Natália Rizzo Friol

Filogenia e evolução das espécies do gênero
Phrynops (Testudines, Chelidae)

Phylogeny and evolution of the species of the
genus *Phrynops* (Testudines, Chelidae)

São Paulo

2014

Natália Rizzo Friol

Filogenia e evolução das espécies do gênero
Phrynops (Testudines, Chelidae)

Phylogeny and evolution of the species of the
genus *Phrynops* (Testudines, Chelidae)

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade de São Paulo,
para a obtenção do Título de Mestre em
Ciências Biológicas na área de Zoologia.
Orientador: Prof. Dr. Hussam Zaher

São Paulo

2014

Rizzo Friol, Natália

Filogenia e evolução das espécies do gênero *Phrynops* (Testudines, Chelidae)

iv-viii + 101f.

Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia.

1. Complexo *Phrynops geoffroanus* 2. Osteologia 3. Biologia Molecular 4. Morfometria 5. Taxonomia 6. Análise cladística I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Zoologia.

Comissão Julgadora:

Prof. Dr.

Prof. Dr.

Prof. Dr. Hussam El Dine Zaher

Orientador

Aos meus pais e ao Vitor...

Agradecimentos

Para ir além de uma graduação é preciso ter um olhar crítico sobre as descobertas e inferências, sobre tudo e qualquer coisa que há nesse mundo. Além disso, e fundamentalmente, é preciso contar com uma orientação que instigue esse olhar crítico, para que ele se mantenha ao longo de toda a carreira científica. Portanto, agradeço imensamente ao Prof. Dr. Hussam Zaher pelas indagações, críticas, elogios e, principalmente, por despertar em mim esse olhar.

Olhares que trazem uma visão diferente da nossa nos ajudam a questionar, enriquecendo assim o aprendizado científico. Agradeço, por isso, ao Prof. Dr. Flávio Molina, pela co-orientação ao longo de todo meu processo de aprendizagem sobre quelônios, sobre a academia e sobre as coisas interessantes dessa vida.

O progresso de toda pesquisa, quando amparado por bons profissionais, se torna eficaz e prazeroso. Portanto, quero agradecer ao Programa de Zoologia do Instituto de Biociências da USP (IBUSP), ao coordenador desse programa, Prof. Dr. Marcelo Rodrigues Carvalho e aos secretários Lilian Parpinelli, Shirlene Barros, Erika de Camargo, e Helder Souza por todo o apoio que recebi.

Pelo fomento financeiro que possibilitou a minha dedicação exclusiva à pesquisa nesse país, agradeço à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

Agradeço ao Museu de Zoologia da USP e aos profissionais que me apoiaram e ajudaram a realizar minha pesquisa em um ambiente confortável e acolhedor. Fica aqui registrado o meu profundo agradecimento à Carolina Mello, Alberto Carvalho, André Braga, Francisco Brum, Ambrosina Tomas, Marta Maria, Sônia Favaro, Omair Filho e Dione Seripierri, que estiveram comigo diariamente, e a tantos outros profissionais do MZUSP que, indiretamente, criaram um ambiente profissional de trabalho no qual encontrei tranquilidade para concluir minha dissertação.

O mundo acadêmico conta com profissionais diferenciados, que tendem a ter uma visão profunda e diversificada da vida, que eles compartilham sem pudores. O Prof. Dr. Oscar Akio Shibatta do Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Londrina (UEL) é um desses profissionais, ao qual eu agradeço pela sua orientação e apoio durante minha graduação e meus primeiros anos como pesquisadora, além de ser grata pelo empréstimo de material para minha dissertação. Agradeço também os Profs. Drs. Miguel Trefaut

Rodrigues (IBUSP), Luis Fábio Siqueira (MZUSP), Luciana Barreto Nascimento da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais (PUC) e Paulo Passos do Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ), pelo empréstimo de material científico, doação de amostras de tecidos e apoio no desenvolvimento das campanhas de campo, que corresponderam a ajudas essenciais para sedimentar a minha pesquisa acerca do tema escolhido.

Fico imensamente grata ao técnico Claudemir Lopes por todo suporte e disposição prestado ao tratamento do material ósseo ao qual foi cuidadosamente preparado no Laboratório de Preparação Osteológica da USP.

Pelo aporte de material, como livros, artigos, fotos, exemplares, além de inúmeras conversas esclarecedoras sobre quelônios e, principalmente, Chelidae, agradeço imensamente ao Scott Thomson (MZUSP).

Sou muito grata aos meus amigos Hugo Fernandes-Ferreira, João Fabrício Rodrigues, Daniel Dias, Vitor Piacentini, Edson Spier e Luciane Cielusinsky que permitiram o acesso às suas cidades durante as minhas campanhas de campo, me recebendo com infinita disposição e carinho, e permitindo que coletas ocorressem de forma eficaz e sem percalços. Além deles, sou muito grata também a cada um dos barqueiros e pescadores pelo excelente trabalho prestado no desenvolvimento de minhas coletas.

Agradeço à Dra. Jaqueline Battilana pelo apoio no Laboratório de Biologia Molecular do MZUSP, que viabilizou as análises moleculares incluídas nesse projeto e, em especial, agradeço ao Dr. Felipe Grazziotin pela imensa disposição em processar e organizar os dados moleculares e pelas explicações esclarecedoras acerca desse conhecimento específico, que tanto me agregou.

Pelas esclarecedoras conversas científicas, técnicas e sobre as coisas interessantes da vida, agradeço aos amigos herpetólogos, Paola Sánchez Martínez, Vivian Trevine, Felipe Grazziotin, Ricardo Guerra-Fuentes, Rodrigo Araújo, Giovanna Montingelli, Juan Camilo Arredondo, Leonardo Oliveira, Fausto Barbo, Roberta Graboski, Juan Pablo Hurtado, Thaís Guedes, Hana Suzuki, Cristiano Nogueira, Paulo Nascimento, Rafael Delcourt, Rosely Rodrigues, Bruno Augusta, Natan Brilhante e Melissa Padilha. Em especial, quero agradecer aos meus amigos Ana Bottallo, Priscila Carvalho, Raissa Siqueira, Diego Cavalheri, Marcela Brasil, Renata Fadel, Rafael Henrique, Renata Montalvão, Gabriela Sanches, Gabriela Afonso, Paola Sánchez, Pamela Santana e

Allysson Allan (Bob) que, cada um do seu jeito, me fizeram sentir acolhida e feliz nessa imensa cidade de São Paulo.

Quando escolhi estudar o grupo dos quelônios, não imaginei que pudesse conhecer e ser parceira profissional de alguém tão especial como minha amiga Rafaella Garbin, a quem sou muito grata por compartilhar a sua sensibilidade e responsabilidade com as queridas cascudas!

Em São Paulo, fui agraciada com o carinho dos meus queridos tios Beto e Vilma, dos meus primos Tati e Erich, da doce tia Carminha e prima Flávia, da minha querida tia Noeli, e do meu segundo pai, tio Wilson. A todos, serei eternamente grata.

Agradeço também aos distantes, mas imensamente importantes, primos, amigas e tios prudentinos, aos amigos londrinenses, de quem nunca vou esquecer e, dentre esses em especial, a minha amiga, irmã, além de prima, Thaís.

Aos que sempre me amaram e me respeitaram de forma incondicional, meus amados pais Gilmar e Regina Friol, o meu irmão André e a minha cunhada, Daniele.

Por fim, quero agradecer o Vitor P. Abrahão pelo seu amor, me fazendo sentir apoiada e amada em todos os mais diversos momentos desse meu processo de conhecimento, além de compartilhar comigo os maiores prazeres da vida.

ÍNDICE

I.	INTRODUÇÃO	1
1.1.	Histórico taxonômico e filogenético de <i>Phrynops</i>	2
1.2.	Histórico do complexo <i>Phrynops geoffroanus</i>	4
II.	OBJETIVOS.....	5
III.	MATERIAL E MÉTODOS	5
3.1.	Locais de amostragem	5
3.2.	Obtenção e análise dos dados morfométricos	7
3.3.	Preparação e análise dos dados osteológicos	8
3.4.	Obtenção e análise dos dados moleculares.....	9
IV.	RESULTADOS	10
4.1.	As espécies do gênero <i>Phrynops</i>	10
4.2.	Descrição das populações do complexo <i>Phrynops geoffroanus</i>	17
4.3.	Considerações sobre a coloração em <i>Phrynops geoffroanus</i> e <i>P. tuberosus</i>	25
4.4.	Análise dos dados morfométricos.....	26
4.5.	Análise dos dados osteológicos.....	30
4.5.1.	Anatomia comparada dos caracteres ósseos.....	30
4.5.2.	Descrição dos caracteres ósseos	38
4.5.3.	Análise de parcimônia dos dados osteológicos	47
4.6.	Análise de máxima verossimilhança dos dados moleculares	50
4.7.	Análise de parcimônia dos dados concatenados	55
V.	DISCUSSÃO.....	57
5.1.	Reconhecimento de uma nova espécie críptica do complexo <i>geoffroanus</i>	61
VI.	CONCLUSÃO.....	61
VII.	RESUMO.....	62
VIII.	ABSTRACT.....	63
IX.	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	64
X.	APÊNDICES	70

I. INTRODUÇÃO

Os quelônios formam um grupo altamente especializado de tetrápodos conhecidos desde o Triássico, quando aparecem no registro fóssil com as características de um plano básico corporal já bastante derivado (Li *et al.*, 2008). O monofiletismo de cada uma das duas subordens Cryptodira e Pleurodira que compõem o clado Testudines Batsch, 1788 representam grupos monofiléticos bem sustentados em quase todas as reconstruções filogenéticas recentes, sejam estas baseadas em características morfológicas ou em dados moleculares (Gaffney & Meylan, 1988; Shaffer *et al.*, 1997; Wu *et al.*, 1999; Cervelli *et al.*, 2003; Fujita *et al.*, 2004; Krenz *et al.*, 2005; Parham *et al.*, 2006). Atualmente, o clado Pleurodira Cope, 1864 inclui 82 espécies de um total de 335 espécies de quelônios distribuídos pelo mundo (Van Dijk *et al.*, 2014). Apesar de possuir uma menor riqueza global em relação à subordem Cryptodira, os Pleurodira constituem a ampla maioria da diversidade de quelônios presente nas bacias hidrográficas do continente sul-americano. Osteologicamente, essa subordem se diferencia de Cryptodira pelas seguintes características: processo descendente do pré-frontal e epipterigóide ausentes; expansões laterais no pterigóide presente; quadrado separando o basioccipital, presença de um canal exclusivo para o nervo facial; presença de uma articulação hemisférica do maxilar; espinhos cervicais posteriores bem desenvolvidos; pélvis fusionada ao plastrão (Ernest & Barbour, 1989).

Incluída na subordem Pleurodira, a família Chelidae Gray, 1825 está presente na Austrália, Nova Guiné, e na América do Sul, nessa última região sendo representada pelos gêneros *Acanthochelys*, *Chelus*, *Hydromedusa*, *Mesoclemmys*, *Phrynops*, *Platemys* e *Rhinemys* (Van Dijk *et al.*, 2014) e se distribuindo desde o norte da Colômbia até a Argentina (Pritchard, 1979; Seddon, 1997; Pough *et al.*, 2003). Além dos gêneros sul-americanos, estão incluídos nessa família os gêneros *Chelodina*, *Elseya*, *Elusor*, *Emydura*, *Flaviemys*, *Myuchelys*, *Pseudemydura* e *Rheodytes* (Van Dijk *et al.*, 2014). A família Chelidae é caracterizada por possuir ossos neurais reduzidos ou ausentes, treze escudos córneos no plastrão, doze pares de escudos córneos marginais na carapaça, um pescoço muito longo (Pritchard & Trebbau, 1984), e ausências do mesoplastra e do quadrado-jugal (Gaffney, 1977).

Nos anos 50, Williams e Vanzolini iniciaram uma extensa revisão da família Chelidae. Porém, devido ao pouco material disponível, estes abandonaram o projeto (Rhodin & Mittermeier, 1983). Posteriormente, Burbidge *et al.* (1974) realizaram um estudo

comparativo entre os quelídeos da Austrália e da Nova Guiné, utilizando dados morfológicos externos e sorológicos. O estudo ressaltou o monofiletismo do clado formado pelos gêneros *Elseya* e *Emydura*, posicionando-o em uma politomia junto com *Pseudemydura umbrina* e *Chelodina*. O mesmo estudo comparou as espécies australianas às espécies sul-americanas, concluindo que as espécies de cada região são mais relacionadas entre si, formando dois grupos monofiléticos distintos. Gaffney (1977), a partir de análise osteológica craniana, sustentou o monofiletismo da família Chelidae e apresentou uma hipótese filogenética dos gêneros pertencentes à família. Porém, este autor não considerou todas as espécies de quelídeos em seu estudo.

Atualmente, Chelidae é fortemente suportada como grupo-irmão de Podocnemididae e Pelomedusidae, mantendo o monofiletismo de Pleurodira. Entretanto, a tarefa de definir as relações interespecíficas dentro de Chelidae permanece indefinida até hoje.

1.1. Histórico taxonômico e filogenético de *Phrynops*

As primeiras espécies sul-americanas da família Chelidae foram descritas em 1812 por Schweigger, como: *Emys geoffroana*, *Emys gibba* e *Emys nasuta*. Em 1830, Wagler descreveu dois gêneros endêmicos da América do Sul: *Phrynops*, no qual acomodou *Emys geoffroana*, e *Rhinemys* que passou a incluir *E. gibba*, *E. nasuta*, *E. rufipes* Spix, 1824 e *E. radiolata* Mikan, 1820. Gray (1844) acreditava que *R. rufipes* e *P. geoffroana* deveriam pertencer a um mesmo gênero, e considerou *Phrynops* como gênero válido. Esse gênero inclui os cágados conhecidos como “cabeça-de-sapo”. Ressaltada originalmente por Gray (1855), essa característica é decorrente da maxila ser longa e larga, resultando em um rostro arredondado (McCord *et al.*, 2001). Após revisão detalhada das características dos “cabeças-de-sapo”, Gray (1873) propôs o novo gênero monotípico *Mesoclemmys*, que incluía *Rhinemys gibba* como espécie-tipo. Stejneger (1909) propôs o gênero *Batrachemys* para acomodar *Emys nasuta*, que considerava distinta das espécies incluídas em *Phrynops* e *Mesoclemmys*. Zangerl e Medem (1958) questionaram a necessidade de uma distinção entre os gêneros *Phrynops*, *Batrachemys* e *Mesoclemmys*, defendendo a posição de que estes deveriam ser considerados como subgêneros de *Phrynops*. Por sua vez, Bour (1973) sugeriu utilizar apenas *Phrynops*, classificação seguida por Vanzolini (1980), Rhodin *et al.* (1982) e Ernst e Barbour (1989). Sendo assim, *Phrynops* passou a abranger as seguintes espécies: *P. gibbus*, *P. vanderhaegei*, *P. williamsi*, *P. rufipes*, *P. hilarii*, *P. geoffroanus*, *P. hogei*, *P. tuberculatus*, *P. nasutus*, *P. zuliae* e *P. dahli* (Ernst & Barbour, 1989).

Pritchard e Trebbau (1984) e McCord *et al.* (2001), através de dados morfológicos e moleculares, reconheceram quatro espécies de *Phrynops*: *P. geoffroanus* (Schweigger, 1812), *P. hilaarii* (Duméril & Bibron, 1835), *P. tuberosus* (Peters, 1870) e *P. williamsi* (Rhodin & Mittermeier, 1983). Com exceção de *P. geoffroanus*, as espécies pertencentes a esse gênero são pouco conhecidas e/ou possuem distribuição limitada (Iverson, 1992). A carapaça das espécies incluídas em *Phrynops* apresenta formato plano, com ou sem uma quilha medial nos escudos córneos vertebrais mais posteriores, além de um par de quilhas laterais que ocorrem nos escudos córneos costais. Os ossos neurais dispostos na linha medial da carapaça podem chegar até seis. Onde não há ossos neurais separando-os, os ossos costais se encontram na linha sagital. O plastrão é grande, com o escudo intergular separando os gulares. O crânio é amplo e relativamente achatado. Os ossos parietais cobrem parte da fossa adutora. O vômer e o palatino são quase completamente conectados um ao outro (Ernst & Barbour, 1989).

O monofiletismo de *Phrynops* (*sensu lato*) era uma hipótese apoiada nos estudos moleculares de Frair (1980, 1982), Reed *et al.* (1991) e Schaffer *et al.* (1997). Porém, Seddon *et al.* (1997) e Georges *et al.* (1998) publicaram duas análises moleculares empregando os genes 12S, 16S, CO1 e c-mos para 16 e 25 espécies de quelídeos, respectivamente, e concluíram que o gênero *Phrynops* (*sensu lato*) representava uma linhagem parafilética dentro da família. Por outro lado, McCord *et al.* (2001) concluíram que *Phrynops* (*sensu stricto*) representava um gênero monofilético.

Segundo Rhodin e Mittermeier (1983), o crânio de *P. williamsi* é o mais distinto entre todos os *Phrynops*. A extensão lateral do par de ossos parietais é maior do que nas demais espécies do gênero. *Phrynops williamsi* é também a única espécie sul-americana que apresenta o par de ossos exoccipitais não conectados ao *foramen magnum*. Gaffney (1977) encontra essas características somente nos quelídeos australianos (*Elseya*, *Emydura* e *Pseudemydura*). Rhodin e Mittermeier (1983) defendem que essas duas características parecem ser primitivas para *Phrynops*.

Uma das espécies mais estudadas desse gênero é *Phrynops geoffroanus*, devido à sua ampla distribuição no Brasil, nas regiões sul, sudeste, centro-oeste, abrangendo ainda parte das regiões norte e nordeste, bem como outros países como Argentina, Bolívia, Colômbia, Equador, Paraguai, Peru e Venezuela (Van Dijk *et al.*, 2014). Em sua descrição, Schweigger caracterizou *P. geoffroanus* através de dados da morfologia externa do holótipo. Porém, como as descrições dessa época eram pouco detalhadas, não é possível separá-la de *P. tuberosus*, descrita posteriormente por Peters em 1870. A descrição de *P. tuberosus* baseou-

se na presença de três quilhas que se estendem pelas regiões sagital e parasagital da carapaça no holótipo, diferenciando-o, segundo o autor, das populações pertencentes a *P. geoffroanus*. Entretanto, o holótipo dessa espécie é um indivíduo juvenil que possui apenas 126mm de comprimento total de carapaça, o que inviabiliza a sua comparação criteriosa com espécimes adultos de *P. geoffroanus*. Para Wermuth e Mertens (1961) essa espécie deve ser considerada uma subespécie de *P. geoffroanus*. Já para Rhodin e Mittermeier (1983), essa espécie faz parte do complexo *Phrynops geoffroanus*. Apesar disso, muitos autores consideram *P. tuberosus* como espécie válida, sendo sua distribuição mais recente relatada para Roraima, Guiana e Venezuela (Van Dijk *et al.*, 2014).

1.2. Histórico do complexo *Phrynops geoffroanus*

Em 1768, Domingos Vandelli, naturalista português e curador do Real Gabinete da Ajuda de Portugal, começou a organizar expedições marítimas para Angola, Moçambique, Cabo Verde e Brasil, denominadas *Viagens Philosophicas*. O naturalista Alexandre Rodrigues Ferreira, enviado para o Brasil em 1783, consagrou-se como um dos mais importantes representantes dessas expedições. Ferreira liderou uma expedição que perdurou por nove anos em território brasileiro, e coletou centenas de milhares de espécimes ao longo desses anos. A coleção montada por Ferreira foi depositada posteriormente no Real Gabinete (Ceríaco, 2014).

No ano de 1808, durante as invasões napoleônicas em Lisboa, Geoffroy Saint-Hilaire visitou o Gabinete e “solicitou” algumas centenas de espécimes, especialmente aquelas provindas da viagem de Ferreira, e as transferiu para a França, onde foram estudadas e descritas por naturalistas franceses ao longo de muitos anos. Já em 1809, August Friedrich Schweigger, revisou a coleção de quelônios do MNHN (Muséum National d’Histoire Naturelle) em Paris. Esse estudo resultou no *Prodromus Monographiae Cheloniorum*, onde foram descritas inúmeras espécies de quelônios no qual se encontra a descrição de *Emys geoffroana*, atualmente válida como *Phrynops geoffroanus* (Bour & Ceríaco, 2012).

A grande problemática que envolve a descrição de *Phrynops geoffroanus* é a localidade do tipo coletado por Ferreira. Naquela época não havia grandes preocupações acerca da localidade exata dos espécimes. Além disso, a etiqueta do tipo foi trocada propositalmente por Vandelli, resultando em uma identificação geográfica incerta acerca do rio no qual o espécime foi capturado (Darget & Saldanha, 1989).

Luíz Ceríaco e Roger Bour se esforçaram em reconstituir e apontar com clareza os

pontos por onde Ferreira navegou no Brasil. A expedição se deu por rios amazônicos, até a capital Cuiabá, no estado do Mato Grosso. Entretanto, as coletas ocorreram, quase que exclusivamente, na bacia do rio Amazonas (Ceríaco, 2014). Portanto, é praticamente certo afirmar que o holótipo de *P. geoffroanus* fez parte de uma população presente na bacia amazônica, e mais especificamente, no rio Negro (R. Bour & L. Ceríaco, com. pess.).

A elucidação desse histórico é de fundamental importância para definir com clareza a que população deve-se atribuir o nome *P. geoffroanus*, permitindo assim definir as demais espécies crípticas que formam eventualmente o complexo *geoffroanus*. Além disso, é preciso compreender se esse complexo inclui ou não *Phrynops tuberosus*, espécie descrita por Peters em 1870, e cujo holótipo foi coletado no rio Cotingo, no estado de Roraima, tributário que também faz parte da bacia amazônica.

II. OBJETIVOS

1. Descrever novos caracteres diagnósticos para *Phrynops*, retirados das variações interespecíficas osteológicas cranianas e pós-cranianas, e moleculares, a partir de genes nucleares e mitocondriais;
2. Produzir uma hipótese filogenética para as espécies de *Phrynops*, empregando os caracteres levantados, organizados em matrizes distintas e concatenadas, e analisadas através de Parcimônia e Máxima Verossimilhança;
3. Testar o monofiletismo do gênero *Phrynops*;
4. Definir as espécies válidas pertencentes ao gênero *Phrynops* e, mais especificamente, contribuir com novos caracteres que possam eventualmente distinguir *Phrynops tuberosus* de *P. geoffroanus*.
5. Avaliar o status taxonômico das populações pertencentes a *Phrynops geoffroanus*, presentes nas principais bacias hidrográficas brasileiras.

III. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Locais de amostragem

Os espécimes do complexo *Phrynops geoffroanus* foram coletados ao longo de várias bacias hidrográficas brasileiras (Fig. 1). Devido ao polimorfismo observado entre populações dessas bacias, os espécimes foram codificados de acordo com essa premissa. A

proposta de separação através de bacias hidrográficas foi corroborada pelos estudos de Todd *et al.* (2013b) que apresentaram resultados que sustentam uma segregação de espécies de quelônios nas bacias hidrográficas Australianas. Além deste, outros estudos corroboram essa tendência de separação por bacias (Lundberg, 1998; Todd *et al.*, 2013a). As populações de *P. geoffroanus* foram codificadas de acordo com suas bacias específicas, como se segue:

Phrynops geoffroanus – SF: coletados na bacia do rio São Francisco, nos municípios ribeirinhos de Montes Claros (MG), Januária (MG), Bom Jesus da Lapa (BA) e Barra (BA); *Phrynops geoffroanus* – PN: coletados na bacia do rio Parnaíba, no município de Uruçu-Una (PI); *Phrynops geoffroanus* – NOr: coletados na bacia Atlântico Nordeste Oriental, nos açudes Eurípedes e Santo Anastácio, dos municípios de Quixadá (CE) e Fortaleza (CE), respectivamente; *Phrynops geoffroanus* – PR: coletados na bacia do rio Paraná, no ribeirão Piracicamirim, afluente do rio Piracicaba, município de Piracicaba (SP); *Phrynops geoffroanus* – TA: coletados na bacia do rio Tocantins-Araguaia, no rio Tocantins, município de Minaçu (GO); *Phrynops geoffroanus* – AM: coletados na bacia do rio Amazonas, no rio Machado, município de Machadinho D'Oeste (RO). Os espécimes de *Phrynops hilarii* foram coletados no Parque Estadual da Serra do Tabuleiro, no rio Maciambu, cidade de Paulo Lopes (SC), enquanto que os de *Phrynops williamsi* foram amostrados na bacia do rio Uruguai, no rio do Peixe, na cidade de Ouro (SC). Para tanto, utilizou-se, como armadilhas de coleta, covos e linhas iscadas com carne de frango ou peixe já em decomposição. Após a coleta, foi realizado o procedimento para obtenção do material genético de cada exemplar e, em seguida, estes foram fixados em formol 10%, preservados posteriormente em álcool e depositados no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP).

Além dos espécimes coletados nas bacias citadas acima, foram estudados esqueletos do complexo *Phrynops geoffroanus* já preparados e depositados no MZUSP e pertencentes à bacia Atlântico Nordeste Ocidental. Além disso, foram solicitados em empréstimo exemplares de *P. geoffroanus* para fins de preparação osteológica, às seguintes instituições: Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ) (indivíduos provenientes da bacia Atlântico Leste e um indivíduo de *Mesoclemmys hogei*); Coleção Herpetológica da PUC de Minas Gerais (indivíduos provenientes da bacia Atlântico Leste); Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Londrina (MZUEL) (indivíduos da bacia do rio Paraná); Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay (um indivíduo de *Mesoclemmys vanderhaegei*). Ademais, foram consideradas espécies das famílias Podocnemididae e Pelomedusidae, que constituíram o grupo externo.

Figura 1: Mapa das principais bacias hidrográficas brasileiras (modificado da Agência Nacional das Águas, 2014). **Amarelo ocre** – AM, **vermelho** – TA, **amarelo** – NOc, **rosa** – PN, **verde escuro** – NOr, **roxo** – Paraguai, **azul escuro** – SF, **verde-água** – Leste, **verde claro** – Sudeste, **laranja** – PR, **verde-acinzentado** – Uruguai e **marrom** – Sul.

3.2. Obtenção e análise dos dados morfométricos

Foram analisados 149 espécimes (adultos e imaturos) das seguintes instituições (Apêndice III): Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP); Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ); Coleção Herpetológica da PUC de Minas Gerais; Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Londrina (MZUEL).

Para obtenção dos dados morfométricos, utilizou-se um paquímetro analógico com precisão de 0,05mm e consideraram-se as 25 medidas seguintes: comprimento máximo da carapaça (CMC), comprimento da carapaça (CC), largura máxima da carapaça (LMC), altura máxima da carapaça (AMC), altura da carapaça (AC), comprimento máximo do plastrão (CMP), comprimento da sutura médio-ventral do plastrão (CSMV), largura do plastrão (LP), largura do lobo anterior do plastrão (LLAP), largura do lobo posterior do plastrão (LLPP), largura da ponte (LPTE), largura da sutura entre os escudos gular-humeral

(LG-H), largura da sutura entre os escudos femoral-anal (LF-A), comprimento do escudo gular (G), comprimento do escudo inter-gular (IG), comprimento da sutura entre os escudos umerais (IU), comprimento da sutura entre os escudos peitorais (IP), comprimento da sutura dos escudos abdominais (IAB), comprimento da sutura entre os escudos femorais (IF), comprimento da sutura entre os escudos anais (IAN), largura cefálica (LCF), comprimento cefálico (CCF), altura cefálica (ACF), largura da região inter-orbital (LIO), largura mínima do osso parietal (LPAR).

A forma do corpo foi estudada através de uma Análise de Variáveis Canônicas Livres de Tamanho (AVC). Esta análise permite a visualização das similaridades morfológicas entre indivíduos pela projeção dos valores individuais para cada população sobre os eixos canônicos de um gráfico bidimensional, fornecendo valores de significância das diferenças nos valores médios dos caracteres morfométricos entre as populações do complexo *Phrynops geoffroanus*. As análises foram feitas utilizando-se o *software* PAST v. 1.3 (Hammer & Harper, 2004).

3.3. Preparação e análise dos dados osteológicos

Inicialmente, os espécimes foram descarnados com o auxílio de pinças e bisturis, e todas as vísceras foram retiradas e armazenadas para estudos posteriores. Em seguida, as carcaças foram desidratadas em estufa e, posteriormente, dispostas nas colônias de *Dermestes maculatus* do laboratório de preparação osteológica do Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências da USP, onde foram monitoradas para não permitir a desarticulação das partes ósseas. Após essa primeira fase de preparação, os esqueletos foram submersos em hidróxido de potássio (KOH) 0,5% e as partes moles e os escudos córneos restantes foram removidos do esqueleto.

Os ossos cranianos e pós-cranianos de cada esqueleto preparado foram analisados e caracterizados com auxílio de microscópio estereocópio, quando necessário. Posteriormente, foram fotografados e ilustrados no Photoshop CS5.

No total, foram preparados 41 exemplares representando todos os gêneros e a maioria das espécies sul-americanas da família Chelidae. Os demais táxons-chaves foram recebidos em empréstimo de outras instituições, como: PUC-Minas, MNRJ e MZUEL.

A matriz morfológica foi elaborada com o auxílio do *software* Mesquite. As análises filogenéticas bem como as árvores decorrentes foram conduzidas e elaboradas através do *software* TNT v. 1.0 (Goloboff *et al.*, 2008a,b). A estratégia de busca heurística empregada

nas análises de parcimônia com pesos iguais aproveitou a combinação dos diversos algoritmos de busca oferecidos pelo TNT (Wagner, SPR, TBR, Drifting, Sectorial Searches, Ratchet, Tree-fusing) através do comando “xmult”, acrescentado do parâmetro “consense 5” que determina que as buscas por réplicas sigam até que o consenso destas se estabilize ao menos cinco vezes. As reconstruções dos estados de caracteres ancestral e derivado (séries de transformação de caracteres) foram elaboradas no *software* Winclada.

3.4. Obtenção e análise dos dados moleculares

Parte dos dados moleculares foi obtida através de sequências de genes mitocondriais e nucleares disponíveis no GenBank. Para as espécies em que os genes não estavam disponíveis, realizaram-se os procedimentos de extração e amplificação de DNA, além de duas tecnologias de sequenciamento das amostras: Next Generation Sequencing (NextGen) e Sanger.

Foram selecionados os genes nucleares c-mos, RNA 35 (R35), RAG 2 e os genes mitocondriais 12S, cytb e ND4. Para a extração de DNA, foram utilizadas amostras de tecido muscular, seguindo o protocolo da Invitrogen PureLink Genomic DNA Kits®.

Estas sequências foram amplificadas utilizando a reação padrão de polimerase em cadeia (PCR). Os *primers* utilizados foram adquiridos na literatura e encontram-se descritos na Tabela 3 do Apêndice IV. Os produtos de PCR foram verificados em gel de agarose 1% marcados por GelRed e quantificados através do marcador de peso molecular Low mass Invitrogen®.

A técnica de sequenciamento de Sanger foi realizada pela empresa coreana Macrogen, somente para os três genes mitocondriais considerados nesse estudo. Para o sequenciamento com NextGen, realizado apenas para os três genes nucleares, no Centro de Genômica Funcional - ESALQ (Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiróz – Piracicaba/SP), a partir dos produtos amplificados, foi feita uma purificação por *Beads* magnéticas (Agencourt) com os amplicons, para cada uma das amostras. Com o produto da purificação foi feita uma diluição de aproximadamente 200x até a quantidade ideal de *input* para o início da preparação da biblioteca com o Kit Nextera XT.

As leituras de sequências serviram para gerar uma sequência consenso para cada indivíduo (Rider *et al.* 1998). As sequências nucleotídicas consenso foram editadas no *software* Geneious R8. Os dados moleculares obtidos neste estudo foram submetidos a uma análise de máxima verossimilhança (ML) empregando o *software* RAxML

(Stamatakis, 2005). As sequências foram alinhadas através do programa MAFFT (Katoh *et al.*, 2002, 2005), implementado no Geneious. A análise de ML foi conduzida usando como modelo evolutivo o GTRGAMMA. Foram produzidas 100 sequências de adições aleatórias (“Random Addition Sequences”: RAS) e o algoritmo “Rapid Hill Climbing” foi usado para permutar as árvores em todas as análises. O cálculo de *Bootstrap* não-paramétrico foi produzido através de 1000 pseudoréplicas. As análises contaram com espécimes do complexo *Phrynops geoffroanus* de todas as bacias amostradas, além de incluírem uma amostragem de indivíduos que representam os demais gênero sul-americanos de Chelidae.

IV. RESULTADOS

4.1. As espécies do gênero *Phrynops*

Phrynops geoffroanus (Schweigger, 1812)

Emys geoffroana Schweigger 1812:302. Localidade-tipo: “in Brasilia”.

Emys depressa Merrem 1820:22. Localidade-tipo: “Estado do Rio de Janeiro, Brasilien”.

Emys viridis Spix 1824:3. Localidade-tipo: “Rio Carinhanhae, confluentis Sti Francisci”.

Chelodina geoffroana Schweigger, 1812: Fitzinger 1826:45.

Emys nasuta Schweigger, 1812: Kaup 1828:1150. Atualmente, *Mesoclemmys nasuta* (Schweigger, 1812).

Emys rufipes Spix, 1824: Kaup 1828:1150. Atualmente, *Rhinemys rufipes* (Spix, 1824:7).

Hydraspis viridis (Spix, 1824): Bell 1828:512.

Phrynops (Emys) geoffroana Wagler 1830:136.

Phrynops geoffroana (Schweigger, 1812): Wagler 1830:Tabela V; 1833:Prancha 26.

Chelys (Hydraspis) depressa (Merrem 1820): Gray 1831a:16.

Chelys (Hydraspis) planiceps (Schoepff 1801): Gray 1831a:16. Atualmente, *Platemys platycephala* (Schneider, 1792:261).

Chelys (Hydraspis) viridis (Spix 1824): Gray 1831a:16.

Emys geoffroyana Schweigger, 1812: Gray 1831a:16.

Hydraspis planiceps (Schoepff 1801): Gray 1831b:41. Atualmente, *Platemys platycephala* (Schneider, 1792:261).

Hydraspis depressa (Merrem 1820): Gray 1831b:41.

- Phrynops viridis* (Spix 1824): Gray 1831b:76.
- Emys geoffreana* Schweigger 1812: Duméril e Bibron 1835:418.
- Platemys geoffreana* Duméril e Bibron 1835:418.
- Phrynops geoffreana* (Schweigger 1812): Duméril e Bibron 1835:418.
- Platemys waglerii* Duméril e Bibron 1835:422.
- Platemys neuwiedii* Duméril e Bibron 1835:425.
- Hydraspis (Phrynops) geoffroana* (Schweigger 1812): Fitzinger 1835:126.
- Emys geoffroiana* Schweigger 1812: Temminck e Schlegel 1838:46.
- Emys platycephala* (Schneider 1792): Temminck e Schlegel 1838:46. Atualmente, *Platemys platycephala* (Schneider, 1792:261).
- Phrynops geoffroanus* (Schweigger 1812): Diesing 1840:237.
- Hydraspis wagleri* (Duméril e Bibron 1835): Gray 1844:40.
- Emys geoffroana* Schweigger 1812: Gray 1844:41.
- Phrynops geoffroana* Schweigger 1812: Gray 1844:41.
- Phrynops geoffroayana* Schweigger 1812: Gray 1844:41.
- Hydraspis rufipes* (Spix 1824): Gray 1844:41. Atualmente, *Rhinemys rufipes* (Spix, 1824:7).
- Platemys canaliculata* (Spix 1824): Schlegel in Gray 1855:54. Atualmente, *Platemys platycephala* (Schneider, 1792:261).
- Hydraspis geoffroyana* (Schweigger 1812): Gray 1855:57.
- Platemys depressa* (Merrem 1820): Strauch 1862:47.
- Platemys geoffroana* (Schweigger 1812): Strauch 1862:47.
- Hydraspis (Phrynops) geoffroyana* (Schweigger 1812): Gray 1864:130.
- Platemys geoffreyana* (Schweigger 1812): Hensel 1868:350. Localidade-tipo: “Provinz Rio-Grande do Sul”. Atualmente, *Phrynops williamsi* Rhodin e Mittermeier 1983.
- Platemys geoffroyana* (Schweigger 1812): Hensel 1868:354. Localidade-tipo: “Rio Cadéa”. Atualmente, *Phrynops williamsi* Rhodin e Mittermeier 1983.
- Rhinemys geoffroana* (Schweigger 1812): Baur 1890:485.
- Hydraspis boulengeri* Bohls 1895:53. Localidade-tipo: Aquidaban, Tagatiya e outros tributários da margem esquerda do Rio Paraguai.
- Hydraspis lutzi* Ihering in Luederwaldt (1926:441). Localidade-tipo: “Mogy-guassu (Estado de São Paulo)”, Brasil.
- Phrynops geoffroana geoffroana* Schweigger 1812: Muller 1939:95.
- Phrynops (Phrynops) geoffroana* Schweigger 1812: Zangerl e Medem 1958:376.

Phrynops Geoffroyanus Geoffroyanus Schweigger 1812: Wermuth e Mertens 1961:333.

Phrynops (Phrynops) Geoffroyanus Geoffroyanus Schweigger 1812: Pritchard 1967:234.

Phrynops (Phrynops) Geoffroyanus Schweigger 1812: Pritchard 1967:234.

Emys depressa Spix 1824: Vanzolini 1981:19. Atualmente, *Acanthochelys spixii* Duméril e Bibron 1835:409.

Material tipo: *Emys Geoffroyana*, Holótipo, MNHN 9417, “in Brasilia” (=Brasil), 397mm (Fig. 20).

Diagnose: *Phrynops Geoffroyanus* é distinta das suas espécies-irmãs do gênero *Phrynops* pelas seguintes características: (1) coloração da cabeça polimórfica, com dorso preto com listras cremes finas e irregulares ou com dorso verde oliva com listras pretas de espessura média que se estendem do nariz até o pescoço atravessando os olhos além de outra que passa acima dos olhos e segue até o pescoço ou dorso completamente pretos (essas variações cromáticas seguem um padrão populacional), (2) carapaça variando entre marrom com reticulações pretas ou apenas marrom, (3) plastrão variando entre creme com manchas pretas e alaranjadas ou creme com manchas pretas pouco aparentes, (4) prolongamento nas laterais anteriores do parietal em vista dorsal, (5) região anterior do jugal estendida.

Distribuição: região amazônica da Colômbia, do Equador, do Peru e da Bolívia, assim como na região centro-sul do Brasil, Uruguai e Argentina (Rueda-Almonacid *et al.*, 2007), Brasil: Orinoco até Amazonas e São Francisco até Paraná; Bolívia; Colômbia; Peru; Paraguai e Venezuela (Iverson, 1992; de La Fuente *et al.*, 2014); Argentina: Corrientes, Misiones; Bolívia: Beni; Brasil: Acre, Alagoas, Amapá, Amazonas, Bahia, Ceará, Espírito Santo, Goiás, Maranhão, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Pará, Paraíba, Paraná, Pernambuco, Piauí, Rio de Janeiro, Rio Grande do Norte, Rio Grande do Sul, Rondônia, Roraima, Santa Catarina, São Paulo, Sergipe, Tocantins; Colômbia: Amazonas, Caquetá, Casanare, Guainía, Meta, Putumayo, Vaupés, Vichada; Equador; Paraguai; Peru: Cusco, Huanuco, Junin, Loreto, Madre de Dios, Pasco (van Dijk *et al.*, 2014).

Holótipo de *Phrynops Geoffroyanus* MNHN 9417 (Fig. 20)

Coloração

Cabeça: a região dorsal da cabeça possui um colorido preto com listras finas creme pouco evidentes e desuniformes. A região ventral apresenta um colorido creme com manchas pretas largas, não espaçadas umas das outras.

Casco: a carapaça apresenta coloração marrom claro cobertas com reticulações pretas. Já o plastrão possui cor creme, não sendo possível a visualização de manchas.

Membros anteriores e posteriores: não há membros preservados desse exemplar.

Cauda: não há cauda preservada desse exemplar.

Morfometria

MNHN 9417 – CMC: 397,4; CC: 397,4; LMC: 279,64; CMP: 320,63; LLAP: 165,98; LLPP: 140,42; LCF: 61,61; CCF: 64,45; LIO: 11,96; LPAR: 24,47.

Phrynops tuberosus (Peters, 1870)

Platemys hylarii Duméril e Bibron 1835: Troschel em Schomburgk 1848:647.

Atualmente, *Phrynops hylarii* Duméril e Bibron 1835.

Hydraspis depressa (Merrem 1820): Gray 1855:56. Atualmente, *Phrynops geoffroanus* Schweigger 1820.

Platemys tuberosa Peters 1870:311. Localidade tipo: Rio Cotingo, Roraima.

Hydraspis tuberosa (Peters 1870): Gray 1870:75.

Platemys depressa (Merrem 1820): Boulenger 1889:223. Atualmente, *Phrynops geoffroanus* Schweigger 1820.

Phrynops tuberosa (Peters 1870): Stejneger 1909:127.

Hydraspis geoffroyana (Schweigger 1812): Luederwaldt 1926:430. Atualmente, *Phrynops geoffroanus*.

Phrynops geoffroana tuberosa (Peters 1870): Muller 1939:95.

Phrynops (Phrynops) tuberosa (Peters 1870): Zangerl e Medem 1958:376.

Phrynops geoffroanus tuberosus (Peters 1870): Wermuth e Mertens 1961:333.

Phrynops (Phrynops) geoffroanus tuberosus (Peters 1870): Pritchard 1967:234.

Phrynops (Phrynops) tuberosus (Peters 1870): Freiberg 1981:69.

Phrynops tuberosus (Peters 1870): Rhodin e Mittermeier 1983:59.

Material tipo: *Platemys tuberosa*, Holótipo, ZMB 166, rio Cotingo, Roraima, Brasil, 126mm (Fig. 19).

Diagnose: como nesse estudo não foi possível separar o holótipo de *P. tuberosus* do holótipo de *P. geoffroanus* pelos padrões de coloração e pela morfometria dos espécimes, sendo a primeira considerada aqui como parte das populações de *P. geoffroanus* da bacia amazônica, não foi apresentada uma diagnose específica para esse táxon.

Distribuição: Venezuela, Suriname, Guiana e Guiana Francesa, norte e nordeste do Brasil (Rueda-Almonacid *et al.*, 2007), Brasil: Roraima; Guiana; Venezuela: Bolívar (van Dijk *et al.*, 2014).

Holótipo de *Phrynops tuberosus* ZMB 166 (Fig. 19)

Coloração

Cabeça: a região dorsal da cabeça possui um colorido aparentemente creme com listras largas pretas. A região ventral apresenta um colorido creme com manchas pretas e largas, não espaçadas umas das outras. As laterais possuem uma listra fina e preta que sai da ranfoteca que, aparentemente, segue por baixo dos tímpanos, delimitando uma faixa creme dos olhos até o pescoço. A ranfoteca apresenta coloração preta nas margens internas e creme nas externas.

Casco: a carapaça apresenta coloração marrom claro. Já o plastrão possui cor creme com manchas pretas largas.

Membros anteriores e posteriores: a porção dorsal apresenta coloração preta e a porção ventral possui cor creme com manchas pretas, além da região ventral das mãos e dos pés apresentarem coloração preta.

Cauda: predominantemente preta com a extremidade de cor creme.

Morfometria

ZMB 166 – CMC: 126,0; CC: 125,12; LMC: 106,38; CMP: 103,78; LLAP: 63,87; LLPP: 49,2; LCF: 24,75; CCF: 30,0; LIO: 3,97; LPAR: 7,62.

***Phrynops hilarii* (Duméril e Bibron, 1835)**

Phrynops (Emys) geoffroana (Schweigger 1812): Wagler 1830:136. Atualmente, *Phrynops geoffroanus* Schweigger 1820.

Phrynops geoffroana Schweigger 1812: Wagler 1830:Tabela V). Atualmente, *Phrynops geoffroanus* Schweigger 1820.

Emys geoffreana Schweigger 1812: Duméril e Bibron 1835:418. Atualmente, *Phrynops geoffroanus* Schweigger 1820.

Platemys geoffreana Schweigger 1812: Duméril e Bibron 1835:418. Atualmente, *Phrynops geoffroanus* Schweigger 1820.

Phrynops geoffreana Schweigger 1812: Duméril e Bibron 1835:418. Atualmente, *Phrynops geoffroanus* Schweigger 1820.

Emys viridis Spix 1824: Duméril e Bibron 1835:418. Atualmente, *Phrynops geoffroanus* Schweigger 1820.

Platemys hilarii Duméril e Bibron 1835:428. Localidade tipo: “Brésil”.

Hydraspis hilarii Duméril e Bibron 1835: Gray 1844:40.

Phrynops geoffroyana Schweigger 1812: Gray 1844:41. Atualmente, *Phrynops geoffroanus* Schweigger 1820.

Hydraspis geoffroyana Schweigger 1812: Gray 1855:57. Atualmente, *Phrynops geoffroanus* Schweigger 1820.

Hydraspis (Phrynops) geoffroyana (Schweigger 1812): Gray 1864:130. Atualmente, *Phrynops geoffroanus* Schweigger 1820.

Platemys geoffreyana Schweigger 1812: Hensel 1868:350. Atualmente, *Phrynops geoffroanus* Schweigger 1820.

Spatulemys lasalae Gray 1872b:463.

Hydraspis geoffroyana hilarii (Duméril e Bibron 1835): Siebenrock 1905:426.

Phrynops hilarii (Duméril e Bibron 1835): Stejneger 1909:127.

Phrynops geoffroana hilarii (Duméril e Bibron 1835): Muller 1939:95.

Phrynops (Phrynops) hilarii (Duméril e Bibron 1835): Zangerl e Medem 1958:376.

Phrynops geoffroanus hilarii (Duméril e Bibron 1835): Wermuth e Mertens 1961:333.

Phrynops (Phrynops) geoffroanus hilarii (Duméril e Bibron 1835): Pritchard 1967:234.

Material tipo: *Platemys hilarii*, Holótipo, MNHN 8757, “Brésil” (=Brasil), 177mm.

Diagnose: *Phrynops hilarii* é distinta das suas espécies-irmãs do gênero *Phrynops* pelas seguintes características: (1) padrão de colorido dorsal da cabeça cinza ou verde oliva com uma listra preta nas laterais da cabeça que se estende do nariz até o pescoço atravessando a região central dos olhos e (2) plastrão com esferas pretas distribuídas em todos os escudos córneos.

Distribuição: Sudeste da América do Sul, rio Paraná, rio Paraguai, Argentina, Paraguai e Uruguai (De La Fuente *et al.*, 2014), Argentina: Buenos Aires, Chaco, Córdoba, Corrientes, Entre Ríos, Formosa, Mendoza, Misiones, San Juan, Santa Fe, Santiago del Estero, Tucumán; Brasil: Paraná, Rio Grande do Sul, Santa Catarina; Paraguai; Uruguai (Van Dijk *et al.*, 2014).

***Phrynops williamsi* Rhodin e Mittermeier, 1983**

Platemys geoffreyana (Schweigger 1812): Hensel 1868:350. Atualmente, *Phrynops geoffroanus* Schweigger 1820.

Platemys geoffroyana (Schweigger 1812): Hensel 1868:350. Atualmente, *Phrynops geoffroanus* Schweigger 1820.

Hydraspis geoffroyana (Schweigger 1812): Hensel 1868:354. Atualmente, *Phrynops geoffroanus* Schweigger 1820.

Hydraspis geoffroyana (Schweigger 1812): Boulenger 1889:223. Atualmente, *Phrynops geoffroanus* Schweigger 1820.

Phrynops geoffroana geoffroana (Schweigger): Mertens e Wermuth 1955:404. Atualmente, *Phrynops geoffroanus* Schweigger 1820.

Phrynops geoffroanus geoffroanus (Schweigger 1812): Wermuth e Mertens 1961:333. Atualmente, *Phrynops geoffroanus* Schweigger 1820.

Phrynops geoffroanus (Schweigger 1812): Freiberg 1970:190. Atualmente, *Phrynops geoffroanus* Schweigger 1820.

Phrynops geoffroana (Schweigger 1812): Achaval 1976:26. Atualmente, *Phrynops geoffroanus* Schweigger 1820.

Phrynops williamsi Rhodin e Mittermeier 1983:59. Localidade tipo: “Rio Cadéa”, Rio Grande do Sul, Brasil.

Phrynops (Phrynops) williamsi Rhodin e Mittermeier 1983: Iverson 1986:230.

Material tipo: *Phrynops williamsi*, Holótipo, MCZ 64135, rio Cadéa, Rio Grande do Sul, Brasil, 180,0mm.

Diagnose: *Phrynops williamsi* é distinta das suas espécies-irmãs do gênero *Phrynops* pelas seguintes características, segundo Rhodin e Mittermeier (1983): (1) cabeça com três listras pretas largas no dorso e outra listra preta larga na região ventral em forma de ferradura, (2) carapaça com reticulações pretas e finas, (3) plastrão completamente creme, (4) parietal mais alargado. No presente estudo, foi observado que essa espécie apresenta (5) um jugal mais estreito em comparação com seus congêneres.

Distribuição: áreas de baixa altitude na costa leste de Santa Catarina e Rio Grande do Sul, norte do Uruguai e províncias da Argentina: Misiones, Corrientes e Entre Ríos (Rhodin & Mittermeier, 1983; De la Fuente *et al.*, 2014), Argentina: Corrientes, Misiones; Brasil: Paraná, Rio Grande do Sul, Santa Catarina; Paraguai; Uruguai (Van Dijk *et al.*, 2014).

4.2. Descrição das populações do complexo *Phrynops geoffroanus*

Neste capítulo são tratados os exemplares de *P. geoffroanus* em diferentes populações, refletindo a diversidade observada de coloração nas principais bacias hidrográficas amostradas. A separação por populações distintas serviu como base para as análises morfométricas descritas mais adiante, que permitiram caracterizar morfologicamente as entidades biológicas potencialmente distintas dentro do que é considerado o complexo *geoffroanus*. A descrição do colorido dos exemplares por bacias foi feita de forma sucinta e referenciada pelos exemplares adultos, quando possível. A morfometria de cada bacia está representada pelo maior e menor indivíduo por bacia, considerando os valores em milímetros.

Bacia do rio Amazonas (Fig. 9)

Coloração

Cabeça: a região dorsal da cabeça possui um colorido preto com listras finas creme muito evidentes, sendo a mais lateral retilínea disposta no eixo rostro-caudal e as do topo da cabeça desuniformes. A região ventral apresenta um colorido creme com manchas pretas,

entre finas e largas, e espaçadas ou não umas das outras. Ainda na região ventral é possível visualizar uma listra preta fina que margeia a região posterior da mandíbula. As laterais possuem uma listra fina e preta que sai da ranfoteca e segue por baixo dos tímpanos, delimitando uma faixa creme dos olhos até o pescoço. A ranfoteca apresenta coloração preta nas margens internas e creme nas externas.

Casco: a carapaça apresenta coloração marrom claro cobertas com reticulações pretas. Já o plastrão possui cor creme com poucas manchas pretas e bordas alaranjadas.

Membros anteriores e posteriores: a porção dorsal apresenta coloração preta com manchas cremes, e a porção ventral possui cor creme com manchas pretas, além da região ventral das mãos e dos pés apresentarem coloração preta.

Cauda: predominantemente preta com a extremidade de cor creme.

Morfometria

Maior exemplar: MZUSP 4612 – CMC: 299,0; CC: 298,0; LMC: 279,64; AMC: 90,0; CMP: 259,0; CSMV: 237,0; LP: 169,0; LLAP: 135,0; LLPP: 107,0; LTPE: 86,0; IP: 30,0; IAN: 38,0; LCF: 52,0; CCF: 63,0; LIO: 8,0; LPAR: 15,0.

Menor exemplar: MNRJ 14629 – CMC: 69,25; CC: 68,55; LMC: 55,3; AMC: 22,9; CMP: 58,6; CSMV: 56,05; LP: 42,25; LLAP: 30,85; LLPP: 26,3; LTPE: 19,6; IP: 8,25; IAN: 10,8; LCF: 14,75; CCF: 18,55; LIO: 2,1; LPAR: 7,1.

Bacia do rio Tocantins (Fig. 10)

Coloração

Cabeça: a região dorsal da cabeça possui coloração preta com manchas claras atenuadas. A região ventral apresenta coloração creme com manchas pretas finas e dispersas, além de outra que margeia, ventralmente, a região posterior da mandíbula. As laterais possuem uma listra fina e preta que sai da ranfoteca e segue por baixo dos tímpanos, delimitando uma faixa creme dos olhos até o pescoço. A ranfoteca possui coloração completamente creme.

Casco: a carapaça possui cor marrom escuro uniforme e o plastrão coloração creme com poucas manchas pretas atenuadas.

Membros anteriores e posteriores: a parte dorsal apresenta coloração preta com algumas manchas claras atenuadas e, a parte ventral possui cor predominantemente creme com poucas manchas pretas, além das mãos e dos pés pretos ventralmente.

Cauda: apresenta predominantemente coloração creme, com algumas listras pretas no eixo ântero-posterior.

Morfometria

Maior exemplar: MZUSP 4544 – CMC: 309,5; CC: 308,5; LMC: 224,1; AMC: 92,5; CMP: 265,95; CSMV: 244,25; LP: 178,0; LLAP: 143,65; LLPP: 119,65; LTPE: 81,6; IP: 35,5; IAN: 42,2; LCF: 52,4; CCF: 64,4; LIO: 10,3; LPAR: 12,7.

Menor exemplar: MNRJ 3147 – CMC: 43,75; CC: 43,6; LMC: 35,15; AMC: 15,7; CMP: 35,0; CSMV: 32,45; LP: 27,6; LLAP: 20,7; LLPP: 18,1; LTPE: - ; IP: - ; IAN: - ; LCF: 11,85; CCF: 15,35; LIO: 1,85; LPAR: 5,8.

Bacia do rio Parnaíba (Fig. 11)

Coloração

Cabeça: a região dorsal apresenta coloração marrom escuro com uma listra creme posicionada nas laterais no eixo rostro-caudal e outras no topo da cabeça irregulares. A região ventral possui cor creme com manchas pretas e finas, além de uma listra que margeia a região posterior da mandíbula. As laterais possuem uma listra fina e preta que sai da ranfoteca e segue por baixo dos tímpanos, delimitando uma faixa creme dos olhos até o pescoço. A ranfoteca possui coloração completamente creme.

Casco: a carapaça apresenta coloração marrom escura com reticulações pretas pouco evidentes. O plastrão possui coloração creme ou marrom avermelhado sem manchas.

Membros anteriores e posteriores: região dorsal preta e ventral creme com poucas ou nenhuma mancha preta, além da região ventral das extremidades possuírem cor preta.

Cauda: predominantemente creme com algumas listras pretas dispostas no eixo ântero-posterior.

Morfometria

Maior exemplar: MZUSP 4476 – CMC: 267,0; CC: 271,31; LMC: 196,0; AMC: 80,0; CMP: 230,0; CSMV: 215,0; LP: 161,0; LLAP: 124,97; LLPP: 105,13; LTPE: 74,75; IP: 26,92; IAN: 31,07; LCF: 47,19; CCF: 58,51; LIO: 7,34; LPAR: 12,58.

Menor exemplar: MZUSP 4450 – CMC: 37,15; CC: 37,15; LMC: 24,6; AMC: 13,45; CMP: 29,8; CSMV: 27,6; LP: - ; LLAP: 17,3; LLPP: 15,7; LTPE: - ; IP: - ; IAN: - ; LCF: 11,2; CCF: 13,8; LIO: 2,0; LPAR: 5,8.

Bacia do Atlântico Nordeste Ocidental (Fig. 12)

Coloração

Cabeça: a região dorsal apresenta coloração marrom escura com duas listras creme posicionadas nas laterais do eixo rostro-caudal e outras no topo da cabeça com formas irregulares. A região ventral possui cor creme com manchas pretas e finas, além de uma listra que margeia a região posterior da mandíbula. As laterais possuem uma listra fina e preta que sai da ranfoteca e segue por baixo dos tímpanos, delimitando uma faixa creme dos olhos até o pescoço. A ranfoteca possui coloração creme com poucas manchas pretas.

Casco: a carapaça apresenta coloração marrom claro com manchas pretas pouco pouco evidentes. O plastrão possui coloração creme com manchas pretas.

Membros anteriores e posteriores: região dorsal preta e ventral creme com poucas ou nenhuma mancha preta, além da região ventral das extremidades possuírem cor preta.

Cauda: a parte dorsal apresenta uma listra preta medial e na parte ventral duas listras pretas largas, com a extremidade de coloração creme.

Morfometria

Maior exemplar: MZUSP 3321 – CMC: 102,1; CC: 99,3; LMC: 86,6; AMC: 38,45; CMP: 89,35; CSMV: 83,65; LP: 63,55; LLAP: 49,5; LLPP: 38,65; LTPE: 27,35; IP: 10; IAN: 14,9; LCF: 21,75; CCF: 25,9; LIO: 3,35; LPAR: 7,6.

Menor exemplar: MZUSP 3322 – CMC: 97,2; CC: 96,05; LMC: 75,25; AMC: 34,55; CMP: 86,75; CSMV: 81,5; LP: 58,55; LLAP: 46,75; LLPP: 35,9; LTPE: 25,25; IP: 8,9; IAN: 12,7; LCF: 20,85; CCF: 24,65; LIO: 2,9; LPAR: 7,8.

Bacia do Atlântico Nordeste Oriental (Fig. 13)

Coloração

Cabeça: a região dorsal apresenta coloração marrom escuro com duas listras creme posicionadas nas laterais do eixo rostro-caudal e outras no topo da cabeça com formas irregulares. A região ventral possui cor creme com manchas pretas, finas ou largas, além de uma listra que margeia a região posterior da mandíbula. As laterais possuem uma listra fina e preta que sai da ranfoteca e segue por baixo dos tímpanos, delimitando uma faixa

creme dos olhos até o pescoço. A ranfoteca possui coloração creme com poucas manchas pretas.

Casco: a carapaça possui coloração marrom com algumas manchas pretas. O plastrão apresenta coloração creme com algumas manchas pretas, e em alguns indivíduos, manchas alaranjadas.

Membros anteriores e posteriores: região dorsal preta e ventral creme com manchas pretas, além da região ventral das extremidades possuírem cor preta.

Cauda: predominantemente preta com algumas manchas cremes, inclusive na extremidade da cauda.

Morfometria

Maior exemplar: MZUSP 4480 – CMC: 306,0; CC: 303,0; LMC: 221,0; AMC: 91,0; CMP: 267,0; CSMV: 245,0; LP: 177,0; LLAP: 137,0; LLPP: 110,0; LTPE: 87,0; IP: 35,14; IAN: 37,38; LCF: 52,51; CCF: 57,51; LIO: 8,24; LPAR: 11,55.

Menor exemplar: MNRJ 3937 – CMC: 39,05; CC: 39,05; LMC: 31,5; AMC: 13,65; CMP: 32,5; CSMV: 30,05; LP: 23,9; LLAP: 18,8; LLPP: 16,1; LTPE: - ; IP: 4,65; IAN: 5,05; LCF: 12,0; CCF: 15,0; LIO: 1,6; LPAR: 5,5.

Bacia do rio Paraná (Fig. 14)

Coloração

Cabeça: a região dorsal apresenta coloração marrom escuro com duas listras creme muito atenuadas, posicionadas nas laterais do eixo rostro-caudal e outras no topo da cabeça com formas irregulares. A região ventral possui cor creme com manchas pretas e largas, além de uma listra que margeia a região posterior da mandíbula que segue contínua até o pescoço. As laterais possuem uma listra fina e preta que sai da ranfoteca e segue por baixo dos tímpanos, delimitando uma faixa creme dos olhos até o pescoço. A ranfoteca possui coloração completamente creme.

Casco: a carapaça possui coloração marrom escuro com ou sem reticulações pretas. O plastrão apresenta coloração creme com ou sem algumas manchas pretas, e em alguns indivíduos, manchas alaranjadas.

Membros anteriores e posteriores: região dorsal preta e ventral creme com manchas pretas, além da região ventral das extremidades possuírem cor preta.

Cauda: a parte dorsal apresenta uma listra preta medial e na parte ventral duas listras pretas largas, com a extremidade de coloração creme.

Morfometria

Maior exemplar: MZUEL 1672 – CMC: 343,3; CC: 340,0; LMC: 242,0; AMC: 103,0; CMP: 309,0; CSMV: 285,4; LP: 206,6; LLAP: 161,4; LLPP: 134,4; LTPE: 103,2; IP: 36,41; IAN: 40,99; LCF: 48,17; CCF: 58,48; LIO: 9,33; LPAR: 12,09.

Menor exemplar: MNRJ 18730 – CMC: 35,35; CC: 35,35; LMC: 28,5; AMC: 11,85; CMP: 29,95; CSMV: 27,05; LP: 21,85; LLAP: 17,2; LLPP: 14,55; LTPE: 11,15; IP: 4,2; IAN: 3,5; LCF: 10,95; CCF: 14,0; LIO: 1,3; LPAR: 6,2.

Bacia do rio Paraguai (Fig. 15)

Coloração

Cabeça: a região dorsal apresenta coloração marrom claro com duas listras creme, posicionadas nas laterais do eixo rostro-caudal e outras no topo da cabeça com formas irregulares. A região ventral possui cor creme com manchas pretas e largas, além de uma listra que margeia a região posterior da mandíbula. As laterais possuem uma listra preta que sai da ranfoteca e segue por baixo dos tímpanos, delimitando uma faixa creme dos olhos até o pescoço. A ranfoteca possui coloração completamente creme.

Casco: a carapaça apresenta coloração marrom com algumas manchas pretas. O plastão possui cor completamente creme.

Membros anteriores e posteriores: a parte dorsal apresenta coloração marrom com algumas manchas cremes e a parte ventral possui cor creme com algumas manchas pretas. As extremidades possuem coloração preta na região ventral.

Cauda: predominantemente com coloração creme com poucas manchas pretas.

Morfometria

Maior exemplar: MNRJ 3873 – CMC: 276,0; CC: 273,15; LMC: 193,8; AMC: 90,5; CMP: 240,05; CSMV: 218,0; LP: 159,0; LLAP: 128,55; LLPP: 105,15; LTPE: - ; IP: 29,15; IAN: 37,0; LCF: 47,5; CCF: 58,8; LIO: 9,45; LPAR: 10,4.

Menor exemplar: MNRJ 28 – CMC: 49,2; CC: 48,45; LMC: 38,65; AMC: 18,3; CMP: 42,0; CSMV: 39,35; LP: 30,5; LLAP: 23,65; LLPP: 18,8; LTPE: 13,05; IP: 6,85; IAN: 6,5; LCF: 13,6; CCF: 16,85; LIO: 2,05; LPAR: 6,55.

Bacia do rio São Francisco (Fig. 16)

Coloração

Cabeça: a região dorsal apresenta coloração verde-oliva com duas listras pretas e retilíneas bem delimitadas, uma posicionada na lateral no eixo rostro-caudal atravessando a órbita até o pescoço, e a outra posicionada no topo da cabeça acima dos olhos seguindo até o pescoço. A região ventral possui cor creme com manchas pretas e finas, além de uma listra, em alguns indivíduos descontínua, que margeia a região posterior da mandíbula. As laterais são delimitadas pela listra dorsal mais lateral e pela listra que margeia a mandíbula, devido a isso, a região central possui uma faixa creme na porção medial dos tímpanos. A ranfoteca possui coloração completamente creme.

Casco: a carapaça apresenta coloração marrom claro com algumas manchas pretas e alaranjadas. O plastrão possui coloração creme com muitas manchas pretas e alaranjadas.

Membros anteriores e posteriores: a região dorsal apresenta coloração verde-oliva com manchas pretas e a região ventral creme com manchas pretas e extremidades pretas na porção ventral.

Cauda: a parte dorsal apresenta uma listra preta medial e a parte ventral possui manchas pretas, com a extremidade de coloração creme.

Morfometria

Maior exemplar: MZUSP 4502 – CMC: 342,0; CC: 336,0; LMC: 241,5; AMC: 99,0; CMP: 300,0; CSMV: 267,0; LP: 197,0; LLAP: 163,0; LLPP: 130,0; LTPE: 96,93; IP: 30,09; IAN: 42,52; LCF: 59,52; CCF: 70,92; LIO: 11,2; LPAR: 13,95.

Menor exemplar: UFMG 80 – CMC:40,45; CC: 39,8; LMC: 33,55; AMC: 15,55; CMP: 35,15; CSMV: 33,0; LP: 24,7; LLAP: 18,25; LLPP: 14,85; LTPE: 9,35; IP: 4,4; IAN: 5,45; LCF: 11,85; CCF: 14,4; LIO: 1,5; LPAR: 5,15.

Bacia do Atlântico Leste (Fig. 17)

Coloração

Cabeça: a região dorsal apresenta coloração verde-acinzentado com duas listras pretas e retilíneas bem delimitadas, uma posicionada na lateral no eixo rostro-caudal atravessando a órbita até o pescoço, e a outra posicionada no topo da cabeça acima dos olhos seguindo

até o pescoço. A região ventral possui cor creme com manchas pretas e circulares, e não apresentam uma listra preta que margeia a região posterior da mandíbula. As laterais são delimitadas somente pela listra dorsal mais lateral, abaixo dessa listra a coloração creme predomina. A ranfoteca possui coloração completamente creme.

Casco: a carapaça apresenta coloração marrom claro com algumas manchas pretas. O plastrão possui coloração creme com manchas pretas e alaranjadas bem atenuadas.

Membros anteriores e posteriores: a região dorsal apresenta coloração verde-acinzentado e a região ventral creme com poucas manchas pretas atenuadas, além das extremidades com coloração verde-acinzentada na porção ventral.

Cauda: a parte dorsal apresenta uma listra preta medial tênue e larga e a parte ventral possui manchas pretas laterais, com a extremidade de coloração creme.

Morfometria

Maior exemplar: MNRJ 3839 – CMC: 216,6; CC: 215,35; LMC: 150,35; AMC: 62,0; CMP: 189,6; CSMV: 174,75; LP: 120,4; LLAP: 100,65; LLPP: 77,7; LTPE: 63,7; IP: 23,25; IAN: 29,35; LCF: 38,05; CCF: 44,7; LIO: 5,9; LPAR: 11,3.

Menor exemplar: MNRJ 3855 – CMC: 87,65; CC: 86,15; LMC: 73,45; AMC: 26,15; CMP: 75,3; CSMV: 69,3; LP: 53,65; LLAP: 39,15; LLPP: 35,6; LTPE: 25,35; IP: 9,85; IAN: 13,05; LCF: 17,05; CCF: 21,25; LIO: 1,85; LPAR: 6,75.

Bacia do Atlântico Sudeste (Fig. 18)

Coloração

Cabeça: a região dorsal apresenta coloração verde-acinzentado com duas listras pretas, uma posicionada na lateral no eixo rostro-caudal atravessando a órbita até o pescoço, e a outra desuniforme e posicionada no topo da cabeça acima dos olhos seguindo dispersa até o pescoço. A região ventral possui cor creme com poucas manchas pretas retilíneas e largas, e uma listra preta com uma das pontas maior que a outra, que margeia a região posterior da mandíbula. As laterais são delimitadas pela listra dorsal mais lateral e pela listra preta que sai da ranfoteca a segue abaixo dos tímpanos, devido a isso a região medial dos tímpanos apresenta uma faixa de cor creme. A ranfoteca possui coloração creme com manchas pretas.

Casco: a carapaça apresenta coloração marrom claro com poucas manchas pretas. O plastrão possui coloração creme com poucas manchas pretas e alaranjadas bem atenuadas.

Membros anteriores e posteriores: a região dorsal apresenta coloração preta e a região ventral creme com manchas pretas e largas, além das extremidades com coloração preta na porção ventral.

Cauda: a parte dorsal apresenta uma listra preta medial e fina e a parte ventral possui manchas pretas e largas nas laterais, com a extremidade de coloração creme.

Morfometria

Maior exemplar: MNRJ 15758 – CMC: 379,0; CC: 378,0; LMC: 268,0; AMC: 113,0; CMP: 336,0; CSMV: 310,0; LP: 225,0; LLAP: 183,0; LLPP: 150,0; LTPE: 110,8; IP: 30,35; IAN: 47,88; LCF: 63,18; CCF: 78,67; LIO: 12,1; LPAR: 12,62.

Menor exemplar: MZUSP 4287 – CMC: 101,4; CC: 99,7; LMC: 85,3; AMC: 29,5; CMP: 94,0; CSMV: 86,0; LP: 65,0; LLAP: 52,5; LLPP: 41,5; LTPE: 26,5; IP: 10,6; IAN: 18,5; LCF: 19,0; CCF: 26,5; LIO: 2,4; LPAR: 8,4.

4.3. Considerações sobre a coloração em *Phrynops geoffroanus* e *P. tuberosus*

A partir da análise comparada da coloração dos exemplares provenientes das distintas bacias hidrográficas brasileiras, e dos holótipos de *P. geoffroanus* e *P. tuberosus*, das seguintes partes do corpo (cabeça, casco, membros anteriores e posteriores e cauda), foi possível identificar apenas dois padrões de coloração da cabeça em vista dorsal, que seguem: (1) dorso preto com listras finas e cremes e (2) dorso verde-oliva com listras pretas finas ou largas.

As bacias que representam populações com o padrão 1 são: Amazonas, Tocantins, Paraná, Paraguai, Parnaíba, Atlântico Nordeste Oriental e Ocidental. As bacias que representam populações com o padrão 2 são: São Francisco, Atlântico Leste e Sudeste. Entretanto, mesmo com esses padrões presentes, não é possível concluir qualquer relação com os outros resultados obtidos nesse estudo.

Os holótipos de *Phrynops geoffroanus* e *P. tuberosus* apresentam aparentemente coloração dos padrões 1 e 2, respectivamente. Entretanto, vale ressaltar que esses indivíduos podem apresentar coloração bastante alterada devido ao tempo de exposição ao álcool, o que dificulta conclusões acerca de seus padrões de coloração. Além disso, é importante considerar a diferença de idade entre esses indivíduos.

4.4. Análise dos dados morfométricos

Foi realizada uma Análise de Variáveis Canônicas (CVA) através do *software* PAST, sendo consideradas apenas as dez medidas apresentadas por todos os exemplares, expostas na Tabela 1. Foram considerados nesta parte da análise apenas os indivíduos adultos e sub-adultos do complexo *Phrynops geoffroanus*, totalizando 88 exemplares medidos para as oito bacias hidrográficas brasileiras (Tab. 2).

Tabela 1: Coeficientes das variáveis canônicas discriminantes livres de tamanho (VC1 e VC2) de 10 caracteres morfométricos das populações de *Phrynops geoffroanus* de oito bacias hidrográficas.

Caráter	VC1	VC2
CMC	-12,755	156,93
CC	2,849	-161,58
LCF	-46,943	43,681
LPar	-4,3697	7,0418
CCF	-11,409	-54,232
LIO	13,307	-6,9909
LC	-9,7056	14,701
CMP	27,707	3,0174
LLAP	-5,9835	17,738
LLPP	37,552	-17,943
Variação (%)	61,36	15,42

As variações morfométricas separaram claramente a população pertencente à bacia do rio Paraná (Fig. 2). Todas as medidas influenciaram na segregação dessa população. Entretanto, as medidas que mais interferiram foram: comprimento máximo da carapaça (CMC), comprimento da carapaça (CC), largura da carapaça (LC), comprimento máximo do plastrão (CMP), largura do lobo anterior do plastrão (LLAP), largura do lobo posterior do plastrão (LLPP) (Tab. 1). Essas medidas influenciaram positivamente na separação da população da bacia do rio Paraná e estão distribuídas no terceiro quadrante, onde os eixos x e y possuem valores positivos, apresentando assim valores maiores que os das outras populações.

Figura 2: Dispersão dos escores individuais, feita pela CVA, das populações de *Phrynops geoffroanus* das bacias hidrográficas brasileiras. **MNHN 9417** – Holótipo de *Phrynops geoffroanus*, **ZMB 166** – Holótipo de *Phrynops tuberosus*. **Marrom**, bacia do rio Paraná; **azul escuro**, bacia do rio São Francisco; **azul claro**, bacia do Atlântico Leste; **vermelho**, bacia do rio Tocantins-Araguaia; **rosa**, bacia do rio Parnaíba; **verde escuro**, bacia do Atlântico Nordeste Oriental; **verde cana**, bacia do rio Amazonas e **verde claro**, bacia do Atlântico Sudeste.

Na análise de variáveis canônicas, os holótipos de *Phrynops geoffroanus* (MNHN 9417) e *Phrynops tuberosus* (ZMB 166) (Fig. 2) se agruparam com os indivíduos da bacia do rio Amazonas, a qual estes também pertencem. Entretanto, com exceção da bacia do Rio Paraná, a CVA não discriminou as demais bacias entre elas. A proximidade geográfica entre as localidades nas quais foram coletados os exemplares-tipo (Fig. 3), a ausência de discriminação morfométrica entre estes e os demais exemplares pertencentes à bacia do Rio Amazonas e a condição juvenil do seu holótipo, indicam que *P. tuberosus* (Peters, 1870) seja apenas um sinônimo junior de *P. geoffroanus* (Schweigger, 1812). Entretanto, é necessário proceder a uma amostragem abrangente das populações presentes na calha norte da bacia amazônica para que esta questão seja objetivamente contemplada.

Figura 3. Distribuição dos pontos específicos dos indivíduos considerados na análise morfométrica ao longo das bacias hidrográficas brasileiras. **Quadrado**, bacia do rio Paraná; **losângo**, bacia do rio São Francisco; **ponta de seta**, bacia do Atlântico Sudeste; **círculo**, bacia do Atlântico Leste; **triângulo**, bacia do Atlântico Nordeste Oriental; **asterisco**, bacia do rio Parnaíba; **pentagono**, bacia do rio Tocantins/Araguaia; **estrela**, bacia do rio Amazonas. As estrelas ao norte da bacia amazônica representam os holótipos de *Phrynops geoffroanus* (estrela verde) e *Phrynops tuberosus* (estrela vermelha).

Tabela 2. Morfometria das espécies examinadas em mm. Valores apresentados com o menor e o maior representante de cada bacia hidrográfica brasileira amostrada.

Medidas	PR	NOr	SF	PN	TA	SE	LE	AM
	n=15	n=17	n=25	n=7	n=8	n=7	n=2	n=7
	min-max							
CMC	168,55 – 330	116,35 – 306	143,5 – 342	152,47 – 267	142,45 – 309,5	158,5 – 379	203 – 216,6	126,51 – 397,4
CL	166,95 – 313	115,95 – 303	141,5 – 336	151,63 – 271,31	140,6 – 308,5	156 – 378	199,5 – 215,35	125,12 – 397,4
LCF	29 – 38,09	24,6 – 52,51	25,5 – 59,52	28,32 – 47,19	27,15 – 52,4	27,69 – 63,18	33,35 – 38,05	24,75 – 61,61
LPAR	9,60 – 11,83	9 – 11,55	9,26 – 13,95	10,13 – 12,58	9,75 – 12,70	7,93 – 12,62	10,10 – 11,30	7,62 – 24,47
CCF	35,3 – 49,07	30,15 – 57,51	33,96 – 70,92	35,94 – 58,51	34,35 – 64,4	35,52 – 78,6	40 – 44,7	30 – 64,45
LIO	5 – 6,88	3,2 – 8,24	3,96 – 11,2	4,47 – 7,34	4 – 10,3	4,78 – 12,1	5,35 – 5,9	3,97 – 11,96
LC	130,3 – 219,2	98,7 – 221	108,58 – 241,5	120 – 196	113,55 – 224,1	118,7 – 268	157 – 150,35	106,38 – 279,64
CMP	142,1 – 250,4	98,8 – 245	116,82 – 267	125,22 – 215	120,45 – 244,25	130,63 – 310	161,15 – 174,75	103,78 – 320,63
LLAP	82,9 – 133,5	58,8 – 137	63,11 – 163	76,13 – 124,97	68,7 – 143,65	73,41 – 183	92,70 – 100,95	63,87 – 165,98
LLPP	67,15 – 116	46,8 – 110	51 – 130	60,66 – 105,13	53,75 – 119,65	57,26 – 150	73,95 – 77,70	49,2 – 140,42

4.5. Análise dos dados osteológicos

A análise do material osteológico disponível para este estudo (Apêndice III) permitiu identificar um total de 44 caracteres cranianos e dez caracteres pós-cranianos considerados filogeneticamente informativos.

4.5.1. Anatomia comparada dos caracteres ósseos

Osteologia craniana

O crânio apresenta formas distintas entre os táxons estudados. Considerando o achatamento da caixa craniana, *Pelusios sinuatus*, *Podocnemis sextuberculata*, *Podocnemis lewyana* e *Erymnochelys madagascariensis*, *Platemys*, *Acanthochelys*, *Mesoclemmys* e *Phrynops* apresentam crânio classificado aqui como retilíneo, onde a região ântero-posterior não possui angulações acentuadas. *Peltocephalus dumerilianus* possui uma caixa craniana alta na porção posterior. Já *Chelus fimbriatus* apresenta um achatamento dorso-ventral extremo do crânio, sendo a região anterior mais acentuadamente comprimida em relação à região posterior. Em *Hydromedusa tectifera* esse achatamento é moderado ao longo de toda a extensão do crânio, além de apresentar um crânio mais alongado. Por fim, em *Rhinemys rufipes* a caixa craniana possui forma curvilínea com as regiões anterior e posterior direcionadas para baixo. *Mesoclemmys hogei* também possui uma região anterior direcionada para baixo.

Os pré-maxilares estão posicionados na região mediana da maxila, ligados ao *foramen prepalatinum* em vista ventral, podendo estar ligados ou não ao vômer. Os chelídeos apresentam dois pré-maxilares, porém em *Chelus fimbriatus* esse osso é ímpar. Essa característica também é encontrada em *Pelusios sinuatus* e nos podocnemidídeos analisados nesse estudo.

Com forma triangular em vista dorsal, os dois ossos nasais se conectam aos frontais, pré-frontais e maxilares, e se posicionam até as narinas. Entretanto, *Chelus fimbriatus* não possui ossos nasais, igualmente a *P. sinuatus* e aos podocnemidídeos.

Os pré-frontais possuem formatos variados entre os táxons. Em Chelidae esse osso está conectado ao frontal, maxilar e nasal, e o formato é em geral quadrado, com as margens serrilhadas. Porém, como *Chelus* não apresenta o osso nasal, os pré-frontais se estendem até a abertura das narinas, e possuem forma alongada. *P. sinuatus* e os podocnemidídeos apresentam um pré-frontal com formato retangular e que, como em

Chelus, se estende até as narinas, e somente em *P. sinuatus* a região posterior é afunilada. Além disso, *P. sextuberculata* e *P. lewyana* possuem uma fossa na região mediana entre o contato dos pré-frontais.

A

B

C **D** **E**

F

Figura 4. Padrões nomenclaturais para os ossos cranianos (Gaffney, 1972 e Gaffney, 1977). Crânio: Nasal (na), maxila (mx), pré-frontal (pf), frontal (fr), jugal (ju), pós-orbital (po), pré-articular (pr), pterigóide (pt), parietal (pa), quadrado (qu), supraoccipital (so), esquamosal (sq), pré-maxila (pm), vômer (vo), palatino (pal), basiesfenóide (bs), basioccipital (bo), opistótico (op), exoccipital (ex), côndilo-occipital (co). Casco: placa nugal (pn), ossos neurais (on), placa costal (pco), placa marginal (pm), placa supra-pigial (pspi), placa pigial (ppi), vértebra dorsal (vd), epiplastrão (epp), entoplastrão (entp), hioplastrão (hiop), hipoplastrão (hipp), ponte óssea (po), xifoplastrão (xp). Crânio: A) Vista dorsal; B) Vista ventral; C) Vista posterior; Casco: D) Vista dorsal da carapaça, E) Vista Ventral da carapaça; F) Vista dorsal do plastrão.

Em Chelidae, os ossos frontais se estendem ao longo dos pré-frontais e dividem os nasais, além de se posicionarem lateralmente até a abertura orbital e se ligarem ao osso pós-orbital em todas as espécies do estudo, exceto em *Chelus*, que possui um processo frontal que se estende até a abertura das narinas, dividindo os pré-frontais. *P. sinuatus* e os podocnemídeos não apresentam o processo anterior do frontal, que se posiciona apenas até a conexão entre os pré-frontais.

O jugal possui diferentes comprimentos e larguras entre as espécies, sendo um dos ossos que formam a órbita dos Pleurodira. Esse osso está posicionado nas laterais da cabeça, conectado ao pós-orbital e ao maxilar nos Chelidae, *P. sinuatus* e nos *Podocnemis*. Em *P. dumerilianus* e *E. madagascariensis* esse osso se estende até formar uma conexão com o quadrado, apresentando uma forma bastante robusta. No complexo *Phrynops geoffroanus*, o osso jugal possui uma extensão lateral arredondada. Em *Chelus fimbriatus*, esse osso apresenta-se com inclinação completamente horizontal, devido provavelmente, ao achatamento extremo da caixa craniana da espécie.

A ausência do quadrado-jugal é uma sinapomorfia de Chelidae. Esse osso é responsável pela ligação do quadrado e do jugal, fechando as laterais da cabeça. Está presente em *P. sinuatus* e nos podocnemidídeos analisados nesse estudo. Porém, somente nos podocnemidídeos esse osso se liga ao parietal, o que forma uma caixa craniana quase que completamente fechada, sem a presença de uma fossa adutora, característica comum entre todos os Chelidae.

Um dos ossos mais plásticos entre os gêneros é o parietal, sendo pareado e conectado anteriormente ao frontal e ao pós-orbital, e posteriormente ao esquamosal em Chelidae; em *P. sinuatus* estão ligados apenas ao frontal e ao pós-orbital; e nos Podocnemididae os parietais estão conectados ao frontal, pós-orbital, jugal e ao quadrado-jugal. *P. sinuatus* apresenta a região anterior desse osso expandida, porém completamente reduzida em sua porção posterior. Já nos Podocnemididae apresenta-se com as laterais retilíneas, com a forma do osso retangular, e o mesmo ocorrendo em *Platemys*. Em *Hydromedusa* a porção anterior desse osso é completamente reduzida, sem qualquer aba expandida lateralmente, e a porção posterior pouco expandida. Já em *Chelus*, *Rhinemys*, *Acanthochelys*, *M. perplexa*, *M. gibba* e *M. hogei*, o parietal possui laterais moderadamente côncavas. Entretanto, entre os *Mesoclemmys tuberculata*, *M. heliostemma* e *M. vanderhagei*, esse osso possui laterais com formato extremamente côncavo, onde a região mediana do contato entre esses dois ossos é acentuadamente afilada. Ademais, no complexo *P. geoffroanus* a região anterior do parietal possui uma expansão lateral. Além disso, *P. sextuberculata* e *P. lewyana* possuem a extremidade posterior do parietal com formato retilíneo quando comparadas aos outros podocnemidídeos desse estudo, que possuem, por sua vez, forma posterior curvilínea.

O esquamosal é um osso ligado ao opistótico e ao quadrado. Apresenta formas bastante diversas entre os clados. Em Chelidae, esse osso forma uma conexão com o parietal, formando um arco dorsal, que também apresenta largura e comprimento diferente entre os táxons. Esse osso forma uma crista posterior afilada e direcionada para as laterais, que está presente apenas nos Chelidae, exceto em *Platemys*. Em *Hydromedusa* e *Chelus*, essa crista está posicionada horizontalmente ao eixo, sendo que nos outros chelídeos posiciona-se no eixo vertical. *M. tuberculata* e *M. heliostemma*, o arco dorsal entre parietal e esquamosal apresenta-se com largura extremamente fina e alongada na conexão entre os ossos. Além disso, os *Phrynops* apresentam a região mediana em vista dorsal alta e com posição vertical e nos outros chelídeos essa mesma região apresenta posição completamente horizontal. Já em *Chelus*, essa aba formada pelo osso

esquamosal, posiciona-se para frente formando uma cavidade acima dos tímpanos. E, em *Mesoclemmys* e *Phrynops*, ocorrendo também em *Hydromedusa*, acima do quadrado a expansão dessa crista apresenta-se com formato bastante afilado.

A cavidade timpânica possui forma cilíndrica e é formada pelo osso quadrado e esquamosal em Chelidae, e em *P. sinuatus* e nos podocnemidídeos essa cavidade é formada pelo osso quadrado-jugal, além do quadrado e esquamosal. *Chelus fimbriatus* possui uma cavidade timpânica que se destaca dos outros táxons, devido a uma ampla extensão lateral da mesma, permitindo um formato craniano muito peculiar dessa espécie.

A maxila é formada pelo maxilar e está ligada em vista dorsal ao nasal, quando presente e ao pré-frontal, em vista ventral está ligada ao palatino e ao vômer, quando presente, e medialmente ao pré-maxilar. *M. hogei* apresenta uma fossa na maxila em vista ventral. Em *P. sinuatus*, *Acanthochelys*, *Mesoclemmys* e *Phrynops* a maxila se apresenta de forma robusta e claramente exposta em vista dorsal. Entretanto, nos podocnemidídeos, *Platemys*, *Chelus*, *Hydromedusa*, *M. hogei* e *R. rufipes* essa maxila é afilada e posicionada verticalmente, o que confere a essas espécies uma maxila pouco exposta em vista dorsal. *Phrynops* e *Mesoclemmys* apresentam a porção posterior da maxila angulada (aberta) quando comparada as outras espécies desse estudo. Ademais, *P. sinuatus*, *P. sextuberculata* e *P. lewyana* possuem uma abertura arredondada entre a maxila e o quadrado, não encontrada em *P. dumerilianus* e *E. madagascariensis*.

O opistótico está ligado ao esquamosal, a crista supraoccipital, ao exoccipital, ao pré-articular e ao quadrado. *M. vanderhaegei*, *M. tuberculata* e *M. heliostemma* apresentam a região entre o contato do opistótico com o esquamosal com formato curvilíneo, sendo para os outros táxons retilíneo. O opistótico forma uma crista em vista posterior que em *P. sinuatus*, nos podocnemidídeos e nos chelídeos *Acanthochelys*, *Mesoclemmys* e *Phrynops* é bastante destacado (proeminente). Está mesma crista se direciona em posição perpendicular ao eixo ântero-posterior do crânio em *P. lewyana*, *E. madagascariensis* e em *P. dumerilianus*, além dos chelídeos *Phrynops*.

O pterigóide conecta-se ao parietal, jugal e pós-orbital em vista dorsal e ao palatino, ao basioesfenóide e ao quadrado em vista ventral. Esse osso possui expansões anteriores na porção mediana características de *Chelus* e *M. vanderhaegei*. Ademais, apresenta um processo lateral nos chelídeos que é destacado (proeminente) em *Platemys*, *Acanthochelys*, *Mesoclemmys* e *Phrynops*, não sendo portanto esse um caráter de *Chelus* e *Hydromedusa*, que possuem um processo pouco aparente. Esse mesmo processo apresenta-se de forma angulada (aberta) apenas em *Platemys*, *M. hogei* e *Rhinemys*.

A crista-supraoccipital está ligada ao parietal, pré-articular e ao exoccipital, além de apresentar-se completamente achatada lateralmente. Uma característica de *Acanthochelys*, *Mesoclemmys* e *Phrynops* é uma crista-supraoccipital que não ultrapassa a crista do esquamosal.

O basioccipital ligado ao basioesfenóide, ao quadrado e ao côndilo occipital possui forma estreita e alongada nos táxons *Chelus fimbriatus* e *Hydromedusa tectifera*. Apresentando-se nos outros táxons do estudo como largo e curto.

As fossas auditivas posicionam-se internas à cavidade timpânica e o número de fossas varia entre os táxons. *Mesoclemmys*, *Phrynops*, *Rhinemys*, além de *P. dumerilianus* e *Chelus*, possuem duas fossas auditivas, enquanto que os outros táxons apresentam três fossas.

Os ossos dentário, pré-articular, esplenial e coronóide formam a mandíbula. Nos chelídeos a margem interna do dentário é mais baixa que a margem externa, sendo essas posições contrárias em *P. sinuatus* e nos Podocnemididae. Além disso, Chelidae possui a mandíbula completamente dividida na região medial, o que não ocorre em *P. sinuatus* e nos Podocnemididae, em que essa mandíbula é fundida. Ademais, o osso dentário possui convexidade em sua porção interna que é encontrada apenas no gênero *Mesoclemmys*, apresentando-se côncava nos outros táxons. Por fim, a fossa pré-articular apresenta comprimento alongado em Chelidae e, nos outros táxons, comprimento curto.

Osteologia pós-craniana

A carapaça dos Pleurodira possui em sua maioria formato elíptico. Entretanto, *Acanthochelys* apresenta a carapaça oval, sendo a região anterior mais estreita do que a região posterior. Em geral, *Acanthochelys*, *Mesoclemmys* e *Phrynops* não apresentam carapaça com quilhas bem aparentes, característica essa evidente em *Platemys*, *Chelus*, *Hydromedusa* e *Rhinemys*. Quando analisada a topografia dessas carapaças, os formatos variam acentuadamente. Em *P. sinuatus*, *P. sextuberculata*, *P. lewyana* e *E. madagascariensis* é observada uma forma convexa do topo da carapaça. Essa característica também é constatada nos chelídeos *Phrynops* e *Mesoclemmys*. Já, *P. dumerilianus* e todos os *Acanthochelys* apresentam uma topografia denominada nesse estudo como muito convexa, o que representa uma forma mais alta da carapaça quando comparada com os táxons que possuem uma carapaça apenas convexa. *Chelus* e *Hydromedusa* possuem formas de pirâmides em cada escudo dorsal. Apesar disso, em *Chelus* essas pirâmides são acentuadamente mais pronunciadas, sendo considerada aqui

como muito piramidada. Em *Rhinemys* é observada uma carapaça bastante peculiar, denominada nesse estudo como acuminada, onde a região dos escudos vertebrais é o pico máximo da altura do animal. Por fim, em *Platemys*, a depressão ocasionada pela presença de duas quilhas nas laterais dos escudos vertebrais, forma uma carapaça denominada bicarinada para esse gênero.

Dentro dos Pleurodira, o escudo nugal é uma característica apenas de Chelidae. Esse escudo varia no formato intraespecífico, porém é possível denominar duas formas gerais. Todos os chelídeos possuem um escudo nugal unitário, e a maioria apresenta um escudo com forma alongada e estreita, que se posiciona entre os primeiros escudos marginais da carapaça, estando a base conectada no primeiro escudo vertebral. Apesar disso, *Hydromedusa* possui um escudo nugal posicionado posteriormente aos primeiros escudos marginais, além de apresentar um formato curto e alargado.

O primeiro escudo vertebral de *P. sinuatus* e dos podocnemídeos são menores que o segundo escudo. Quando considerados os chelídeos, esse primeiro escudo é maior em relação ao segundo. Além disso, em *Phrynops*, exceto em *Phrynops williamsi*, observam-se cumes dispostos na região posterior dos cinco escudos vertebrais da carapaça.

Uma característica que diferencia os grupos desse estudo é a fixação na primeira costela da base anterior da ponte do plastrão. *Podocnemis sextuberculata* apresenta a posição das laterais dessa fixação completamente fechadas na região em que se conectam com os ossos marginais, já *P. dumerilianus* possui uma fixação circular. Em geral os Chelidae possuem laterais paralelas, porém, *P. williamsi* e a população de *P. geoffroanus* da bacia do rio Paraná apresentam laterais anguladas, abrindo-se na porção da base mais próxima dos ossos marginais. Ademais, em *H. tectifera* não há fixação na costela, pois a ponte se conecta diretamente nos ossos marginais da carapaça.

Por fim, sobre os ossos neurais, estes são bastante variáveis entre os gêneros, mas é possível encontrar um padrão morfológico. Os ossos neurais estão dispostos no centro da carapaça, separando as primeiras costelas e, possuem formato entre alongados e reduzidos. *P. sinuatus*, *P. sextuberculata* e *P. dumerilianus* apresentam seis ossos neurais, além deles, *Chelus* e *Phrynops* também apresentam essa quantidade de ossos neurais. Em *P. platycephala* e *Acanthochelys*, esses ossos estão ausentes, porém, em alguns espécimes de *A. spixii*, foi possível encontrar seis ossos neurais. *H. tectifera* e *R. rufipes* possuem sete desses ossos. Já os *Mesoclemmys* apresentam entre zero e quatro, enquanto, *M. hogei* possui outro padrão com apenas entre zero e um.

4.5.2. Descrição dos caracteres ósseos

Foi levantado um total de 54 caracteres osteológicos; destes, 14 foram retirados dos estudos de Gaffney (1977), dois de Shaffer *et al.* (1997) e 38 caracteres são inéditos. A nomenclatura empregada para as estruturas descritas aqui segue os estudos citados acima, além de Gaffney (1972). Todos os caracteres multietado são considerados não ordenados. Os caracteres e seus estados encontram-se ilustrados no apêndice II. A matriz de caracteres está disponível na Tabela 5 do Apêndice V.

1. Vômer: 0, ausente; 1, presente.

Em *Pelusios sinuatus* (Pelomedusidae) e Podocnemididae este osso é ausente, estando presente apenas na família Chelidae e sendo, portanto, o estado (1) para esses táxons.

2. Ossos pré-maxilares: 0, ausente; 1, presente.

Diferentemente de todos os outros táxons desse estudo, *Chelus fimbriatus* apresenta apenas um osso pré-maxilar, esse caráter é codificado como estado (1).

3. Nasal: 0, ausente; 1, presente.

A presença do osso nasal é codificada para todos os gêneros da família Chelidae, exceto *Chelus*. Para *P. sinuatus* e Podocnemididae, além de *Chelus*, esse osso está ausente.

4. Quadrado-jugal: 0, presente; 1, ausente.

O osso quadrado-jugal está presente em *P. sinuatus* e nos Podocnemididae e ausente em todas as espécies incluídas em Chelidae.

5. Expansão do jugal conectando-se lateralmente ao quadrado: 0, sem expansão; 1, com expansão (Fig. 21).

A expansão do jugal que se conecta lateralmente ao quadrado é uma condição ausente (0) em *Pelusios sinuatus* e em *Podocnemis sextuberculata* e *P. lewyana* (Podocnemididae), mas presente (1) em *Peltocephalus dumerilianus* e *Erymnochelys madagascariensis*.

6. Topografia da carapaça: 0, convexa; 1, muito convexa; 2, acuminada, 3, bicarinada, 4, piramidada, 5, muito piramidada (Fig. 22).

Pelusios sinuatus e os Podocnemididae, exceto *Peltocephalus dumerilianus*, além dos gêneros de chelídeos, *Phrynops* e *Mesoclemmys*, apresentam o estado (0) desse caráter, caracterizando uma provável reversão nesses dois últimos gêneros. A carapaça muito convexa é encontrada em *P. dumerilianus*, e em todos os *Acanthochelys* considerados nesse estudo. Somente *Chelus fimbriatus* possui uma carapaça muito piramidada. Já a condição anatômica piramidada está presente em *Hydromedusa tectifera*. *Platemys platycephala* possui topografia da carapaça bicarinada, e por fim, *Rhinemys rufipes* apresenta uma carapaça com topografia acuminada.

7. Extensão lateral do jugal: 0, ausente; 1, presente (Fig.23).

A extensão lateral do osso jugal está presente no complexo *Phrynops geoffroanus*, sendo ausente em todos os outros grupos considerados nesse estudo.

8. Forma da fixação anterior da ponte na primeira costela: 0, fechada; 1, paralela; 2, ausente; 3, aberta (Fig. 24).

Peltocephalus dumerilianus e *Podocnemis sextuberculata* possuem estado fechado (0). *Hydromedusa tectifera* não possui essa fixação, sendo codificado com um ponto de interrogação para este caráter. Já os outros Chelidae, inclusive *Chelus*, apresentam um caráter paralelo, exceto *Phrynops williamsi* e a população de *P. geoffroanus* da bacia do rio Paraná, que apresenta uma forma aberta desse fixação.

9. Processo anterior do frontal: 0, ausente; 1, presente (Fig. 25).

O processo anterior do osso frontal está presente em todos os Chelidae, e ausente nas duas outras famílias consideradas nesse estudo.

10. Pré-frontal estendido ao longo da região dorsal até a abertura externa das narinas: 0, presente; 1, ausente (Fig. 26).

A presença desse caráter é encontrada nos táxons de Pelomedusidae e Podocnemididae, além de *Chelus fimbriatus*. Já para todas as outras espécies de Chelidae esse caráter é ausente.

11. Formato do crânio: 0, retilíneo; 1, extremo; 2, moderado; 3, curvilíneo, 4, alto (Fig. 27).

O estado (0) desse caráter é a forma retilínea do crânio. Esse estado está presente em *Pelusios sinuatus*, nos podocnemidídeos, exceto em *P. dumerilianus*, que possui um formato alto (4). Os gêneros de chelídeos que possuem o estado (0) são *Platemys*, *Acanthochelys*, *Mesoclemmys* e *Phrynops*. *Chelus* possui a forma de achatamento extremo, *Hydromedusa* apresenta um achatamento moderado e, por fim, *Rhinemys* apresenta forma curvilínea do crânio.

12. Parietal: 0, região anterior larga e posterior reduzida; 1, retangular; 2, moderadamente côncavo; 3, extremamente côncavo, 4, região anterior reduzida (Fig. 28).

Pelusios sinuatus possui o estado codificado como zero. Para os podocnemidídeos e *Platemys platycephala* o estado é a condição retangular. Enquanto que para *Hydromedusa tectifera* e o clado dos *Mesoclemmys vanderhaegei* - *M. tuberculata* - *M. heliostemma*, o estado é uma região anterior reduzida e, extremamente côncavo, respectivamente. Já para os outros chelídeos o caráter é moderadamente côncavo.

13. Cavidade timpânica extendida: 0, ausente; 1, presente (Fig. 29).

A presença de extensão lateral dos tímpanos, provavelmente devido ao achatamento acentuado do crânio, é uma condição apenas de *Chelus fimbriatus*.

14. Contato entre os ossos vômer e palatino: 0, presente; 1, ausente (Fig. 30).

O contato do vômer com o palatino ocorre em todos os chelídeos, exceto em *Hydromedusa* e *Chelus*.

15. Ampla redução do palatino formando as narinas: 0, ausente; 1, presente (Fig. 31).

Essa redução acentuada nos ossos palatinos ocorre apenas em *Hydromedusa tectifera*.

16. Conexão entre os ossos parietal e esquamosal em vista dorsal: 0, ausente; 1, presente (Fig. 32).

Em Chelidae a conexão dos ossos parietal-esquamosal está presente, formando um arco em vista dorsal. Esse caráter está presente em todas, e somente, as espécies da família Chelidae.

17. Escudo nual: 0, estreito e marginal; 1, largo e posterior aos primeiros escudos marginais (Fig. 33).

Em *Pelusios sinuatus* e Podocnemididae o escudo nual é ausente. A presença do mesmo é observada apenas nos Chelidae. A condição do estado (0) está presente em todos os chelídeos, exceto em *Hydromedusa tectifera*, que possui um escudo largo e posterior aos primeiros escudos marginais.

18. Primeiro escudo vertebral em relação ao segundo escudo vertebral: 0, largo; 1, estreito; 2, menor (Fig. 34).

Em *Pelusios sinuatus* e todas as espécies de Chelidae, exceto *H. tectifera*, ocorre o estado (2). Para Podocnemididae, a condição encontrada é a forma estreita desse escudo. Já *H. tectifera*, apresenta o estado menor desse caráter.

19. Uma fossa na conexão sagital dos pré-frontais: 0, ausente; 1, presente (Fig. 35).

Podocnemis sextuberculata e *P. lewyana* possuem a presença de uma fossa na região mediana dos pré-frontais, condição do estado (1). Em todas as outras espécies consideradas no presente estudo, essa fossa está ausente.

20. Protuberância na região anterior do parietal em vista dorsal: 0, ausente; 1, presente (Fig. 36).

A presença dessa protuberância no parietal é uma característica da população de *Phrynops geoffroanus* da bacia do rio Paraná. Para todas as outras espécies do estudo essa condição está ausente.

21. Abertura lateral arredondada entre a maxila e o quadrado: 0, presente; 1, ausente.

Pelusios sinuatus apresenta essa abertura, também observada no clado das espécies *P. sextuberculata* e *P. lewyana*. Em *P. dumerilianus* e *E. madagascariensis* essa abertura está ausente, sendo esse o estado (1) para esse caráter.

22. Uma fossa na maxila em vista ventral: 0, ausente; 1, presente (Fig. 37).

Mesoclemmys hoguei apresenta uma fossa na maxila, condição ausente desse estado em todos os outros táxons.

23. Parietal conectado ao quadrado-jugal: 0, ausente; 1, presente (Fig. 38).

A presença desse caráter ocorre somente nos táxons representantes da família Podocnemididae.

24. Região posterior do parietal: 0, convexa; 1, retilínea (Fig. 39).

P. sextuberculata e *P. lewyana* apresentam a região posterior do parietal retilínea e *E. madagascariensis* e *P. dumerilianus* possuem o estado convexo dessa região.

25. Crista posterior do esquamosal em vista dorsal: 0, horizontal; 1, vertical (Fig. 40).

Presente apenas na família Chelidae, a posição horizontal (estado 0) da crista aparece em *Chelus fimbriatus* e *Hydromedusa tectifera*. O estado 1 é a posição da crista vertical, que ocorre em todas as outras espécies do restante dos gêneros dessa família.

26. Ossos neurais: 0, seis; 1, sete; 2, zero; 3, zero a seis; 4, zero a quatro; 5, zero a um.

P. sinuatus e os podocnemidídeos possuem seis ossos neurais, sendo essa condição do estado 0. Entretanto, ocorre uma provável reversão desse estado no gênero *Chelus* e *Phrynops* que apresentam essa mesma quantidade de ossos. Já *Hydromedusa* e *Rhinemys* apresentam sete ossos neurais em sua caparaça. *Mesoclemmys* possui entre zero e quatro, porém *M. hoguei* possui entre zero e um. Por fim, nos gêneros *Platemys* e *Acanthochelys* os ossos neurais são ausente, exceto em *A. spixii* que apresenta entre zero e seis.

27. Convexidade na região interna do osso dentário: 0, ausente; 1, presente (Fig. 41).

O osso dentário, que ocupa a maior parte da mandíbula, apresenta uma convexidade interna, sendo esse o estado (1) do caráter, no gênero *Mesoclemmys* (Chelidae), exceto para *M. hoguei*.

28. Região sagital do esquamosal em vista dorsal: 0, baixa; 1, alta (Fig. 42).

Em vista dorsal, o osso esquamosal possui uma crista posicionada entre a região posterior do parietal e ao longo da região dorsal do tímpano. *Phrynops* apresenta a região mediana alta (1) em relação às outras espécies de Chelidae.

29. Contato entre os ossos opistótico e esquamosal em vista posterior: 0, reto; 1, curvilíneo (Fig. 43).

Esse contato está presente apenas em Chelidae. Em *Mesoclemmys heliostemma* - *M. tuberculata* - *M. vanderhaegei* o estado é 1 e a condição denominada aqui como curvilíneo.

30. Posição horizontal do jugal: 0, ausente; 1, presente.

Devido ao acentuado achatamento do crânio de *Chelus fimbriatus*, essa espécie possui uma posição completamente horizontal do osso jugal, sendo esse o estado (1) do caráter.

31. Fossa pré-articular: 0, curta; 1, longa (Fig. 44).

O estado (1) desse caráter ocorre em todas as espécies de chelídeos. Os representantes de Podocnemididae e Pelomedusidae apresentam uma fossa pré-articular curta em relação a Chelidae, sendo esse o estado (0).

32. Margem interna da mandíbula mais baixa que a margem externa: 0, ausente; 1, presente (Fig. 45).

Nos representantes de Pelomedusidae e Podocnemididae, a margem interna do osso dentário na mandíbula é mais alta em relação a margem externa da mesma, sendo esse o estado (0) do caráter. Já nos Chelidae, essa margem interna é mais baixa do que a margem externa.

33. Protuberâncias posteriores nos escudos vertebrais: 0, ausente; 1, presente (Fig. 46).

Essas protuberâncias presentes nos escudos vertebrais de *Phrynops*, exceto na espécie *P. williamsi*, ocorrem em *P. hylarii* e *P. geoffroanus* (todas as populações consideradas nesse estudo).

34. Mandíbula dividida: 0, ausente; 1, presente.

Chelidae apresenta mandíbula dividida, sendo esse o estado (1) para esse caráter. Para os outros táxons essa condição está ausente, estado (0).

35. Prolongamento nas laterais anteriores do osso parietal em vista dorsal: 0, ausente; 1, presente (Fig. 47).

Esse prolongamento é observado apenas no complexo *Phrynops geoffroanus*, sendo essa condição codificada como o estado (1). Já em todos os outros táxons do estudo este prolongamento está ausente

36. Cristas posteriores do esquamosal: 0, ausente; 1, presente (Fig. 48).

As cristas presentes no esquamosal é um caráter presente em Chelidae, exceto em *Platemys*, que não apresenta essa crista. Demonstrando-se ausente nos outros táxons do estudo e sendo codificada como estado (0).

37. Escudo nugal: 0, ausente; 1, presente.

O escudo nugal está presente na família Chelidae, sendo esse o estado (1) do caráter. Já para *P. sinuatus* e para os podocnemidídeos esse caráter é ausente.

38. Extensão do pterigóide: 0, ausente; 1, presente (Fig. 49).

Esse caráter ocorre nas espécies *Chelus fimbriatus* e *M. vanderhaegei*.

39. Conexão extremamente fina entre os ossos esquamosal e parietal em vista dorsal: 0, ausente; 1, presente (Fig. 50).

Essa conexão de forma extremamente fina está presente nos táxons *M. tuberculata* e *M. heliostemma*.

40. Crista supraoccipital estendida não ultrapassando a crista do esquamosal: 0, ausente; 1, presente (Fig. 51).

Esse caráter está presente nos gêneros *Acanthochelys*, *Rhinemys*, *Mesoclemmys* e *Phrynops*, estando ausente nos gêneros *Chelus* e *Hydromedusa*.

- 41. Maxila robusta e claramente exposta em vista dorsal: 0, presente; 1, ausente (Fig. 52).**

Esse caráter aparece em *Pelusios sinuatus*, e nos quelídeos, *Acanthochelys*, *Mesoclemmys* e *Phrynops*, exceto em *M. hogei* e *R. rufipes*.

- 42. Basioccipital: 0, largo e curto; 1, estreito e alongado (Fig. 53).**

A presença da forma estreita e alongada do basioccipital, sendo esse o estado (1) do caráter, está presente somente nos gêneros *Chelus* e *Hydromedusa*.

- 43. Processo lateral do pterigóide em vista dorsal: 0, proeminente; 1, não proeminente (Fig. 54).**

Um processo lateral proeminente do pterigóide é encontrado na base de Chelidae, entretanto, em *Chelus* e *Hydromedusa* esse caráter possui o estado (1). *Acanthochelys*, *Mesoclemmys* e *Phrynops* apresentam o estado (0) desse caráter.

- 44. Crista do opistótico em vista posterior: 0, proeminente; 1, pouco proeminente (Fig. 55).**

As cristas do opistótico em *P. sinuatus* e nos podocnemidídeos é codificada como proeminente. Em *Platemys*, *Chelus*, *Hydromedusa* e *Rhinemys*, ocorre uma crista pouco proeminente, sendo essa codificada como outro estado (1). Entretanto, em *Acanthochelys*, *Mesoclemmys* e *Phrynops* ocorre o estado (0) desse caráter.

- 45. Crista do esquamosal posicionadas acima do quadrado com forma afilada: 0, ausente; 1, presente (Fig. 56).**

Esse caráter ocorre apenas em Chelidae, e aparece como estado (0) em *Platemys*, *Chelus*, *Acanthochelys* e *Rhinemys*, exceto em *Hydromedusa*. Para os táxons *Mesoclemmys* e *Phrynops* esse caráter está presente.

- 46. Carapaça oval: 0, ausente; 1, presente.**

Esse caráter está presente apenas no gênero *Acanthochelys*.

- 47. Crânio alongado e estreito: 0, ausente; 1, presente (Fig. 57).**

Hydromedusa tectifera é a única espécie nesse estudo que apresenta um crânio alongado e estreito, sendo esse caráter codificado como estado (1).

- 48. Região anterior do crânio direcionada para baixo: 0, ausente; 1, presente (Fig. 58).**

A presença da região anterior do crânio posicionada para baixo é encontrada apenas em *M. hogei* e *R. rufipes*.

- 49. Aberturas laterais da 2a. vértebra da coluna em forma triangular: 0, ausente; 1, presente (Fig. 59).**

A forma triangular da abertura lateral da 2a. vértebra da coluna é encontrada em *Mesoclemmys* e *Phrynops*, sendo essa condição o estado (1) do caráter. Entretanto, esse estado está presente também em *A. radiolata*.

- 50. Carapaça com quilhas bem aparentes: 0, ausente; 1, presente.**

As quilhas bem aparentes são encontradas nos chelídeos *Platemys*, *Chelus*, *Hydromedusa* e *Rhinemys*. A condição do estado (0), aparente em *P. sinuatus* e nos podocnemidídeos, é a ausência dessas quilhas, sendo essa a condição também para *Acanthochelys*, *Mesoclemmys* e *Phrynops*.

- 51. Processo lateral do pterigóide aberto: 0, ausente; 1, presente (Fig. 60).**

Platemys apresenta um processo aberto. Porém, esse estado é encontrado em *M. hogei* e *R. rufipes*. Para todos os outros chelídeos esse processo possui forma fechada, estando condicionados a condição do estado (0) para esse caráter.

- 52. Quantidade de fossas auditivas internas: 0, três; 1, duas (Fig. 61).**

A presença de três fossas auditivas é observada nos táxons *P. sinuatus* e os Podocnemididae, exceto *P. dumerilianus*. A condição do caráter no estado (1) é encontrada nas espécies de chelídeos, exceto em *Hydromedusa tectifera* e *Acanthochelys*.

- 53. Crista do opistótico em relação ao eixo rostro-caudal do crânio: 0, paralela; 1, perpendicular (Fig. 62).**

P. sinuatus e *P. sextuberculata* apresentam a forma paralela desse caráter. Os outros podocnemidídeos possuem a forma perpendicular, codificada como o estado (1). Entretanto, o estado (0) ocorre em *Phrynops*.

54. Região posterior da maxila aberta: 0, ausente; 1, presente (Fig. 63).

Esse caráter está presente em *Mesoclemmys*, *Phrynops* e *Hydromedusa*, exceto em *P. williamsi*.

4.5.3. Análise de parcimônia dos dados osteológicos

A análise de parcimônia realizada com a matriz de caracteres osteológicos apresentada no Apêndice V, resultou em um total de doze árvores igualmente parcimoniosas com 128 passos. Os índices de consistência e de retenção são de 0.55 e 0.74, respectivamente. A árvore de consenso estrito resultante encontra-se ilustrada na Figura 5, com os valores de *bootstraps* indicados abaixo de cada um dos ramos obtidos.

Figura 5. Filogenia de Chelidae, incluindo as espécies reconhecidas para o gênero *Phrynops* e as populações do complexo *Phrynops geoffroanus* analisadas neste estudo. Árvore de consenso estrito derivada das doze árvores mais parcimoniosas obtidas com a análise da matriz de caracteres morfológicos. Os números acima dos ramos correspondem à numeração dos ramos empregada nos resultados. Os números abaixo dos ramos correspondem aos valores de *bootstraps* obtidos para cada clado.

Os grupos externos ficaram relativamente bem resolvidos com a análise de parcimônia dos caracteres morfológicos, apresentando apenas duas tricotomias nos clados 7 e 13, representados, respectivamente, pelos gêneros *Acanthochelys* e *Mesoclemmys*.

O clado 2 é sustentado por 1 sinapomorfia a partir do caráter 18.1 em que as espécies de Podocnemididae apresentam o primeiro escudo vertebral mais estreito em relação ao segundo escudo vertebral. Esse clado é suportado por um valor pouco expressivo de *bootstrap*. Já o clado 3 apresenta como sinapomorfia o caráter 19.1 em que somente *P. sextuberculata* e *P. lewyana* possuem uma fossa na conexão sagital entre os pré-frontais. Apesar disso, o valor de *bootstrap* encontrado para o clado 3 é baixíssimo (5). *Erymnochelys madagascariensis* e *Peltocephalus dumerilianus* apresentam 2 sinapomorfias que permitem a formação do clado 4, sendo sustentadas pelos caracteres 5.1, em que há uma expansão do jugal que conecta-se lateralmente ao quadrado, e 21.1, onde não apresentam uma abertura lateral entre a maxila e o quadrado. O clado 4 é suportado por um valor de *bootstrap* relativamente bom (71), a partir dos dados ósseos.

Todos os terminais pertencentes à família Chelidae formam um clado bem sustentado por um valor de *bootstrap* de 99 (clado 5) e apresentam 12 sinapomorfias para o suporte desse clado, são elas: 1.1, presença do vômer, 3.1, presença do nasal, exceto em *Chelus fimbriatus*, 4.1, ausência do quadrado-jugal, 6.1, topografia da carapaça muito convexa, 9.1, presença do processo anterior do frontal, 10.1, ausência do pré-frontal estendido ao longo da região dorsal até a abertura das narinas, exceto em *C. fimbriatus*, 16.1, presença da conexão entre o parietal e o esquamosal, 26.2, ausência de ossos neurais, 31.1, fossa pré-articular longa, 32.1, margem interna da mandíbula mais baixa que a margem externa, 34.1, presença de mandíbula dividida e 37.1, presença de escudo nugal. Neste clado, *Platemys platycephala* surge como a espécie mais basal da família, grupo-irmão dos demais quelídeos que formam um clado sem sustentação expressiva de *bootstrap* (clado 6), porém esse clado apresenta 3 sinapomorfias que o sustentam, como: 12.2, forma moderadamente côncava do parietal, 36.1, presença de crista do esquamosal e 40.1, presença de crista supraoccipital que não ultrapassa a crista do esquamosal, exceto em *H. tectifera* e *C. fimbriatus*.

O gênero *Acanthochelys* forma um clado sustentado por um valor de *bootstrap* relativamente alto (71) (clado 7), a partir de 2 sinapomorfias, sendo elas: 41.0, presença de uma maxila robusta e claramente exposta em vista dorsal e 46.1, presença de carapaça oval. Entretanto, as relações filogenéticas entre suas três espécies não foram esclarecidas com o conjunto de dados morfológicos disponíveis.

O clado 8, formado por *Rhinemys*, *Hydromedusa* e *Chelus* + *Mesoclemmys* e *Phrynops*, apresenta 2 sinapomorfias seguintes: 45.1, presença da crista do esquamosal posicionadas acima do quadrado com formato afilado e 52.1, presença de duas fossas auditivas.

Rhinemys, *Chelus* e *Hydromedusa* formam um clado (9) sustentado por 5 sinapomorfias, sendo elas: 6.2, topografia da carapaça acuminada, 11.1/2, achatamento extremo (1) e moderado (2) do crânio, 26.1, presença de sete ossos neurais, 44.1, crista do opistótico pouco proeminente e 50.1, presença de carapaça com quilhas bem aparentes. Apesar das sinapomorfias, o clado 9 apresenta-se sem suporte de *bootstrap* expressivo. O clado 10 é composto pelo grupo-irmão *Hydromedusa tectifera* e *Chelus fimbriatus*, que não apresentou suporte alto de *bootstrap*, porém é suportado pelas 6 sinapomorfias seguintes: 6.4, topografia da carapaça piramidada, 14.0, ausência do contato entre vômer e palatino, 25.0, posição horizontal da crista posterior do esquamosal em vista dorsal, 40.0, ausência de crista supraoccipital que não ultrapassa a crista do esquamosal, 42.1, basioccipital estreito e alongado, 43.1, processo lateral do pterigóide pouco proeminente. O clado 9 é grupo-irmão de um segundo clado formado pelos gêneros *Mesoclemmys* e *Phrynops* (clado 11). Este último clado não apresentou *bootstrap* alto.

O clado 11, que inclui os gêneros *Phrynops* e *Mesoclemmys* é sustentado por 2 sinapomorfias, sendo elas: 6.0, topografia da carapaça convexa e 54.1, região posterior da maxila aberta. Apesar disso, esse clado não apresentou valor de *bootstrap* expressivo.

O clado 12 é formado pelas espécies de *Mesoclemmys* e *Phrynops*, exceto *M. hogei*. O valor de *bootstrap* não é expressivo. Esse clado é composto por 2 sinapomorfias, como: 41.0, presença de uma maxila robusta e claramente exposta em vista dorsal e 49.1, abertura da 2^a. vértebra da coluna em forma triangular. O clado 13 composto pelas espécies de *Mesoclemmys* apresentou 1 sinapomorfia para suportar o clado, sendo ela: 27.1, convexidade da região interna do dentário. Esse clado apresenta-se tricotômico. Para os *Mesoclemmys* cabeçudos (*M. vanderhaegei*, *M. tuberculata* e *M. heliostemma*) considerados nesse estudo, as sinapomorfias que sustentam o clado (14) são: 12.3, forma das laterais do parietal extremamente côncavas e 29.1, contato entre os ossos opistótico e esquamosal em vista posterior com forma curvilínea. Já o clado 15, composto por *M. tuberculata* + *M. heliostemma* apresenta 1 sinapomorfia que o sustenta, sendo ela: 39.1 conexão extremamente fina entre esquamosal e parietal. Para esse clado o valor de *bootstrap* é bastante expressivo (85).

O gênero *Phrynops* apresenta-se monofilético (clado 16), sendo composto por todas

as espécies incluídas nessa análise, e sustentado pelas 3 sinapomorfias que seguem: 26.0, presença de seis ossos neurais, 28.1, região mediana do esquamosal alta em vista dorsal e 53.1, crista do opistótico perpendicular em relação ao eixo rostro-caudal do crânio. Já o clado 17, composto por *P. hylarii* e *P. geoffroanus*, apresenta a sinapomorfia 33.1, protuberâncias posteriores nos escudos vertebrais. O clado 18 também apresenta apenas 1 sinapomorfia, como: 7.1, presença de extensão lateral do jugal. Esse clado é composto pela população de *P. geoffroanus* da bacia do rio Paraná, que se separa das demais populações e apresenta 2 autapomorfias, sendo elas: 8.3, fixação anterior da ponte na primeira costela com formato aberto e 20.1, protuberância na região anterior do parietal. Já o clado 19, composto pelo restante das populações de *P. geoffroanus* apresenta como única sinapomorfia o caráter 35.1, prolongamento nas laterais anteriores do osso parietal em vista dorsal.

4.6. Análise de máxima verossimilhança dos dados moleculares

As sequências serviram para gerar dois conjuntos de dados moleculares distintos, com o intuito de testar as relações entre as populações do complexo *Phrynops geoffroanus* que se distinguem morfológicamente. O primeiro conjunto inclui todos os exemplares de *Phrynops* amostrados nas campanhas de coleta e solicitados a outras instituições. Esta matriz foi implementada com o intuito de testar as diferenças moleculares entre as diversas populações pertencentes às espécies do gênero *Phrynops*. A partir desta primeira análise, a matriz foi reduzida para produzir um segundo conjunto de dados moleculares, onde só foram consideradas populações que se distinguiram e formaram grupos com um suporte de *bootstrap* relativamente expressivo. Em seguida, outro conjunto de dados moleculares foi gerado, sendo esse compatível com a amostragem morfológica e capaz de ser concatenado com esta.

A matriz molecular derivada do primeiro conjunto de dados foi submetida a uma análise de Máxima Verossimilhança usando o programa RAxML (Stamatakis, 2005). A primeira árvore foi gerada com um total de 78 táxons terminais, considerando apenas *Phrynops* e incluindo todos os espécimes das populações de *Phrynops geoffroanus* (Fig. 6).

A análise foi enraizada nas populações pertencentes à espécie *Phrynops williamsi*. Os indivíduos de *P. williamsi* provenientes da bacia do rio do Peixe (clado 1 e 2) representam um clado com valor de *bootstrap* bastante consistente (99).

Figura 6: Árvore de Máxima Verossimilhança gerada a partir dos dados moleculares do gênero *Phrynops*, incluindo todas as populações de *Phrynops geoffroanus* amostradas. Número dos clados à esquerda e valores de *bootstrap* à direita.

Entretanto, os espécimes desta espécie provenientes da bacia do rio Iguaçu não se agruparam com os provenientes do rio do Peixe, sugerindo que a espécie represente um táxon polifilético, com uma espécie críptica distinta presente na bacia do rio Iguaçu (clado 16). Esses dois rios não se conectam, pois o rio Iguaçu faz parte da bacia do rio Paraná, enquanto que o rio do Peixe pertence à bacia do rio Uruguai. O clado 3 agrupa *P. geoffroanus* do Atlântico Sudeste como irmã do restante das populações de *P. geoffroanus*. A população de *P. geoffroanus* da bacia do Atlântico Sudeste (clado 4), especificamente pertencente à bacia do rio Doce, se distingue claramente das demais populações pertencentes a esta espécie, apresentando um valor de *bootstrap* máximo (100) entre seus indivíduos e um ramo longo, o que demonstra uma quantidade de mutações que permitiram essa clara distinção das demais populações de *geoffroanus*. As demais populações aparecem divididas em dois grandes clados bem suportados (6, cinza claro e, 19, cinza escuro). Dentro desses dois clados as relações entre suas populações são pouco consistentes, devido a pouca variação entre suas sequências moleculares, o que impossibilita qualquer conclusão robusta acerca do grau de parentesco entre elas. Somente a população da bacia amazônica apresenta, além de um valor máximo entre indivíduos, valor de *bootstrap* alto que a relaciona fortemente com as outras populações do clado 6. Apesar do pouco suporte das relações para a maioria das populações, as relações entre os indivíduos de cada população apresentam alguns valores de *bootstraps* bem suportados. Nesse contexto, os clados incluídos no clado 6 representam bacias de rios menores, sendo elas: bacia do Alto Tapajós (clado 9), com valor de *bootstrap* de 100; bacia do rio Tietê (clado 12), com valor de *bootstrap* de 81; *P. hilarii* (clado 14) com valor de *bootstrap* de 100 entre seus indivíduos, com um longo ramo representado pela alta taxa de mutações que distinguiram esse clado do restante das populações; bacia do rio Tocantins (clado 15), com *bootstrap* de 65; bacia do rio Paranapanema (clado 17), com valor de *bootstrap* de 73; bacia do rio Parnaíba (clado 18) com valor de *bootstrap* de 67. Já no clado 19, as populações pertencem a bacia do rio São Francisco, com variadas politomias e sem valor de *bootstrap* relevante e a bacia do rio Jaguaribe (clado 30), que apresenta valor de *bootstrap* de 67. Esse último clado (30) possui espécimes oriundos de Quixadá (CE) e Fortaleza (CE), entretanto há indivíduos de Fortaleza que não se agruparam nesse clado.

O segundo conjunto de dados moleculares é representado por espécies de *Phrynops*, além de um representante de cada uma das populações de *Phrynops geoffroanus* que se distinguiram na primeira árvore (Fig. 6), pelas espécies de Chelidae e representantes de

Podocnemididae e Pelomedusidae (Fig. 7). A matriz molecular derivada do segundo conjunto de dados foi submetida a uma análise de Máxima Verossimilhança usando o programa RAxML (Stamatakis, 2005). Esta matriz conta com 30 táxons terminais e resultou em uma topologia com escore de $-\ln L = -21091.689267$.

Pelusios sinuatus foi a espécie que enraizou a árvore. *Peltocephalus dumerilianus* apresentou-se como grupo-irmão dos outros podocnemidídeos (clado 2), com valor de *bootstrap* máximo. O clado 3 que posiciona *E. madagascariensis* como espécie-irmã de *Podocnemis*, apresenta valor não expressivo para suportar essa relação. Já o gênero *Podocnemis* se manteve como um grupo-irmão fortemente suportado (100) (clado 4).

Chelidae apresenta *Hydromedusa tectifera* como espécie menos derivada dentro desse clado (5) e como irmã de todos os outros táxons dessa família, sendo suportado pelo valor máximo de *bootstrap*. O clado 6 agrupa *Phrynops* com irmão do restante dos táxons de Chelidae, e apresenta nesse agrupamento um valor altíssimo de *bootstrap* (98). O clado 7 é composto pelas espécies do gênero *Phrynops*, incluindo as populações distintas de *P. geoffroanus*, discutidas acima. Esse clado apresenta-se como monofilético, devido a inclusão de todos os táxons de *Phrynops*, além de manter *P. williamsi* fortemente suportado como grupo-irmão de todas as outras espécies incluídas em *Phrynops*. Apesar disso, demonstra comprimentos de ramos muito curtos. Além disso, os agrupamentos dentro desse clado possuem valores não expressivos de *bootstrap* para a relação entre as suas populações. Ademais, *P. hilarii* se mantém agrupada dentro do clado (7) onde estão relacionadas as populações de *P. geoffroanus*.

Como grupo-irmão de *Phrynops* estão todos os outros gêneros de Chelidae, exceto *H. tectifera*, que enraizou a árvore. O clado 8 destaca a separação de *M. hogei* do gênero *Mesoclemmys*, mantendo o mesmo como parafilético e *M. hogei* como grupo-irmão de todos os outros táxons incluídos no clado 9, porém com baixo suporte (66). *Chelus fimbriatus* é irmã de *Platemys platycephala* + *Acanthochelys* (clado 10), com valor estatístico razoável (72). A relação de *Platemys* com *Acanthochelys* apresenta valor alto de *bootstrap* (80) que suporta o clado 11. O gênero *Acanthochelys* apresenta *A. radiolata* como irmã de *A. macrocephala* e *A. spixii*, sendo esse clado (12) suportado por um altíssimo valor de *bootstrap* (99). Já o clado 13, agrupa *A. macrocephala* como irmã de *A. spixii*, com *bootstrap* de 100. *Rhinemys rufipes* é fortemente relacionada como irmã de *Mesoclemmys* (clado 14), apresentando valor máximo de *bootstrap*. O clado 15 é representado pelos *Mesoclemmys*, exceto *M. hogei*, e, também, apresenta valor altíssimo de *bootstrap* (97).

Figura 7: Árvore de Máxima Verossimilhança gerada a partir dos dados moleculares de Chelidae com os clados enumerados e seus respectivos valores de *bootstraps*. Para *Phrynops* (clado 7): URU – Rio Uruguai, RD – Rio Doce, SF – Rio São Francisco, NOr – Nordeste Oriental (Rio Jaguaribe), MA – Rio Madeira, TP – Alto Tapajós, PR – Rio Paraná, PN – Rio Parnaíba, TI – Rio Tietê, PP – Rio Paranapanema e TO – Rio Tocantins.

Já os *Mesoclemmys* cabeçudos, reconhecidos nos estudos de McCord et al. (2001) e nas análises ósseas, se separam na análise molecular, com altos valores de *bootstraps*. O clado 16 inclui *M. perplexa* + *M. tuberculata* e esse grupo-irmão é suportado pelo valor máximo de *bootstrap*. *M. vanderhagei* apresenta-se como espécie-irmã de *M. gibba* + *M. heliostemma* (clado 17), porém o suporte é baixo, sendo sua posição indefinida para esses dados. Já o clado 18, representado por *M. gibba* + *M. heliostemma*, apresenta valor de *bootstrap* de 100.

4.7. Análise de parcimônia dos dados concatenados

A análise de parcimônia da matriz concatenada dos dados morfológicos e moleculares resultou em um total de 42 árvores de igual parcimônia com 3255 passos, cujo consenso estrito está representado na Figura 8. Os números dos cladogramas listados abaixo correspondem aos ilustrados nesta mesma figura. Os valores de *bootstraps* estão indicados abaixo de cada um dos ramos obtidos. A lista de sinapomorfias com a série de transformações dos caracteres morfológicos e moleculares, de cada clado, encontra-se no Apêndice VI.

O clado 2, formado pela família Podocnemididae, é sustentado por 1 sinapomorfia morfológica (caráter 18.1) e 42 sinapomorfias moleculares, porém é pouco suportado pelo valor de *bootstrap*. O clado 3, que agrupa *P. dumerilianus* e os *Podocnemis*, apresenta 34 sinapomorfias moleculares que sustentam esse clado e nenhuma sinapomorfia morfológica. Ademais, o valor de *bootstrap* é considerado irrelevante para apoiar essa topologia. Já o clado 4, apresenta-se monofilético com valor de *bootstrap* máximo para esse grupo, sendo suportado por 2 caracteres morfológicos (19.1 e 24.1) e 131 sinapomorfias moleculares.

Chelidae, representada pelo clado 5, é sustentada por 9 sinapomorfias morfológicas (caracteres 1.1, 4.1, 9.1, 16.1, 31.1, 32.1, 34.1, 36.1, 37.1) e 87 sinapomorfias moleculares. Além disso, apresenta *Hydromedusa tectifera* como espécie mais basal dessa família, com valor de *bootstrap* para essa topologia de 100.

O clado 6, onde *C. fimbriatus* aparece como irmão de todos os outros táxons de Chelidae, encontra um suporte de *bootstrap* de 99 suportando essa topologia. Esse clado é sustentado por 1 sinapomorfia morfológica (caráter 52.1) e 33 sinapomorfias moleculares.

Figura 8. Árvore de consenso estrito com conjunto de dados morfológicos e moleculares concatenados. Número dos clados acima e valores de *bootstraps* abaixo dos ramos.

Phrynops como irmão do restante dos chelídeos é representado pelo clado 7 e sustentado a partir de 4 sinapomorfias morfológicas (caracteres 14.1, 25.1, 40.1, 43.0) e 21 sinapomorfias moleculares, entretanto, esse clado não possui valor estatístico expressivo (58). O clado 8 agrupa todos os táxons de *Phrynops* e apresenta *P. williamsi* como espécie irmã de todos os táxons desse clado, sendo suportado por um valor altíssimo de *bootstrap* (98). O que suporta esse clado são 3 sinapomorfias morfológicas (caracteres 28.1, 41.0, 49.1) e 26 sinapomorfias moleculares. *P. hilarii* apresenta-se agrupada dentro do complexo *P. geoffroanus*, representados no clado 9, a partir de 2 caracteres morfológicos (33.1 e 54.1) e 3 sinapomorfias moleculares, porém com valor estatístico irrelevante para essa relação, sendo apresentada como uma politomia. Vale ressaltar que a população de *P. geoffroanus* NOc está representada apenas pelos caracteres morfológicos.

Mesoclemmys hoguei se rearranja como espécie-irmã do clado que inclui *Platemys*,

Acanthochelys, *Rhinemys* e *Mesoclemmys* (clado 10), entretanto, apesar de ser sustentada por 31 sinapomorfias moleculares, não apresenta sinapomorfias morfológicas e o valor de *bootstrap* é inexpressivo para essa relação.

O clado 11 apresenta-se sustentado por 15 sinapomorfias moleculares, nenhuma morfológica e valor baixo de *bootstrap* (37), o que não sustenta essa topologia. Já o clado 12 apresenta-se como monofilético, sendo sustentado por 2 caracteres morfológicos (caracteres 45.0 e 52.0) e 28 sinapomorfias moleculares, agrupando *P. platycephala* como irmã de *Acanthochelys*, porém não possui valor de *bootstrap* expressivo. Esse último gênero, por sua vez, representado pelo clado 13, possui valor estatístico altíssimo (99) que agrupam suas espécies e é sustentado por 2 sinapomorfias morfológicas (caracteres 41.0 e 46.1) e 27 sinapomorfias moleculares. Dentro desse gênero, *A. macrocephala* e *A. spixii* se posicionam como mais próximas (clado 14), sendo esse grupo-irmão sustentado por 40 sinapomorfias moleculares e valor estatístico de suporte de 100.

O clado 15 apresenta *Rhinemys* como grupo-irmão de *Mesoclemmys*, esse clado possui valor de suporte de 95 e é sustentado por 18 sinapomorfias moleculares. Já o clado 16 apresenta um conjunto de 4 sinapomorfias morfológicas (caracteres 27.1, 41.0, 49.1, 54.1) e 8 sinapomorfias moleculares. O clado 17 apresenta 46 sinapomorfias moleculares que relacionam *M. tuberculata* como espécie mais próxima de *M. perplexa*, com valores de *bootstraps* altíssimos (99). O clado 18 possui *M. vaderhaegei* como espécie-irmã de *M. gibba* + *M. heliostemma*, suportado por 10 sinapomorfias moleculares, porém com baixíssimo suporte de estatístico (10). Por fim, o clado 19 inclui *M. gibba* como grupo-irmão de *M. heliostemma* e 43 sinapomorfias moleculares e nenhuma morfológica. Entretanto, apresentam valor de *bootstrap* altíssimo (99).

V. DISCUSSÃO

O monofiletismo de Podocnemididae é sustentado pelo conjunto de dados morfológicos e moleculares, e é fortemente corroborado pela grande maioria dos estudos filogenéticos que consideraram essa família em suas análises. Já *Erymnochelys* é apresentada aqui como grupo-irmão de *Peltocephalus* + *P. sextuberculata* e *P. lewyana*, porém, Guillon *et al.* (2012) encontrou *P. dumerilianus* como grupo-irmão de *E. madagascariensis* + *Podocnemis*, isso pode ser explicado pela diferença de genes utilizados entre os estudos. *Podocnemis lewyana* + *Podocnemis sextuberculata* manteve

seu monofiletismo com alto suporte estatístico para os dois conjuntos de dados e para os dados concatenados. Essa posição corrobora com o estudo de Guillon *et al.*, 2012.

A filogenia de Chelidae tem sido bastante estudada ao longo dos anos, através de um aporte de ferramentas diferentes de análises que testam o seu monofiletismo, como: molecular (Seddon *et al.*, 1997; Shaffer *et al.*, 1997; Georges *et al.*, 1998; Guillon *et al.*, 2012), cariotípico (Bull & Legler, 1980), sorológico (Burbidge *et al.*, 1974; Frair, 1980) e eletroforético (Georges & Adams, 1992). O monofiletismo de Chelidae foi apontado a princípio por Williams (1950), que considerou a fórmula das vértebras cervicais como sendo uma característica derivada única da família. Posteriormente, Gaffney (1977) sugeriu, através de uma análise cladística clássica, que a ausência do quadrado-jugal representaria uma sinapomorfia mais robusta para Chelidae. Além desses, outros estudos utilizaram a morfologia para demonstrar aspectos do monofiletismo da família (McDowell, 1983; Pritchard, 1984; Gaffney & Meylan, 1988; Shaffer *et al.*, 1997; McCord *et al.*, 2001 e Bona & De La Fuente, 2005). No presente trabalho, o monofiletismo de Chelidae é sustentado por um conjunto de sinapomorfias morfológicas e moleculares, e por um índice de *bootstrap* expressivo.

No presente estudo, 12 sinapomorfias morfológicas determinam *Platemys* como a espécie mais basal de Chelidae, com um valor de *bootstrap* bastante expressivo. Já nos dados moleculares, *Hydromedusa* se posiciona como a espécie mais basal dessa família, também com alto valor estatístico. Na análise concatenada, tal posição é também ocupada por *Hydromedusa* e essa topologia apresenta valor máximo de *bootstrap*. *Platemys* como táxon mais basal foi proposto por hipóteses prévias com dados morfológicos de Gaffney *et al.* (1977), Gaffney e Meylan (1988) e Bona e De La Fuente (2005). Não obstante, a posição de *Hydromedusa* como grupo menos derivado em Chelidae foi encontrada a partir dos estudos moleculares de Seddon *et al.* (1997) e Guillon *et al.* (2012). Nesse contexto, a análise dos dados concatenados com valor de suporte máximo demonstra-se confiável para uma inferência acerca da posição mais basal dessa família.

Nas análises morfológicas, *Phrynops* é grupo-irmão de *Mesoclemmys*, porém com baixo suporte estatístico. Em contrapartida, os dados moleculares apontam *Phrynops* como grupo-irmão do restante dos chelídeos, exceto *Hydromedusa*. A hipótese da árvore concatenada determina *Phrynops* como grupo-irmão do restante de chelídeos, exceto *Hydromedusa* e *Chelus*, que posicionam-se na base da linhagem da família. A relação entre *Phrynops*, *Platemys*, *Acanthochelys* e *Mesoclemmys* foi encontrada por Guillon *et al.* (2012), porém esse estudo não incluiu o gênero *Rhinemys*. Esse último gênero foi

considerado no presente estudo e, nas análises morfológicas, se mantem como grupo-irmão de *Chelus* e *Hydromedusa*, porém com baixo suporte de *bootstrap*. Nas hipóteses moleculares e concatenadas, *Rhinemys* se mantem como grupo-irmão de *Mesoclemmys* com suporte estatístico bastante expressivo. Devido ao alto suporte dessa última hipótese, é possível inferir que *Rhinemys* possui maior relação com *Mesoclemmys* do que com os outros grupos de Chelidae. Esse resultado corrobora a hipótese proposta por Bour e Zaher (2005).

Mesoclemmys hogei é apontada como espécie separada dos outros *Mesoclemmys* nesse estudo, corroborando os estudos de McCord *et al.* (2001) e Guillon *et al.* (2012). McCord *et al.* (2001) criaram o gênero monoespecífico *Ranacephala*, onde alocaram *M. hogei*. A posição de *M. hogei* dentro de Chelidae não é corroborada por esses estudos. No presente estudo, a posição da espécie é distinta entre as diversas topologias obtidas e o valor de *bootstrap* é pouco relevante. Portanto, a partir desses dados, ainda não é possível determinar com clareza a relação de *M. hogei* com os demais quelídeos.

O clado *Platemys* + *Acanthochelys* é proposto pelas hipóteses moleculares e concatenadas, com alto suporte estatístico corroborando os resultados de bioquímica, cariotipagem e morfologia de Derr *et al.* (1987) e, cromossômico e morfológico de Huebinger *et al.* (2013). Além disso, no presente estudo, o gênero *Acanthochelys* é fortemente sustentado por um valor altíssimo de *bootstrap*, e *A. macrocephala* surge como espécie-irmã de *A. spixii*, corroborando assim os estudos de Guillon *et al.* (2012) e Huebinger *et al.* (2013).

No presente estudo, o gênero *Mesoclemmys* representa um clado parafilético nos três conjuntos de dados, morfológicos, moleculares e concatenados, com *M. Hogei* se posicionando fora do clado formado pelas demais espécies do gênero, o que é corroborado pelo estudo de McCord *et al.* (2001) e Guillon *et al.* (2012). Já as demais espécies desse gênero formam um clado com valor de *bootstrap* inexpressivo. Vargas-Ramírez *et al.* (2012), usando dados moleculares, reconheceram *M. gibba* como espécie-irmã de *M. dahli* e *M. zuliae*, se contrapondo ao estudo de McCord *et al.* (2001) que mantem somente *M. gibba* dentro desse gênero.

M. vanderhaegei + *M. tuberculata* + *M. heliostemma* são agrupadas no presente estudo a partir de caracteres morfológicos cranianos. Entretanto, os dados moleculares e concatenados não sustentam esse clado. *Mesoclemmys vanderhaegei* aparece como grupo-irmão de *M. gibba* + *M. heliostemma* e, *M. tuberculata* como grupo-irmão de *M. perplexa*. Todas as hipóteses consideradas apresentam um alto valor de suporte estatístico.

No presente estudo, *Phrynops williamsi* representa a espécie mais basal dentro do gênero nas hipóteses morfológicas, moleculares e concatenadas, todas com alto suporte estatístico. Essa espécie é a mais distinta entre os *Phrynops* devido a ausência de contato entre *foramen magnum* e exoccipital, além de apresentar uma maior largura do parietal (Gaffney, 1977). O mesmo resultado foi encontrado por Guillon *et al.* (2012) através dos dados moleculares. Entretanto, no presente estudo, esse grupo apresenta-se polifilético nas hipóteses moleculares, pois o espécime oriundo da bacia do rio Iguaçu, considerado apenas na análise molecular, não se posiciona agrupado no clado dos *P. williamsi* provenientes do rio do Peixe. Esse resultado pode indicar uma nova entidade específica, pois estes rios fazem parte de bacias distintas que não se conectam. Nesse contexto, outros estudos são necessários para uma melhor compreensão do *status* taxonômico dessas populações e posterior elucidação de sua história evolutiva.

A população de *P. geoffroanus* do Atlântico Sudeste (rio Doce), considerada apenas nos dados moleculares, se posiciona como grupo-irmão do complexo *geoffroanus*, estando fortemente sustentada pelos valores de *bootstraps* e apresentando ramos longos. Esse resultado demonstra claramente um grupo populacional que possui sinapomorfias moleculares consistentes e que necessitam de estudos com uma amostragem mais abrangentes para esclarecer o seu *status* taxonômico.

Tanto na árvore molecular quanto no resultado da análise concatenada, *P. hylarii* se enraiza nas populações do complexo *geoffroanus*. Este resultado concatenado não corrobora com o estudo de Gaffney (1977) e Guillon *et al.* (2012) que apresentam *P. hylarii* como espécie-irmã de *P. geoffroanus*. Entretanto, vale ressaltar que esses estudos não consideraram populações de *P. geoffroanus* das distintas bacias hidrográficas brasileiras e essa posição para essa espécie, claramente distinta entre as populações de *P. geoffroanus* devida às altas taxas de mutações, é pouco suportada e, portanto, não expressa uma clara posição de *P. hylarii* dentro do gênero *Phrynops*.

A maioria das populações do complexo *P. geoffroanus* não apresenta sinapomorfias morfológicas e moleculares que sustentam qualquer relação entre elas. Entretanto, é notável a relação mais próxima entre os indivíduos de cada bacia nas hipóteses moleculares. Além disso, a população de *P. geoffroanus* PR (bacia do rio Paraná) representa o único grupo que se separa das demais populações a partir de dois caracteres osteológicos qualitativos, bem como nas análises morfométricas que demonstram que estas possuem medidas de casco proporcionalmente maiores que as das demais populações analisadas. Por outro lado, os dados moleculares não corroboram este

resultado, apesar de não rejeitá-lo, já que as populações estão bem caracterizadas mas suas relações não aparecem bem sustentadas. De fato, a topologia encontrada na análise molecular populacional (Fig. 6) agrupa todos os indivíduos dessa bacia em um clado com valores de *bootstraps* acima de 70%, indicando uma separação entre tributários do rio Paraná (rio Tietê e rio Paranapanema). Esses resultados são inéditos para *P. geoffroanus* pois, até o presente estudo, nenhum trabalho considerou as várias populações desse complexo em suas análises. Os dados morfológicos e morfométricos sustentam o reconhecimento de uma espécie distinta de *P. geoffroanus*, descrita sucintamente a seguir.

5.1. Reconhecimento de uma nova espécie críptica do complexo *geoffroanus*

Phrynops sp. nov.

Material tipo: *Phrynops* sp. nov., Holótipo, MZUSP 4523, Ribeirão Piracicamirim, Piracicaba, São Paulo, Brasil, 290,0mm.

Diagnose: *Phrynops* sp. nov. se distingue das demais espécies do gênero *Phrynops* pela seguinte combinação de características: (1) listra preta contínua margeando a região posterior da mandíbula e seguindo até o pescoço em vista ventral, (2) protuberância na região anterior do parietal, (3) ausência de expansão das laterais anteriores do parietal, (4) os maiores valores entre as populações de *Phrynops geoffroanus* das seguintes medidas: comprimento máximo da carapaça, largura da carapaça, comprimento máximo do plastrão, largura do lobo anterior e posterior do plastrão.

Distribuição: bacia do rio Paraná.

VI. CONCLUSÃO

Com base nas análises feitas nesse projeto, as conclusões são as que seguem: (1) a partir dos caracteres osteológicos e moleculares, *Phrynops* (*sensu stricto*) representa um grupo claramente monofilético; (2) a análise concatenada posiciona *P. hilarii* dentro do clado formado pelas populações de *P. geoffroanus*, em uma politomia com estas; uma análise mais robusta se faz necessária para esclarecer a posição filogenética de *P. hilarii*; (3) a população de *P. geoffroanus* do Rio Doce demonstrou ser claramente distinta das

demais populações nas hipóteses moleculares, sendo necessário um maior acúmulo de dados para determinar o seu *status* específico em relação às demais populações analisada; (4) o exemplar de *P. williamsi* proveniente do Rio Iguaçu separa-se do clado formado pelo *P. williamsi* do Rio do Peixe, demonstrando uma distinção molecular entre essas populações, sendo necessários maiores estudos acerca das mesmas; (5) os dados morfométricos, morfológicos (coloração), osteológicos e moleculares indicam que a população da bacia do rio Paraná representa uma espécie distinta, ainda não descrita formalmente; (6) o grupo-irmão do gênero *Phrynops* não pôde ser definido com clareza, sendo *Mesoclemmys* no conjunto de dados ósseos, enquanto que os dados moleculares posicionam o gênero *Phrynops* como grupo irmão de um clado formado por *Acanthochelys*, *Platemys*, *Rhinemys* e *Mesoclemmys*; (7) *Mesoclemmys hogei* não pertence ao clado formado pelas demais espécies do gênero, em nenhuma das análises desempenhadas aqui, resultando no parafiletismo de *Mesoclemmys* como definido atualmente; (8) *P. tuberosus* não se distingue de *P. geoffroanus* no conjunto de dados osteológicos e morfométricos, porém é necessário um maior aporte de indivíduos para uma melhor definição sobre o *status* taxonômico dessa espécie.

VII. RESUMO

O gênero *Phrynops* abrange quatro espécies válidas, incluindo o complexo da espécies *Phrynops geoffroanus*, e apresenta uma filogenia historicamente mal compreendida. Esse projeto objetivou estudar este gênero, com ênfase especial nas populações de *P. geoffroanus*, através de análises morfométricas, morfológicas, osteológicas e moleculares, a fim de entender sua taxonomia e definir suas relações filogenéticas. Para tanto, foram coletados e emprestados espécimes das populações de *P. geoffroanus* de dez bacias hidrográficas brasileiras, além de *P. tuberosus*, *P. williamsi* e *P. hylarii* para compôr a análise. A partir disso, foi feita uma análise morfométrica linear dos espécimes das populações de *P. geoffroanus*, bem como uma comparação do padrão de coloração desses indivíduos com o intuito de definir as populações taxonomicamente distintas dentro da área de distribuição da espécie. Para as análises filogenéticas, foram preparados esqueletos completos e sequenciados os genes 12S, cytb, ND4, R35 e Rag 2 das espécies de *Phrynops* e do seu grupo externo, considerando todos os gêneros e quase todas as espécies de Chelidae, bem como representantes de Podocnemididae e Pelomedusidae. Foram conduzidos três conjuntos distintos de análises filogenéticas com os dados moleculares e morfológicos obtidos durante este estudo: 1) uma análise de

parcimônia da matriz morfológica; 2) uma análise de máxima verossimilhança das sequências moleculares; 3) uma análise de parcimônia dos dados morfológicos e moleculares concatenados. Como resultados, os dados morfométricos e osteológicos mostram que a população de *P. geoffroanus* da bacia do rio Paraná representa uma espécie nova, distinta das demais populações pertencentes ao complexo *geoffroanus*. Além disso, a população de *P. geoffroanus* do Rio Doce é claramente distinta das demais populações nas hipóteses moleculares. O exemplar de *P. williamsi* do Rio Iguaçu se distingue molecularmente do clado formado pelos demais exemplares de *P. williamsi* do Rio do Peixe. Os dados morfológicos e moleculares concatenados mostram que o gênero *Phrynops* representa um grupo monofilético. As populações de *P. geoffroanus* apresentaram evidências de agrupamento por bacias. Nas análises moleculares e concatenadas, *P. hylarii* se posiciona dentro do clado formado pelas populações de *P. geoffroanus*. O conjunto de dados osteológicos posiciona *Mesoclemmys* como grupo-irmão de *Phrynops*, porém, no conjunto de dados moleculares *Phrynops* aparece como grupo-irmão dos demais gêneros, exceto *Hydromedusa* e *Chelus* que encontram-se em uma posição mais basal nessa hipótese. Desta forma, não foi possível definir com clareza o grupo-irmão do gênero *Phrynops* neste estudo. Os caracteres osteológicos e moleculares evidenciaram *Mesoclemmys* como um grupo parafilético, pela não inclusão de *Mesoclemmys hoguei* nesse gênero. Por fim, neste estudo, fica evidente que *P. geoffroanus* e *P. tuberosus* pertencem à calha norte do rio Amazonas e não se distinguem através do conjunto de dados osteológicos e morfométricos empregados aqui. Entretanto, uma amostragem das localidades específicas será necessária para definir objetivamente o status taxonômico de *P. tuberosus*.

VIII. ABSTRACT

The genus *Phrynops* covers four valid species, including the species complex *Phrynops geoffroanus*. The genus has a confuse and poorly resolved taxonomic and phylogenetic history. This project aimed to study the genus *Phrynops*, with particular emphasis on populations of *P. geoffroanus* and *P. tuberosus*, through morphometric, morphological, osteological and molecular analyzes, in order to understand their taxonomy and provide a phylogenetic hypothesis for their interrelationships. Specimens representing populations of *P. geoffroanus* from ten Brazilian river basins, as well as *P. tuberosus*, *P. williamsi* and *P. hylarii*, were collected or loaned from institutions. A linear morphometric analysis and comparison of color patterns were performed in individuals

belonging to the populations of *P. geoffroanus* in order to define taxonomically distinct populations within the range of the species. For the phylogenetic analyzes, complete skeletons were prepared and tissue samples were sequenced for the genes 12S, cytb, ND4, R35 and Rag 2, for most species of *Phrynops* and its outgroup taxa, considering all genera and almost all species of Chelidae, as well as representatives of Podocnemididae and Pelomedusidae. Three distinct sets of phylogenetic analyzes were performed with the molecular and morphological data obtained during this study: 1) a parsimony analysis of the morphological matrix; 2) a maximum likelihood analysis of molecular sequences; 3) a parsimony analysis of the combined morphological and molecular data. As a result, the morphometric and osteological data show that the population of *P. geoffroanus* from the Paraná River basin is a distinct species, and therefore new. The population of *P. geoffroanus* from the Doce River is clearly distinct from other populations in the molecular hypotheses. The specimen of *P. williamsi* from the Iguaçu River separates molecularly from the clade formed by the remaining populations of *P. williamsi* from the Peixe River. The combined morphological and molecular data show that the genus *Phrynops* corresponds to a well supported monophyletic group. The sampled populations of *P. geoffroanus* showed evidence of grouping by distinct river basins. In both molecular and combined analyzes, *P. hylarii* is rooted within the clade formed by the populations of *P. geoffroanus*. The set of skeletal data supports *Mesoclemmys* as the sister group of *Phrynops*, while the molecular data set shows *Phrynops* as the sister group of a clade composed by all the remaining genera, except *Hydromedusa* and *Chelus* that are positioned more basally in the tree. Therefore, the present analysis failed to define without ambiguity the sister-group relationship of the genus *Phrynops*. Both osteological and molecular datasets showed *Mesoclemmys* as a paraphyletic group, with the exclusion of *Mesoclemmys hoguei* from the genus. Finally, it seems evident that *P. tuberosus* and *P. geoffroanus* belong to the north region of the Amazon River and are not distinguishable by the set of osteological and morphometric data used in the present study. However, a larger sampling of specific locations will be required to objectively define the taxonomic status of *P. tuberosus*.

IX. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANA – Agência Nacional de Águas. Disponível em: www.ana.gov.br. Acesso em: 15 de outubro de 2014.

- BONA, P.; DE LA FUENTE, M. S. Phylogenetic and paleobiogeographic implications of *Yaminuechelys maior* (Staesche, 1929) new comb., a large long-necked chelid turtle from the early Paleocene of Patagonia, Argentina. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 25, n. 3, p. 569-582, 2005.
- BOUR, R. Contribution à la connaissance de *Phrynops nasutus* (Schweigger, 1812) et *Phrynops tuberculatus* (Luederwaldt, 1926). Description d'une nouvelle sous-espèce originaire du Paraguay, *Phrynops tuberculatus vanderhaegei* (Testudinata-Pleurodira-Chelidae). Bulletin de la Société Zoologique de France, v. 1, n. 98, p. 175-190, 1973.
- BOUR, R.; ZAHER, H. A new species of *Mesoclemmys*, from the open formations of northeastern Brazil (Chelonii, Chelidae). **Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)**, v. 45, n. 24, p. 295-311, 2005.
- BULL, J. J.; LEGLER, J. M. Karyotypes of the side-necked turtles (Testudines: Pleurodira). **Canad. J. Zool.** v. 58, p. 828-841, 1980.
- BURBIDGE, A. A.; KIRSCH, J. A. W.; MAIN, A. R. Relationships within the Chelidae (Testudines: Pleurodira) of Australia and New Guinea. **Copeia**, p. 392-409, 1974.
- CABRERA, M. R. 1998. **Las tortugas continentales de Sudamerica Austral**. BR. Copias, Córdoba, 108p.
- CERÍACO, L. M. P. **A evolução da Zoologia e dos Museus de História Natural em Portugal**. 2014. 619p. Tese (Doutorado) – Universidade de Évora, Évora, Portugal, 2014.
- CERIACO, L. M. P.; BOUR, R. Schweigger's (1812) chelonian types from the extinct eighteenth century Portuguese "Royal cabinet of natural history of Ajuda": some contributions for their identification and nomenclatural implications. **Zootaxa**, v. 3395, p. 18-32, 2012.
- CERVELLI, M. *et al.* Structural and sequence evolution of U17 small nucleolar RNA (snoRNA) and its phylogenetic congruence in chelonians. **Journal of Molecular Evolution**, v. 57, p. 73-84, 2003.
- DAGET, J. e SALDANHA, L. Histoires naturelles franco-portugaises du XIX^e siècle.— **Publ. Avuls. Inst. Nac. Invest. Pescas**, v. 15, p. 1-252, 1989.
- DE LA FUENTE, M. S.; STERLI, J.; MANIEL, I. **Origin, Evolution and Biogeographic History of South American Turtles**. Springer International Publishing, 2014.

- DUMÉRIL, A. M. C.; BIBRON, G. **Erpétologie générale ou histoire naturelle complète des reptiles**, 2.—Roret, Paris, 1835, 680 p.
- ERNST, C. H.; BARBOUR, R. W. **Turtles of the World**. Washington, DC: Smithsonian Institution Press, 1989.
- FRAIR, W. Serological studies of the red turtle, *Phrynops rufipes*. **Herp. Bull. N.Y. Herp. Soc.**, v. 17, p. 4-9, 1982.
- FRAIR, W. Serological survey of Pleurodiran turtles. **Comp. Biochem. Physiol.** v. 65, p. 505-511, 1980.
- FUJITA, M. K., *et al.* Turtle phylogeny: insights from a novel nuclear intron. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 31, p. 1031-1040, 2004.
- GAFFNEY, E. S. The side-necked turtle family Chelidae: a theory of relationships using shared derived characters. **American Museum novitates**, n. 2620, 1977.
- GAFFNEY, E. S., PARSONS, T. S., WILLIAMS, E. E. An illustrated glossary of turtle skull nomenclature. **American Museum novitates**, n. 2486, 1972.
- GAFFNEY, E. S.; MEYLAN, P. A. A phylogeny of turtles. In: Benton, M.J. (Ed.). The phylogeny and classification of tetrapods. **Oxford: Clarendon**, v. 1 p. 157-219, 1988.
- GEORGES, A. A phylogeny for side-necked turtles (Chelonia: Pleurodira) based on mitochondrial and nuclear gene sequence variation. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 67, n. 2, p. 213-246, 1998.
- GEORGES, A.; ADAMS, M. A phylogeny for Australian chelid turtles based on allozyme electrophoresis. **Australian Journal of Zoology**, v. 40, n. 5, p. 453-476, 1992.
- GOLOBOFF P. A., FARRIS J. S., NIXON K. C. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics**, v. 24, 774-786, 2008.
- GOLOBOFF P. A., FARRIS J. S., NIXON K. C. TNT: Tree analysis using new technologies. Available: <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny>. 2008.
- GRAY, J. E. **Catalogue of Shield Reptiles in the Collection of the British Museum. Part 1. Testudinata (Tortoises)**. Taylor and Francis, London. 1855, 79 p.
- GRAY, J. E. **Catalogue of Tortoises, Crocodilians, and Amphisbaenians in the Collection of the British Museum**. British Museum (Natural History), London. 1844, 72p.
- GRAY, J. E. **Hand-list of the specimens of shield reptiles in British Museum**. **British Museum, London**. 1873, 124 p.

- GUILLON, J. M., *et al.* A large phylogeny of turtles (Testudines) using molecular data. *Contributions to Zoology*, v. 81, n. 3: 147-158, 2012.
- HAMMER, Øy., HARPER, D. A. T., RYAN, P. D. PAST - Palaeontological Statistics. Version 1.27. **Computer program available online at <http://folk.uio.no/ohammer/past>**, 2004.
- HUEBINGER, R. M., *et al.* Mitochondrial DNA Corroborates Taxonomy of the South American Chelid Turtles of the Genera *Platemys* and *Acanthochelys*. **Chelonian Conservation and Biology**, v. 12, n. 1, p. 168-171, 2013.
- IVERSON, J. B. **A Checklist with Distribution Maps of the Turtles of the World**. 1986.
- IVERSON, J. B. **A revised checklist with distribution maps of the turtles of the world**. J.P. Iverson Publishers, Richmond, Indiana: Paust Printing, 1992, 363p.
- IVERSON, J. B. In search of the tree of life for turtles. In: **Definiting turtle diversity: proceedings of a workshop on genetics, ethics, and taxonomy of freshwater turtles and tortoises**. 2007.
- KATOH, K., *et al.* MAFFT version 5: improvement in accuracy of multiple sequence alignment. **Nucleic Acids Research** v. 33, p. 511-518, 2005.
- KATOH, K., *et al.* MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. **Nucleic Acids Research** v. 30, p. 3059-3066, 2002.
- KRENZ, J. G., *et al.* Molecular phylogenetics and evolution of turtles. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 37, p. 178-191, 2005.
- LI, C. *et al.* An ancestral turtle from the Late Triassic of southwestern China. **Nature**, v. 456, n. 7221, p. 497-501, 2008.
- LUNDBERG, J. G. The stage for Neotropical fish diversification: a history of tropical South American rivers. **Phylogeny and classification of Neotropical fishes**, p. 13-48, 1998.
- MADDISON W. P., MADDISON D. R. 2009. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.72. Programa e documentação disponível em: <http://mesquiteproject.org>.
- MADDISON, W. P., MADDISON, D. R. **Mesquite: a modular system for evolutionary analysis**. 2001.
- MCCORD, W. P., J-O, M., LAMAR, W. W. A Taxonomic Reevaluation of *Phrynops* (Testudines: Chelidae) with the description of two new genera and a new species of *Batrachemys*. **Revista de Biología Tropical**. v. 2, n. 49, p. 715-764, 2001.

- NIXON K. C. **Winclada (BETA)** ver. 0.9.9 Published By The Author, Ithaca, Ny. 1999.
- PARHAM, J. F.; FELDMAN, C. R.; BOORE, J. L. The complete mitochondrial genome of the enigmatic bigheaded turtle (*Platysternon*): description of unusual genomic features and the reconciliation of phylogenetic hypotheses based on mitochondrial and nuclear DNA. **BMC Evolutionary Biology**, v. 11, n. 6, 1-11, 2006.
- PETERS, W. C. H. Über *Platemys tuberosa*, eine neue Art von Schildkröten aus British-Guiana.—**Monatsb. Sitz. Akad. Wiss. Wien**, 311-313, 1870.
- POUGH, F. H., JANIS, C. M. e HEISER, J. B. **A Vida dos Vertebrados**. 3a ed. Atheneu Editora. São Paulo. 2003, 272-277p.
- PRITCHARD, P. C. H. **Encyclopedia of turtles**. 1979.
- PRITCHARD, P. C. H.; TREBBAU, P. **The turtles of Venezuela**. 1984.
- REED, K. M., *et al.* Cytogenetic analysis of the picurodire turtle *Phrynops hoguei* and its taxonomic implications. **Amphibia-Reptilia**, n. 12, p. 203-212, 1991.
- RHODIN, A. G. J.; MITTERMEIER, R. A. Description of *Phrynops williamsi*, a new species of chelid turtle of the South American *P. geoffroanus* complex. **Advances in herpetology and evolutionary biology**. Museum of Comparative Zoology, Harvard, p. 58-73, 1983.
- RHODIN, A. G. J.; MITTERMEIER, R. A.; ROCHA E SILVA, R. DA. Distribution and taxonomic status of *Phrynops hoguei*, a rare chelid turtle from southeastern Brazil. **Copeia**, p. 179-181, 1982.
- RUEDA-ALMONACID, J. V. *et al.* **Las Tortugas y Cocodrilianos de los Paises Andinos del Trópico**. Bogotá, DC-Colombia. Conservación Internacional., 2007.
- SCHWEIGGER, A. F. *Prodromus monographiae Cheloniorum*.—**Koenigsberg**. Arch. Naturwiss. Math., n. 1, 1812, 462p.
- SEDDON, J. M. Phylogenetic relationships of chelid turtles (Pleurodira: Chelidae) based on mitochondrial 12S rRNA gene sequence variation. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 7, n. 1, p. 55-61, 1997.
- SEDDON, J. M.; BAVERSTOCK, P. R.; GEORGES, A. The rate of mitochondrial 12S rRNA gene evolution is similar in freshwater turtles and marsupials. **Journal of molecular evolution**, v. 46, n. 4, p. 460-464, 1998.
- SHAFFER, H. B., MEYLAN, P. e MCKNIGHT, M. L. Tests of turtle phylogeny: molecular, morphological, and paleontological approaches. **Systematic Biology**, v. 2, n. 46, p. 235-268, 1997.
- STAMATAKIS, A. RAxML - An Efficient Program for phylogenetic Inference Using

- Simulated Annealing. In: **Proceedings of the 19th IEEE/ACM International Parallel and Distributed Processing Symposium (IPDPS2005)**, High Performance Computational Biology Workshop, Proceedings on CD, Denver, Colorado. 2005.
- STEJNEGER, L. Generic names of some chelyid turtles. **Proc. Biol. Soc. Wash.** n. 22, p. 125-128, 1909.
- TODD, E. V. A biogeographical history and timeline for the evolution of Australian snapping turtles (*Elseya*: Chelidae) in Australia and New Guinea. **Journal of Biogeography**, v. 41, n. 5, p. 905-918, 2013a.
- TODD, E. V. Contemporary genetic structure reflects historical drainage isolation in an Australian snapping turtle, *Elseya albagula*. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 169, n. 1, p. 200-214, 2013b.
- VAN DIJK, P. P., *et al.* Turtle Taxonomy Working Group: Turtles of the world, update: annotated checklist of taxonomy, synonymy, distribution, and conservation status. Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises: A Compilation Project of the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group. **Chelonian Research Monographs**. n. 5, 2012.
- VANZOLINI, P. E.; RAMOS-COSTA, A. M. M.; VITT, L. J. **Répteis das Caatingas**. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro. 1980.
- VARGAS-RAMÍREZ, M. *et al.* Weak genetic divergence between the two South American toad-headed turtles *Mesoclemmys dahli* and *M. zuliae* (Testudines: Pleurodira: Chelidae). **Amphibia-Reptilia**, v. 33, p. 373-385, 2012.
- WAGLER, J. G. Natürliches System der Amphibien, mit vorangehender Classification der Säugthiere und Vögel. J.G. Cotta, München, Stuttgart and Tübingen, p. 354, 1830.
- WERMUTH, H.; MERTENS, R. Schildkröten, Krokodile, Brückenhsen. 1961.
- WILLIAMS, E. E. Variation and selection in the cervical central articulations of living turtles. **Bulletin of the AMNH**; v. 94, n. 9, 1950.
- WU, P.; ZHOU, K. Y.; YANG, Q. Phylogeny of Asian freshwater and terrestrial turtles based on sequence analysis of 12S rRNA gene fragment. **Acta Zoologica Sinica**, v. 45, p. 260-267, 1999.
- ZANGERL, R., MEDEM, F. A new species of chelid turtle, *Phrynops (Batrachemys) dahli*, from Colombia. **The Museum**, 1958.

X. APÊNDICES

Apêndice I – Espécimes representantes das bacias hidrográficas brasileiras.

Figura 9. *Phrynops geoffroanus*, MZUSP 4612, bacia do rio Amazonas, 299,0mm.

Figura 10. *Phrynops geoffroanus*, MZUSP 4544, bacia do rio Tocantins, 309,5mm.

Figura 11. *Phrynops geoffroanus*, MZUSP 4475, bacia do rio Parnaíba, 179,0mm.

Figura 12. *Phrynops geoffroanus*, MZUSP 3321, bacia do Atlântico Nordeste Ocidental, 102,1mm.

Figura 13. *Phrynops geoffroanus*, MZUSP 4487, bacia do Atlântico Nordeste Oriental, 289,0mm.

Figura 14. *Phrynops geoffroanus*, MZUEL 1676, bacia do rio Paraná, 284,9mm.

Figura 15. *Phrynops geoffroanus*, MNRJ 3873, bacia do rio Paraguai, 276,0mm.

Figura 16. *Phrynops geoffroanus*, MZUSP 4489, bacia do rio São Francisco, 265,5mm.

Figura 17. *Phrynops geoffroanus*, MNRJ 3839, bacia do Atlântico Leste, bacia do Atlântico Leste, 216,6mm.

Figura 18. *Phrynops geoffroanus*, MZUSP 4456, bacia do Atlântico Sudeste, 201,0mm.

Figura 19. Holótipo de *Phrynops tuberosus*, ZMB 166, rio Cotingo, Roraima, Brasil, 126,0mm.

Figura 20. Holótipo de *Phrynops geoffroanus*, MNHN 9417, in Brasília, Brasil, 397,0mm.

Apêndice II – Caracteres morfológicos

Figura 21. Caráter (5) Expansão do jugal conectando-se ao quadrado: 0, sem conexão, 1, com conexão. a) 1, *P. dumerilianus*, b) 0, *P. sextuberculata*.

Figura 22. Caráter (6) Topografia da carapaça: 0, convexa, 1, muito convexa, 2, acuminada, 3, bicarinada, 4, piramidada, 5, muito piramidada. a) 0, *P. geoffroanus*, b) 1, *A. radiolata*, c) 2, *R. rufipes*, d) 3, *P. platycephala*, e) 4, *H. tectifera*, f) 5, *C. fimbriatus*.

Figura 23. Caráter (7) Extensão lateral do jugal: 0, ausente, 1 presente. a) 1, *P. geoffroanus*, b) 0, *P. hilarii*.

Figura 24. Caráter (8) Forma da fixação anterior da ponte na primeira costela: 0, fechada, 1, paralela, 2, ausente, 3, aberta. a) 0, *P. sextuberculata*, b) 1, *P. geoffroanus*, c) 2, *H. tectifera*, d) 3, *P. geoffroanus* PR.

Figura 25. Caráter (9) Processo anterior do frontal: 0, ausente, 1, presente. a) 1, *M. heliostemma*, b) 0, *P. sinuatus*.

Figura 26. Caráter (10) Pré-frontal estendido ao longo da região dorsal até a abertura externa das narinas: 0, presente, 1, ausente. a) 0, *P. sinuatus*, b) 1, *P. platycephala*.

Figura 27. Caráter (11) Formato do crânio: 0, retilíneo, 1, achatamento extremo, 2, achatamento moderado, 3, curvilíneo, 4, alto. a) 4, *P. dumerilianus*, b) 3, *R. rufipes*, c) 0, *P. geoffroanus*, d) 2, *H. tectifera*, e) 1, *C. fimbriatus*.

Figura 28. Caráter (12) Parietal: 0, região anterior larga e posterior reduzida, 1, retangular, 2, moderadamente côncavo, 3, extremamente côncavo, 4, região anterior reduzida. a) 0, *P. sinuatus*, b) 1, *P. platycephala*, c) 3, *M. tuberculata*, d) 4, *H. tectifera*, e) 2, *P. geoffroanus*.

Figura 29. Caráter (13) Cavidade timpânica estendida: 0, ausente, 1, presente. a) *P. geoffroanus*, b) 1, *C. fimbriatus*.

Figura 30. Caráter (14) Contato entre os ossos vômer e palatino: 0, presente, 1, ausente. a) 0, *M. hogei*, b) 1, *C. fimbriatus*.

Figura 31. Caráter (15) Ampla redução do palatino formando as narinas: 0, ausente, 1, presente. a) 0, *M. hogei*, b) 1, *H. tectifera*.

Figura 32. Caráter (16) Conexão entre os ossos parietal e esquamosal em vista dorsal: 0, ausente, 1, presente. a) 1, *P. geoffroanus*, b) 0, *P. sinuatus*.

Figura 33. Caráter (17) Escudo nuchal: 0, estreito e marginal, 1, largo e posterior aos primeiros escudos marginais. a) 0, *P. platycephala*, b) 1, *H. tectifera*.

Figura 34. Caráter (18) Primeiro escudo vertebral em relação ao segundo escudo vertebral: 0, largo, 1, estreito, 2, menor. a) 0, *P. platycephala*, b) 1, *P. sextuberculata*, c) 2, *H. tectifera*.

Figura 35. Caráter (19) Uma fossa na conexão mediana dos pré-frontais: 0, ausente, 1, presente. a) 1, *P. sextuberculata*, b) 0, *P. sinuatus*.

Figura 36. Caráter (20) Protuberância na região anterior do parietal em vista dorsal: 0, ausente, 1, presente. a) 0, *P. geoffroanus* TA, b) 1, *P. geoffroanus* PR.

Figura 37. Caráter (22) Uma fossa na maxila em vista ventral: 0, ausente, 1, presente. a) 0, *P. hylarii*, b) 1, *M. hogei*.

Figura 38. Caráter (23) Parietal conectado ao quadrado-jugal: 0, ausente, 1, presente. a) 0, *P. sinuatus*, b) 1, *P. sextuberculata*.

Figura 39. Caráter (24) Região posterior do parietal: 0, convexa, 1, retilínea. a) 1, *P. sextuberculata*, b) 0, *P. dumerilianus*.

Figura 40. Caráter (25) Crista posterior do esquamosal em vista dorsal: 0, horizontal, 1, vertical. a) 1, *P. geoffroanus*, b) 0, *C. fimbriatus*.

Figura 41. Caráter (27) Convexidade na região interna do osso dentário: 0, ausente, 1, presente. a) 1, *M. tuberculata*, b) 0, *P. geoffroanus*.

Figura 42. Caráter (28) Região mediana do esquamosal em vista dorsal: 0, baixa, 1, alta. a) 1, *P. geoffroanus*, b) 0, *M. heliostemma*.

Figura 43. Caráter (29) Contato entre os ossos opistótico e esquamosal em vista posterior: 0, reto, 1, curvilíneo. a) 1, *M. heliostemma*, b) 0, *P. geoffroanus*.

Figura 44. Caráter (31) Fossa pré-articular: 0, curta, 1, longa. a) 1, *P. geoffroanus*, b) 0, *P. sinuatus*.

Figura 45. Caráter (32) Margem interna da mandíbula mais baixa que a margem externa: 0, ausente, 1, presente. a) 0, *P. sinuatus*, b) 1, *P. geoffroanus*.

Figura 46. Caráter (33) Protuberâncias posteriores nos escudos vertebrais: 0, ausente, 1, presente. a) 0, *M. gibba*, b) 1, *P. geoffroanus*.

Figura 47. Caráter (35) Prolongamento nas laterais anteriores do osso parietal em vista dorsal: 0, ausente, 1, presente. a) 1, *P. geoffroanus*, b) 0, *P. hilarii*.

Figura 48. Caráter (36) Cristas posteriores do esquamosal: 0, ausente, 1, presente. a) 0, *P. lewyana*, b) 1, *P. geoffroanus*.

Figura 49. Caráter (38) Extensão do pterigóide: 0, ausente, 1, presente. a) 0, *H. tectifera*, b) 1, *C. fimbriatus*.

Figura 50. Caráter (39) Conexão extremamente fina entre os ossos esquamosal e parietal em vista dorsal: 0, ausente, 1, presente. a) 0, *M. vanderhaegei*, b) 1, *M. heliostemma*.

Figura 51. Caráter (40) Crista supraoccipital estendida não ultrapassando a crista do esquamosal: 0, ausente, 1, presente. a) 1, *A. macrocephala*, b) 0, *P. lewyana*.

Figura 52. Caráter (41) Maxila robusta e claramente exposta em vista dorsal: 0, presente, 1, ausente. a) 1, *P. dumerilianus*, b) 0, *P. geoffroanus*.

Figura 53. Caráter (42) Basioccipital: 0, largo e curto, 1, estreito e alongado. a) 1, *H. tectifera*, b) 0, *M. hogei*.

Figura 54. Caráter (43) Processo lateral do pterigóide (plpt) em vista dorsal: 0, proeminente, 1, não proeminente. a) 0, *M. tuberculata*, b) 1, *C. fimbriatus*.

Figura 55. Caráter (44) Crista do opistótico em vista posterior: 0, proeminente, 1, pouco proeminente. a) 1, *P. platycephala*, b) 0, *P. sinuatus*.

Figura 56. Caráter (45) Crista do esquamosal posicionada acima do quadrado com forma afilada: 0, ausente, 1, presente. a) 0, *P. platycephala*, b) 1, *P. geoffroanus*.

Figura 57. Caráter (47) Crânio alongado e estreito: 0, ausente, 1, presente. a) 1, *H. tectifera*, b) 0, *M. tuberculata*.

Figura 58. Caráter (48) Região anterior do crânio direcionada para baixo: 0, ausente, 1, presente. a) 0, *P. geoffroanus*, b) 1, *R. rufipes*.

Figura 59. Caráter (49) Aberturas laterais da 2a. vértebra da coluna em forma triangular: 0, ausente, 1, presente. a) 0, *R. rufipes*, b) 1, *P. geoffroanus*.

Figura 60. Caráter (51) Processo lateral do pterigóide aberto: 0, ausente, 1, presente. a) 0, *P. geoffroanus*, b) 1, *R. rufipes*.

Figura 61. Caráter (52) Quantidade de fossas auditivas internas: 0, três, 1, duas. a) 0, *A. macrocephala*, b) 1, *P. geoffroanus*.

Figura 62. Caráter (53) Crista do opistótico em relação ao crânio: 0, paralela, 1, perpendicular. a) 0, *P. sinuatus*, b) 1, *P. hilarii*.

Figura 63. Caráter (54) Região posterior da maxila aberta: 0, ausente, 1, presente. a) 0, *P. platycephala*, b) 1, *M. tuberculata*.

Apêndice III – Material examinado

Morfometria: *Phrynops geoffroanus* – bacia do rio Paraná MZUEL 1671, 1672, 1673, 1674, 1675, 1676, 1677; MZUSP 4523, 4524, 489; UFMG 84, 825, 77, 78; MNRJ 3851, 3852, 18730; MHNCI 3924, 4266, 7085, 7481; bacia do Atlântico Nordeste Oriental MZUSP 4480, 4481, 4482, 4483, 4484, 4485, 4486, 4487, 4488; MNRJ 3937, 2492, 3830, 3840, 3831, 6986, 6987, 6988, 3838, 2424, 6983, 6982, 6985, 3832, 2413; bacia do Atlântico Nordeste Ocidental MZUSP 3321, 3322; bacia do rio São Francisco MZUSP 83, 84, 4472, 4502, 4503, 4504, 4505, 4506, 4507, 4508, 4509, 4510, 4511, 4512, 4513, 4514, 4473, 4516, 4517, 4518, 4519, 4520, 4497, 4498, 4499, 4500, 4501, 4489, 4490, 4491, 4492, 4493, 4494, 4495; UFMG 79, 80; MNRJ 2450, 2438, 2453, 2325, 2441, 2456, 2436, 2443, 2430, 2432, 2428, 15339, 15340; bacia do rio Parnaíba MZUSP 4450, 4372, 4475, 4476; bacia dos rios Tocantins-Araguaia MZUSP 4544, 4545, 4546, 4547, 4548, 4391; MNRJ 3147, 4749, 4771, 4772, 19207, 21196; bacia do Atlântico Sudeste MNRJ 3860, 3858, 3862, 3863, 3859, 15758, 19274, 22152; UFMG 76, 83; bacia do Atlântico Leste MHNCI 4040; MNRJ 3856, 3839, 3833, 3855; bacia do rio Amazonas MZUSP Field 2371, 3194, MNRJ 2464, 2928, 2420, 14629, 14623; bacia do rio Paraguai MNRJ 26, 28, 3873. Holótipos: *Phrynops geoffroanus* MNHN 9417 e *Phrynops tuberosus* ZMB 166.

Osteologia: Pelomedusidae: *Pelusios sinuatus* To. 0600-6 – Etiópia. Podocnemididae: *Erymnochelys madagascariensis* To. 0609-10 – Madagascar; *Peltocephalus dumerilianus* MZUSP 2753 – sem dados e MZUSP 3139 – Lago do Capiiranga – AM; *Podocnemis sextuberculata* MZUSP 3217, 3218 - Boca do Xeremi – RR; *P. lewyana* To. 0607-1 – Venezuela. Chelidae: *Acanthochelys radiolata* MZUSP 2696 – Linhares – ES e MZUSP 4373 – Itaboraí – RJ; *A. spixii* MZUSP 2698 – Sete Lagoas – MG; *Chelus fimbriatus* MZUSP 2119, 2120 – Ilha do Bananal – TO; *Hydromedusa tectifera* MZUSP 4104 – Mairiporã – SP e MZUSP 4200 – sem dados; *Mesoclemmys gibba* MZUSP 4558, 4559 – rio Madeira – RO; *M. perplexa* MZUSP 4272, 4273 – Serra Vermelha – PI; *M. tuberculata* MZUSP 2941, 2928 – Exú – PE; *M. heliostemma* MZUSP 2639 – Nova Olinda – AM e MZUSP 3022 – Parque Nacional da Amazônia – AM; *M. vanderhaegei* MSUNA 298 – San Jose – Paraguai; *M. hogei* MZUSP 4202 – sem dados, MZUSP 47 – Entre Rios – RJ, MZUSP 96 – Campos – RJ e MNRJ 4803 – Ubá – RJ; *Phrynops geoffroanus*: MZUSP 4544, 4558 – bacia Tocantins-Araguaia; MZUSP 4485, 4487, 4488 – bacia Atlântico Nordeste Oriental; MZUSP 4475, 4476 – bacia do rio Parnaíba; MZUSP

4514, 4489 – bacia do rio São Francisco; MZUSP 4612 – bacia do Amazonas; MZUSP 3321, 3322 – bacia Atlântico Nordeste Ocidental; MZUSP 1674, 1676, 4524 – bacia do rio Paraná; *P. hilarii* MZUSP 4609, 4610 – Parque Nacional da Serra do Tabuleiro – SC, *P. williamsi* MZUSP 4564, 4565 – Ouro – SC, *Platemys platycephala* MZUSP 4416 – Caracara – RR e MZUSP 4611 – Machadinho D'Oeste – RO e *Rhinemys rufipes* MZUSP 3043, 3059 – Reserva Ducke – AM.

Apêndice IV – Material molecular

Tabela 3. Primers utilizados no sequenciamento das amostras.

Gene	Sequência (5'- 3')	Fonte
Cyt-b	TGATTTGAARAACCAAYCGTTG GGGTGGAATGGGATTTTGTC	T. Engstrom (pers. comm.) Engstrom, Shaffer e McCord (2004)
ND4	CACCTATGACTACCAAAAGCTCATGTAGAAGC CCTATTTTATAGAGCCACAGTCTAATG	Arevalo, Davis e Sites (1994) Engstrom <i>et al.</i> (2004)
R35	ACGATTCTCGCTGATTCTTGC GCAGAAAAGTGAATGTCTCAAAGG	Fujita <i>et al.</i> (2004) Fujita <i>et al.</i> (2004)
12S	CAAAGTAGGATTAGATACCCTACTAT GTACRCTTACCWTGTTACGACTT	Kocher <i>et al.</i> (1989) Knight e Nindell (1994)
c-mos	GCGGTAAAGCAGGTGAAGAAA TGAGCATCCAAAGTCTCCAATC	Saint <i>et al.</i> (1998) Saint <i>et al.</i> (1998)
Rag 2	TTCCAGAGCTTCAGGATGG CAGTTGAATAGAAAGGAACCCAAGT	Le <i>et al.</i> (2006) Le <i>et al.</i> (2006)

Tabela 4. Lista de espécimes utilizados nos estudos moleculares. CTMZ: Coleção de Tecidos do Museu de Zoologia (USP).

CTMZ	Gênero	Espécie	País	UF	Município
CTMZ-11651	<i>Chelus</i>	<i>fimbriatus</i>	Brasil	AM	Boca do Surubim
CTMZ-05342	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	MT	Sapezal
CTMZ-06373	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	PA	Jacareacanga
CTMZ-08282	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	MT	Alto Araguaia
CTMZ-08312	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	MG	Januária
CTMZ-08349	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	SP	São Paulo
CTMZ-08355	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	PR	Londrina
CTMZ-08362	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	AL	Passo de Camaragibe
CTMZ-10106	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	MT	Juína
CTMZ-11648	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	SP	Piracicaba
CTMZ-11649	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	SP	Piracicaba
CTMZ-11658	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	PI	Uruçuí-Una
CTMZ-11659	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	MG	Marliéria
CTMZ-11660	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	MG	Mariana
CTMZ 13270	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	PR	Londrina
CTMZ 13271	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	PR	Londrina
CTMZ 13272	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	PR	Londrina
CTMZ 13273	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	PR	Londrina
CTMZ 13479	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	GO	Minaçu
CTMZ 13480	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	GO	Minaçu
CTMZ 13481	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	GO	Minaçu
CTMZ-14558	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	RO	Machadinho D'Oeste
CTMZ-14559	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	RO	Machadinho D'Oeste
CTMZ-14935	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	MG	Piratinunga
CTMZ-08298	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	MG	Montes Claros
CTMZ-08301	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	MG	Januária
CTMZ-08302	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	MG	Januária
CTMZ-08303	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	MG	Januária
CTMZ-08304	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	MG	Januária
CTMZ-08306	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	MG	Januária
CTMZ-08307	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	MG	Januária
CTMZ-08308	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	MG	Januária
CTMZ-08309	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	MG	Januária
CTMZ-08310	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	MG	Januária
CTMZ-08313	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	BA	Bom Jesus da Lapa
CTMZ-08315	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	BA	Bom Jesus da Lapa
CTMZ-08316	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	BA	Bom Jesus da Lapa
CTMZ-08319	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	BA	Bom Jesus da Lapa
CTMZ-08321	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	BA	Barra
CTMZ-08322	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	BA	Barra
CTMZ-08323	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	BA	Barra
CTMZ-08324	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	BA	Barra
CTMZ-08328	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	BA	Barra

Tabela 4. Continuação.

CTMZ	Gênero	Espécie	País	UF	Município
CTMZ-08329	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	BA	Barra
CTMZ-08330	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	BA	Barra
CTMZ-08331	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	BA	Barra
CTMZ-08332	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	BA	Barra
CTMZ-08333	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	BA	Barra
CTMZ-08334	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	PI	Uruçuí
CTMZ-08335	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	PI	Uruçuí
CTMZ-08336	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	PI	Uruçuí
CTMZ-08337	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	PI	Uruçuí
CTMZ-08338	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	PI	Uruçuí
CTMZ-08339	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	PI	Uruçuí
CTMZ-08340	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	CE	Quixadá
CTMZ-08341	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	CE	Quixadá
CTMZ-08342	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	CE	Quixadá
CTMZ-08343	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	CE	Quixadá
CTMZ-08344	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	CE	Quixadá
CTMZ-08345	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	CE	Quixadá
CTMZ-08346	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	CE	Fortaleza
CTMZ-08347	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	CE	Fortaleza
CTMZ-08348	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	CE	Fortaleza
CTMZ-11661	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	GO	Minaçu
CTMZ-11662	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	GO	Minaçu
CTMZ-11663	<i>Phrynops</i>	<i>geoffroanus</i>	Brasil	GO	Minaçu
CTMZ-08934	<i>Mesoclemmys</i>	<i>gibba</i>	Brasil	RR	Caracara
CTMZ-11653	<i>Mesoclemmys</i>	<i>heliostemma</i>	Brasil	RR	Mutum
CTMZ-13502	<i>Phrynops</i>	<i>hilarii</i>	Brasil	RS	Porto Alegre
CTMZ-13503	<i>Phrynops</i>	<i>hilarii</i>	Brasil	RS	Porto Alegre
CTMZ-03156	<i>Mesoclemmys</i>	<i>hogeii</i>	Brasil	RJ	Zoológico - RJ
CTMZ 14009	<i>Acanthochelys</i>	<i>macrocephala</i>	Brasil	MT	Miranda
CTMZ-03166	<i>Mesoclemmys</i>	<i>perplexa</i>	Brasil	PI	Bom Jesus
CTMZ-08936	<i>Platemys</i>	<i>platycephala</i>	Brasil	RR	Caracara
CTMZ-08359	<i>Achantocheilus</i>	<i>radiolata</i>	Brasil	AL	Passo de Camaragibe
CTMZ-11656	<i>Rhinemys</i>	<i>rufipes</i>	Brasil	AM	Manaus
CTMZ-13501	<i>Acanthochelys</i>	<i>spixii</i>	Brasil	RS	Santa Vitória do Palmar
CTMZ-08358	<i>Hydromedusa</i>	<i>tectifera</i>	Brasil	SP	Itanhaém
CTMZ-08326	<i>Mesoclemmys</i>	<i>tuberculata</i>	Brasil	BA	Barra
CTMZ-07567	<i>Mesoclemmys</i>	<i>vanderhaegei</i>	Argentina		
CTMZ-13504	<i>Phrynops</i>	<i>williamsi</i>	Brasil	SC	Chapecó
CTMZ-13505	<i>Phrynops</i>	<i>williamsi</i>	Brasil	SC	Chapecó
CTMZ-13506	<i>Phrynops</i>	<i>williamsi</i>	Brasil	SC	Chapecó
CTMZ 13507	<i>Phrynops</i>	<i>williamsi</i>	Brasil	SC	Chapecó
CTMZ 13509	<i>Phrynops</i>	<i>williamsi</i>	Brasil	SC	Ouro
CTMZ-13510	<i>Phrynops</i>	<i>williamsi</i>	Brasil	SC	Ouro
CTMZ-13511	<i>Phrynops</i>	<i>williamsi</i>	Brasil	SC	Ouro
CTMZ-13513	<i>Phrynops</i>	<i>williamsi</i>	Brasil	PR	União da Vitória

Apêndice V. Tabela 5. Matriz de caracteres morfológicos.

	1										2																
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7
<i>P. sinuatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	-	0	0	-	0	0	0	0	0	0	-	-	0	0
<i>E. madagascariensis</i>	0	0	0	0	1	0	0	-	0	0	0	1	0	-	0	0	-	1	0	0	1	0	1	0	-	-	0
<i>P. lewyana</i>	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	1	0	-	0	0	-	1	1	0	0	0	1	1	-	-	0
<i>P. dumerilianus</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	4	1	0	-	0	0	-	1	0	0	1	0	1	0	-	0	0
<i>P. sextuberculata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	-	0	0	-	1	1	0	0	0	1	1	-	0	0
<i>C. fimbriatus</i>	1	1	0	1	-	5	0	1	1	0	1	2	1	1	0	1	0	0	0	0	-	0	-	-	0	0	0
<i>H. tectifera</i>	1	0	1	1	-	4	0	2	1	1	2	4	0	1	1	1	1	2	0	0	-	0	-	-	0	1	0
<i>M. hoguei</i>	1	0	1	1	-	0	0	1	1	1	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	-	1	-	-	1	5	0
<i>M. perplexa</i>	1	0	1	1	-	0	0	1	1	1	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	-	0	-	-	1	4	1
<i>M. heliostemma</i>	1	0	1	1	-	0	0	1	1	1	0	3	0	0	0	1	0	0	0	0	-	0	-	-	1	4	1
<i>M. gibba</i>	1	0	1	1	-	0	0	1	1	1	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	-	0	-	-	1	4	1
<i>M. tuberculata</i>	1	0	1	1	-	0	0	1	1	1	0	3	0	0	0	1	0	0	0	0	-	0	-	-	1	4	1
<i>M. vanderhaegei</i>	1	0	1	1	-	0	0	1	1	1	0	3	0	0	0	1	0	0	0	0	-	0	-	-	1	4	1
<i>R. rufipes</i>	1	0	1	1	-	2	0	1	1	1	3	2	0	0	0	1	0	0	0	0	-	0	-	-	1	1	0
<i>P. platycephala</i>	1	0	1	1	-	3	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	-	0	-	-	-	2	0
<i>A. macrocephala</i>	1	0	1	1	-	1	0	1	1	1	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	-	0	-	-	1	2	0
<i>A. radiolata</i>	1	0	1	1	-	1	0	1	1	1	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	-	0	-	-	1	2	0
<i>A. spixii</i>	1	0	1	1	-	1	0	1	1	1	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	-	0	-	-	1	3	0
<i>P. hilarii</i>	1	0	1	1	-	0	0	1	1	1	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	-	0	-	-	1	0	0
<i>P. williamsi</i>	1	0	1	1	-	0	0	3	1	1	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	-	0	-	-	1	0	0
<i>P. geoffroanus</i> TA	1	0	1	1	-	0	1	1	1	1	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	-	0	-	-	1	0	0
<i>P. geoffroanus</i> NO _r	1	0	1	1	-	0	1	1	1	1	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	-	0	-	-	1	0	0
<i>P. geoffroanus</i> NO _c	1	0	1	1	-	0	1	1	1	1	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	-	0	-	-	1	0	0
<i>P. geoffroanus</i> PN	1	0	1	1	-	0	1	1	1	1	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	-	0	-	-	1	0	0
<i>P. geoffroanus</i> AM	1	0	1	1	-	0	1	1	1	1	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	-	0	-	-	1	0	0
<i>P. geoffroanus</i> SF	1	0	1	1	-	0	1	1	1	1	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	-	0	-	-	1	0	0
<i>P. geoffroanus</i> PR	1	0	1	1	-	0	1	3	1	1	0	2	0	0	0	1	0	0	0	1	-	0	-	-	1	0	0

Tabela 5. Continuação.

	2		3												4												5						
	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4						
<i>P. sinuatus</i>	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	-	0	-	0	0	0	0	0	-	0	0	0						
<i>E. madagascariensis</i>	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	1	0	-	0	-	0	0	0	0	0	-	0	1	0						
<i>P. lewyana</i>	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	1	0	-	0	-	0	0	0	0	0	-	0	1	0						
<i>P. dumerilianus</i>	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	1	0	-	0	-	0	0	0	0	0	-	1	1	0						
<i>P. sextuberculata</i>	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	1	0	-	0	-	0	0	0	0	0	-	0	0	0						
<i>C. fimbriatus</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	-	0						
<i>H. tectifera</i>	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	-	1						
<i>M. hogei</i>	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1						
<i>M. perplexa</i>	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1						
<i>M. heliostemma</i>	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1						
<i>M. gibba</i>	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1						
<i>M. tuberculata</i>	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1						
<i>M. vanderhaegei</i>	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1						
<i>R. rufipes</i>	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	-	0						
<i>P. platycephala</i>	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	-	0						
<i>A. macrocephala</i>	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0						
<i>A. radiolata</i>	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0						
<i>A. spixii</i>	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0						
<i>P. hilarii</i>	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1						
<i>P. williamsi</i>	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0						
<i>P. geoffroanus</i> TA	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1						
<i>P. geoffroanus</i> NO _r	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1						
<i>P. geoffroanus</i> NO _c	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1						
<i>P. geoffroanus</i> PN	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1						
<i>P. geoffroanus</i> AM	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1						
<i>P. geoffroanus</i> SF	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1						
<i>P. geoffroanus</i> PR	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1						

Anexo VI: Lista de sinapomorfias com as séries de transformações dos caracteres morfológicos e moleculares.

Clado 1 :

All trees:
No synapomorphies

Clado 2 :

All trees:
Char. 18: 0 --> 1
Char. 102: T --> A
Char. 285: A --> G
Char. 425: T --> C
Char. 471: A --> T
Char. 486: T --> A
Char. 501: C --> A
Char. 1030: A --> T
Char. 1046: C --> A
Char. 1052: T --> C
Char. 1103: T --> C
Char. 1142: A --> C
Char. 1145: A --> C
Char. 1184: C --> T
Char. 1200: A --> G
Char. 1256: C --> T
Char. 1322: C --> A
Char. 1353: T --> A
Char. 2586: G --> T
Char. 2592: C --> T
Char. 2600: A --> C
Char. 2634: T --> C
Char. 2658: T --> C
Char. 2659: G --> A
Char. 2679: C --> T
Char. 2805: C --> G
Char. 2850: A --> C
Char. 2855: G --> T
Char. 2895: C --> T
Char. 2961: G --> A
Char. 3079: G --> A
Char. 3155: T --> A
Char. 3170: C --> T
Char. 3303: G --> T
Char. 3424: A --> C
Char. 3468: G --> A
Char. 3505: A --> G
Char. 3560: T --> C
Char. 3831: A --> G
Char. 3923: C --> T
Char. 4020: T --> A
Char. 4196: A --> T
Char. 4342: G --> C

Clado 3 :

All trees:
Char. 209: C --> T
Char. 418: A --> G
Char. 446: A --> C
Char. 494: G --> A
Char. 882: G --> A
Char. 975: C --> A
Char. 986: A --> C
Char. 1025: A --> T
Char. 1058: A --> C
Char. 1157: A --> C
Char. 1188: T --> C

Char. 1238: C --> T
Char. 1262: C --> A
Char. 1455: T --> C
Char. 1627: C --> T
Char. 1658: A --> T
Char. 1744: A --> C
Char. 1774: T --> C
Char. 1781: T --> C
Char. 1900: A --> T
Char. 1901: A --> C
Char. 1937: A --> C
Char. 1939: C --> A
Char. 1947: C --> T
Char. 1970: A --> T
Char. 1984: A --> C
Char. 1997: T --> C
Char. 2018: C --> A
Char. 2041: C --> T
Char. 2749: A --> G
Char. 2832: T --> C
Char. 3087: C --> T
Char. 3759: A --> G
Char. 4260: G --> T

Clado 4 :

All trees:
Char. 19: 0 --> 1
Char. 24: 0 --> 1
Char. 111: T --> C
Char. 116: T --> A
Char. 179: T --> C
Char. 238: C --> T
Char. 296: C --> A
Char. 331: A --> G
Char. 347: T --> C
Char. 353: C --> T
Char. 364: G --> A
Char. 434: T --> A
Char. 452: C --> T
Char. 462: C --> T
Char. 505: G --> A
Char. 506: A --> G
Char. 845: C --> T
Char. 866: C --> A
Char. 899: C --> T
Char. 920: A --> C
Char. 929: C --> A
Char. 950: A --> C
Char. 960: G --> T
Char. 971: A --> C
Char. 1007: A --> C
Char. 1013: A --> C
Char. 1014: A --> T
Char. 1034: A --> T
Char. 1062: A --> G
Char. 1067: A --> T
Char. 1068: C --> T
Char. 1094: T --> C
Char. 1127: A --> C
Char. 1136: G --> T
Char. 1183: C --> A
Char. 1235: A --> C
Char. 1289: C --> A

Char. 1370: T --> C
Char. 1449: G --> A
Char. 1462: A --> G
Char. 1464: C --> T
Char. 1501: C --> A
Char. 1502: C --> T
Char. 1516: C --> T
Char. 1520: A --> G
Char. 1525: A --> C
Char. 1531: A --> C
Char. 1552: C --> A
Char. 1577: C --> T
Char. 1669: T --> C
Char. 1705: A --> C
Char. 1735: C --> T
Char. 1756: C --> A
Char. 1757: C --> T
Char. 1759: C --> A
Char. 1762: C --> A
Char. 1765: C --> A
Char. 1787: C --> A
Char. 1820: A --> G
Char. 1840: A --> C
Char. 1858: T --> A
Char. 1870: A --> T
Char. 1892: A --> T
Char. 1898: T --> G
Char. 1909: C --> T
Char. 1915: A --> T
Char. 1916: A --> C
Char. 1931: A --> T
Char. 1940: A --> G
Char. 1966: C --> T
Char. 1972: C --> A
Char. 2012: A --> T
Char. 2024: A --> T
Char. 2059: T --> C
Char. 2080: G --> A
Char. 2108: A --> T
Char. 2603: C --> T
Char. 2622: A --> T
Char. 2652: A --> T
Char. 2723: T --> C
Char. 2725: T --> G
Char. 2732: G --> A
Char. 2803: G --> A
Char. 2807: A --> G
Char. 2809: T --> C
Char. 2848: C --> T
Char. 2849: A --> G
Char. 2866: G --> A
Char. 2871: C --> G
Char. 2876: C --> T
Char. 2882: C --> T
Char. 2900: G --> A
Char. 2901: C --> A
Char. 2917: C --> A
Char. 2956: C --> T
Char. 2983: G --> A
Char. 3030: T --> C
Char. 3034: T --> A
Char. 3046: G --> C
Char. 3049: C --> G

Char. 3104: G --> A
Char. 3109: C --> T
Char. 3122: G --> A
Char. 3151: C --> T
Char. 3152: A --> G
Char. 3223: A --> T
Char. 3280: G --> C
Char. 3299: A --> T
Char. 3313: C --> T
Char. 3315: C --> A
Char. 3320: G --> C
Char. 3322: A --> C
Char. 3355: C --> T
Char. 3412: G --> C
Char. 3442: A --> G
Char. 3947: T --> G
Char. 3552: T --> A
Char. 3559: A --> G
Char. 3841: A --> G
Char. 3845: G --> A
Char. 3848: C --> T
Char. 3936: A --> G
Char. 3947: A --> G
Char. 3968: T --> C
Char. 3986: G --> A
Char. 4103: T --> C
Char. 4104: G --> A
Char. 4131: G --> A
Char. 4166: A --> G
Char. 4223: A --> G
Char. 4275: G --> A
Char. 4319: C --> A
Char. 4349: C --> T

Clado 5 :

All trees:
Char. 1: 0 --> 1
Char. 4: 0 --> 1
Char. 9: 0 --> 1
Char. 16: 0 --> 1
Char. 31: 0 --> 1
Char. 32: 0 --> 1
Char. 34: 0 --> 1
Char. 36: 0 --> 1
Char. 37: 0 --> 1
Char. 111: T --> A
Char. 121: T --> A
Char. 142: G --> A
Char. 151: G --> A
Char. 152: C --> T
Char. 228: A --> C
Char. 233: T --> C
Char. 266: G --> T
Char. 317: C --> A
Char. 343: C --> A
Char. 392: A --> C
Char. 469: T --> G
Char. 494: G --> C
Char. 508: A --> G
Char. 2629: C --> A
Char. 2689: T --> G
Char. 2694: G --> A
Char. 2701: C --> T

Char. 2755: A --> G
 Char. 2770: C --> T
 Char. 2787: C --> A
 Char. 2808: A --> G
 Char. 2831: G --> A
 Char. 2844: T --> C
 Char. 2875: A --> G
 Char. 2925: C --> A
 Char. 2983: G --> C
 Char. 2991: C --> T
 Char. 2992: A --> G
 Char. 3022: C --> T
 Char. 3038: G --> A
 Char. 3091: G --> T
 Char. 3110: A --> G
 Char. 3132: C --> A
 Char. 3135: T --> G
 Char. 3142: C --> T
 Char. 3152: A --> G
 Char. 3160: A --> C
 Char. 3189: A --> G
 Char. 3219: A --> G
 Char. 3233: T --> G
 Char. 3253: T --> C
 Char. 3274: C --> G
 Char. 3288: C --> T
 Char. 3311: T --> G
 Char. 3314: C --> A
 Char. 3326: C --> T
 Char. 3327: A --> T
 Char. 3331: T --> A
 Char. 3342: T --> C
 Char. 3375: T --> C
 Char. 3382: C --> T
 Char. 3413: T --> A
 Char. 3415: C --> G
 Char. 3416: C --> A
 Char. 3417: T --> G
 Char. 3418: C --> A
 Char. 3419: T --> G
 Char. 3420: C --> G
 Char. 3421: C --> G
 Char. 3422: C --> G
 Char. 3423: C --> G
 Char. 3425: T --> A
 Char. 3426: C --> A
 Char. 3427: T --> G
 Char. 3428: C --> G
 Char. 3429: T --> G
 Char. 3430: T --> A
 Char. 3431: T --> C
 Char. 3434: G --> T
 Char. 3435: T --> A
 Char. 3507: C --> T
 Char. 3522: C --> T
 Char. 3529: C --> A
 Char. 3770: T --> C
 Char. 3785: G --> A
 Char. 3803: A --> T
 Char. 3804: T --> C
 Char. 3840: C --> G
 Char. 3841: A --> G
 Char. 3852: G --> C
 Char. 3881: T --> C
 Char. 3936: A --> G
 Char. 3980: G --> A
 Char. 4134: G --> A

Char. 4262: T --> C
 Char. 4263: G --> T

Clado 6 :

All trees:

Char. 52: 0 --> 1
 Char. 243: T --> A
 Char. 250: T --> A
 Char. 411: A --> T
 Char. 421: A --> G
 Char. 423: C --> T
 Char. 439: T --> C
 Char. 1550: G --> A
 Char. 1666: A --> G
 Char. 1669: T --> C
 Char. 2557: A --> T
 Char. 2581: A --> G
 Char. 2602: C --> A
 Char. 2603: C --> T
 Char. 2668: T --> A
 Char. 2699: T --> A
 Char. 2750: C --> T
 Char. 2773: T --> C
 Char. 2824: A --> G
 Char. 2866: G --> A
 Char. 2876: C --> A
 Char. 2940: G --> A
 Char. 3066: A --> T
 Char. 3116: A --> G
 Char. 3214: G --> A
 Char. 3223: A --> G
 Char. 3281: C --> T
 Char. 3381: A --> G
 Char. 3537: T --> A
 Char. 3731: C --> T
 Char. 3779: A --> G
 Char. 3809: C --> T
 Char. 3995: A --> G
 Char. 4193: C --> T

Clado 7 :

All trees:

Char. 14: 0 --> 1
 Char. 25: 0 --> 1
 Char. 40: 0 --> 1
 Char. 43: 1 --> 0
 Char. 228: C --> T
 Char. 240: T --> C
 Char. 393: A --> C
 Char. 403: T --> C
 Char. 434: T --> C
 Char. 494: C --> T
 Char. 495: C --> T
 Char. 549: A --> T
 Char. 846: A --> G
 Char. 879: C --> T
 Char. 971: A --> C
 Char. 996: C --> T
 Char. 1062: A --> G
 Char. 1071: T --> C
 Char. 1094: T --> C
 Char. 1095: A --> G
 Char. 1217: A --> C
 Char. 1663: C --> T
 Char. 3314: A --> G
 Char. 4082: C --> T
 Char. 4160: G --> A

Clado 8 :

All trees:

Char. 28: 0 --> 1
 Char. 41: 1 --> 0
 Char. 49: 0 --> 1
 Char. 186: C --> T
 Char. 293: T --> A
 Char. 425: T --> A
 Char. 447: A --> G
 Char. 462: C --> T
 Char. 511: T --> C
 Char. 769: A --> G
 Char. 891: C --> A
 Char. 892: T --> C
 Char. 926: C --> T
 Char. 935: C --> T
 Char. 992: A --> G
 Char. 998: A --> G
 Char. 1004: T --> C
 Char. 1064: C --> A
 Char. 1085: C --> T
 Char. 1097: A --> T
 Char. 1109: A --> G
 Char. 1181: A --> G
 Char. 1185: A --> T
 Char. 1199: A --> G
 Char. 1247: C --> T
 Char. 1302: C --> T
 Char. 1328: C --> T
 Char. 2499: G --> T
 Char. 3936: G --> A
 Some trees:
 Char. 249: C --> G
 Char. 419: A --> T
 Char. 855: A --> G
 Char. 1014: A --> AG
 Char. 1034: A --> AG
 Char. 1196: A --> AG
 Char. 1214: C --> CT
 Char. 2588: T --> AT

Clado 9 :

All trees:

Char. 33: 0 --> 1
 Char. 54: 0 --> 1
 Char. 773: A --> C
 Char. 857: C --> T
 Char. 965: C --> T
 Some trees:
 Char. 6: 0 --> 1
 Char. 34: 0 --> 01
 Char. 754: A --> G
 Char. 887: C --> CT
 Char. 941: A --> G
 Char. 1091: A --> AG
 Char. 2314: G --> T
 Char. 2559: A --> T
 Char. 3437: T --> A

Clado 15 :

All trees:

Char. 140: C --> T
 Char. 143: C --> T
 Char. 155: G --> A
 Char. 241: C --> A
 Char. 296: C --> T

Char. 410: C --> T
 Char. 477: T --> C
 Char. 1052: T --> C
 Char. 1063: T --> C
 Char. 1088: T --> C
 Char. 1226: C --> T
 Char. 1262: C --> A
 Char. 1420: A --> G
 Char. 1449: T --> C
 Char. 1458: T --> C
 Char. 1488: A --> C
 Char. 1564: A --> C
 Char. 1642: A --> C
 Char. 1763: C --> A
 Char. 1774: T --> C
 Char. 1802: T --> C
 Char. 1823: T --> C
 Char. 1856: C --> T
 Char. 1903: T --> A
 Char. 1913: T --> C
 Char. 1970: A --> T
 Char. 2008: C --> T
 Char. 2010: T --> A
 Char. 2052: C --> T
 Char. 2059: T --> C
 Char. 2062: T --> A
 Some trees:
 Char. 362: A --> G

Clado 16 :

All trees:

Char. 209: C --> T
 Char. 423: T --> C
 Char. 548: C --> T
 Char. 1073: T --> C
 Char. 1118: A --> C
 Char. 1278: G --> A
 Char. 1295: A --> C
 Char. 1431: A --> C
 Char. 1437: A --> T
 Char. 1479: T --> C
 Char. 1506: G --> C
 Char. 1540: T --> C
 Char. 1756: T --> C
 Char. 2023: A --> C
 Char. 2107: C --> T
 Some trees:
 Char. 419: A --> G

Clado 17 :

All trees:

Char. 45: 1 --> 0
 Char. 52: 1 --> 0
 Char. 85: A --> G
 Char. 354: A --> C
 Char. 407: A --> C
 Char. 532: A --> G
 Char. 544: C --> T
 Char. 589: T --> C
 Char. 887: C --> T
 Char. 908: C --> T
 Char. 1428: C --> T
 Char. 1543: T --> C
 Char. 1549: T --> C
 Char. 1621: A --> T
 Char. 1801: C --> A
 Char. 1875: T --> C

Char. 1900: A --> C
 Char. 1939: C --> T
 Char. 1940: T --> A
 Char. 2051: A --> G
 Char. 2287: T --> C
 Char. 2349: C --> T
 Char. 2805: C --> T
 Char. 3135: G --> C
 Char. 3274: G --> A
 Char. 3543: T --> C
 Char. 3777: T --> C
 Char. 3800: G --> C
 Char. 4082: T --> C
 Char. 4160: A --> G

Clado 18 :

All trees:

Char. 41: 1 --> 0
 Char. 46: 0 --> 1
 Char. 252: T --> C
 Char. 434: C --> T
 Char. 576: C --> T
 Char. 926: C --> T
 Char. 989: C --> T
 Char. 1034: A --> C
 Char. 1062: G --> A
 Char. 1063: C --> T
 Char. 1079: C --> T
 Char. 1169: C --> A
 Char. 1208: C --> T
 Char. 1211: A --> G
 Char. 1449: C --> A
 Char. 1482: T --> C
 Char. 1488: C --> A
 Char. 1494: C --> T
 Char. 1512: C --> T
 Char. 1639: T --> C
 Char. 1723: C --> T
 Char. 1838: C --> T
 Char. 1873: T --> C
 Char. 1892: A --> C
 Char. 1894: C --> T
 Char. 1918: C --> T
 Char. 2018: C --> T
 Char. 2070: C --> T
 Char. 2096: C --> T

Clado 19 :

All trees:

Char. 108: C --> T
 Char. 111: A --> G
 Char. 186: C --> T
 Char. 250: A --> G
 Char. 309: C --> T
 Char. 323: A --> G
 Char. 407: C --> T
 Char. 415: G --> A
 Char. 425: T --> C
 Char. 818: A --> G
 Char. 861: C --> T
 Char. 884: C --> T
 Char. 886: T --> C
 Char. 935: C --> T
 Char. 938: C --> T
 Char. 996: T --> C
 Char. 1004: T --> C
 Char. 1028: A --> T

Char. 1061: A --> C
 Char. 1130: C --> T
 Char. 1133: A --> G
 Char. 1277: C --> T
 Char. 1476: A --> T
 Char. 1507: C --> T
 Char. 1516: C --> T
 Char. 1588: A --> T
 Char. 1633: T --> C
 Char. 1645: A --> G
 Char. 1681: A --> G
 Char. 1795: A --> C
 Char. 1802: C --> T
 Char. 1825: A --> T
 Char. 1872: C --> A
 Char. 1900: C --> T
 Char. 1913: C --> T
 Char. 1924: A --> G
 Char. 1951: T --> C
 Char. 1966: T --> C
 Char. 1972: C --> T
 Char. 1991: T --> C

Clado 20 :

All trees:

Char. 84: T --> C
 Char. 112: T --> C
 Char. 134: A --> T
 Char. 186: C --> T
 Char. 317: A --> C
 Char. 392: C --> T
 Char. 403: C --> T
 Char. 421: G --> A
 Char. 424: C --> T
 Char. 447: A --> C
 Char. 550: A --> T
 Char. 996: T --> C
 Char. 998: A --> C
 Char. 1109: A --> C
 Char. 1194: G --> C
 Char. 2445: C --> T
 Char. 2499: G --> T
 Char. 3770: C --> T

Clado 21 :

All trees:

Char. 27: 0 --> 1
 Char. 41: 1 --> 0
 Char. 49: 0 --> 1
 Char. 54: 0 --> 1
 Char. 155: A --> G
 Char. 1058: A --> C
 Char. 1115: A --> G
 Char. 1226: T --> C
 Char. 2703: T --> G
 Char. 2827: T --> A
 Char. 3248: T --> C
 Char. 3838: C --> A

Clado 22 :

All trees:

Char. 120: A --> G
 Char. 145: A --> C
 Char. 146: C --> T
 Char. 248: C --> T
 Char. 293: T --> C
 Char. 298: A --> G

Char. 300: A --> T
 Char. 321: A --> G
 Char. 322: A --> C
 Char. 434: C --> T
 Char. 485: C --> T
 Char. 543: A --> G
 Char. 572: A --> G
 Char. 1468: A --> G
 Char. 1473: A --> G
 Char. 1621: A --> G
 Char. 1657: A --> G
 Char. 1661: A --> G
 Char. 1671: C --> T
 Char. 1714: C --> T
 Char. 1720: A --> G
 Char. 1723: C --> A
 Char. 1759: A --> C
 Char. 1760: C --> T
 Char. 1775: C --> T
 Char. 1777: A --> G
 Char. 1783: A --> T
 Char. 1801: C --> T
 Char. 1820: A --> G
 Char. 1822: C --> A
 Char. 1831: C --> T
 Char. 1840: A --> C
 Char. 1885: C --> A
 Char. 1886: C --> T
 Char. 1893: A --> G
 Char. 1910: A --> C
 Char. 1935: T --> C
 Char. 1945: C --> T
 Char. 1948: C --> T
 Char. 1951: T --> C
 Char. 1971: C --> T
 Char. 2023: C --> T
 Char. 2029: C --> T
 Char. 2041: C --> T
 Char. 2059: C --> T
 Char. 2062: A --> T
 Some trees:
 Char. 249: C --> T

Clado 23 :

All trees:

Char. 116: T --> C
 Char. 476: A --> G
 Char. 1262: A --> G
 Char. 1437: T --> C
 Char. 1455: T --> C
 Char. 1676: C --> T
 Char. 1726: C --> T
 Char. 1762: C --> T
 Char. 1876: T --> C
 Char. 2052: T --> C

Clado 24 :

All trees:

Char. 84: C --> T
 Char. 112: C --> T
 Char. 143: T --> C
 Char. 179: T --> C
 Char. 186: T --> C
 Char. 241: A --> T
 Char. 283: T --> C
 Char. 305: A --> G
 Char. 317: C --> A

Char. 323: A --> G
 Char. 362: G --> A
 Char. 410: T --> C
 Char. 412: A --> T
 Char. 418: A --> G
 Char. 421: A --> C
 Char. 436: A --> G
 Char. 447: C --> A
 Char. 448: A --> T
 Char. 473: A --> G
 Char. 474: G --> A
 Char. 575: T --> C
 Char. 882: C --> A
 Char. 909: T --> G
 Char. 1022: C --> T

BIOGRAFIA

Titulação:

Graduada em Ciências Biológicas pela Universidade Estadual de Londrina (UEL), no município de Londrina, Paraná, Brasil.

Monografia: Diferenciação osteológica de *Phrynops geoffroanus* Schweigger, 1812 e *Hydromedusa tectifera* Cope, 1869 (Reptilia, Testudines, Chelidae).

Artigo em periódico:

MOTA, M. C.; SANTANA, P. C.; HERTEL, M. F.; FRIOL, N. R.; CAVARIANI, M. M.; MEIRA-FILHO, M. R. C.; TOREZAN, J. M. D. Análise comparativa de duas formações vegetacionais e de seu ecótono, Miranda – MS. **Semina: Ciências Biológicas e da Saúde**, Londrina, v. 32, n. 2, p. 213-222, 2011.

Resumos publicados na área:

FRIOL, N. R. ; SHIBATTA, O. A. . Diferenciação osteológica do crânio de *Phrynops geoffroanus* (Schweigger, 1812) e *Hydromedusa tectifera* (Cope, 1869) (Reptilia, Testudines, Chelidae) da região sul do Brasil. IX Congresso Latino-Americano de Herpetologia, Curitiba, Paraná, Brasil. 2011.

FRIOL, N. R. ; SHIBATTA, O. A. . Relação peso-comprimento em *Phrynops geoffroanus* (Testudines, Chelidae) do ribeirão Lindóia, Londrina, Paraná. IX Congresso Latino-Americano de Herpetologia, Curitiba, Paraná, Brasil. 2011.

FRIOL, N. R.; ARAÚJO, R. S.; MOLINA, F. B.; ZAHER, H. Descrição do macho de *Mesoclemmys perplexa* Bour & Zaher, 2005 (Testudines, Chelidae) e primeiro registro da espécie na região da Serra Vermelha – Piauí. VI Congresso Brasileiro de Herpetologia, Salvador, Bahia, Brasil. 2013.

ARAÚJO, R. S.; FRIOL, N. R.; MOLINA, F. B.; ZAHER, H. Importância da variação ontogenética em medidas da cabeça e do casco na identificação de três espécies amazônicas do gênero *Mesoclemmys* (Testudines, Chelidae) VI Congresso Brasileiro de Herpetologia, Salvador, Bahia, Brasil. 2013.