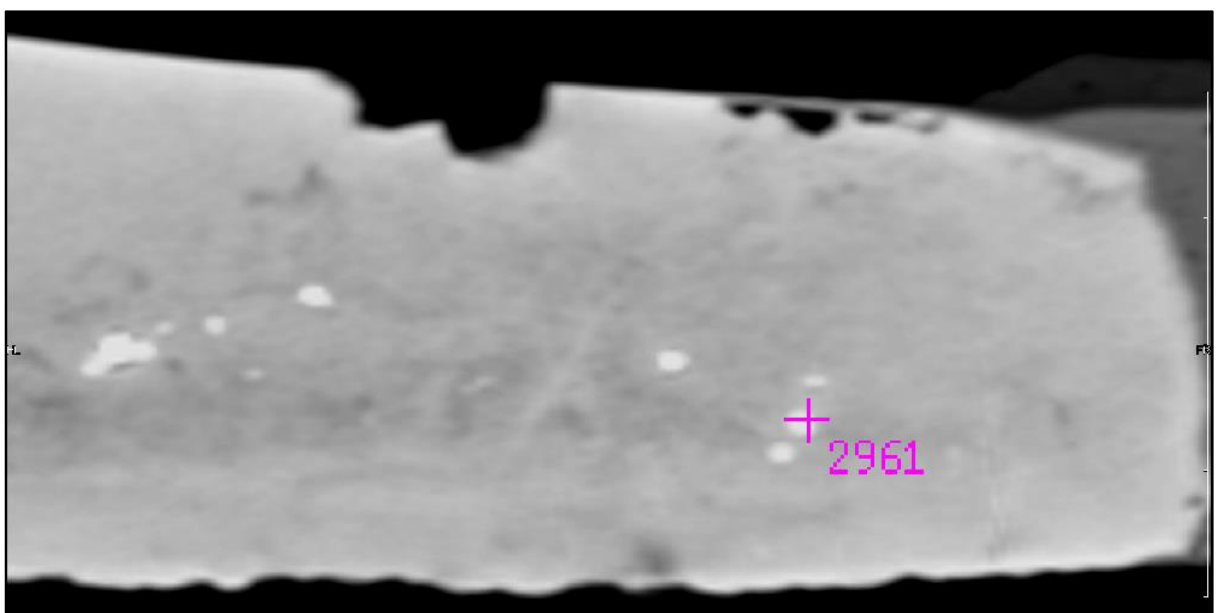


Figura 3.12 – Immagine TAC presa tra le due fratture A e B; si osservano altre concentrazioni di ossidi di ferro di origine diagenetica, caratterizzati da valori elevati di HU (*Hounsfield Unity*).

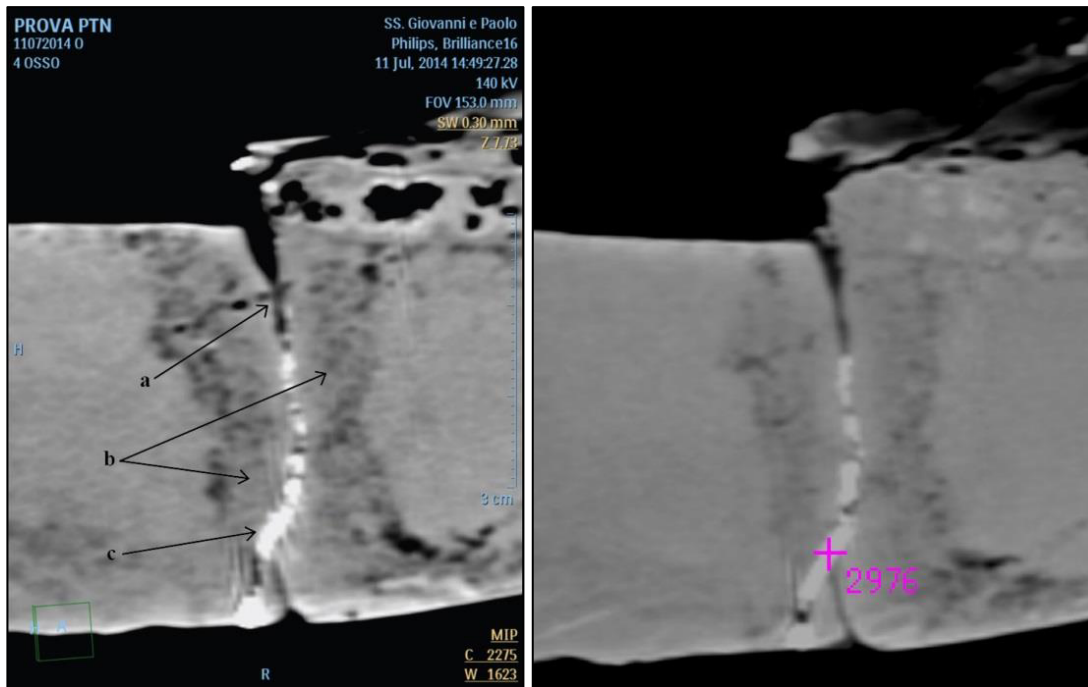


Figure 3.13 e 3.14 – Immagini TAC prese in corrispondenza della frattura A; “a” indica la struttura che prosegue in continuità tra il frammento destro e quello sinistro; “b” indica gli aloni che si ripetono identici da entrambe le parti; “c” indica gli ossidi di ferro all’interno della frattura (si notino gli artefatti grafici); il valore elevato di HU (*Hounsfield Unity*), misurato all’interno della frattura, è tipico per materiali molto densi, come i metalli (si notino di nuovo gli artefatti grafici).

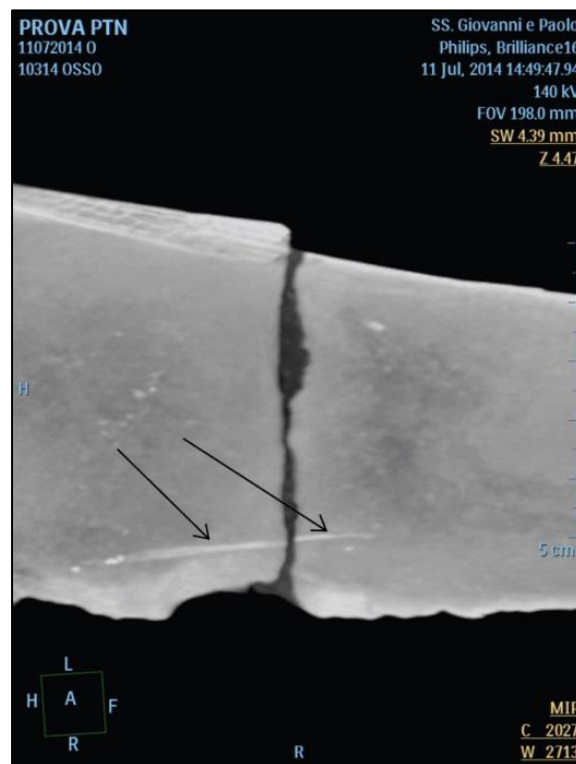


Figura 3.15 – Immagine TAC presa in corrispondenza della frattura B; le frecce indicano la struttura (probabilmente un frammento di osso) che prosegue in continuità tra il frammento destro e sinistro; il materiale a bassa densità all’interno della frattura è la colla utilizzata per unire i due frammenti.

È stato possibile confermare anche la ricostruzione del processo mascellare dello giugale destro.

La TAC offre infatti la possibilità di creare un particolare tipo di modello 3D che esclude automaticamente dalle scansioni acquisite tutti i materiali a bassa densità (come appunto la plastica e le colle), limitandosi a mostrare solamente le componenti più dense (cioè la roccia e le ossa fossilizzate). Da queste immagini (Figura 3.16) si vede chiaramente che lo giugale e il mascellare destri in corrispondenza della frattura B sono parzialmente ricostruiti.

Questo significa che gli ultimi sei alveoli del mascellare destro sono artificiali, il che riduce il numero massimo dei denti dai 26 osservabili a 20 (4 sul premascellare e 16 sul mascellare).



Figura 3.16 – Confronto tra foto e TAC 3D; le frecce indicano le parti ricostruite sullo giugale destro e sulla cresta premascellare.

La TAC ha inoltre fornito un altro interessante risultato.

Secondo i curatori del Museo di Storia Naturale di Venezia la cresta del reperto MSNVE 21232 fu ricostruita a fini espositivi, ma osservando la parte ricostruita attraverso la TAC si nota come la sua forma originaria fosse diversa rispetto a quella attuale (Figure 3.17, 3.18 e 3.20).



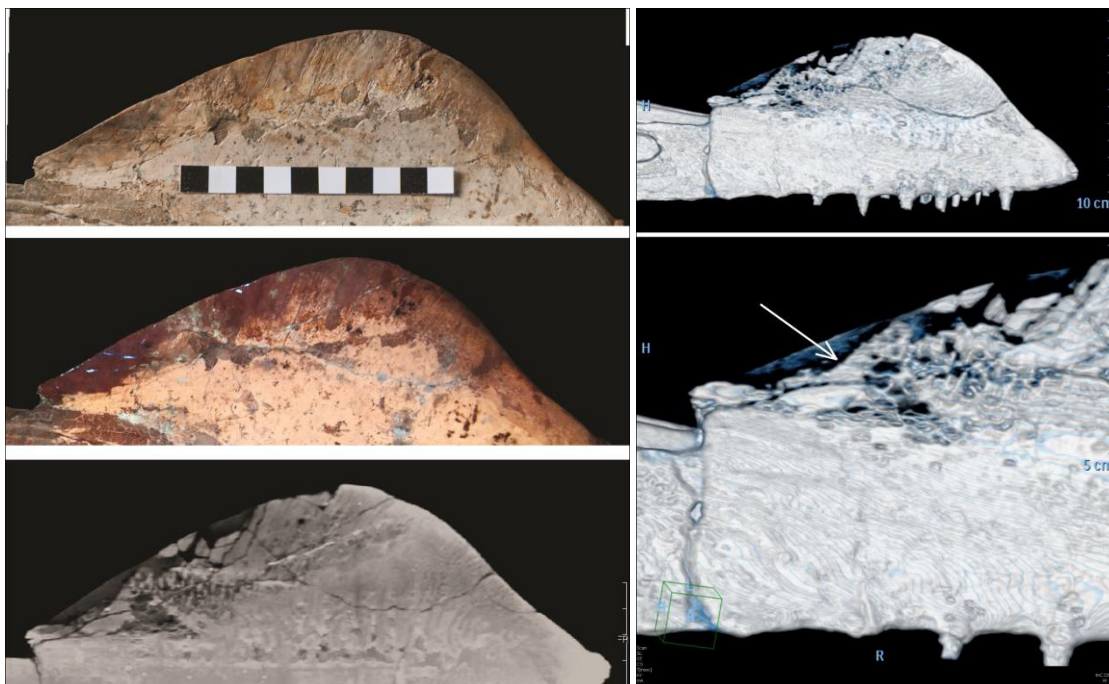


Figure 3.17 e 3.18 – A sinistra, dettagli della cresta premaxillare, osservati in luce normale (in alto), in luce UV (al centro) e nella TAC (in basso); a destra, nella TAC 3D, la freccia indica la superficie che si ipotizza essere quella originaria.

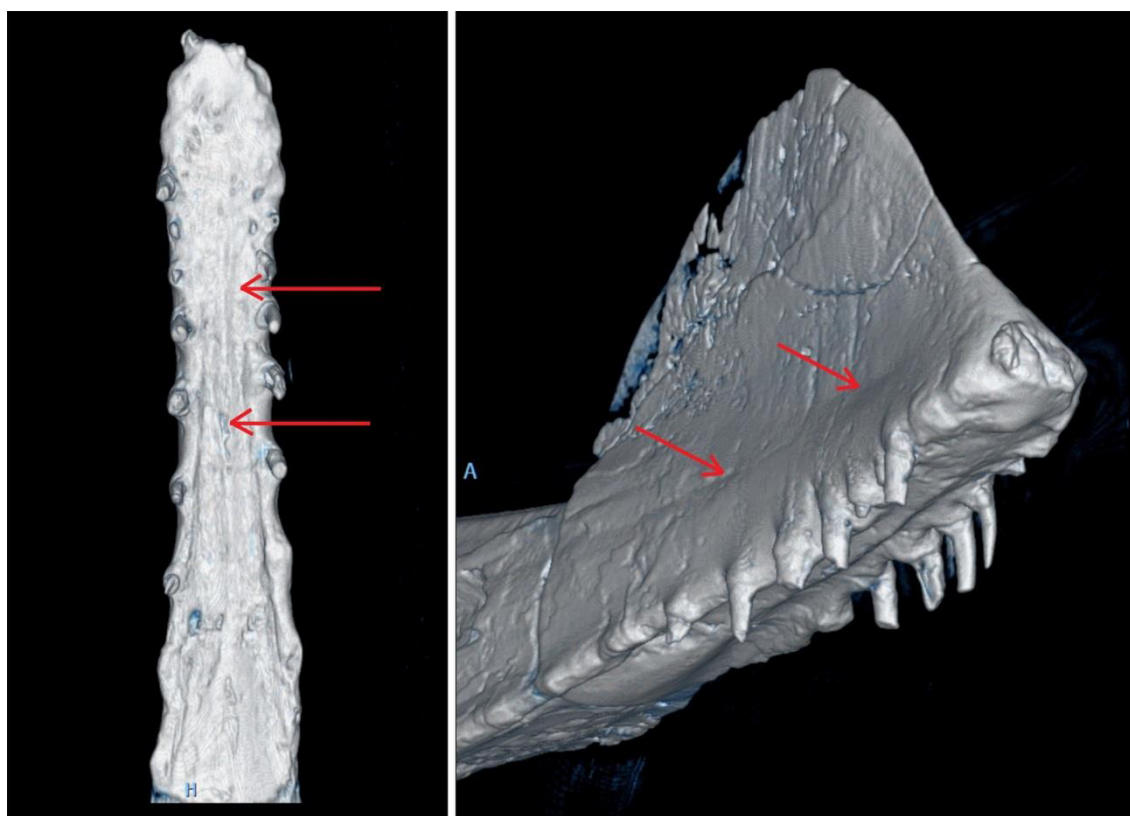


Figura 3.19 – Dettagli del palato e della dentatura del reperto MSNVE 21232; a sinistra, le frecce indicano la cresta palatale, mentre a destra indicano il solco che corrisponde probabilmente alla sutura tra il mascellare e il premaxillare; a destra, si osservano anche le molteplici fratture nella cresta premaxillare.

Di seguito (Figure 3.20–3.23) sono riportati i disegni ricavati dalle foto utilizzando il software Gimp 2.8; la Figura 3.20 illustra le più importanti fratture individuate grazie all'uso della TAC:

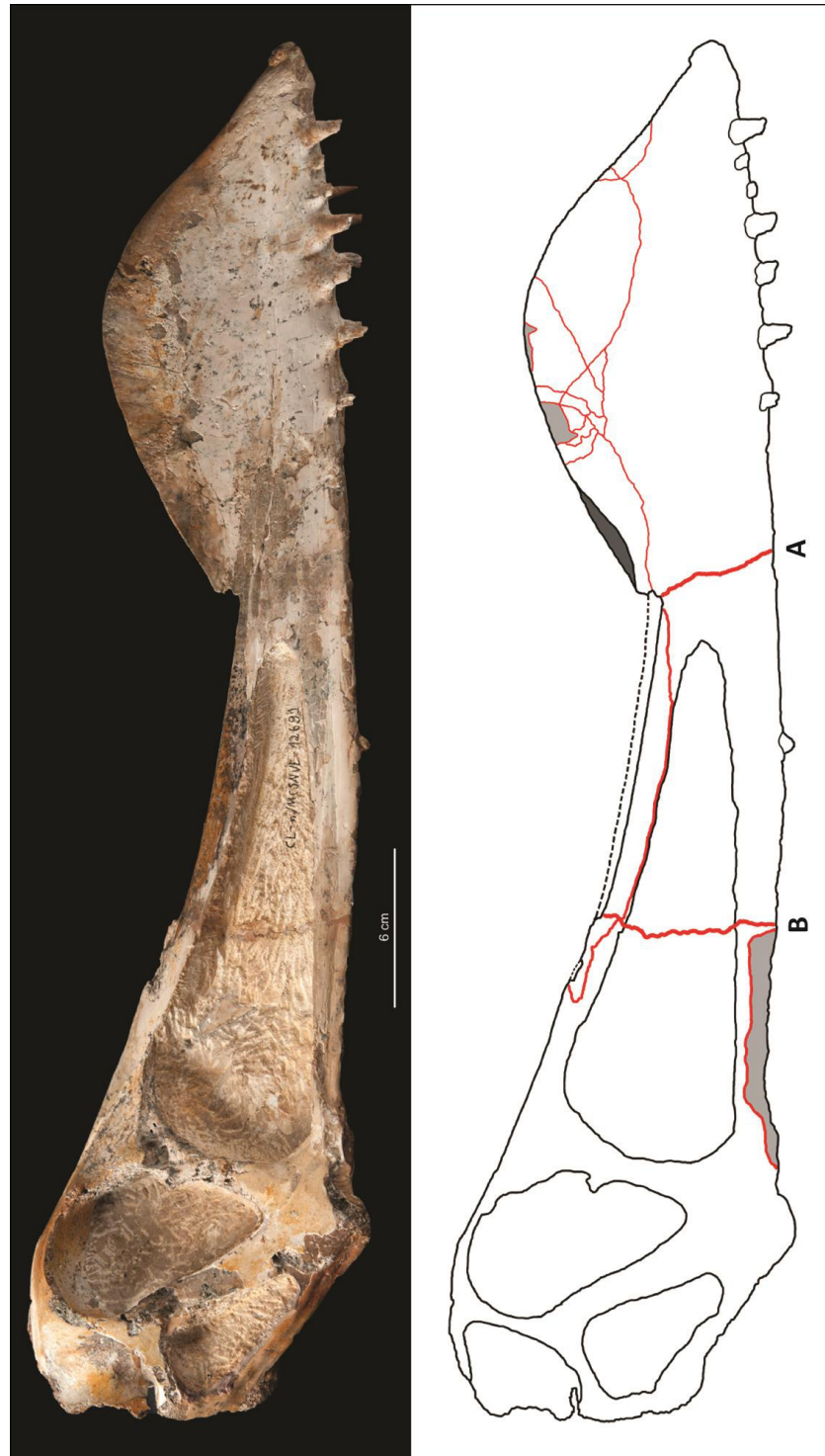


Figura 3.20 – Posizione delle principali fratture (in rosso) osservate con la TAC (lo spessore del tratto è proporzionale all'importanza della frattura); in grigio chiaro sono indicate le parti che sono state ricostruite in modo congruente, mentre in grigio scuro è indicata la parte della cresta ricostruita erroneamente; il tratteggio nero indica invece la parte mancante del premaxillare.

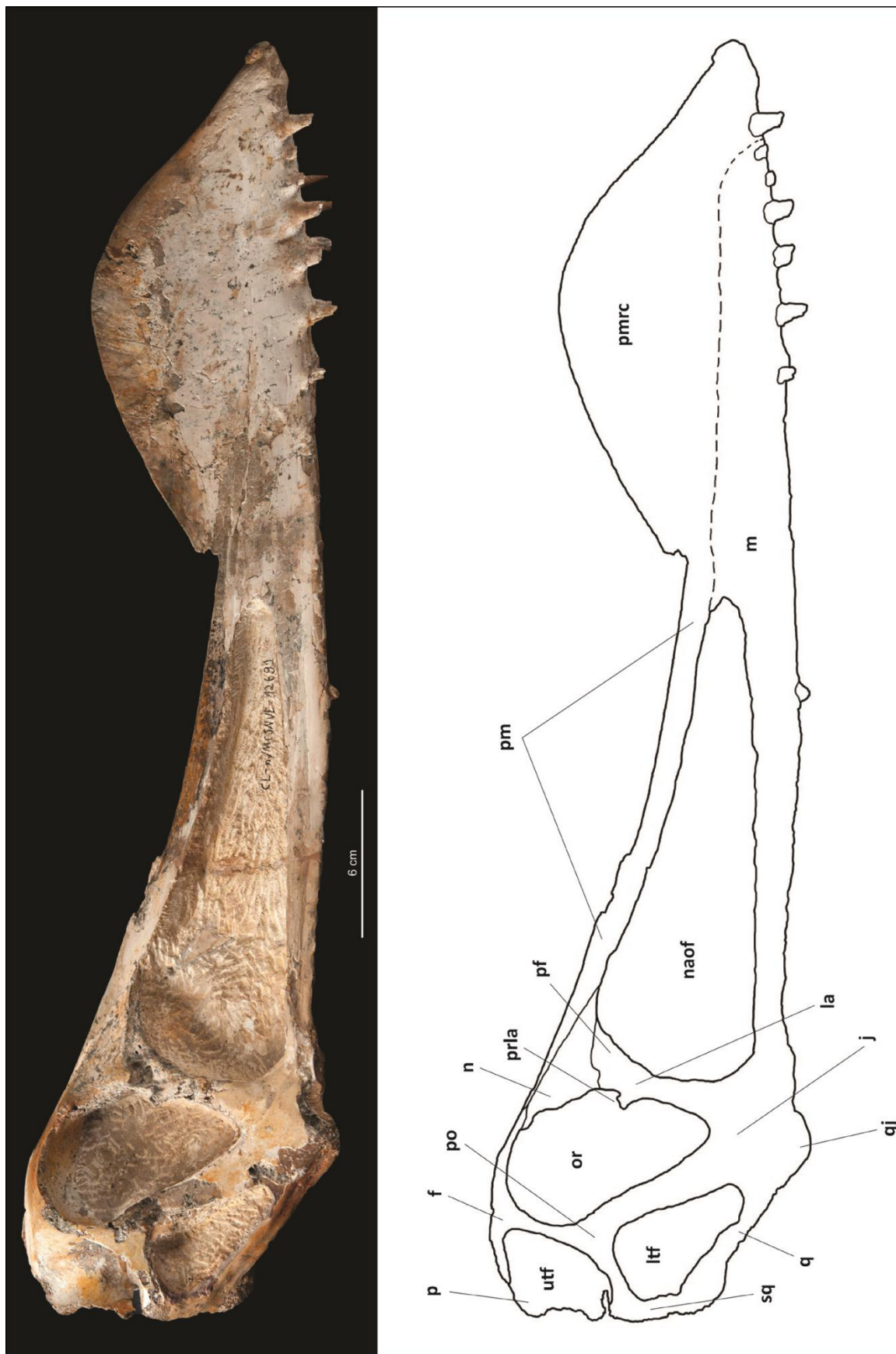


Figura 3.21 – Vista laterale destra del reperto MSNVE 21232 con l'indicazione degli elementi identificabili; la linea tratteggiata indica la supposta posizione della sutura tra il premaxillare e il mascellare.



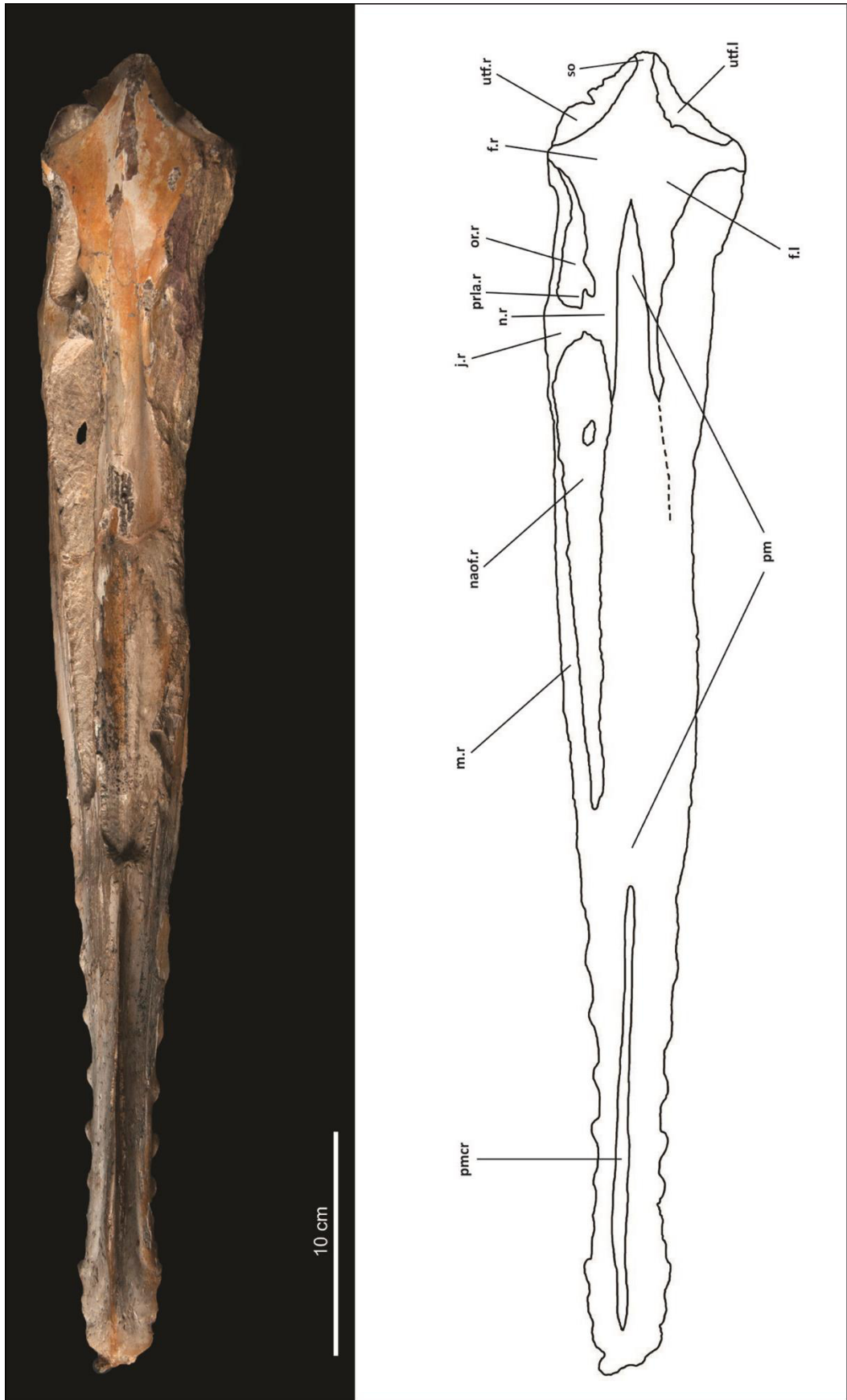


Figura 3.22 – Vista dorsale del reperto MSNVE 21232, con l'indicazione degli elementi identificabili.

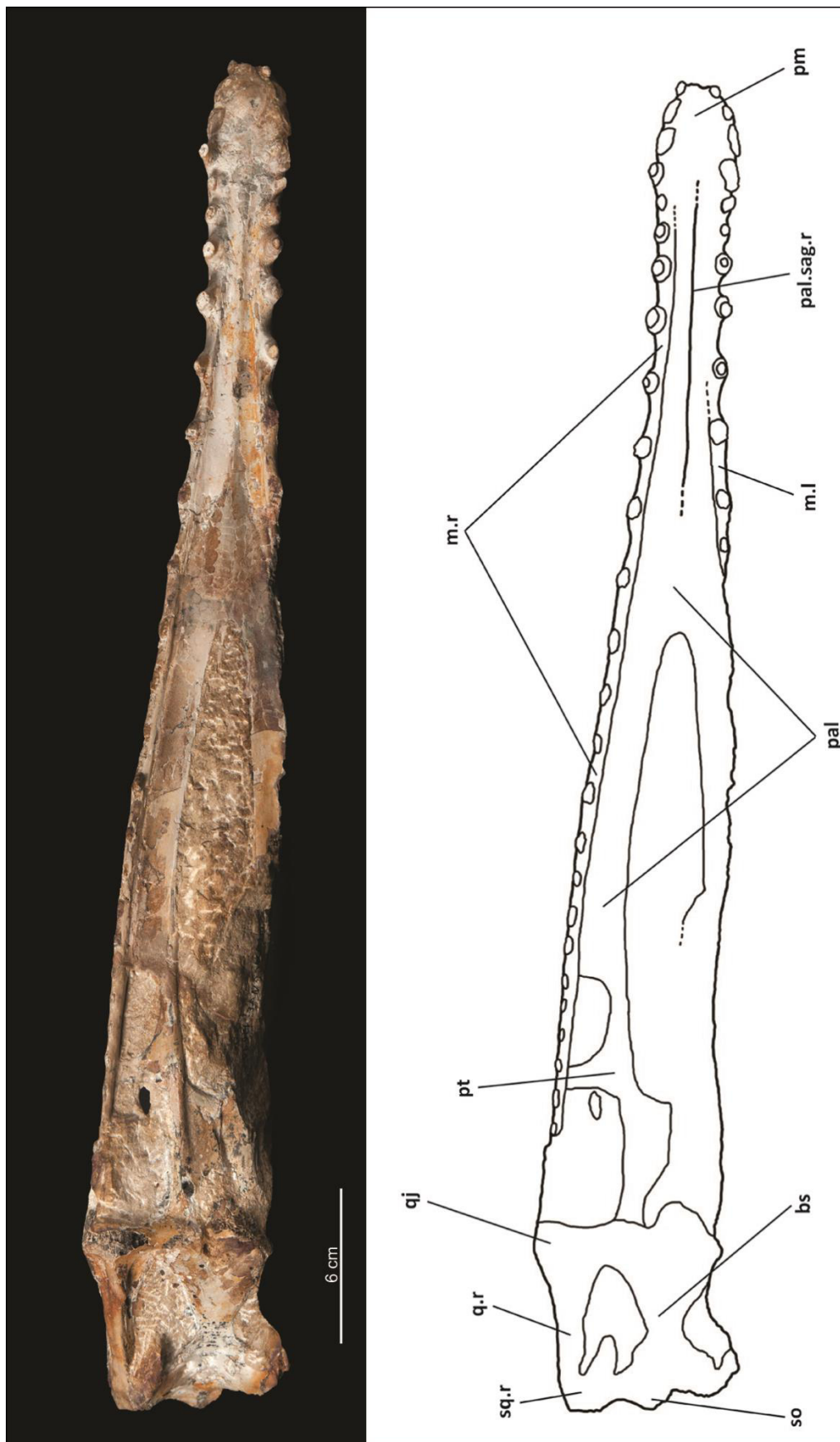


Figura 3.23 – Vista palatale del reperto MSNVE 21232, con l'indicazione degli elementi identificabili.

Di seguito sono riportate le abbreviazioni utilizzate nei disegni:

- **bs** – Basisfenoide (*basisphenoid*);
- **f** – Frontale (*frontal*);
- **j** – Giugale (*jugal*);
- **la** – Lacrimale (*lacrimal*);
- **m** – Mascellare (*maxilla*);
- **n** – Nasale (*nasal*);
- **p** – Parietale (*parietal*);
- **pal** – Palatino (*palatine*);
- **pf** – Prefrontale (*prefrontal*);
- **pm** – Premascellare (*premaxilla*);
- **po** – Postorbitale (*postorbital*);
- **pt** – Pterigoide (*pterygoid*);
- **q** – Quadrato (*quadrate*);
- **qj** – Quadratogiugale (*quadratojugal*);
- **so** – Sopraoccipitale (*supraoccipital*);
- **sq** – Squamoso (*squamosal*);
  
- **pal.sag.r** – Cresta palatale mediana (*palatal sagittal ridge*);
- **pmrc** – Cresta premascellare (*premaxillary crest*);
- **prla** – Processo lacrimale (*processus lacrimalis*) dell'osso lacrimale;
  
- **ltf** – Finestra temporale inferiore (*lower temporal fenestra*);
- **naof** – Finestra nasoantorbitale (*nasoantorbital fenestra*);
- **or** – Orbita (*orbit*);
- **utf** – Finestra temporale superiore (*upper temporal fenestra*);
  
- L'aggiunta di una “**r**” o di una “**l**” nei disegni indica che l'osso o la finestra è destro/a (*right*) o sinistro/a (*left*).



#### 4) DESCRIZIONE DEL REPERTO MSNVE 21232

Il reperto oggetto di questo lavoro è un cranio parziale di pterosauro dentato e crestato ed è stato inizialmente incluso nelle collezioni del Museo di Storia Naturale di Venezia con il numero di inventario MCSNVE 12691; successivamente gli è stato attribuito il numero MSNVE 21232.

Ad un primo sguardo, il cranio si presenta leggermente deformato longitudinalmente, ma nel complesso è ben conservato (Figure 3.1–3.10).

Il fianco sinistro del cranio è parzialmente deformato e in uno stato di conservazione peggiore rispetto al fianco destro che appare invece molto ben preservato.

Purtroppo non è preservato un pezzo dell'osso premascellare in corrispondenza della parte anteriore della finestra nasoantorbitale ma, fortunatamente, è presente la sua impronta sul riempimento sottostante.

Mancano anche i primi tre denti dell'osso premascellare e buona parte di quelli del mascellare (soprattutto quelli distali); tuttavia, gli alveoli sono comunque ben riconoscibili, anche se in parte occlusi dalla matrice: considerando anche quelli che ospitano ancora le radici, si contano almeno 20 alveoli sul lato destro (gli ultimi 6 dei 26 visibili sono ricostruiti) e 12 su quello sinistro.

Di seguito sono riportate le misure del cranio:

Lunghezza totale del cranio	558 mm
Altezza massima del cranio (frontale-quadratojugale)	136 mm
Lunghezza della finestra nasoantorbitale (lato destro)	203 mm
Altezza massima della finestra nasoantorbitale (lato destro)	70 mm
Lunghezza della cresta premascellare	180 mm
Altezza massima della cresta premascellare	67 mm
La cresta premascellare inizia 18 mm dopo la finestra nasoantorbitale	
La cresta premascellare termina 28 mm prima della punta del rostro	
Diametro dell'alveolo più grande (terzo, lato destro)	14,5 mm

Tabella 4.1 – Misure del reperto MSNVE 21232.

Ad una attenta osservazione si nota che il reperto è costituito da tre grandi parti, rottesi probabilmente durante l'estrazione dal nodulo e successivamente incollate. Le due

fratture ricomposte che separano questi tre pezzi si trovano rispettivamente a metà della finestra nasoantorbitale e subito posteriormente alla cresta premascellare.

Per comodità, le tre parti in cui è suddiviso il reperto sono state designate nel seguente modo: il frammento 1 (quello che conserva la cresta premascellare) è separato dal frammento 2 dalla frattura A; il frammento 2 è invece separato dal frammento 3 dalla frattura B (quella che taglia a metà la finestra nasoantorbitale) (Figura 3.20).

In generale, le suture tra le ossa non sono riconoscibili. Questo è dovuto al fatto che gli elementi sono fusi tra loro e le suture sono obliterate, il che indicherebbe un probabile stadio ontogenetico avanzato dell'individuo (Kellner & Tomida, 2000).

La seguente descrizione osteologica è basata su quella utilizzata da Kellner & Tomida (2000) per *Anhanguera piscator*.

### **Premascellare**

Il premascellare non è intatto: manca infatti tutta la porzione in corrispondenza della finestra nasoantorbitale. Poiché il pezzo mancante si trova quasi perfettamente compreso tra le fratture A e B, è molto probabile che il premascellare si sia rotto durante il recupero del reperto (Figure 3.1 e 3.20).

La sutura tra il premascellare e il mascellare non è osservabile, ma si distingue un solco che probabilmente costituisce la zona di sutura; questo solco è evidente anche nella TAC (Figura 3.19).

Si distingue invece molto bene la sutura tra il processo postero-dorsale del premascellare e il frontale: questo processo si incunea infatti all'interno del frontale fino oltre la metà dell'orbita (Figure 3.3 e 3.22).

Il premascellare porta una grande cresta dorsale sagittale; la TAC mostra che essa è stata frantumata in più punti ed è stata ricomposta in modo più o meno maldestro, con margini non combacianti tra i frammenti, e i pezzi minori – per essere tenuti insieme – sono stati inseriti in una pasta di fondo a base di resina. Il risultato è che la terminazione posteriore della cresta è stata ricostruita in modo non congruente con il probabile profilo originale (Figure 3.16–3.20).

La cresta ha una lunghezza totale di 180 mm e un'altezza massima di 67 mm; inizia in corrispondenza degli alveoli dei denti 3–4, raggiunge il suo apice tra gli alveoli dei denti 8–9 e termina sulla frattura A, cioè in corrispondenza dell'alveolo del dente 13. La cresta, quindi, termina posteriormente con un'apparente frattura, ma la TAC suggerisce che la sua estremità posteriore sia originale e che ciò che manca è in realtà il collegamento con il resto del premascellare, rotto e andato perduto (Figura 3.18).

Il premascellare presenta quattro alveoli da entrambi i lati: sul lato sinistro sono tutti ben riconoscibili, poiché privi di denti, mentre sul lato destro è possibile osservare solo i primi tre poiché il quarto alveolo ha ancora il proprio dente; in realtà, il dente 1 è ancora vagamente riconoscibile e non sembra aver subito ricostruzione, né a destra né a sinistra; questo primo paio di denti sembra essere proiettato latero-anteriormente. L'alveolo più grande di tutta la dentatura è quello del dente 3 (cioè il penultimo del premascellare), con un diametro di 14,5 mm.

### **Mascellare**

Il mascellare forma gran parte della superficie laterale del cranio, se si esclude la cresta (Figure 3.1 e 3.21). La zona di sutura con il palatino è marcata da una sorta di gradino; osservando il cranio in vista palatale, è possibile notare che il mascellare forma solo il margine laterale del cranio in tale vista, e tende a restringersi ulteriormente in direzione posteriore (Figure 3.4, 3.19 e 3.23).

Non è invece chiaramente visibile la sutura con il giugale; il processo di quest'ultimo all'interno del mascellare è infatti solo parzialmente rilevabile (sul lato destro), anche a causa della frattura B. La TAC ha dimostrato inequivocabilmente che il processo mascellare del giugale è stato in parte ricostruito (Figure 3.16 e 3.20).

Tale ricostruzione riguarda anche il mascellare destro. Quest'ultimo, infatti, presenta almeno 22 alveoli riconoscibili, ma la TAC mostra che solamente i primi 16 alveoli del mascellare (dal 5° al 20°) sono reali; di questi, inoltre, solo sette ospitano ancora i denti (dal 5° al 10° e il 16°).

Nel fianco sinistro del cranio, invece, il mascellare è rotto circa a metà della finestra nasoantorbitale e ospita quindi solo 8 alveoli, di cui 5 presentano ancora i denti (dal 5° al 9°) (Figure 3.4 e 3.19). Gli alveoli sono tutti o quasi di forma ovale.

L'osservazione ai raggi UV ha evidenziato come tutti i denti ancora presenti (ad eccezione del 1° da entrambi i lati e del 16° sul lato destro) abbiano subito un certo grado di ricostruzione o almeno di restauro (Figura 3.10); si nota infatti una colorazione azzurra ai raggi UV attorno ai denti, a testimonianza di un loro probabile incollaggio in corrispondenza degli alveoli.

La maggior parte dei denti è stata solo attaccata alla probabile sede originaria, mentre i denti 6 e 7 sul lato sinistro hanno subito una ricostruzione più drastica (forse totale).

### **Palatino**

I palatini costituiscono la quasi totalità della parte rostrale del cranio in vista palatale (Figure 3.4 e 3.23). Il palatino è molto ben conservato sul lato destro, ma su quello sinistro è spezzato come il corrispondente mascellare. Del palatino si distingue benissimo la tipica biforcazione, anche se parte dell'osso è ancora coperto dalla matrice.

È possibile individuare anche la caratteristica cresta mediana longitudinale, moderatamente rilevata (Figura 3.19), che inizia a contatto con il premaxillare e scompare più o meno in corrispondenza dei denti 11–12.

### **Pterigoide**

Lo pterigoide destro non è ben conservato ed è ancora parzialmente intrappolato nella matrice, mentre quello sinistro è quasi indistinguibile; la stessa cosa vale anche per le finestre subtemporali adiacenti (Figure 3.4 e 3.23).

Lo pterigoide destro si trova in continuità con il corrispondente palatino, senza un'apparente sutura tra le due ossa; si osserva anche un *foramen* in posizione anteriore, a contatto con il mascellare destro. In realtà, poiché è stato dimostrato che questa zona ha subito una ricostruzione, non è possibile confermare né la forma precisa dello pterigoide, né l'effettiva presenza del *foramen*.

### **Nasale e prefrontale**

Nasale e prefrontale non sono distinguibili a causa della mancanza di evidenti suture; è probabile che queste ossa siano fuse tra di loro e con le altre ossa circostanti (Figure 3.1, 3.2 e 3.21).



Ciò che si osserva è una placchetta ossea posta tra l'orbita e la finestra nasoantorbitale; si distingue un brusco gradino che dovrebbe appunto rappresentare la zona di sutura tra il nasale e il prefrontale. La sutura del nasale con la parte distale del premascellare appare invece piuttosto evidente.

Il contatto del nasale con il frontale è difficilmente individuabile (si riconosce una discontinuità, ma con un bordo poco regolare). Anche il contatto del prefrontale con il lacrimale non è ben evidente a causa dello stato di conservazione di quest'ultimo.

Il prefrontale destro è ben conservato, mentre quello sinistro è parzialmente eroso, come buona parte delle altre ossa circostanti (Figura 3.2).

### **Lacrimale**

Il lacrimale è difficilmente distinguibile sul lato destro poiché è fuso con il processo lacrimale del giugale (Figure 3.1 e 3.21), mentre è del tutto assente in quello sinistro. Tuttavia, si riconosce la sua caratteristica protuberanza (detta *processus lacrimalis*) che penetra all'interno dell'orbita, circa a metà di quest'ultima in posizione anteriore.

### **Frontale e sopraoccipitale**

Come è tipico nei tetrapodi, il frontale forma buona parte del tetto cranico (Figure 3.3 e 3.22). Il frontale sinistro è relativamente ben conservato (Figura 3.2), in modo molto simile al destro, ma non si distingue la sutura con il sopraoccipitale.

I due frontali sono fusi medialmente e nella zona di fusione si osserva una cresta sagittale appena accennata.

### **Parietale**

Il parietale sinistro è parzialmente eroso, mentre quello destro è ben conservato; da entrambi i lati si osserva bene la sua caratteristica forma concava (Figure 3.1, 3.2 e 3.21).

### **Postorbitale e postfrontale**

Il postorbitale sinistro è mal conservato, mentre quello destro è in buone condizioni (è solo parzialmente fratturato nel collegamento con il giugale), ma è indistinguibile la sutura con il postfrontale (3.1 e 3.21).

Il postorbitale è riconoscibile grazie al *foramen* di collegamento con l'orbita, che è perfettamente visibile sul lato destro, mentre in quello sinistro è ancora occluso dalla matrice (Figure 3.5 e 3.6).

### **Giugale**

Il giugale destro è ben conservato, a differenza del sinistro (Figure 3.1, 3.2 e 3.21). I processi postorbitale e lacrimale sono in buone condizioni (solo leggermente danneggiati); per quanto riguarda il processo mascellare destro, invece, la TAC ha dimostrato che una buona parte è stata ricostruita, tanto da sconfinare nel mascellare fino a circa la frattura B (Figure 3.16 e 3.20).

### **Quadratogiugale**

Il quadratogiugale è impossibile da separare dal quadrato in un individuo adulto come quello in esame, poiché è costituito da una laminetta che ne ricopre la parte distale. Le suture con le ossa circostanti sono quindi solo intuibili. Poiché i bordi del quadratogiugale sono rotti, è possibile osservarne in parte la struttura spugnosa interna (Figure 3.4 e 3.23).

### **Quadrato e squamoso**

Queste ossa sono osservabili solo sul lato destro (Figure 3.1, 3.6 e 3.21); sono parzialmente rotte e le loro suture non sono ben riconoscibili.

### **Basioccipitale e basisfenoide**

Lo stato di conservazione non ottimale della zona posteriore del cranio rende difficile l'osservazione e la descrizione di queste ossa e di quelle adiacenti (Figura 3.6). Il basioccipitale appare di forma tripartita ed è separato dal basisfenoide da un grande *foramen*, il quale è però ancora occluso dalla matrice.

## **5) CONFRONTO DEL REPERTO MSNVE 21232 CON GLI ALTRI PTEROSAURI DENTATI E CRESTATI PROVENIENTI DA CHAPADA DO ARARIPE**

MSNVE 21232 è senza dubbio il cranio di uno pterosauro pterodattiloideo, come indicano le sue grandi dimensioni, la forma allungata e l'unione della finestra antorbitale con la narice a formare una finestra nasoantorbitale.

Nello specifico, il reperto MSNVE 21232 è attribuibile al genere *Anhanguera* Campos & Kellner (1985) in base alle seguenti caratteristiche morfologiche:

- Il premascellare porta una grande cresta dorsale sagittale, la quale inizia posteriormente alla punta del rostro e termina anteriormente alla finestra nasoantorbitale;
- La cresta palatale mediana è meno rilevata rispetto *Maaradactylus* Bantim et al. (2014) e ancora meno rispetto a *Tropeognathus* Wellnhofer (1987);
- Le ossa frontali sono unite a formare una piccola cresta a mala pena accennata, che in altri pterosauri pterodattiloidei è molto più grande oppure è formata da altre ossa;
- Il rostro si espande lateralmente in corrispondenza dei denti premascellari, creando una forma “a cucchiaio” (*spoon-shaped*);
- Sono presenti almeno una ventina di denti (4 sul premascellare e almeno 16 sul macellare), con una tendenza a diminuire di dimensione dalla posizione mesiale a quella distale.

Al fine di tentare un'attribuzione specifica, MSNVE 21232 è stato confrontato con i crani degli pterosauri dentati e crestati provenienti da Chapada do Araripe e descritti in letteratura. Il confronto è stato effettuato con esemplari appartenenti ad *Anhanguera* e ad altri generi affini.

### **6.1 – *Anhanguera blittersdorffi* Campos & Kellner (1985)**

L'olotipo di *Anhanguera blittersdorffi* è rappresentato da un cranio molto ben conservato, che possiede i seguenti caratteri morfologici:

- Grande cresta premascellare, che termina poco prima della finestra nasoantorbitale;
- Piccola cresta nella zona occipitale;
- Dentatura che si estende dal premascellare fino a circa metà della finestra nasoantorbitale;
- Piccola espansione laterale del rostro, dove si trovano i denti più grandi (i premascellari);
- Almeno 26 alveoli sul lato destro del cranio, tutti con forma ovale e la tendenza a rimpicciolirsi in direzione posteriore;
- Presenza di un *processus lacrimalis* nell'osso lacrimale, che penetra in parte all'interno dell'orbita.

Questi caratteri vennero utilizzati da Campos & Kellner (1985) per erigere il genere *Anhanguera*; successivamente, nella loro revisione, Kellner & Tomida (2000) precisarono che molti dei caratteri sopra elencati appartengono anche ad altre specie di Anhangueridi e focalizzarono la loro ri-descrizione soprattutto sulla forma della cresta premascellare.

Come è già stato detto, sulla base della descrizione di Campos & Kellner è stato possibile confermare l'appartenenza del reperto MSNVE 21232 al genere *Anhanguera*.

Tuttavia, è possibile osservare alcune differenze tra i due reperti. Innanzitutto, c'è una questione di dimensioni (Tabella 5.1): il cranio di *A. blittersdorffi* è lungo circa 500 mm, mentre il reperto MSNVE 21232 è lungo 558 mm; anche l'altezza è molto inferiore (84 mm di *A. blittersdorffi* contro 136 mm). Inoltre, poiché entrambi i crani appartenevano probabilmente ad esemplari adulti, non è nemmeno possibile invocare una motivazione ontogenetica per spiegare questa differenza di altezza.

PARAMETRO CONSIDERATO	<i>A. blittersdorffi</i>	MSNVE 21232	%
Lunghezza totale del cranio	499 mm	558 mm	112
Altezza massima del cranio	84 mm	136 mm	162
Lunghezza della cresta premascellare	192 mm	180 mm	94

Tabella 5.1 – Confronto tra le misure di *A. blittersdorffi* e quelle del reperto MSNVE 21232.

Le creste sono completamente diverse, sia per forma che per dimensioni (Figura 5.1): quella del reperto MSNVE 21232 è più corta (180 mm contro i 192 mm di *A.*

*blittersdorffi*), ma più alta (Campos & Kellner non forniscono l'altezza della cresta, ma con un'altezza totale del cranio in quella zona di 61 mm non si eguagliano nemmeno i 67 mm di altezza della sola cresta del reperto in esame).

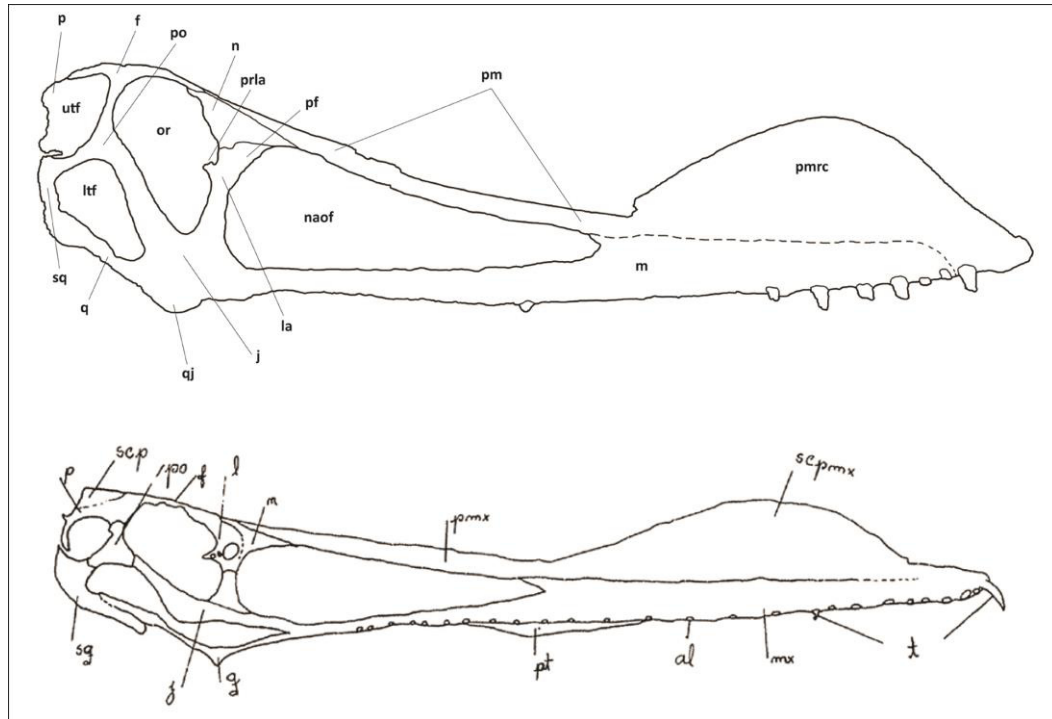


Figura 5.1 – Confronto tra il reperto MSNVE 21232 (in alto) e *A. blittersdorffi* (in basso).

Modificato da Campos & Kellner (1985).

La cresta di *A. blittersdorffi* inizia in corrispondenza dei denti 5 e 6, cioè in posizione nettamente più posteriore rispetto a quella del reperto MSNVE 21232 (che inizia infatti molto più avanti, tra i denti 3 e 4). *A. blittersdorffi* possiede una cresta molto inclinata nella parte anteriore ma poco inclinata in quella posteriore; nel reperto MSNVE 21232 invece, è stato possibile osservare che l'inclinazione è quasi uguale da entrambe le parti (Figure 3.16–3.20).

Per quanto riguarda infine l'altra cresta, quella nella zona posteriore del cranio, nel reperto MSNVE 21232 essa è a mala pena accennata, mentre in *A. blittersdorffi* è molto più evidente.

Quindi, riassumendo: il reperto MSNVE 21232 supera di dimensioni *A. blittersdorffi* (del 12% in lunghezza e soprattutto del 62% in altezza); le due creste premaxillari sono molto diverse per forma, dimensione e posizione d'inizio, mentre la cresta della zona occipitale è molto più grande in *A. blittersdorffi*.

I due reperti non possono pertanto appartenere alla stessa specie.

## 6.2 – *Anhanguera araripensis* (Wellnhofer, 1985)

L'olotipo di *Anhanguera araripensis* (riferito originariamente al genere *Santanadactylus*) è rappresentato dal reperto BSP 1982 I 89, ma si contano anche altri due reperti (MN 4735-V e SAO 16494) (Figura 5.2).

Il primo è costituito da molte componenti, ma del cranio è conservata purtroppo solo la parte posteriore; gli altri due esemplari sono invece due crani quasi completi, che però non sono mai stati descritti formalmente.

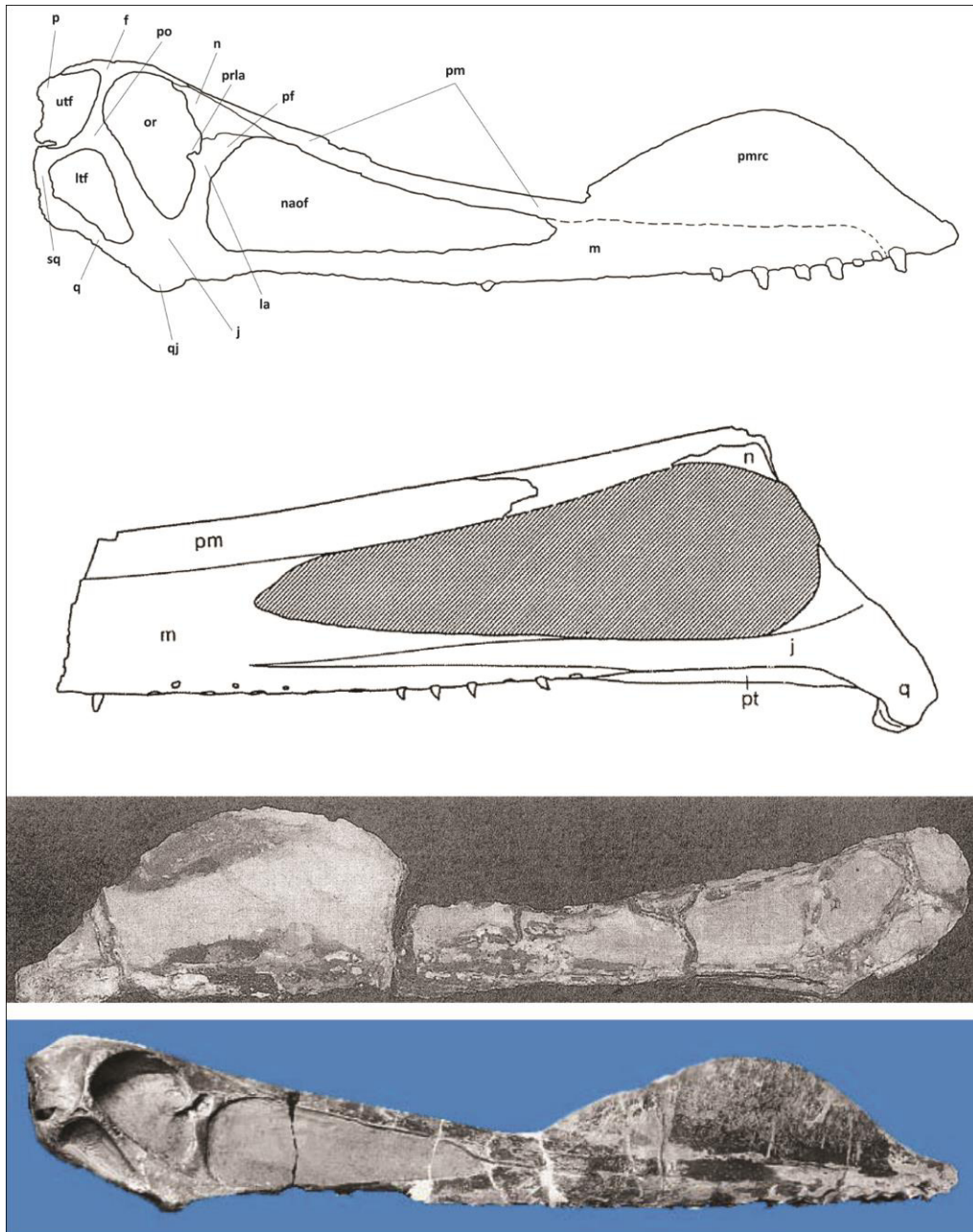


Figura 5.2 – Confronto tra i reperti MSNVE 21232, BSP 1982 I 89, MN 4735-V e SAO 16494 (dall'alto in basso). Modificato da Wellnhofer (1985), Kellner & Tomida (2000) e Veldmeijer (2006).

Di seguito (Tabella 5.2) è riportato il confronto dimensionale con BSP 1982 I 89:

<b>PARAMETRO CONSIDERATO</b>	<b>BSP 1982 I 89</b>	<b>MSNVE 21232</b>	<b>%</b>
Lunghezza totale del cranio (ipotizzata)	600 mm	558 mm	93
Altezza massima del cranio	98 mm	136 mm	139
Lunghezza della finestra nasoantorbitale	205 mm	203 mm	99

Tabella 5.2 – Confronto tra le misure dei reperti BSP 1982 I 89 e MSNVE 21232.

Lo stato di conservazione di BSP 1982 I 89 rende difficoltoso il confronto, ma è possibile notare almeno una differenza tra i due crani: nonostante il reperto MSNVE 21232 sembri presentare dimensioni molto maggiori in altezza, la finestra nasoantorbitale ha invece pressoché la stessa lunghezza in entrambi i crani. Questo implica che le loro forme sono a tutti gli effetti diverse.

Per quanto riguarda invece il reperto MN 4735-V, di esso conosciamo almeno le seguenti caratteristiche:

- Grande cresta premascellare, che supera in altezza persino il tetto cranico;
- Cresta palatale poco pronunciata;
- Almeno 23 alveoli per lato;
- Dimensioni maggiori rispetto all'olotipo di circa il 15%.

Nonostante vi siano alcune somiglianze con il reperto MSNVE 21232 (cresta palatale poco pronunciata e almeno una ventina di alveoli per lato), è possibile osservare di nuovo almeno una differenza fondamentale: rispetto al reperto MN 4735-V, nel cranio in esame la cresta premascellare non supera assolutamente in altezza il tetto cranico, ma rimane invece ben al di sotto di esso, pertanto le due creste hanno dimensioni molto diverse tra loro rispetto al resto del cranio.

Infine, per quanto riguarda il reperto SAO 16494, di esso sappiamo poco, ma dalle immagini presenti in letteratura è possibile notare che la cresta di questo esemplare di *A. araripensis* ha una forma e soprattutto una posizione abbastanza diversi rispetto a ciò che si osserva sul reperto MSNVE 21232. Veldmeijer (2006) puntualizza anche che il reperto presenta degli alveoli molto simili tra loro per dimensione, con una tendenza poco marcata a rimpicciolirsi in direzione posteriore; nel reperto in esame, invece, questa tendenza è nettamente più marcata.

Alla luce di tutte queste osservazioni, nonostante l'incompletezza dell'olotipo e la limitata descrizione degli altri reperti, non risulta plausibile attribuire il reperto MSNVE 21232 alla specie *A. araripensis*.

### 6.3 – *Anhanguera santanae* (Wellnhofer, 1985)

L'olotipo di *Anhanguera santanae* è il reperto BSP 1982 I 90, originariamente attribuito da Wellnhofer al genere *Araripesaurus*; questo cranio manca purtroppo della sua terminazione rostrale. Esiste tuttavia anche un altro reperto (AMNH 22555), meglio conservato ma comunque incompleto (Figura 5.3).

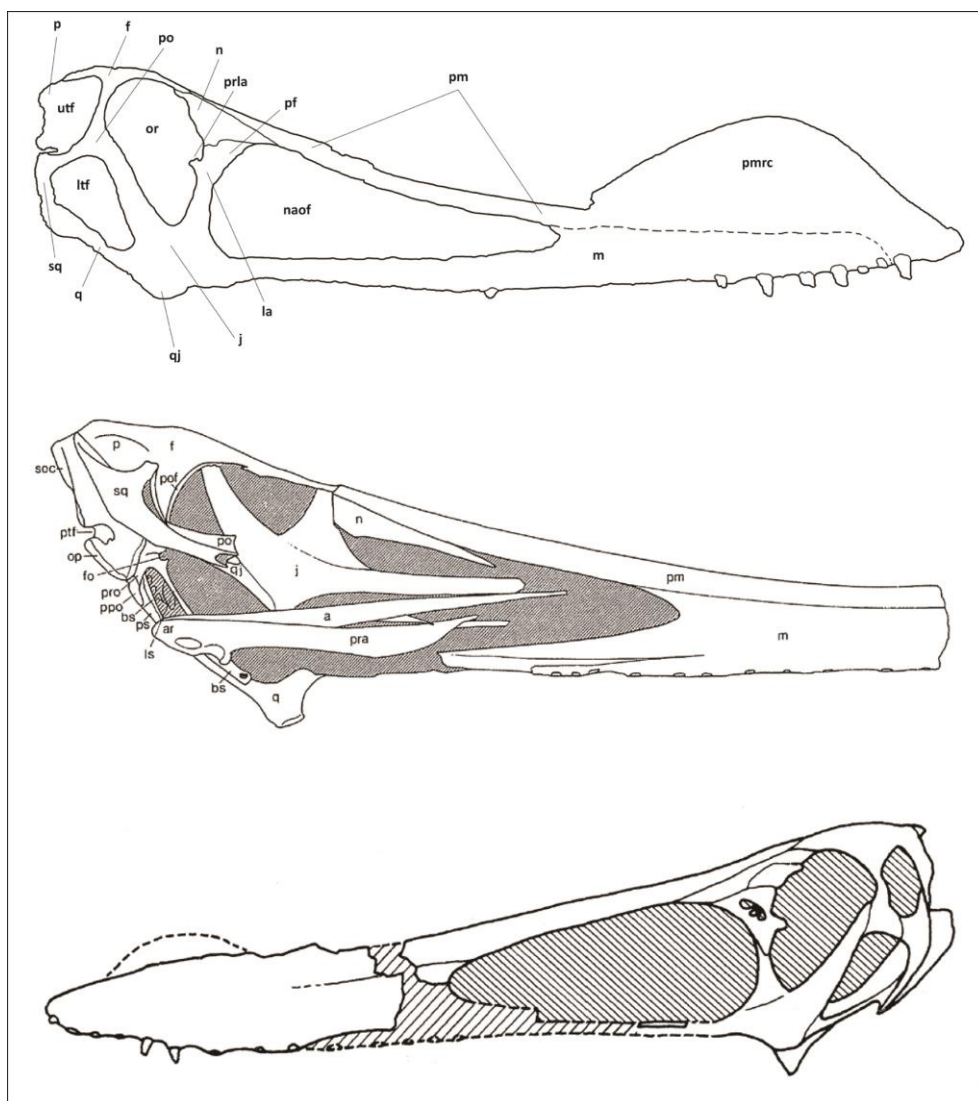


Figura 5.3 – Confronto tra i reperti MSNVE 21232 (in alto), BSP 1982 I 90 (al centro) e AMNH 22555 (in basso). Modificato da Wellnhofer (1985) e Kellner & Tomida (2000).

Di seguito (Tabella 5.3) è riportato un confronto dimensionale tra l'olotipo di *A. santanae* e il reperto in esame:



PARAMETRO CONSIDERATO	BSP 1982 I 90	MSNVE 21232	%
Lunghezza totale del cranio (ipotizzata)	520 mm	558 mm	107
Lunghezza della finestra nasoantorbitale	156 mm	203 mm	130
Altezza massima della finestra nasoantorbitale	57 mm	70 mm	123

Tabella 5.3 – Confronto tra le misure dei reperti BSP 1982 I 90 e MSNVE 21232.

Le descrizioni dei due reperti di *A. santanae* mostrano che in entrambi manca la cresta premascellare (sono presenti solo delle tracce che ne suggeriscono l'esistenza), perciò il confronto con il reperto MSNVE 21232 è limitato.

Le dimensioni di *A. santanae* (BSP 1982 I 90) sono inferiori rispetto a quelle del reperto in esame e la finestra nasoantorbitale ha un aspetto più “tozzo”, cioè è più bassa di quella del reperto MSNVE 21232 (del 23%), ma soprattutto è più corta (del 30%). Anche i denti mostrano delle incongruenze: l'alveolo più grande è infatti l'8°, mentre nel cranio in esame è il 3°.

Non è pertanto plausibile che il reperto MSNVE 21232 appartenga a un esemplare di *A. santanae*.

#### 6.4 – *Tropeognathus mesembrinus* Wellnhofer (1987)

L'olotipo di *Tropeognathus mesembrinus* è rappresentato dal reperto BSP 1987 I 46, che è stato descritto con le seguenti caratteristiche morfologiche:

- Grandi creste premascellare e mandibolare, di forma fortemente arrotondata (quella premascellare inizia esattamente sulla punta del rostro e si estende fino al 9° alveolo, occupando circa il 27% del cranio);
- Piccola cresta parietale sul tetto cranico;
- Cresta palatale e corrispondente solco mandibolare molto pronunciati;
- Denti incurvati che si estendono dalla punta fino a circa metà del rostro, con una diminuzione delle dimensioni in direzione distale;
- Espansione laterale della punta del rostro molto meno pronunciata rispetto ad *Anhanguera*;
- In tutto sono presenti 13 denti superiori e 11 inferiori (circa metà di quelli presenti nel genere *Anhanguera*) e il diametro degli alveoli non supera mai gli 8–9 mm.

Wellnhofer (1987) aggiunge anche che il cranio era probabilmente appartenuto ad un esemplare adulto, poiché sono visibili poche suture.

Risultano fin da subito evidenti le differenze tra i reperti BSP 1987 I 46 e MSNVE 21232, a partire dalle dimensioni (Tabella 5.4 e Figura 5.4):

PARAMETRO CONSIDERATO	BSP 1987 I 46	MSNVE 21232	%
Lunghezza totale del cranio	630 mm	558 mm	89
Lunghezza della cresta premascellare	230 mm	180 mm	78
Altezza massima della cresta premascellare	105 mm	67 mm	64

Tabella 5.4 – Confronto tra le misure dei reperti BSP 1987 I 46 e MSNVE 21232.

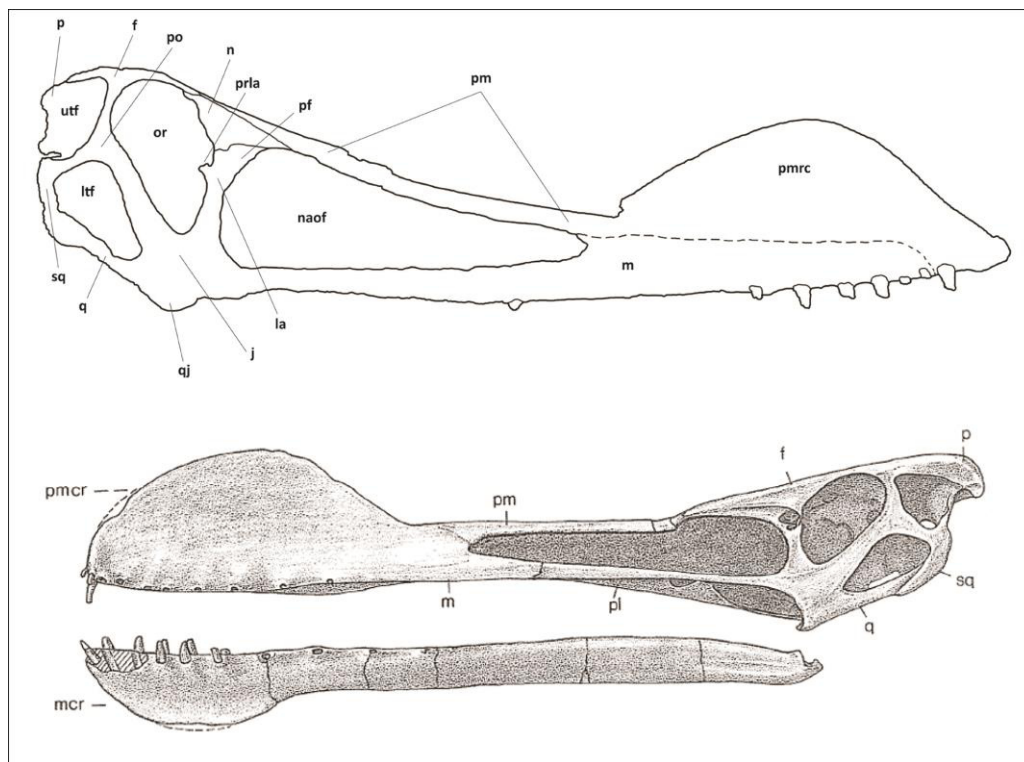


Figura 5.4 – Confronto tra i reperti MSNVE 21232 (in alto) e BSP 1987 I 46 (in basso).

Modificato da Wellnhofer (1987).

*T. mesembrinus* è di dimensioni maggiori rispetto a MSNVE 21232 e la sua forma appare diversa sotto molti aspetti.

La differenza più grande riguarda la cresta premascellare: quest'ultima ha una forma molto arrotondata, che la rende quindi non solo più lunga, ma soprattutto più alta rispetto a quella del cranio in esame, tanto da eguagliare (e forse superare) il tetto cranico; la cresta, inoltre, inizia esattamente sulla punta del rostro – in corrispondenza

del 1° alveolo – e termina in corrispondenza del 9°, mentre nel reperto MSNVE 21232 inizia in corrispondenza dei denti 3–4 e termina in prossimità del 13.

Per quanto riguarda la cresta parietale, questa è abbastanza sviluppata in *T. mesembrinus*, ma nel reperto MSNVE 21232 è più piccola e soprattutto è formata da ossa diverse (i due frontali uniti).

Nel cranio in esame manca anche il forte sviluppo della cresta palatale, presente invece in *T. mesembrinus* e considerato un carattere diagnostico molto significativo.

Secondo Wellnhofer (1987) la punta del rostro di *T. mesembrinus* non presenta alcuna espansione laterale, mentre Kellner & Tomida (2000) sostengono invece che questa espansione è presente, ma in misura molto minore rispetto ad *Anhanguera*.

MSNVE 21232 presenta almeno 20 alveoli tra il premascellare e il mascellare; *T. mesembrinus*, invece, presenta non più di 13 denti sull'arcata superiore. Anche la dimensione degli alveoli è diversa: nonostante *T. mesembrinus* sia più grande, il maggiore dei suoi alveoli non supera i 9 mm, mentre l'alveolo più grande del reperto MSNVE 21232 ha un diametro di 14,5 mm.

Alla luce di tutte queste differenze, il reperto in esame non può essere attribuito a *T. mesembrinus*.

### **6.5 – *Coloborhynchus robustus* (Wellnhofer, 1987)**

L'olotipo di *Tropeognathus robustus*, descritto da Wellnhofer nel 1987 sulla base di una mandibola molto ben preservata, non è ovviamente confrontabile con MSNVE 21232. Il reperto in esame è qui confrontato con un altro esemplare di *T. robustus* (SMNK 2302 PAL; Figura 5.5) che conserva parti anteriori del cranio e della mandibola e che è stato però attribuito da Fastnacht (2001) al genere *Coloborhynchus*.

Secondo Fastnacht (2001) le principali caratteristiche del reperto SMNK 2302 PAL sono le seguenti:

- Primo paio di denti proiettati in avanti;
- Secondo e terzo paio di denti sensibilmente più grandi degli altri;
- Allargamento a cucchiaio della parte anteriore del rostro;

- Cresta premascellare che inizia sulla punta del rostro e prosegue con un'inclinazione di circa 20° rispetto all'orizzontale;
- Il punto di massima curvatura della cresta premascellare si trova probabilmente in corrispondenza del 10° alveolo.

Fastnacht (2001) precisa inoltre che l'esemplare rappresenta probabilmente un individuo adulto in quanto il premascellare è quasi completamente fuso con il mascellare.

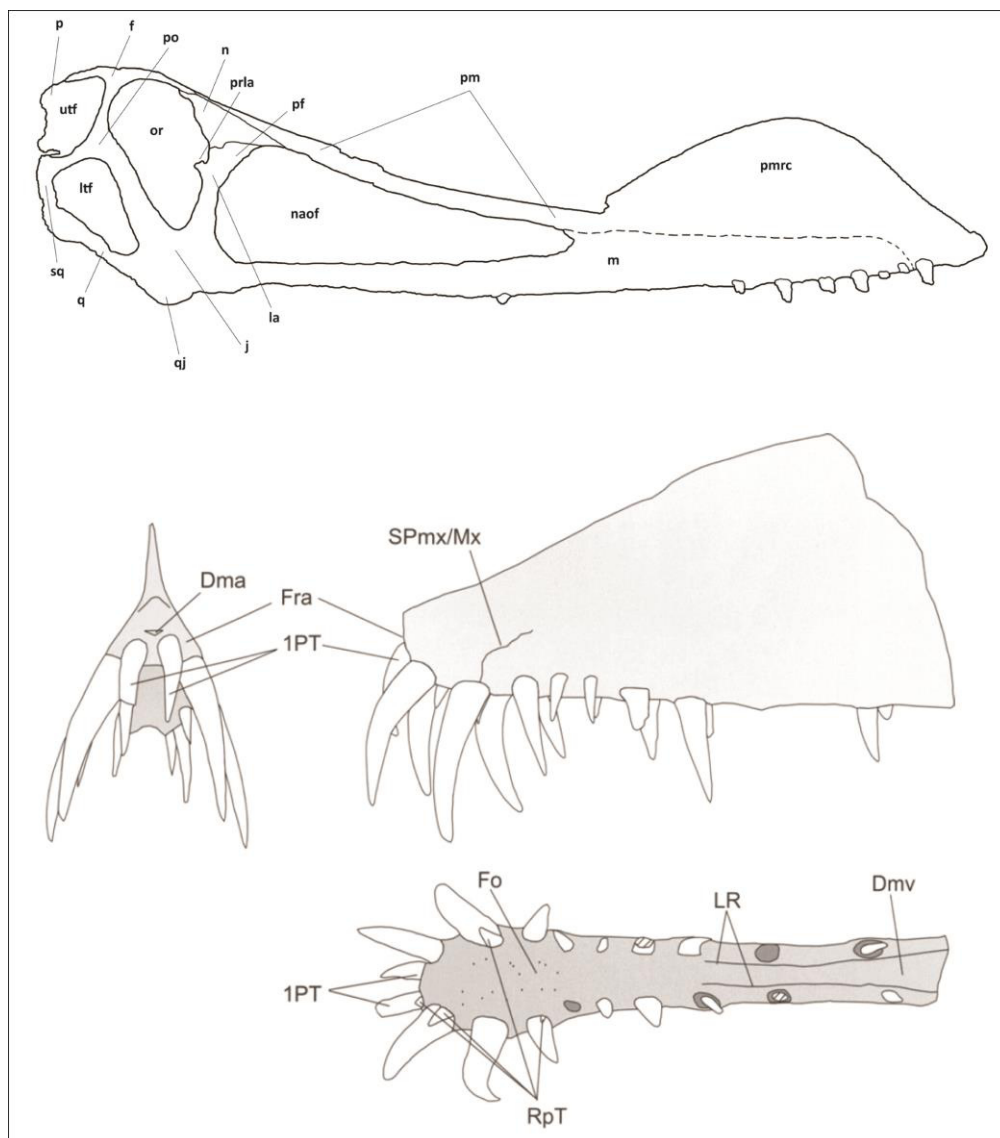


Figura 6.5 – Confronto tra i reperti MSNVE 21232 (in alto) e SMNK 2302 PAL (in basso).

Modificato da Fastnacht (2001).

Nonostante l'incompletezza del reperto, è possibile notare più di una differenza con il cranio in esame: in quest'ultimo, infatti, la cresta premascellare non inizia sulla punta

del rostro e si eleva con un'inclinazione ben superiore a 20°; inoltre, il punto massimo di curvatura si trova tra i denti 8 e 9, non sul 10.

Alla luce di queste differenze nella cresta premascellare, alcune somiglianze come l'allargamento a cucchiaio della parte anteriore del rostro non giustificano l'attribuzione del reperto MSNVE 21232 alla specie *Coloborhynchus robustus*.

### 6.6 – *Anhanguera piscator* Kellner & Tomida (2000)

L'olotipo di *Anhanguera piscator* (NSM-PV 19892; Figura 5.6) è stato descritto da Kellner & Tomida (2000) con i seguenti caratteri diagnostici craniali:

- Specie più grande di *Anhanguera* mai documentata fino a quel momento (l'esemplare probabilmente non si trovava ancora allo stadio adulto, ma possedeva già un'apertura alare di almeno 5 m, secondo le stime);
- Cresta premascellare lunga e bassa, che non raggiunge in altezza l'apice del cranio;
- La finestra nasoantorbitale rappresenta il 30% della lunghezza totale del cranio;
- Basisfenoide stretto nel centro.

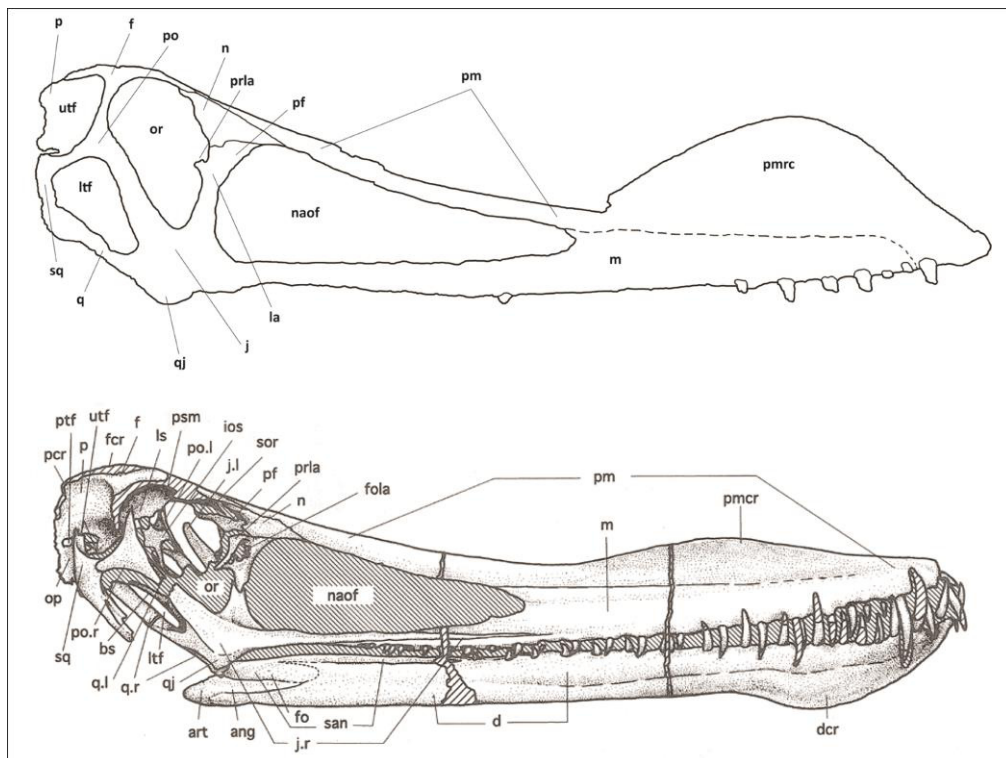


Figura 5.6 – Confronto tra i reperti MSNVE 21232 (in alto) e NSM-PV 19892 (in basso).

Modificato da Kellner & Tomida (2000).

Fatta esclusione per l'aspetto del basisfenoide (che non è facilmente verificabile sul reperto MSNVE 21232 a causa dello stato di conservazione non ottimale della sua zona posteriore), i rimanenti caratteri sono decisamente differenti nel reperto in esame.

Le dimensioni di *A. piscator* sono notevoli, specie se si considera che l'esemplare non era ancora adulto al momento della morte: come si evince dalla Tabella 5.6, le sue dimensioni superano quelle del reperto MSNVE 21232 almeno del 10%.

PARAMETRO CONSIDERATO	NSM-PV 19892	MSNVE 21232	%
Lunghezza totale del cranio	617 mm	558 mm	90
Altezza massima del cranio	147 mm	136 mm	93
Lunghezza della finestra nasoantorbitale	187 mm	203 mm	109
Altezza massima della finestra nasoantorbitale	65 mm	70 mm	108

Tabella 5.6 – Confronto tra le misure dei reperti NSM-PV 19892 e MSNVE 21232.

Per quanto riguarda la finestra nasoantorbitale, nel reperto MSNVE 21232 essa occupa una parte maggiore del cranio rispetto ad *A. piscator*, fino al 36%. Inoltre, la cresta di *A. piscator* è totalmente diversa rispetto a quella del cranio in esame: Kellner & Tomida (2000) non forniscono le dimensioni, ma si osserva chiaramente una forma poco pronunciata, lunga e bassa, del tutto diversa. Oltre alla cresta, anche la finestra nasoantorbitale ha delle dimensioni che mal si accordano con quelle del reperto MSNVE 21232.

Quindi, nonostante *A. piscator* sia stato descritto come un esemplare sub-adulto, le sue dimensioni superano nettamente quelle di MSNVE 21232, che ha però una finestra nasoantorbitale più grande e una cresta molto diversa per forma e dimensione.

Non risulta pertanto possibile attribuire il reperto in esame alla specie *A. piscator*.

### **6.7 – *Anhanguera spielbergi* (Veldmeijer, 2003)**

L'olotipo di *Anhanguera spielbergi* (RGM 401 880; Figura 5.7), attribuito inizialmente al genere *Coloborhynchus*, è stato descritto da Veldmeijer (2003) con le seguenti caratteristiche morfologiche:

- Cresta palatale poco pronunciata;
- Osso mascellare molto sottile;
- Punta del rostro leggermente ricurva verso l'alto;

- Grande cresta premascellare asimmetrica (poco inclinata anteriormente ma molto inclinata posteriormente) che inizia sulla punta del rostro e termina in corrispondenza dell'inizio della finestra nasoantorbitale.

Sulla base di queste informazioni si notano alcune somiglianze tra *A. spielbergi* e il reperto MSNVE 21232: in entrambi i crani la cresta palatale è poco pronunciata e l'osso mascellare è piuttosto sottile; inoltre, le terminazioni anteriore e posteriore delle due creste sono posizionate più o meno negli stessi punti. Tutto questo conferma che entrambi gli esemplari appartengono al genere *Anhanguera*.

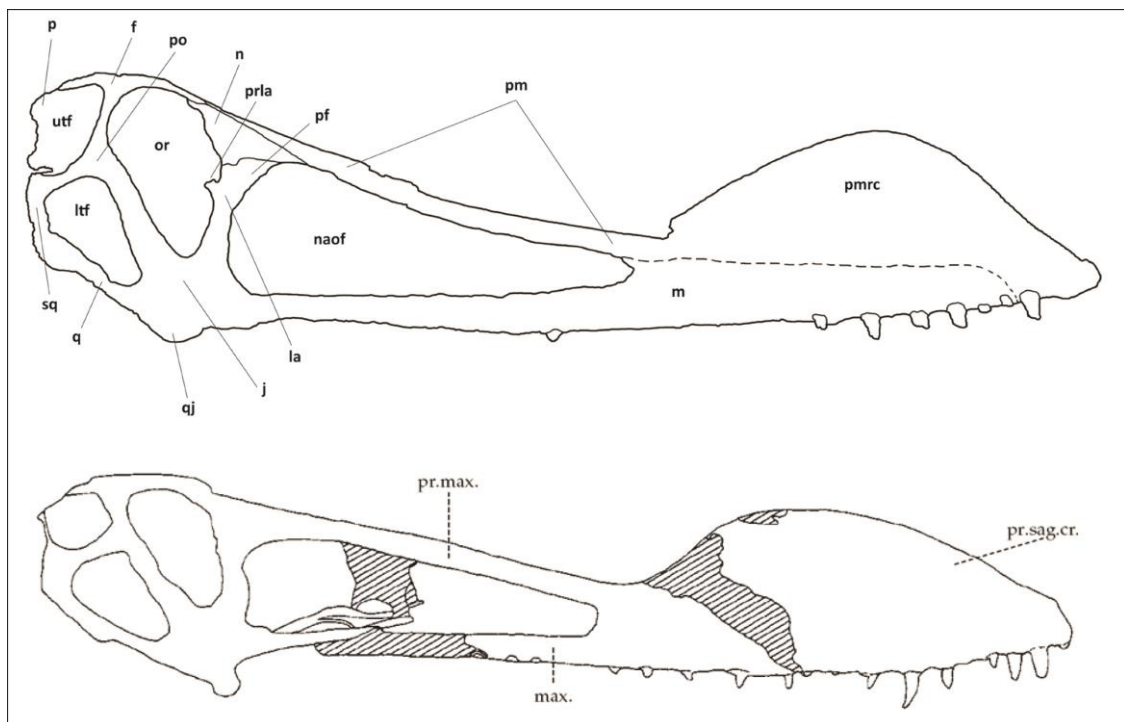


Figura 5.7 – Confronto tra i reperti MSNVE 21232 (in alto) e RGM 401 880 (in basso).

Modificato da Veldmeijer (2003).

Sono evidenti anche delle importanti differenze tra i due reperti craniali. Innanzitutto, le dimensioni sono maggiori in RGM 401 880 (Tabella 5.7):

PARAMETRO CONSIDERATO	RGM 401 880	MSNVE 21232	%
Lunghezza totale del cranio	712 mm	558 mm	78
Lunghezza della finestra nasoantorbitale	230 mm	203 mm	88
Altezza massima della finestra nasoantorbitale	60 mm	70 mm	117
Lunghezza della cresta premascellare	300 mm	180 mm	60
Altezza massima della cresta premascellare	109 mm	67 mm	62

Tabella 5.7 – Confronto tra le misure dei reperti RGM 401 880 e MSNVE 21232.

Non tutti i parametri considerati, però, sono coerenti in tal senso. Ad esempio, la finestra nasoantorbitale è più lunga del 12% rispetto a quella del reperto MSNVE 21232, ma è anche più stretta del 17%, quindi la sua forma è differente.

Inoltre, mentre il cranio in generale è più lungo del 22%, la cresta premascellare lo è molto di più, fino al 40%; infatti, la cresta di *A. spielbergi* è pari al 42% della lunghezza totale, mentre quella del reperto MSNVE 21232 è pari a circa un terzo (32%) di tutto il cranio.

È da notare inoltre che la forma delle due creste premascellari è diversa: anche se si escludesse la parte posteriore (che nel reperto MSNVE 21232 è stata fratturata e poi ricostruita erroneamente), quella anteriore presenterebbe comunque un'inclinazione troppo poco pronunciata in *A. spielbergi* perché possa esserci una similitudine con il reperto in esame.

Veldmeijer (2003) rileva la presenza sulla cresta premascellare di piccoli fori di circa 1 mm di diametro e di un *network* di piccoli solchi, larghi anch'essi circa 1 mm e pigmentati con una patina giallastra. Sulla cresta del reperto MSNVE 21232 non è presente nulla di simile, anche se la TAC ha comunque consentito di osservare una certa microporosità, la quale potrebbe però essere dovuta alla ricostruzione, visibile sui fianchi della cresta anche con la luce UV (Figure 3.8 e 3.9).

Nonostante quindi alcune somiglianze, i due crani sembrano appartenere ad esemplari di specie diverse.

## **6.8 – *Maaradactylus kellneri* Bantim et al. (2014)**

L'olotipo di *Maaradactylus kellneri* (MPSC R 2357; Figura 5.8) è stato descritto con le seguenti caratteristiche morfologiche:

- Almeno 35 paia di alveoli, divisi in tre gruppi a dimensione decrescente;
- Cresta premascellare che si estende dal 1° (come in *Tropeognathus*) al 22° alveolo, senza raggiungere la finestra nasoantorbitale;
- Cresta palatale (con un rilievo inferiore rispetto a *Tropeognathus* ma maggiore rispetto ad *Anhanguera*) che si estende dal 5° al 13° alveolo;
- Palato di forma convessa prima della cresta palatale e punta del rostro inclinata verso l'alto a partire dal 5° alveolo ed espansa lateralmente;



- Sutura tra il premascellare e il mascellare che si estende dal 6° alveolo fino alla punta anteriore della finestra nasoantorbitale;
- L'alveolo maggiore è il 4°, con un diametro di 13 mm.

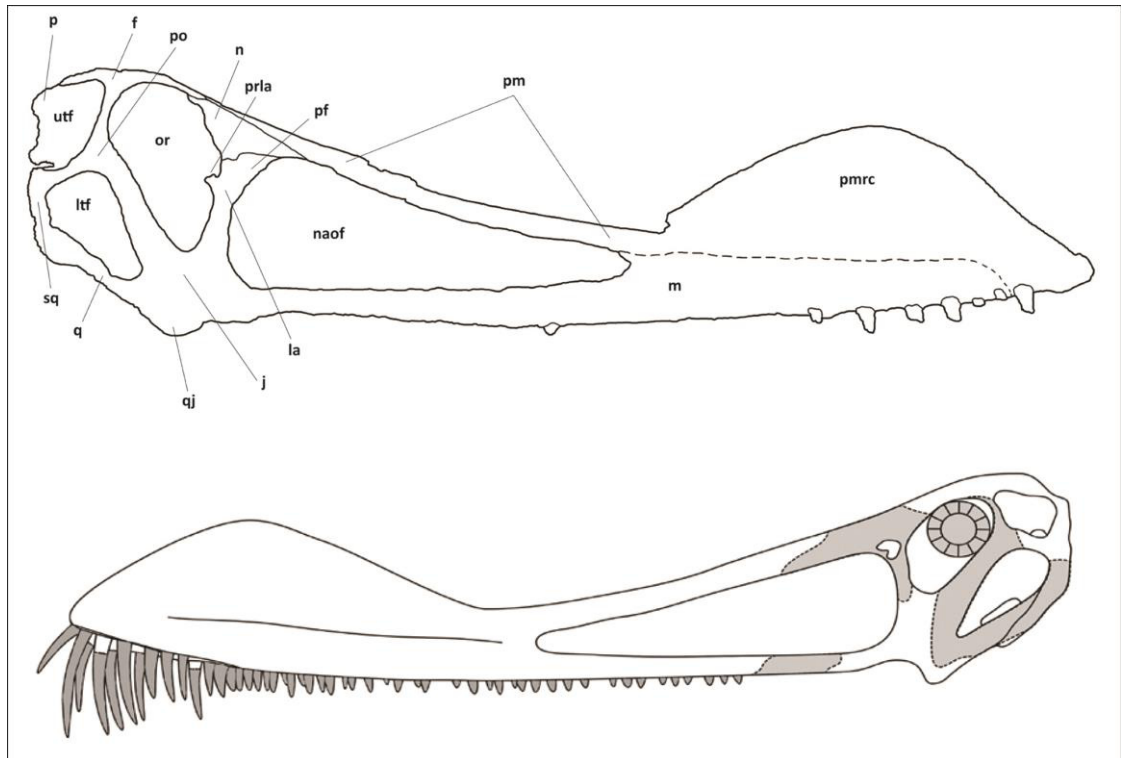


Figura 5.8 – Confronto tra i reperti MSNVE 21232 (in alto) e MPSC R 2357 (in basso).

Modificato da Bantim et al. (2014).

*M. kellneri* presenta 6 denti sul premascellare, mentre nella maggior parte degli pterosauri (tra cui il reperto MSNVE 21232) ce ne sono 4.

Inoltre, *M. kellneri* possiede almeno 15 denti in più rispetto al reperto in esame; quest'ultimo, poi, non presenta suddivisioni interne nella dentatura.

Per quanto riguarda invece il punto di inizio della cresta premascellare, *M. kellneri* assomiglia molto a *Tropeognathus* Wellnhofer (1987) che ha una cresta molto diversa da quella di MSNVE 21232.

Bantim et al. (2014) non forniscono la lunghezza totale del cranio, ma il solo mascellare è lungo 405 mm e in generale le dimensioni superano quelle del reperto in esame di almeno il 30–40%.

Questo, tuttavia, non vale per la lunghezza della finestra nasoantorbitale (Tabella 5.8).

<b>PARAMETRO CONSIDERATO</b>	<b>MPSC R 2357</b>	<b>MSNVE 21232</b>	<b>%</b>
Lunghezza della finestra nasoantorbitale	100 mm	203 mm	203
Altezza massima della finestra nasoantorbitale	109 mm	70 mm	64
Lunghezza della cresta premascellare	285 mm	180 mm	63
Altezza massima della cresta premascellare	92 mm	67 mm	73

Tabella 5.8 – Confronto tra le misure dei reperti MPSC R 2357 e MSNVE 21232.

Si nota invece una certa somiglianza nella parte anteriore del palato: l'alveolo maggiore di *M. kellneri* è il 4° e ha un diametro di 13 mm; nel reperto MSNVE 21232 il più grande è invece il 3° (con un diametro di 14,5 mm), ma anche il 4° è di dimensioni simili.

In entrambi i crani si osserva anche una certa inclinazione verso l'alto del rostro, ma nel reperto in esame questa inclinazione non è brusca come in *M. kellneri*.

Infine, per quanto riguarda la cresta palatale, anche nel reperto MSNVE 21232 questa inizia a partire circa dal 5° alveolo, ma gli stessi Bantim et al. (2014) specificano che lo spessore della cresta palatale di *M. kellneri* è maggiore rispetto ad *Anhanguera*; infatti, nel reperto in esame, tale cresta è a mala pena accennata.

Il reperto MSNVE 21232 non può quindi essere attribuito a *M. kellneri*.

### **6.9 – Creste e alveoli a confronto**

I rapporti tra le dimensioni della cresta premascellare rispetto alle dimensioni totali del cranio costituiscono un buon metodo per approfondire i rapporti tra le diverse specie di pterosauri crestatati, considerando il loro sviluppo ontogenetico (Bantim et al., 2014).

Prendendo in considerazione tali parametri per il reperto MSNVE 21232 (Tabella 5.9), è possibile individuare la sua posizione su due grafici bidimensionali che plottano la lunghezza totale del cranio rispettivamente contro la lunghezza della cresta (Figura 5.9) e contro la sua altezza massima (Figura 5.10), nell'ottica di una crescita allometrica.

<b>PARAMETRO CONSIDERATO</b>	<b>Dimensione</b>
Lunghezza totale del cranio	558 mm
Lunghezza della cresta premascellare	180 mm
Altezza massima della cresta premascellare	67 mm

Tabella 5.9 – Misure parziali del reperto MSNVE 21232.

Questi grafici mostrano come il reperto MSNVE 21232 cada in prossimità della retta di regressione rispetto alla posizione delle altre specie considerate da Bantim et al. (2014), *A. blittersdorffi*, *A. araripensis*, *T. mesembrinus*, *A. piscator*, *A. spielbergi* e *M. kellneri* (quest'ultimo è rappresentato dal suo numero di inventario, MPSC R2357).

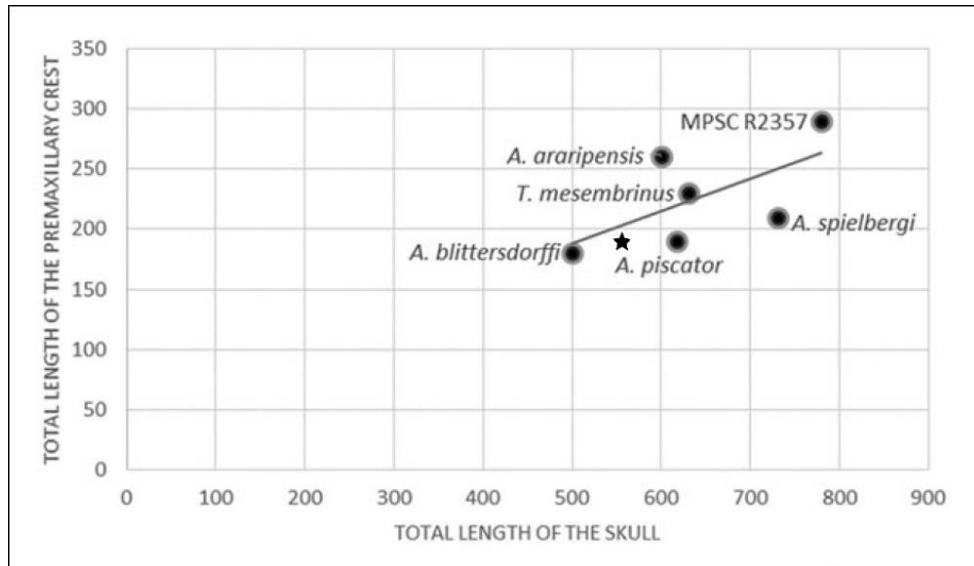


Figura 5.9 – Grafico che plotta la lunghezza totale del cranio contro la lunghezza della cresta premaxillare; la stella indica la posizione del reperto MSNVE 21232. Modificato da Bantim et al. (2014).

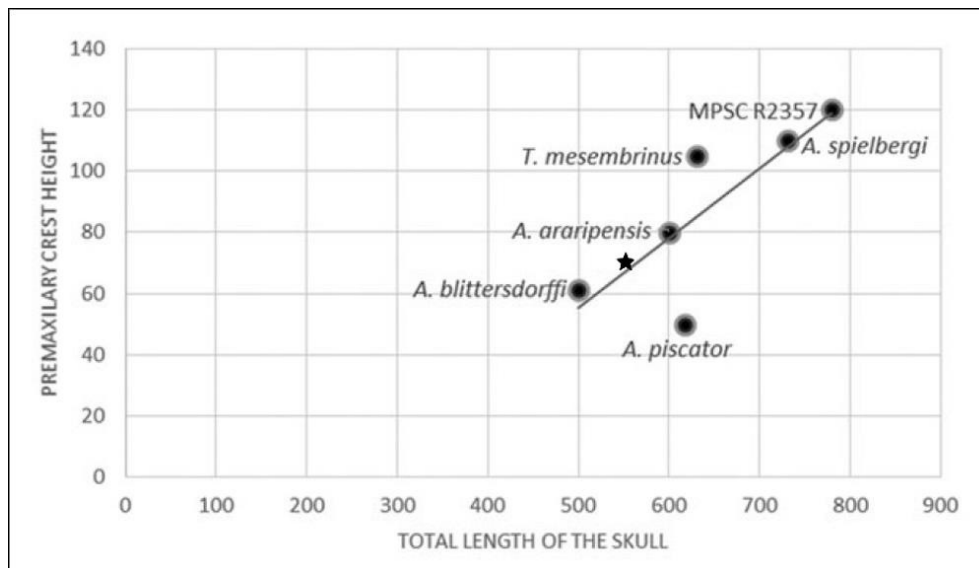


Figura 5.10 – Grafico che plotta la lunghezza totale del cranio contro l'altezza massima della cresta premaxillare; la stella indica la posizione del reperto MSNVE 21232. Modificato da Bantim et al. (2014).

Secondo quanto asserito da Steel et al. (2005) anche il *pattern* delle dimensioni degli alveoli è una caratteristica morfologica da tenere in considerazione dal punto di vista tassonomico (Figura 5.11).

Sfortunatamente, nel reperto MSNVE 21232 questo *pattern* non è di facile studio, sia perché parte degli alveoli ospitano ancora i denti (e, cosa ancora più importante, parte di questi denti è sicuramente stata ricostruita, almeno parzialmente), sia perché gli alveoli rimanenti sono ancora occlusi dalla matrice.

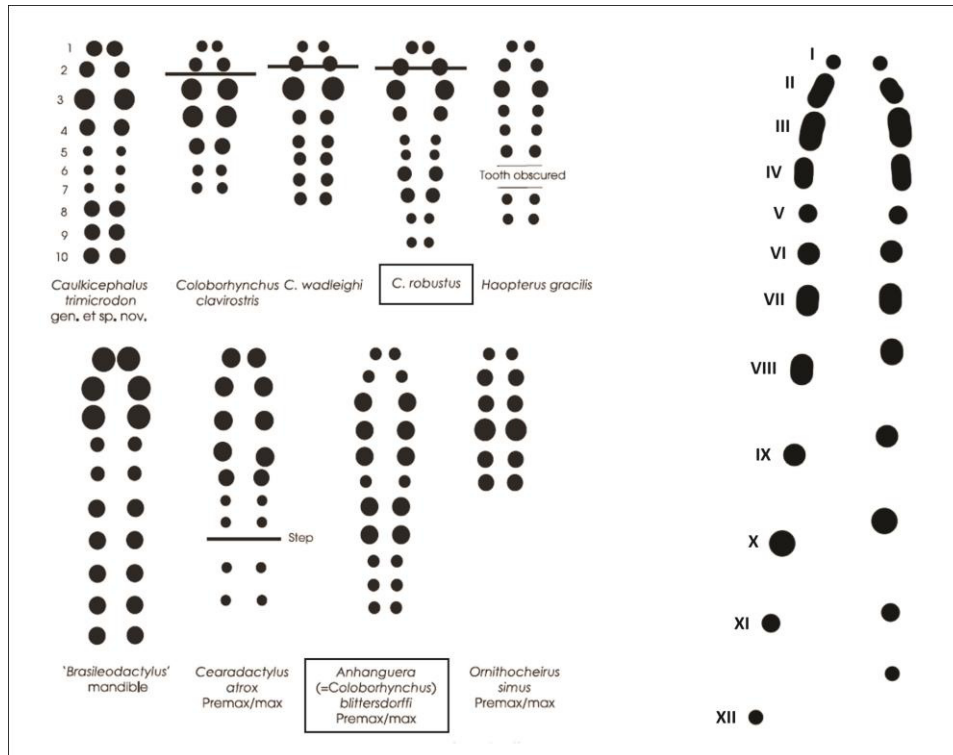


Figura 5.11 – Dimensioni degli alveoli dell'arcata superiore del reperto MSNVE 21232 (a destra) confrontato con quelli di altri esemplari descritti in letteratura (a sinistra); le specie riquadrate (*A. blittersdorffi* e *C. robustus*) sono nominate e confrontate in questo stesso lavoro. Modificato da Steel et al. (2005).

È comunque possibile osservare che gli alveoli più grandi sono il 2°, il 3° (il più grande in assoluto), il 4°, il 7° e l'8°; questa distribuzione bimodale si ritrova tuttavia in molte altre specie di pterosauri cretati, come ad esempio *A. blittersdorffi* e *C. robustus*, le cui differenze con il reperto MSNVE 21232 sono già state discusse.

## 6) CONCLUSIONI

Il reperto MSNVE 21232, proveniente da Chapada do Araripe (Brasile) e conservato presso il Museo di Storia Naturale di Venezia, è un cranio quasi completo e molto ben conservato di uno pterosauro dentato e crestato appartenente al genere *Anhanguera*.

In seguito ad uno studio dettagliato – che ha visto la partecipazione non solo del Museo di Storia Naturale, ma anche dell’Ospedale San Giovanni e Paolo di Venezia – attraverso tecniche quali l’utilizzo della luce UV e della TAC, è stato possibile confermarne l’ottimo stato di conservazione e la genuinità delle sue parti.

Il confronto osteologico con gli altri reperti di pterosauri dentati e crestati descritti in letteratura – e in particolar modo con quelli appartenenti al genere *Anhanguera* – non sembra consentire l’attribuzione del reperto MSNVE 21232 a nessuna delle specie finora descritte; è pertanto possibile che il reperto oggetto di questo studio appartenga ad una nuova specie di pterosauro, non ancora descritta formalmente.



## RINGRAZIAMENTI

Si ringraziano:

- il Centro Studi Ricerche Ligabue di Venezia e il Museo di Storia Naturale di Venezia per aver autorizzato lo studio del reperto;
- la dottoressa Barbara Favaretto per aver messo a disposizione il reperto e per l'aiuto nello studio dello stesso;
- il signor Stefano Castelli, fotografo del Dipartimento di Geoscienze di Padova, per la realizzazione del *set* fotografico e del modello 3D;
- l'Ospedale San Giovanni e Paolo di Venezia – e in particolar modo la dottoressa Michela Disarò – per la realizzazione della TAC e l'aiuto nell'analisi delle immagini acquisite;
- il dottor Fabio Marco Dalla Vecchia (Institut Català de Paleontologia, Sabadell) e il dottor Luca Giusberti (Dipartimento di Geoscienze, Padova) per l'aiuto nella realizzazione di questo lavoro di tesi.





## BIBLIOGRAFIA

- Bantim, R. A. M., Saraiva, A. A. F., Oliveira, G. R., Sayao, J. M. (2014) – A new toothed pterosaur (Pterodactyloidea: Anhangueridae) from the Early Cretaceous Romualdo Formation, NE Brazil – *Zootaxa* 3 869 (3): 201-223.
- Bantim, R. A. M., Saraiva, A. A. F., Sayao, J. M. (2014) – Skull variation and the shape of the sagittal premaxillary crest in anhanguerid pterosaurs (Pterosauria, Pterodactyloidea) from the Araripe Basin, Northeast Brazil – *Historical Biology*, 2014.
- Berthou, P. Y., Pierre, C. (1990) – Analyse isotopique du soufre et de l'oxygène de quelques gypses des bassins du N. E. du Brésil – Atas do 1º Simposio sobre a Bacia do Araripe e bacias interiores do Nordeste, Crato: 95-97.
- Beurlen, K. (1971) - As condições ecológicas e faciológicas da Formação Santana na Chapada do Araripe (Nordeste do Brasil) – Anais da Academia brasileira de Ciências (supl.), 43: 411-415.
- Campos, D. A., Kellner, A. W. A. (1985) – Um novo exemplar de *Anhanguera blittersdorffi* (Reptilia, Pterosauria) da formação Santana, Cretaceo Inferior do Nordeste do Brasil – Boletim de Resumos, 9º Congresso Brasileiro de Paleontologia: 13.
- Campos, D. A., Kellner, A. W. A. (1997) – Short note on the first occurrence of Tapejaridae in the Crato Member (Aptian), Santana Formation, Araripe Basin, Northeast Brazil – Anais da Academia Brasileira de Ciências: 69, 83–87.
- Cavalcanti, V. M. M., Viana, M. S. S. (1990) – Faciologia dos sedimentos nao-lacustres da Formação Santana (Cretaceo Inferior da bacia do Araripe, Nordeste do Brasil) – Atas do 1º Simposio sobre a Bacia do Araripe e bacias interiores do Nordeste, Crato: 193-207.
- Dalla Vecchia, M. F. (1993) – *Cearadactylus? ligabuei* nov. sp., a new early Cretaceous (Albian) pterosaur from Chapada do Araripe (Northeastern Brazil) – *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, 32 (3), 401-409.
- Dalla Vecchia, F. M., Bosch, R., Fortuny, J., Galobart, A. (2014) – The pterodactyloid pterosaur from the Lower Cretaceous of Brazil at the CosmoCaixa Science Museum (Barcelona, Spain) – *Historical Biology*, 2014.

- Fastnacht, M. (2001) – First record of *Coloborhynchus* (Pterosauria) from the Santana Formation (Lower Cretaceous) of the Chapada do Araripe, Brazil - *Paläontologische Zeitschrift*, 75 (1): 23–36.
- Frey, E., Martill, D. M., Buchy, M-C. (2003) – A new crested ornithocheirid from the Lower Cretaceous of northeast Brazil and the unusual death of an unusual pterosaur (55–64) – In: Buffetaut, E., Mazin, J-M. – *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*, Geological Society of London, Special Publication: 217.
- Frey, E., Martill, D. M. (1994) – A new pterosaur from the Crato Formation (Lower Cretaceous, Aptian) of Brazil – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 1994: 379–412.
- Kellner, A. W. A. (1990) – Os répteis voadores do Cretaceo Brasileiro – *Anuario do Instituto de Geociencias, CCMN, UFRJ*, 1989: 86-106.
- Kellner, A. W. A. (1994) – Remarks on pterosaur taphonomy and paleoecology – *Acta Geologica Leopoldensia*, 39 (1): 175-189.
- Kellner, A. W. A., Tomida, Y. (2000) – Description of a new species of Anhangueridae (Pterodactyloidea) with comments on the pterosaur fauna from the Santana Formation (Aptian–Albian), Northeastern Brazil – *Natl. Sci. Museum Monogr.*, 17:1–135.
- Maisey, J. G. (1990) – Stratigraphy and depositional environment of the Crato Member (Santana Formation, Lower Cretaceous) of northeast Brazil (15–19) – In: Grimaldi, D. A. – *Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous of Brazil* – *Bulletin of the American Museum of Natural History*: 195.
- Martill, D. (1988) – Preservation of fish in the Cretaceous of Brazil – *Paleontology*, 31: 1-18.
- Martill, D. (1993) – Fossils of the Santana and Crato Formations, Brazil – *The Paleontological Association, Field Guides to Fossils*, 5: 159.
- Martill, D. M., Bechly, G., Loveridge, R. F. (2007) – *The Crato Fossil Beds of Brazil* (Cambridge): 1-77.
- Maisey, J.G. (1991) – *Santana fossils: An illustrated Atlas*, pp. 459 – T.F.H. Publications.
- Pons, D., Berthou, P. Y., Campos, D.A. (1990) – Quelques observations sur la palynologie de l’Aptien Supérieur et de l’Albien du bassin d’Araripe (N E. du

Brésil) – Atas do 1º Simposio sobre a Bacia do Araripe e bacias interiores do Nordeste, Crato, 241-252.

- Selden, P., Nudds, J. (2012) – Evolution of Fossil Ecosystems, Second Edition (Manson Publishing): 202-218.
- Steel, L., Martill, D. M., Unwin, D. M., Winch, J. D. (2005) – A new pterodactyloid pterosaur from the Wessex Formation (Lower Cretaceous) of the Isle of Wight, England – Cretaceous Research (2005), 1-13.
- Veldmeijer, A. J. (2003) – Description of *Coloborhynchus spielbergi* sp. nov. (Pterodactyloidea) from the Albian (Lower Cretaceous) of Brazil – Scripta Geologica, 125: 35–139.
- Veldmeijer, A. J. (2006) - Toothed pterosaurs from the Santana Formation (Cretaceous; Aptian–Albian) of northeastern Brazil. A reappraisal on the basis of newly described material: 91-107, 117-146, 254-266.
- Veldmeijer, A. J., Meijer, H. J. M., Signore, M. (2006) – *Coloborhynchus* from the Lower Cretaceous Santana Formation, Brazil (Pterosauria, Pterodactyloidea, Anhangueridae); an update – Vertebrate Palaeontology, 3, 2 (2006).
- Viana, M. S. S. (1992) – Um perfil paleoecológico no membro Crato da Formação Santana – 2º Simposio sobre as Bacias Cretácicas Brasileiras, Resumos Expandidos, Unesp, Rio Claro: 71-73.
- Wellnhofer, P. (1985) – New pterosaurs from the Santana Formation (Aptian) of Chapada do Araripe, Brazil – Palaeontographica, A., 187: 105–182.
- Wellnhofer, P. (1987) – New crested pterosaurs from the Lower Cretaceous of Brazil – Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, 27: 175-186.

