UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

Natália Rizzo Friol

Revisão taxonômica e filogenia das espécies sul-americanas de Chelidae (Testudines,
Pleurodira)

Taxonomic revision and phylogeny of the South American Chelidae (Testudines,
Pleurodira)

São Paulo

2019

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

Natália Rizzo Friol

Revisão taxonômica e filogenia das espécies sul-americanas de Chelidae (Testudines,
Pleurodira)

Taxonomic revision and phylogeny of the South American Chelidae (Testudines,
Pleurodira)

Tese apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade de São
Paulo, para a obtenção de Título de
Doutora em Ciências, na Área de
Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. Hussam El Dine Zaher

São Paulo

2019

VII. RESUMO

As espécie sul-americanas de Chelidae são historicamente contextualizadas entre confusões taxonômicas e escassas inferências filogenéticas. Esse estudo propôs uma primeira revisão taxonômica e hipótese filogenética incluindo todas as espécies sul-americanas dessa família. Para tanto, todos os espécimes foram analisados quanto à morfologia externa e osteologia. Além disso, *Chelus*, *Platemys*, *Mesoclemmys* e *Phrynops geoffroanus* foram analisados também através da morfometria linear, e somente as diferentes populações de *Chelus* e *P. geoffroanus*, foram analisadas através da morfometria geométrica. As populações de *Chelus* provenientes das bacias do Amazonas, Orinoco e Guiana apresentaram distinções quanto às diferenças nas suturas do plastrão e largura do parietal. Na morfometria geométrica, as populações do Amazonas e Orinoco também demonstraram diferenças significativas na forma da carapaça. Entretanto, não foi tomada uma decisão acerca de mudança taxonômica, pois são necessárias maiores evidências para tal proposta. através da análise multivariada canônica, as populações de *Mesoclemmys* sensu lato demonstraram uma separação entre as espécies de cabeça pequena e de cabeça grande. Portanto, como *M. gibba* é a espécie-tipo desse gênero, somente *M. gibba* e *M. perplexa* são parte dele. A partir disso, *Batrachemys* é revalidado para incluir as outras espécies atualmente posicionadas em *Mesoclemmys*, incluindo *M. vanderhaegei*, que não apresentou sustentação morfológica para ser incluída no gênero monotípico *Bufocephala*. Já entre as populações de *Mesoclemmys vanderhaegei* distribuídas fora da bacia do Paraguai, somente as populações do São Francisco e do leste de São Paulo apresentaram variação nas medidas da cabeça que as potencializam como possíveis espécies novas. Entretanto, nenhuma dessas populações são parte da espécie *B. vanderhaegei*. Dentro do complexo *geoffroanus* a população da bacia do Paraná é claramente uma espécie nova, e é revalidada aqui, como *P. carunculata*. Em contrapartida, a espécie *P. tuberosus* foi sinonimizada em *P. geoffroanus* por fazer parte da mesma bacia e não apresentar diferenças morfológicas que a sustentem como espécie distinta. E, por fim, a subespécie *Platemys platycephala melanonota* apresentou sobreposição morfométrica e de coloração e foi sinonimizada em *Platemys platycephala*.

VIII. ABSTRACT

The South American species of Chelidae are historically contextualized in taxonomic confusions and few phylogenetic inferences. This study proposed a first taxonomic revision and phylogenetic hypothesis including all the South American species of the family. For this, all specimens were analyzed by external morphology and osteology. In addition, *Chelus*, *Platemys*, *Mesoclemmys* and *Phrynops* *geoffroanus* were also analyzed through linear morphometric, and only the different populations of *Chelus* and *P. geoffroanus* were analyzed through geometric morphometric. *Chelus*'s populations from the Amazon, Orinoco and Guyana basins presented distinctions regarding differences in plastron sutures and parietal width. In the geometric morphometric, the Amazon and Orinoco populations also showed significant differences in the shape of the carapace. However, a decision on taxonomic change has not been made, since more evidence is needed for such a proposal. Through canonical multivariate analysis populations of *Mesoclemmys* sensu lato showed a separation between the small head and large head species. Therefore, since *M. gibba* is the type species of this genus, only *M. gibba* and *M. perplexa* are part of it. From this, *Batrachemys* is resurrected to include the other species currently positioned in *Mesoclemmys*, including *M. vanderhaegei*, which did not show morphological support to be included in a monotypic genus *Bufocephala*. On the other hand, the populations of *Mesoclemmys vanderhaegei* distributed outside the Paraguay basin, only populations of São Francisco and the East São Paulo presented canonical variation in measures of head that support them as a putative new species. However, none of these populations are part of *B. vanderhaegei* species. Within the *geoffroanus* complex the population of Paraná basin is clearly a new species, and is revalidated here as *P. carunculata*. In contrast, the species *P. tuberosus* was synonymized in *P. geoffroanus* because it is part of the same basin and does not present morphological differences that support it as a distinct species. Finally, the subspecies *Platemys platycephala melanonota* presented morphometric and staining overlap and was synonymized in *Platemys platycephala*.

I. INTRODUÇÃO

Testudines Batsch, 1788 é a ordem animal que inclui as conhecidas tartarugas, cágados e jabutis, e que concentra, atualmente, 356 espécies em todo o mundo (TTWG, 2017). A história do surgimento dos quelônios é um dos questionamentos mais intrigantes da evolução dos vertebrados, justamente devido à estrutura corporal mais peculiar desses animais: o casco. As primeiras tartarugas fósseis datam do Triássico, como *Proterochersis* Fraas, 1913 (~221 m.a.) e *Proganochelys* Baur, 1887 (~210 m.a.). Entretanto, esses fósseis já possuíam um casco totalmente formado. A hipótese do surgimento do casco inclui um fóssil que viveu no Permiano (~260 m.a.) e foi classificado como um pararéptil, denominado de *Eunotosaurus africanus* Seeley, 1892. Esse animal possuía as costelas ligeiramente expandidas (Watson, 1914) e a respiração através dos músculos abdominais dispostos apenas nas costelas anteriores e posteriores, e não de músculos intercostais, basicamente como ocorre nas tartarugas modernas (Lyson, 2014). Após esse estudo, outros fósseis intermediários foram estudados e incluídos na tentativa de elucidação dessa história, como *Pappochelys rosinae* Schoch & Sues, 2015 (~240 m.a.), *Eorhynchochelys sinensis* Li et al., 2018 (~230 m.a.) e *Odontochelys semitestacea* Li et al., 2008 (~220 m.a.), classificados como Pan-Testudines (Lyson, 2010; Joyce et al., 2015). Apesar desses estudos contribuírem para uma maior compreensão da história evolutiva da ordem dos testudíneos, grupos menos inclusivos ainda são pouco estudados e muitas famílias carecem de uma abordagem ampla com revisões taxonômicas e relações filogenéticas abrangentes e suficientemente representativa, tanto com táxons como caracteres informativos.

Chelidae Gray, 1825, é uma família que está incluída na subordem Pleurodira Cope, 1864. Esta subordem se diferencia de Cryptodira, principalmente, por incluir indivíduos que retraem o pescoço lateralmente ao eixo rostro-caudal, e não pela retração vertical do pescoço, respectivamente (Gaffney, 1977). Essas duas subordens representam grupos monofiléticos bem sustentados em quase todas as reconstruções filogenéticas recentes, sejam estas baseadas em características morfológicas ou com dados moleculares (e.g. 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; Pereira et al., 2017 e Ferreira et al., 2018).

As espécies de Chelidae estão distribuídas na região do Gondwana, especificamente na Austrália, Nova Guiné e América do Sul (TTWG, 2017), e totalizam 23 espécies sul-americanas, sendo elas: *Acanthochelys macrocephala*, *A. pallidipectoris*, *A. radiolata*, *A. spixii*, *Chelus fimbriatus*, *Hydromedusa maximiliani*, *H. tectifera*, *Mesoclemmys dahli*, *M. gibba*, *M. heliostemma*, *M. hogei*, *M. nasuta*, *M. perplexa*, *M. raniceps*, *M. tuberculata*, *M. vanderhaegei*, *M. zuliae*, *Phrynops geoffroanus*, *P. hilarii*, *P. tuberosus*, *P. williamsi*, *Platemys platycephala* e *Rhinemys rufipes*; bem como por 33 espécies incluídas nos oito gêneros australasianos: *Chelodina*, *Elusor*, *Elseya*, *Emydura*, *Flaviemys*, *Pseudemydura*, *Myuchelys* e *Rheodytes* (TTWG, 2017). Morfologicamente, essa família é caracterizada pela tendência a perda dos ossos neurais, que estão ausentes ou reduzidos, além de apresentarem 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).

Os primeiros chelídeos sulamericanos foram descritos por Johann G. Schneider, sendo eles: *Testudo fimbriata* (1783) e *Testudo platycephala* (1792). Em 1805, André Marie C. Duméril criou o gênero *Chelus* para incluir *C. fimbriatus*, já que *Testudo*, pela ordem de prioridade do código de nomenclatura zoológica, era um gênero de Testudinidae. Poucos anos depois, August F. Schweigger (1812) descreveu: *Emys geoffroana*, *Emys gibba* e *Emys nasuta*. Já em 1820, Johann C. Mikan descreveu a espécie *Emys radiolata*. E, pouco depois, em 1824, Johann B. von Spix descreveu *Emys rufipes*. Um ano após isso, Mikan descreveu mais uma espécie: *Emys maximiliani*. Após revisão do gênero *Emys* Duméril (1806), Johann G. Wagler (1830) propõe os gêneros *Phrynops* para incluir *E. geoffroana*; *Rhinemys* para incluir *E. gibba*, *E. nasuta* e *E. radiolata*; *Platemys* para incluir *Testudo planiceps* (= *P. platycephala*); e *Hydromedusa* para incluir *E. maximiliani*. Após longa revisão dos Testudines, A. M. C. Duméril e Gabriel Bibron (1835) descreveram *Platemys spixii* e *Phrynops hilarii*. Em 1856, John E. Gray descreveu *Hydraspis raniceps* e em 1873 descreveu mais dois gêneros: *Acanthochelys* para incluir *P. spixii* e *Mesoclemmys* para incluir *R. gibba*. Em 1870, Edward D. Cope descreveu outra espécie para o gênero *Hydromedusa*: *H. tectifera*. Por ter uma cabeça muito larga e o parietal muito reduzido e, por isso, ser muito diferente de suas congêneres, Leonhard Stejneger (1909) descreveu o gênero *Batrachemys* para incluir *E. nasuta*. Já em 1926, Hermann Luederwaldt descreveu *Rhinemys tuberculata*, que mesmo sendo mais semelhante aos

Batrachemys, não a incluiu dentro desse gênero possivelmente pela falta de informação da existência desse novo gênero na época. Marcos A. Freiberg (1945) descreveu *Platemys pallidipectoris* e Rainer Zangerl e Federico Medem (1958) descreveram *Phrynops (Batrachemys) dahli*. Em 1967, Robert Mertens descreveu *Phrynops hogei*. Pouco tempo depois, Roger Bour (1973) descreveu *Phrynops tuberculatus vanderhaegei*. Dez anos após, Anders Rhodin e Russell Mittermeier (1983) descreveram *Phrynops williamsi*. E, logo em seguida, Peter Pritchard e Pedro Trebbau (1984) descreveram *Phrynops (Batrachemys) zuliae* e Rhodin, Mittermeier e McMorris (1984) descreveram *Platemys macrocephala*. Após revisão do gênero *Phrynops*, McCord, Joseph-Ouni e Lamar (2001) descreveram o gênero *Ranacephala* para incluir *P. hogei* e a nova espécie *B. heliostemma*. Por fim, a última espécie sul-americana descrita foi *Mesoclemmys perplexa*, por Bour e Zaher (2005).

A quantidade limitada de caracteres qualitativos bem definidos, juntamente com a extensa variação ontogenética, a sobreposição de padrões de tamanho e cor, e a reduzida amostragem geográfica na América do Sul, tendem a permitir a diversidade insuspeitada de espécies de quelônios. Como resultado, alguns autores concluíram que o processo de descrever a diversidade de tartarugas na América do Sul poderia ter realmente terminado (Santos & Blamires, 2012). Apesar disso, Molina et al. (2012) forneceram evidências morfológicas convincentes para o reconhecimento de *Mesoclemmys heliostemma*, como uma espécie válida. Esta última foi considerada desde sua descrição original como um possível sinônimo júnior de *Mesoclemmys raniceps* (Rueda-Almonacid et al., 2007). O exemplo fornecido em *M. heliostemma* destaca as dificuldades enfrentadas pelos taxonomistas ao descrever a diversidade de tartarugas nos Neotrópicos. Em contraste, nas últimas décadas houveram muitas descrições de chelídeos australasianos (Philippen & Grossmann, 1990; Cann & Legler, 1994; Rhodin, 1994a; Rhodin, 1994b; White & Archer, 1994; Cann, 1997a; Cann, 1997b. Cann, 1997c; Cann, 1997d; McCord & Thomson, 2002; Thomson et al., 2000; Thomson et al., 2006; McCord & Joseph-Ouni, 2007; McCord et al., 2007; Thomson et al., 2015; Thomson & Georges, 2016), sugerindo que pode ser prematuro afirmar um possível fim da taxonomia de Chelidae na América do Sul.

Nos anos 50, Williams e Vanzolini iniciaram uma extensa revisão da família Chelidae. Porém, devido ao pouco material disponível na época, não concluíram o projeto (Rhodin & Mittermeier, 1983). Com dados de morfologia externa e sorologia, Burbidge et al. (1974) compararam as espécies australasianas às sul-americanas, e

concluíram que em cada região as espécies eram mais relacionadas entre si, formando dois grupos monofiléticos. Gaffney (1977) e Gaffney & Meylan (1988), a partir de análises osteológicas cranianas e pós-cranianas, sustentaram o monofiletismo de Chelidae e apresentaram uma hipótese filogenética dos gêneros pertencentes à família, no qual *Chelus* e *Hydromedusa* foram incluídos no clado das espécies de pescoço longo, juntamente com *Chelodina*. Posteriormente, de Broin & Fuentes (1993) corroboraram esse agrupamento incluindo a análise de fósseis de Chelidae. Entretanto, Pritchard e Trebbau (1984), a partir de uma abordagem mais funcional dos caracteres do pescoço, argumentaram que o surgimento de um longo pescoço requer a expansão do lobo anterior do plastrão e da carapaça para acomodar e proteger o pescoço. Além disso, o autor comenta que essa característica encontrada nos três gêneros possui alto suporte para origens independentes, e *Hydromedusa* apresenta-se mais relacionado com *Chelus* do que com *Chelodina*. Em seus estudos moleculares, Fujita et al. (2004), Guillon et al. (2012) e Pereira et al. (2017) corroboram a monofilia de Chelidae e a maior relação entre as espécies distribuídas dentro do mesmo continente. Entretanto, Ferreira et al. (2018), a partir de dados morfológicos, não corroboraram o monofiletismo dos continentes.

Atualmente, Chelidae é fortemente suportada como grupo-irmão de Podocnemididae e Pelomedusidae, dentro de Pleurodira, um grupo monofilético (Guillon et al., 2012; Pereira et al., 2017; Ferreira et al., 2018). Entretanto, as relações interespecíficas entre os táxons sul-americanos de Chelidae permanecem indefinidas. Até o presente, nenhum estudo de revisão taxonômica e alguma proposta filogenética morfológica que inclua todas as espécies de Chelidae sul-americanas foram realizados. Por sua vez, sendo esse grupo de quelônios o que possui a maior riqueza de espécies no Brasil, o mesmo apresenta grande destaque quanto às suas confusões taxonômicas que sugerem a existência de complexos de espécies.

VI. CONCLUSÕES

A partir de análises multivariadas pôde-se concluir que as populações de *Chelus fimbriatus* provenientes do Amazonas, Guiana e Orinoco possuem diferenças para sustentar uma possível validação de espécies novas. Além disso, a análise de morfometria geométrica também corrobora a divisão entre Amazonas e Orinoco. Apesar disso, há a necessidade de maior número amostral para garantir a não sobreposição dos indivíduos e propor uma mudança taxonômica.

Já *Mesoclemmys* sensu lato demonstrou-se claramente parafilético. Os resultados mostram uma divisão clara entre os gêneros *Batrachemys* e *Mesoclemmys*, tanto taxonomica quanto filogeneticamente, sustentando a revalidação de *Batrachemys*. Já *Bufocephala* não apresentou características robustas para diferenciá-lo de *Batrachemys*, sendo portanto tratado como parte desse gênero.

Mesoclemmys sensu stricto é monofilético. Apesar da falta de robustas variações de morfologia externa qualitativas, esse gênero demonstrou diferenças morfométricas lineares entre *M. gibba*, *M. perplexa* e as populações do São Francisco e leste de São Paulo. Apesar desse resultado, as outras populações não fazem parte da espécie *B. vanderhaegei* como atualmente tratadas na literatura, principalmente, pela clara diferença da largura do osso parietal com a largura cefálica, no caso, muito menor em *B. vanderhaegei*.

Phrynops apresentou-se como gênero monofilético. Entretanto, apesar de algumas diferenças de coloração entre as populações de diferentes bacias hidrográficas do complexo *geoffroanus*, somente a população da bacia do rio Paraná apresentou resultado significativo para elevação ao nível de espécie que, nesse caso, já possuía nomenclatura na lista sinonímica: *P. carunculata*.

A subespécie *Platemys platycephala melanonota* não foi sustentada aqui, pois não apresentou variação morfométrica linear e as diferenças de coloração e a quantidade de escamas pós-orbitais, utilizadas para sustentar o nível subespecífico, se sobrepuseram nas análises desse estudo. Por isso, foi sinonimizada em *P. platycephala*.

Outra evidência que sustenta o parafiletismo de *Mesoclemmys* é em relação ao cágado-de-Hoge, atualmente considerado como espécie criticamente ameaçada de extinção. Essa espécie não faz parte do gênero *Mesoclemmys*, como descrito na literatura atual e, sim, de um gênero monotípico denominado de *Ranacephala hogei*.

Os resultados desse estudo demonstraram clara incompreensão das populações de alguns gêneros, principalmente, de *Mesoclemmys* e *Phrynops*, o que sustenta o investimento em estudos futuros que considerem essas espécies de quelônios e incluam outras evidências evolutivas para sustentar as mudanças taxonômicas e/ou a dimensão mais sólida da riqueza de espécies dessa família.

IX. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ameghino, F. **Catálogo explicativo de las colecciones de Antropología, prehistoria y de paleontología de Florentino Ameghino**. Buenos Aires: Catálogo de la Sección de la Provincia de Buenos Aires en la Exposición Continental Sud Americana, Anexo A:35–42. 1882.
- Ananjeva, N.B, Borkin, L.J., Darevskii, I.S., Orlov, N. L. **Dictionary of animal names in five languages. Amphibians and Reptiles**. Moscow: Russky Yazik Publishers, 1988.
- Artner, H. The world's extant turtle species, part 1. **Emys**, v.15, n. 3, p. 4-32. 2008.
- Avila, R.W. et al. Endoparasites new to the Neotropical freshwater turtle, *Mesoclemmys vanderhaegei* (Bour 1973) (Testudines, Chelidae), from central Brazil. **Pan-American Journal of Aquatic Sciences**, p. 478-480, 2010.
- Barrere, P. **Essai sur L'Histoire Naturelle de la France Equinoxiale**. Paris: Piget, 1741.
- Batsch, A.J.G.C. Versuch einer Anleitung zur Kenntniss und Geschichte der Thiere und Mineralien. Erster Theil. Allgemeine Geschichte der Natur; besondere der Säugthiere, Vögel, Amphibien und Fische. Jena: Akademische Buchhandlung, 528 pp. 1788.
- Baur, G. An apparently new species of *Chelys*. **American Naturalist**, v. 24, p. 967-968. 1890.
- Baur, G. Ueber den Ursprung der Extremitäten der Ichthyopterygia. Bericht des Oberrheinischen Geologischen Verein, 20: p. 17-20, 1887.
- Bell, T. On *Hydraspis*, a new genus of freshwater tortoises, of the family Emydidae. **Zoological Journal**, v.3, n.12, p.511-513. 1828.
- Bohls, J. Bemerkung zur Eintheilung der Chelydidae. **Zoologischer Anzeiger**, v.18, p.51-53. 1895.

- Bonaparte, C.L. **Cheloniorum Tabula Analytica**. Rome. 1836.
- Boulenger, G.A. **Catalogue of the Chelonians, Rhynchocephalians, and Crocodiles in the British Museum (Natural History)**. London: Trustees of the Museum. 1889.
- 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. 98, n. 1, p. 175-190. 1973.
- Bour, R. The holotype of *Emys nasuta* Schweigger, 1812. **Emys**, v. 14, n. 4, p. 28-32. 2007.
- Bour, R., Pauler, I. Identité de *Phrynops vanderhaegei* Bour, 1973, et des espèces affines (Reptilia - Chelonii - Chelidae). Mésogée: **Bulletin du Museum d'Histoire Naturelle de Marseille**, v. 47, p. 3-23. 1987.
- Bour, R., Zaher, H. A new species of *Mesoclemmys*, from the open formations of northeastern Brazil (Chelonii, Chelidae). **Papeis Avulsos de Zoologia**, v. 45, p. 295-311. 2005.
- Brito, E.S. de, Strussmann, C., Penha, J.M.F. Population structure of *Mesoclemmys vanderhaegei* (Bour, 1973) (Testudines: Chelidae) in the Cerrado of Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brazil. **Biota Neotropica**, v. 9, n. 4, p. 245-248, 2009.
- Brongniart, A. **Essai d'une classification naturelle des reptiles**. Paris: Baudouin, Imprimeur de l'Institut National. 1805.
- Bruguère, J.G. Description d'une nouvelle espèce de tortue de Cayenne. **Journal d'Histoire Naturelle**, v. 1, n. 7, p. 253-261. 1792.
- 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. Las Tortugas Continentales de Sudamerica Austral. Córdoba: BR Copias. 1998.
- Cann, J. & Legler, J.M. The Mary River tortoise: a new genus and species of short-necked chelid from Queensland, Australia (Testudines: Pleurodira). *Chelonian Conservation and Biology* 1 (2): p. 81-96, 1994.
- Cann, J. Georges short-necked turtle. Monitor: *Journal of the Victorian Herpetological Society* 9 (1): p. 18-23, 1997a.

- Cann, J. Irwin's turtle. Monitor: *Journal of the Victorian Herpetological Society* 9 (1): p. 36-40, 1997b.
- Cann, J. Kuchling's turtle. Monitor: *Journal of the Victorian Herpetological Society* 9 (1): p. 41-44, 1997c.
- Cann, J. The northern yellow-faced turtle. Monitor: *Journal of the Victorian Herpetological Society* 9 (1): p. 24-29, 1997d.
- Carvalho, V.T. de, Martínez, J.G., Hernández-Rangel, S.M., Astolfi-Filho, S., Vogt, R.C., Farias, I.P., Hrbek, T. Giving IDs to turtles: SNP markers for assignment of individuals to lineages of the geographically structured *Phrynops geoffroanus* (Chelidae: Testudines). **Conservation Genetics Resources**, v. 9, n. 1, p. 157-163. 2016.
- Ceríaco, L.M.P., Bauer, A.M. "*Testudo torticollis*", an unpublished name for the Matamata, *Chelus fimbriatus* (Schneider, 1783) (Testudines: Chelidae), with comments on early illustrations of the species. **Bibliotheca Herpetologica**, v. 13, n. 1-2, p. 35-49. 2017.
- Ceríaco, 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.
- Cope, E.D. On the limits and relations of the Raniformes. Proceedings of the Academy of Natural Sciences, Philadelphia 16:181–183, 1864.
- Cope, E.D. Seventh contribution to the herpetology of tropical America. **Proceedings of the American Philosophical Society**, v. 11, n. 1869-1870, p.147-169. 1870.
- Cuvier, G. **Le Règne Animal Distribué d'après son Organisation, pour Servir de Base à l'Histoire Naturelle des Animaux et d'Introduction à l'Anatomie Comparée**. Nouvelle Édition, Revue et Augmentée [Edition 2]. Tome II. Paris: Deterville, 1829.
- Cuvier, G., Schinz, H. **Das Thierreich, eingetheilt nach dem Bau der Thiere als Grundlage ihrer Naturgeschichte und der vergleichenden Anatomie von den Herrn Ritter von Cuvier/Zweiter Band, Reptilien, Fische, Weichthiere**,

- Ringelwürmer.** Stuttgart und Tübingen, in: der J.G. Cotta'schen Buchhandlung, 1822.
- Daudin, F.M. **Histoire Naturelle, Générale et Particulière des Reptiles.** Tome Second. Paris: Imprimerie F. Dufart, 1802.
- De Broin, F., de la Fuentes, M. Les tortues fossiles d'Argentine: synthèse. *Annales de Paléontologie*, v. 79, fasc. 3, pp. 169-232, 1993.
- Diesing, C.M. Neue Gattungen von Binnenwürmern nebst einem Nachtrage zur Monographie der Amphistomen. **Annalen des Wiener Museums der Naturgeschichte**, v. 2, p. 219-242. 1839.
- Diesing, C.M. Neue Gattungen von Binnenwürmern nebst einem Nachtrage zur Monographie der Amphistomen. **Annalen des Wiener Museums der Naturgeschichte**, v. 2, p. 219-242. 1839.
- Donoso-Barros, R. Distribución de las tortugas en Sudamerica. **Publicaciones Ocasionales del Museo Nacional de Historia Natural, Santiago**, v. 8, p.1-14. 1965.
- Drummond, G.M., Coutinho, M.E., Vogt, R.C. *Mesoclemmys hogei*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016: e.T17081A1316719.
- Duméril, A.M.C. **Zoologie Analytique, ou Méthode Naturelle de Classification des Animaux.** Paris: Perronneau, 1805.
- Duméril, A.M.C., Bibron, G. **Erpétologie Générale ou Histoire Naturelle Complète des Reptiles. Tome Second.** Paris: Roret, 1835.
- Ernst, C.H. Geographic variation in the neotropical turtle, *Platemys platycephala*. **Journal of Herpetology**, v. 17, n. 4, p. 345-355. 1984.
- Ernst, C.H. Geographic variation in the neotropical turtle, *Platemys platycephala*. **Journal of Herpetology**, v. 17, n. 4, p. 345-355. 1983.
- Ernst, C.H. *Platemys pallidipectoris* Freiberg, Chaco sideneck turtle. **Catalogue of the American Amphibians and Reptiles**, v. 325, p. 1-2. 1983.
- Ernst, C.H., Barbour, R.W. **Turtles of the World.** Washington, DC: Smithsonian Institution Press, 1989.
- Fermin, P. **Histoire Naturelle de la Hollande Equinoxiale, ou Description des Animaux, Plantes, Fruits, et Autres Curiosités Naturelles, qui se Trouvent dans la Colonie de Surinam.** Amsterdam: M. Magerus, 1765.

- Ferreira, G.S., Bronzati, M., Langer, Max, Sterli, J. Phylogeny, biogeography and diversification patterns of side-necked turtles (Testudines: Pleurodira). *Royal Society Open Science*, 5: p. 1-17, 2018.
- Ferrer, J., Wingert, J.M., Malabarba, L.R. Description of a new species and phylogenetic analysis of the subtribe Cynopoeilina, including continuous characters without discretization (Cyprinodontiformes: Rivulidae). *Zoological Journal of Linnean Society*, 172, p. 846-866, 2014.
- Fitzinger, L.J. Entwurf einer systematischen Anordnung der Schildkröten nach den Grundsätzen der natürlichen Methode. **Annalen des Wiener Museums der Naturgeschichte**, v. 1, p. 105-128. 1835.
- Fitzinger, L.J. **Neue Classification der Reptilien, nach ihren Natürlichen Verwandtschaften nebst einer Verwandtschafts-Tafel und einem Verzeichnisse der Reptilien-Sammlung des k.k. Zoologischen Museum zu Wien**. Wien: J.G. Hübner Verlagen, 1826.
- Fitzinger, L.J. **Systema Reptilium. Fasciculus Primus: Amblyglossae**. Vindobona [Vienna]: Braumüller und Seidel, 1843.
- Fraas, E. *Proterochersis*, eine pleurodire Schildkröte aus dem Keuper, Jahreshefte der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg, 69, p. 13-90, 1913.
- Freiberg, M.A. Los Reptiles (Reptilia). In: L. Cendrero (ed.). **Zoologia Hispanoamericana. Vertebrados**. Editorial Porrúa, S. A., Mexico, D. F. 1972 . p. 447-634.
- Freiberg, M.A. **Turtles of South America**. Neptune City, N.J.: T.F.H. Publications Inc. Ltd., 1981.
- Freiberg, M.A. Una nueva especie de tortuga del genero *Platemys* Wagler. **Physis**, v. 20, p. 19-23. 1945.
- Friol, N.R. **Filogenia e evolução das espécies de Phrynops (Pleurodira, Chelidae)**. 2014. 101 f. Dissertação (Mestrado em Ciências: área Zoologia). Universidade de São Paulo, São Paulo. 2014.
- Friol, N.R.; Molina, F. de B.; Zaher, H. A new species of *Phrynops* from Southern Brazil (Testudines, Chelidae), with comments on the phylogeny of the genus. **Peerj preprints**, v. 3, p. E986v1, 2015.
- Fritz, U., Pauler, I. *Phrynops chacoensis* spec. nov. (Reptilia, Chelidae), eine neue Krötenkopfschildkröte. **Mitteilung des Zoologischen Museums Berlin**, v. 68, p. 299-307. 1992.

- Fróes, O.M. Notas Quelonologicas. I. Atualização da nomenclatura dos quelonios Brasileiros. **Iheringia, Zool**, v. 2, p. 1-24. 1957.
- Fujita, M.K. *et al.* Turtle phylogeny: insights from a novel nuclear intron. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 31, n. 3, p. 1031-1040, 2004.
- Fürbringer, M. Das Zungenbein der Wirbeltiere insbesondere der Reptilien und Vögel. **Abhandlungen Heidelberger Akademie Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse, Abt. B**, v. 11, p. 1-164. 1922.
- 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.
- Gaffney, E.S. The side-necked turtle family Chelidae: a theory of relationships using shared derived characters. *American Museum Novitates*, 2620:1–28, 1977.
- Gaffney, E.S., Meylan, P.A., Wyss, A.R. A computer assisted analysis of the relationships of the higher categories of turtles. *Cladistics*, 7: p. 313–335, 1991.
- Gaffney, E.S., Parsons, T.S., Williams, E.E. An illustrated glossary of turtle skull nomenclature. **American Museum Novitates**, n. 2486, 1972.
- Garbin, R.C., Karlguth, D.T., Fernandes, D.S., Pinto, R.R. Morphological variation in the Brazilian Radiated Swamp Turtle *Acanthochelys radiolata* (Mikan, 1820) (Testudines: Chelidae). **Zootaxa**, v. 4105, n. 1, p. 45-64. 2016.
- Gasparini, Z., de la Fuente, M., Donadio, O. Los reptiles cenozoicos de la Argentina: Implicancias paleoambientales y evolution biogeografica. *Actas IV Congr. Argent. Paleont. y Bioestr, Mendoza*, v. 2, p. 119-130. 1986.
- Georges, A., Birrell, J., Saint, K.M., Mccord, W., Donnellan, S.C. A phylogeny of side-necked turtles (Chelonia: Pleurodira) based on mitochondrial and nuclear gene sequence variation. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 67, p. 213-246. 1998.
- Giebel, C.G. Die Schildkröten der Insel Banka. **Zeitschrift für die Gesamten Naturwissenschaften**, v. 27, p. 11-21. 1866.
- Gmelin, J.F. **Caroli a Linné, Systema Naturae per regna tria naturae secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis**. Ed. 13. Tom. I. Pars III. Leipzig: G.E. Beer, Ed. 13. 1789.
- Goloboff, P.A. & Catalano, S.A. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics* 32 (3): p. 221-238, 2016.

- Goloboff, P.A., Mattoni, C.I., Quinteros, A.S. Continuous characters analyzed as such. *Cladistics*, 22(6): 589-601, 2006.
- Gravenhorst, J.L.C. **Deliciae Musei Zoologici Vratislaviensis. Fasciculus primus, continens chelonios et batrachia.** Lipsiae: Leopoldi Vossii, 1829.
- Gray, J.E. A synopsis of the genera of reptiles and amphibia, with a description of some new species. *Annals of Philosophy* (2)10:193–217, 1825.
- Gray, J.E. **A Synopsis of the Species of the Class Reptilia.** London: Whittaker, Treacher, and Company, 1831.
- Gray, J.E. **Catalogue of Shield Reptiles in the Collection of the British Museum. Part I. Testudinata (Tortoises).** London: British Museum, 1856.
- Gray, J.E. **Catalogue of the Tortoises, Crocodiles, and Amphisbaenians in the Collection of the British Museum.** London: Edward Newman, 1844.
- Gray, J.E. **Hand-List of the Specimens of Shield Reptiles in the British Museum.** London: British Museum, 1873.
- Gray, J.E. Notice of *Hydraspis gordonii*, a new species from Trinidad, living in the gardens of the Society. **Proceedings of the Zoological Society of London**, v. 1868, p. 563-564. 1868.
- Gray, J.E. On *Spatulemys lasalae*, a new genus of Hydraspidae from Rio Parana, Corrientes. **Annals and Magazine of Natural History**, v. 4, p. 10:463. 1872.
- Gray, J.E. **Supplement to the Catalogue of Shield Reptiles in the Collection of the British Museum. Part I. Testudinata (Tortoises).** London: British Museum, 1870.
- Gray, J.E. **Synopsis Reptilium; or Short Descriptions of the Species of Reptiles. Vol. I.** London: Treuttel, Wurz, and Company, 1831b.
- Groombridge, B. (Hrsg.): **The IUCN Amphibia-Reptilia Red Data Book.** IUCN, 1982.
- Guillon, J. M., Guéry, L., Hulin, V., Girondot, M. A large phylogeny of turtles (Testudines) using molecular data. **Contributions to Zoology**, v. 81, n. 3, p. 147-158. 2012.
- Günther, A.C.L.G. Contribution to our knowledge of *Hydromedusa*, a genus of South-American freshwater turtles. **Annals and Magazine of Natural History**, v. 5, n. 14, p. 421-425. 1884.

- Günther, A.C.L.G. Contribution to our knowledge of *Hydromedusa*, a genus of South-American freshwater turtles. **Annals and Magazine of Natural History**, v. 5, n. 14, p. 421-425. 1884.
- Hammer, Øy., Harper, D. A. T., Ryan, P. D. PAST - Palaeontological Statistics. Version 3.2.5. **Computer program available online at [http://folk. Uio. No/ohammer/past](http://folk.uio.no/ohammer/past)**, 2019;
- Hensel, R. **Chelonios do Brazil (Jabotys – Kagados – Tartarugas)**. Belém: Bol. Mus. Goeldi, 1968.
- Huebinger, R.M., Bickham, J.W., Rhodin, A.G.J., Mittermeier, R.A. 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.
- ICZN (**International Commission on Zoological Nomenclature**). Disponível em: www.iczn.org . Acessado em 2019.
- Joyce, W.G. Origin of turtles: paleontological perspective. *J. Exp. Zool. B*, 324, p. 181–193, 2015.
- Kanberg, H. Die Schildkroten der Gattung *Platemys* Wagl. **Das Aquarium (Berlin)**, v. 11, p. 64-65. 1937.
- Krenz, J.G., *et al.* Molecular phylogenetics and evolution of turtles. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 37, p. 178-191, 2005.
- Lema, T. Lista comentada dos répteis ocorrentes no Rio Grande do Sul, Brasil. **Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUC do Rio Grande do Sul, Série Zoologia**, v. 7, p. 41-150. 1994.
- Lescure, J., Fretey, J. Etude taxinomique de *Phrynops (Batrachemys) nasutus* (Schweigger) (Testudinata, Chelidae). **Bulletin du Muséum Nationale d’Histoire Naturelle, Paris, Zoologie**, v. 239, p. 1317-1328. 1975.
- Li, C., Fraser, N.C., Rieppel, O., Wu, X-C. A Triassic stem turtle with an edntulous beak. *Letter Research, Nature*, v. 560, 476-479, 2018.
- Li, C., Wu, X.C., Rieppel, O, et al. Ancestral turtle from the late Triassic of southwestern China. *Nature*, 456: p. 497–501, 2008.
- Linnaeus, C. **Systema Naturae, per Regna Tria Naturae, secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis. Tomus I. Editio Decima, Reformata. [10th Ed.]**. Holmia [Stockholm]: Laurentii Salvii, 1758.

- Luederwaldt, H. Os chelonios brasileiros. **Revista Museo Paulista**, v. 14, p. 403-470. 1926.
- Lyson, T.R., Bever, G.S., Bhullar, B.A.S., et al. Transitional fossils and the origin of turtles. *Biol Lett*, 6, p. 830–833, 2010.
- Lyson, T.R., Schachner, E.R., Botha-Brink, J., et al. Origin of the unique ventilator apparatus of turtles. *Nat Comm* 5: p. 5211, 2014.
- Maddison, W.P. & Maddison, D.R. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.51, 2018.
- Maffei, F., do Nascimento, B.T.M., Moya, G.M., Donatelli, R.J. New distribution records of *Mesoclemmys vanderhaegei* (Testudines: Chelidae) from southeastern Brazil, including observations on reproduction. *Journal of Threatened Taxa*, 8(11), p. 9322-9326, 2016.
- Marques, T. S., Bohm, S., Brito, E. S., Cabrera, M. R., Verdade, L. M. *Mesoclemmys vanderhaegei* (Bour 1973) Vanderhaege's Toad-headed Turtle, Karumbé-hy, 2014.
- McBee, K., Bickham, J.W., Rhodin A.G.J, Mittermeier, R.A. Karyotypic Variation in the Genus *Platemys* (Testudines: Pleurodira). **Copeia**, v. 1985, n. 2, p. 445-449. 1985.
- Mccord, W.P. & Joseph-Ouni, M. A new species of *Chelodina* (Testudines: Chelidae) from southwestern New Guinea (Papua, Indonesia). Barcelona: *Reptilia* 52: p. 47-52, 2007.
- Mccord, W.P. & Thomson S. A new species of *Chelodina* (Testudines: Pleurodira: Chelidae) from northern Australia. *Journal of Herpetology* 36 (2): p. 255-267, 2002.
- Mccord, W.P., Joseph-Ouni, M., Hagen, C. A new subspecies of *Chelodina mccordi* (Testudines: Chelidae) from eastern Rote Island, Indonesia. Barcelona: *Reptilia* 52: p. 58-61, 2007.
- McCord, W.P., Joseph-Ouni, 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 Biologia Tropical**, v. 49, n. 2, p. 715-764. 2001.
- Mendes-Pinto, T.J., de Souza, S.M., Vogt, R.C., Bernhard, R. First record of *Platemys platycephala melanonota* Ernst, 1984 (Reptilia, Testudines, Chelidae) for the Brazilian Amazon. **Revista de Ciências Ambientais**, v. 5, n. 2, p. 103-107. 2011.

- Merrem, B. **Versuch eines Systems der Amphibien. Tentamen Systematis Amphibiorum.** Marburg: J.C. Krieger, 1820.
- Mertens, R. Bemerkenswerte Süßwasserschildkröten aus Brasilien. **Senckenbergiana Biologica**, v. 48, p. 71-82. 1967.
- Mertens, R. Eine neue Halswender-Schildkröte aus Peru. **Senckenbergiana Biologica**, v. 50, p. 132. 1969.
- Mertens, R., Müller, L., Rust, H.T. **Systematische Liste der lebenden Schildkröten.** Blätt. Aquar. Terrar. Kde., 1934.
- Mikan, J.C. **Delectus Florae et Faunae Brasiliensis.** Fasciculus Primus. Vindobonae, 1820.
- Mikan, J.C. **Delectus Florae et Faunae Brasiliensis.** Fasciculus Quartus. Vindobonae, 1825.
- Molina, F.B., Machado, F.A., Zaher, H. Taxonomic validity of *Mesoclemmys heliostemma* (McCord, Joseph-Ouni and Lamar, 2001) (Testudines, Chelidae) inferred from morphological analysis. **Zootaxa**, v. 3575, p. 63-77. 2012.
- Müller, L. Über die Verbreitung der Chelonier auf dem südamerikanischen Kontinent. **Physis**, v. 16, p. 89-102. 1939.
- Oppel, M. **Die Ordnungen, Familien und Gattungen der Reptilien als Prodrum einer Naturgeschichte derselben.** München: J. Lindauer, 1811.
- 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, p. 1-11, 2006.
- Pereira, A.G., Sterli, J., Moreira, F.R.R., Schrago, C.G. Multilocus phylogeny and statistical biogeography clarify the evolutionary history of major lineages of turtles. *Molecular Phylogenetic and Evolution*, Elsevier, 113, p. 59-66, 2017.
- Peters, W.K.H. *Platemys tuberosa*, eine neue Art von Schildkröten aus British-Guiana. **Monatsberichte der Königlischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin**, v. 1870, p. 311-313. 1870.
- Philippen, H. & Grossmann, P. Eine neue Schlangenhalschildkröte von Neuguinea: *Chelodina reimanni* sp. n. (Reptilia, Testudines, Pleurodira, Chelidae). *Zoologische Abhandlungen*, Staatliches Museum Tierkunde Dresden 46 (5): p. 95-102, 1990.

Pritchard, P.C.H. **Encyclopedia of turtles**. New Jersey: T.F.H. Publ., Inc., Neptune, 1979.

Pritchard, P.C.H. Living Turtles of the World. Jersey City: TFH Publ., 1967.

Pritchard, P.C.H. Piscivory in turtles, and evolution of the long-necked Chelidae. In: Ferguson, M.W. (Ed.). **The Structure, Development and Evolution of Reptiles**. Symposia of the Zoological Society of London, v. 52, p. 87-110. 1984.

Pritchard, P.C.H. Taxonomy, Evolution and Zoogeography. In: Harless M, Morlock H, eds. Turtles: perspectives and research. New York: Wiley, 1979. p. 127–152.

QGIS Development Team. A Free and Open Source Geographic Information System version 3.6 – Noosa, 2019.

Rafinesque, C.S. **Analyse de la Nature ou Tableau de l'Univers et des Corps Organisés**. Palermo, 1815.

Rhodin, A.G.J. Chelid turtles of the Australasian Archipelago: I. A new species of *Chelodina* from southeastern Papua New Guinea. *Breviora* 497: p. 1-36, 1994a.

Rhodin, A.G.J. Chelid turtles of the Australasian Archipelago: II. A new species of *Chelodina* from Roti Island, Indonesia. *Breviora*, 498: p. 1-31, 1994b.

Rhodin, A.G.J., Mittermeier, R.A. Description of *Phrynops williamsi*, a new species of chelid turtle of the South American *P. geoffroanus* complex. In: Rhodin, A.G.J. and Miyata, K. (Eds.). **Advances in Herpetology and Evolutionary Biology**. Essays in Honor of Ernest E. Williams. Cambridge, MA: Museum of Comparative Zoology, pp. 58–73, 1983.

Rhodin, A.G.J., Mittermeier, R.A., McMorris, J.R. *Platemys macrocephala*, a new species of chelid turtle from central Bolivia and the Pantanal region of Brazil. **Herpetologica**, v. 40, n. 1, p. 38-46. 1984.

Richard, E. **Tortugas de las regions áridas de Argentina. Contribución al conocimiento de las tortugas de las regions áridas de Argentina (Chelidae y Testudinidae) con especial referencia a los aspectos ecoetológicos, comerciales y antropológicos de las especies del complejo chilensis (*Chelonoidis chilensis* y *C. donosobarrosi*) en la provincia de Mendoza**. Buenos Aires: Literatura of Latin America. 1999.

Ritgen, F.A. Versuch einer Natürlichen Eintheilung der Amphibien. **Nova Acta Physico-Medica Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Naturae Curiosorum**, v. 14, p. 245-284. 1828.

- Rivas, G.A., Barros, T.R., Molina, F.D.B., Trebbau, P., Pritchard, P.C.H. The presence of *Mesoclemmys raniceps* and *Mesoclemmys nasuta* in Venezuela and comments on the Type Locality of *Hydraspis maculata* (Chelidae). **Chelonian Conservation and Biology**, v. 14, n. 1, p. 104-107. 2015.
- Rohlf, F.J. The tps series of software. *Hystrix*, the Italian Journal of Mammology 26: 9–12, 2015.
- Rueda-Almonacid, J.V., Carr, J.L., Mittermeier, R.A., Rodríguez-Mahecha, J.V., Mast, R.B., Vogt, R.C., Rhodin, A.G.J., de la Ossa-Velásquez, J., Rueda, J.N., Mittermeier, C.G. **Las tortugas y los cocodrilianos de los países andinos del trópico**. Bogotá, Colombia: Editorial Panamericana, Formas e Impresos, Serie de guías tropicales de campo No. 6, Conservación Internacional, 2007.
- Rust, H.T. Die Strahlen.Flachpanzerschildkröte. *Platemys radiolata*. **Bleett. Aquar. Terrar**, v. 47, n. 6, p. 133-134. 1936.
- Sanchez-Villagra, M.R., Pritchard, P.C.H., Paolillo, A., Linares, O.J. Geographic variation in the matamata turtle, *Chelus fimbriatus*, with observations on its shell morphology and morphometry. **Chelon. Conserv. Biol.**, v. 1, p. 293-300. 1995.
- Santos, D.R., Blamires, D. Relação entre data de descrição, tamanho corporal e área de distribuição geográfica dos quelônios sulamericanos. *Bioscience Journal*, 28: 439-444, 2012.
- Schnee, P. Über eine Sammlung südbrasilianischer Reptilien und Amphibien, nebst Beschreibung einer neuen Schildkröte (*Platemys werneri*). **Zoologischer Anzeiger**, v. 23, n. 622, p. 461-464. 1900.
- Schneider, J.G. **Allgemeine Naturgeschichte der Schildkröten, nebst einem systematischen Verzeichnisse der einzelnen Arten und zwey Kupfern**. Leipzig: J.G. Müller, 1783.
- Schneider, J.G. Beschreibung und Abbildung einer neuen Art von Wasserschildkröte nebst Bestimmungen einiger bisher wenig bekannten fremden Arten. **Schriften der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin**, v. 10, p. 259-284. 1792.
- Schoch, R.R., Sues, H.D. A Middle Triassic stem-turtle and the evolution of the turtle body plan. *Nature* 523, p. 584–587, 2015.
- Schweigger, A.F. Prodrum monographiae Cheloniorum. **Königsberger Archiv für Naturwissenschaft und Mathematik**, v. 1, p. 271-368, p. 406-462. 1812.

- Seddon, J.M., Georges, A., Baverstock, P.R., McCord, W.P. Phylogenetic relationships of chelid turtles (Pleurodira: Chelidae) based on mitochondrial 12S rRNA gene sequence variation. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 7:55-61, 1997.
- Seeley, H. On a new reptile from Welte Vreden (Beaufort West) *Eunotosaurus africanus* (Seeley). *Q J Geol Soc*, 48: p. 583–585, 1892.
- Shaffer, H.B., Meylan, P. & Mcknight, M.L. Tests of turtle phylogeny: molecular, morphological, and paleontological approaches. **Systematic Biology**, v. 2, n. 46, p. 235-268, 1997.
- Siebenrock, F. Schildkröten von Brasilien. **Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien (Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse)**, v. 76, p. 1-28. 1904.
- Siebenrock, F. Schildkröten von Brasilien. **Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien (Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse)**, v. 76, p. 1-28. 1904.
- Siebenrock, F. Über zwei seltene Schildkröten der herpetologischen Sammlung des Wiener Museums. **Anzeiger der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien (Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse)**, v. 1902, n. 2, p. 11-13. 1902.
- Spix, J.B. **Animalia Nova sive Species Novae Testudinum et Ranarum**. Monachii, 1824.
- Stejneger, L. Generic names of some Chelyid turtles. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, v. 22, p. 125-127. 1909.
- Strauch, A. Bemerkungen über die Eidechsenfamilie der Amphisbaeniden. **Mel. Biol. Bull. Ac. Imp. Sc. St. Petersb. II**, v. 28, p. 45-131. 1881.
- Strauch, A. Chelonologische studien, mit besonderer Beziehung auf die Schildkrötensammlung der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu St. Petersburg. **Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Pétersbourg**, v. 5, n. 7, p. 1-196. 1862.
- Strauch, A. Die Vertheilung der Schildkröten über den Erdball. Ein zoogeographischer Versuch. **Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Pétersbourg**, v. 7, n. 8, p. 1-207. 1865.

- Thomson, S. & Mackness, B. Fossil turtles from the early Pliocene Bluff Downs local fauna, with a description of a new species of *Elseya*. *Transactions of the Royal Society of South Australia* 123: p. 101-105, 1999.
- Thomson, S., Georges, A., Limpus, C.J. A new species of freshwater turtle in the genus *Elseya* (Testudines, Chelidae) from central coastal Queensland, Australia. *Chelonian Conservation and Biology* 5 (1): p. 74-86, 2006.
- Thomson, S., Kennett, R., Georges, A. A new species of long-necked turtle (Testudines, Chelidae) from the Amhem Land Plateau, Northern Territory, Australia. *Chelonian Conservation and Biology* 3 (4): p. 675-685, 2000.
- Thomson, S.A. & Georges, A. A new species of freshwater turtle of the genus *Elseya* (Testudinata: Pleurodira: Chelidae) from the Northern Territory Australia. *Zootaxa* 4061: p. 18–28, 2016.
- Thomson, S.A., Amepou, Y., Anamiato, J., Georges, A. A new species and subgenus of *Elseya* (Testudines: Pleurodira: Chelidae) from New Guinea. *Zootaxa*, 4006: p. 59–82, 2015.
- TTWG (Turtle Taxonomy Working Group) [Bickham, J.W., Iverson, J.B., Parham, J.F., Philippen, H.-D., Rhodin, A.G.J., Shaffer, H.B., Spinks, P.Q. & van Dijk, P.P.]. An annotated list of modern turtle terminal taxa with comments on areas of taxonomic instability and recent change. In: Shaffer, H.B., FitzSimmons, N.N., Georges, A., Rhodin, A.G.J. (Eds.). **Defining turtle diversity: Proceedings of a workshop on genetics, ethics, and taxonomy of freshwater turtles and tortoises**. Chelonian Research Foundation, Lunenburg, MA, 2007, p. 173-199, 2017.
- Vargas-Ramírez, M., Michels, J., Castaño-Mora, O.V., Cárdenas-Arevalo, G., Gallego-García, N., Fritz, U. 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.
- Vogt, R. C. **Tartarugas da Amazônia**. Lima: O autor, 2008.
- Wagler, J.G. **Natürliches System der Amphibien, mit vorangehender Classification der Säugthiere und Vögel. Ein Beitrag zur vergleichenden Zoologie**. München: J.G. Cotta'schen Buchhandlung, 1830.
- Waller, T. Notas sobre la distribución de *Acanthochelys spixii* (D. y B., 1835) y *Acanthochelys pallidipectoris* (Freiberg, 1945) en la Argentina (Testudines: Chelidae). **Amphibia y Reptilia (Conserv.)**, v. 1, n. 5, p. 93-98. 1988.

- Watson, D.M.S. *Eunotosaurus africanus* Seeley, and the ancestry of the Chelonia. Proc. Zool. Soc. Lond., p. 1011–1020, 1914.
- Wermuth, H., Mertens, R. Liste der rezenten Amphibien und Reptilien: Testudines, Crocodylia, Rhynchocephalia. **Tierreich**, v. 100, p. 1-174. 1977.
- Wermuth, H., Mertens, R. **Schildkröten. Krokodile. Brückenechsen**. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1961.
- White, A.W. & Archer, M. *Emydura lavarackorum*, a new Pleistocene turtle (Pleurodira: Chelidae) from fluviatile deposits at Riversleigh, northwestern Queensland. *Records of the South Australian Museum* 27 (2): p. 159–167, 1994.
- Wied-Neuwied, M. **Recueil de d'Animaux du Brésil**. Weimar, Bureau d'Industrie, 1822.
- Wieland, G.R. A new Parana pleurodiran. **American Journal of Science**, v. 5, n. 5, p. 1-14. 1923.
- Williams, E. Variation and selection in the cervical articulation of living turtles. Bulletin of the American Museum of Natural History, 94, p. 509-561, 1950.
- Wu, P., Zhou, K.Y., Yang, Q. Phylogeny of Asian freshwater and terrestrial turtles based on sequence analysis of 12S rna 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. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, v. 119, p. 375-390. 1958.
- Zug, G.R. The Matamata (Testudines: Chelidae) is *Chelus* not *Chelys*! **Herpetologica**, v. 33: p. 53-54, 1977.