William Matiazzi

Redescrição da anatomia craniana e pós-craniana do fóssil *Bauruemys elegans* (Suárez, 1969) do Cretáceo Superior da Bacia Bauru e seu posicionamento filogenético dentro da Epifamília Podocnemidinura (Testudines, Pelomedusoides).

São Paulo

2007

William Matiazzi

Redescrição da anatomia craniana e pós-craniana do fóssil *Bauruemys elegans* (Suárez, 1969) do Cretáceo Superior da Bacia Bauru e seu posicionamento filogenético dentro da Epifamília Podocnemidinura (Testudines, Pelomedusoides).

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

Orientador: Prof. Dr. Hussam Zaher

São Paulo

2007

Matiazzi, William

Redescritção da anatomia craniana e pós-craniana do fóssil *Bauruemys elegans* (Suárez, 1969) do Cretáceo Superior da Bacia Bauru e seu posicionamento filogenético dentro da Epifamília Podocnemidinura (Testudines, Pelomedusoides). 191 p.

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

1. *Bauruemys elegans* 2. Anatomia Comparada I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Zoologia

Comissão Julgadora:

Prof (a). Dr (a).

Prof (a). Dr (a).

Prof. Dr. Hussam Zaher
Orientador

À minha família.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a CAPES pela concessão da bolsa de mestrado que possibilitou o desenvolvimento deste trabalho.

Gostaria de agradecer ao programa de pós-graduação do Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências da USP e ao Museu de Zoologia da USP por toda a estrutura e material disponível para a execução deste trabalho.

Agradeço ao meu orientador Dr. Hussam Zaher, pelo incentivo que me deu desde as primeiras conversas, pela sugestão do tema desta dissertação e por todas as suas críticas e sugestões que permearam este trabalho.

Ao Dr. Roger Bour pelo empréstimo de material a seus cuidados. Ao Sr. Diógenes Campos e ao Ms. Pedro Romano por terem permitido observar o material fóssil a seus cuidados.

Aos Dr. Eugene Gaffney, Dra. France Laparrent de Broin e Dr. Roger Bour pela paciência e apoio no desenvolvimento deste trabalho, e pelas referências bibliográficas que me disponibilizaram.

Aproveito aqui para agradecer a Neil Young e a Crazy Horse pelos diálogos que ocorreram com suas obras ao longo dos vários momentos de solidão que foram exigidos na redação deste trabalho e a Tom Zé cuja genialidade sempre me acompanhava nos momentos em que eu precisava espairecer.

Ao geólogo Ricardo Domingues (Wolverine) que generosamente compartilhou comigo seus dados tafonômicos a respeito dos fósseis de *Bauruemys elegans*.

À Carolina de Castro-Mello (Carol) e Jane Zambon agradeço pela ajuda na obtenção do material da coleção do MZUSP.

À Luciana Moreira Lobo (Lu) que me ajudou na solução de vários problemas cotidianos com computador, desenhos, aparelhos em geral, programas, etc.

Ao Douglas Moreira pela preparação dos esqueletos de vários espécimes e pela camaradagem.

Aos funcionários do MZUSP, Francisco (Chicão), Isabel e Ambrosina (Zina) por todo o auxílio e companhia. Em especial eu preciso lembrar da Zina pela grande amizade e apoio.

Aos amigos que conviveram comigo no laboratório de herpetologia do MZUSP e que muito me acrescentaram com sua generosidade, com suas discussões, críticas e brincadeiras para meu desenvolvimento intelectual e pessoal, especialmente: Alberto Barbosa Carvalho (Beto), Felipe Franco Curcio (Felipão), Giovanna Gondim Montingelli, Julia Klaczko, Pedro Murilo Sales Nunes, Ricardo Arturo Guerra-Fuentes (Gringo), Roberta Masiero, Rute Beatriz Clemente, Tatiana Camolez e Vanessa Verdade. E aos que chegaram posteriormente: Eleonora Aguiar, Gabriela Sanches, Marcelo Garrone Esteves, Mateus Godoy, Mauricio Forlani, Paola Sánchez, Paulo Nascimento, Pedro Bernardo e Tiago Castellar. Além dos amigos do laboratório de herpetologia do IBUSP Dante Pavan e Renata Moretti.

Aos amigos de outras seções do MZUSP que me deram o prazer da sua companhia e me enriqueceram com suas idéias: Janice, Flavio, Ana Cristina, Fabio, Fabinho, Tonico, Aninha, Ilana e em especial Alberto Akama pela sua costumeira camaradagem e por todas as suas cobranças (desculpe pela teimosia).

Bom, recebi muita ajuda dos meus amigos de laboratório ao longo destes anos, mas não posso perder a oportunidade de agradecer ao “meu exército” que mostrou me uma nova dimensão de companheirismo, generosidade e amizade que eu ainda não conhecia.

Ao Beto grande amigo que acompanhou o desenvolvimento do meu trabalho desde o início. A sua paciência e dedicação em me ensinar às técnicas para uma boa preparação fosseis e a maestria com que preparou alguns dos fosseis utilizados aqui, colaboraram muito para a qualidade deste trabalho. Muito obrigado!

Ao Felipão que me auxiliou muito em varias etapas desta dissertação com sua experiência e generosidade, me incentivando nos momentos de grande preocupação.

Ao Gringo (velhinho) que me ajudou em varias situações ao longo destes anos, mas em especial por sua franqueza e espírito critico que me mostraram outras perspectivas do meu trabalho.

O exercito se completa com dois jovens recrutas de grande potencial, o Paulo e o Marcelo. Bom, o que eu posso falar destes caras? Além da costumeira descontração que trazem ao laboratório me deram aquela ajuda providencial quando eu mais precisava.

Ao velho amigo André Casas (Decão) camarada com quem eu sempre pude contar. Obrigado por seu apoio durante os primeiros passos na graduação e na pós.

Aos amigos Adilson e Eduardo pela constante companhia nos poucos momentos de descontração em Salto.

Aproveito para agradecer a tia Brasilina, Clarice, Antônio e Roni que em tantos momentos me ajudaram nas mais diversas situações desde que eu me mudei para São Paulo.

A minha família, peça fundamental para o desenvolvimento deste trabalho, que compreendeu a minha ausência (tanto longe quanto dentro de casa). Obrigado pela paciência e pela constante torcida por mim. A minha mãe Mercedes de Oliveira Matiazzi pelo seu afeto, pelas preces e apoio incondicional, alem do providencial apoio financeiro. Aos meus irmãos Fabiana, Sergio e Mateus obrigado por esta convivência cheia de desafios, carinho e companheirismo.

Por fim, peço desculpas aos que eu eventualmente tenha esquecido.

MUITO OBRIGADO!!

INDÍCE

Resumo.....	1
Abstract.....	1
1. Introdução.....	1
1.1. Os primeiros Testudines e a sua diversidade atual.....	6
1.1.1. Os fósseis de Pleurodira.....	7
1.1.2 Os registros relacionados à Família Podocnemididae.....	9
2. Objetivos.....	15
3. Materiais e Métodos.....	16
3.1. Material fóssil e biológico	16
3.2. Nomenclatura anatômica.....	17
3.3. Escolha dos grupos externos.....	17
3.4. Análise filogenética.....	18
4. Geologia local.....	18
4.1. A Bacia Bauru e a localidade de Pirapozinho.....	18
5. Resultados e discussão	21
5.1. Descrição anatômica do Crânio.....	21
Pré-frontal.....	21
Frontal.....	23
Parietal.....	24
Jugal.....	25
Quadrado-jugal.....	27
Esquamosal.....	28
Pós-orbital.....	29
Pré-maxilar.....	31
Maxilar.....	32
Vômer.....	34
Palatino.....	34
Quadrado.....	36
Pterigóide.....	41
Supraoccipital.....	44
Exoccipital.....	46
Basioccipital.....	48
Proótico.....	50
Opistótico.....	51
Basisfenóide.....	53
5.2. Descrição anatômica da Mandíbula.....	54
Dentário.....	54
Angular.....	57
Surangular.....	58
Coronóide.....	60
Articular.....	61
Pré-articular.....	63
5.3. Descrição Anatômica do Casco.....	64
Carapaça.....	65
Plastrão.....	79

5.4. Descrição Anatômica das Vértabras Cervicais.....	87
Axis.....	88
Sexta Vértebra Cervical.....	91
Sétima Vértebra Cervical.....	93
Oitava Vértebra Cervical.....	95
5.5. Descrição Anatômica da Cintura Peitoral.....	98
Escápula.....	98
Coracóide.....	102
6. Análise filogenética.....	104
6.1. Descrição dos caracteres.....	104
6.2. Resultados e Discussão da Análise Filogenética.....	134
7. Conclusões.....	143
8. Figuras.....	147
9. Anexos I – Matriz de caracteres.....	186
10. Anexo II – Lista dos táxons utilizados neste Trabalho.....	188
11. Anexo III – Lista de espécimes de Bauruemys elegans.....	190
12. Anexo IV – Lista dos espécimes de táxons atuais analisados.....	191
13. Anexo V – Lista de Abreviaturas	193
14. AnexoVI - Referências Bibliográficas.....	197

Resumo

No presente trabalho o gênero fóssil *Bauruemys elegans* é redescrito. Sua anatomia craniana e pós-craniana foi analisada em detalhes com base em novos exemplares coletados deste fóssil. *Bauruemys elegans* é um quelônio do Cretáceo Superior da Bacia Bauru, encontrado no Município de Pirapozinho, interior do estado de São Paulo e descrito originalmente por Suárez em 1969 como "*Podocnemis elegans*". Os materiais analisados foram comparados com a osteologia de representantes atuais dos clados Chelidae, Pelomedusidae e Podocnemididae, bem como com descrições de outros táxons disponíveis na literatura. As relações filogenéticas de *Bauruemys elegans* dentro do clado Podocnemidinura foram analisadas através da análise de parcimônia envolvendo 19 táxons e 56 caracteres. Nesta análise *Bauruemys elegans* constitui, de fato, um gênero distinto entre os podocnemidídeos, corroborando propostas já descritas na literatura. A análise também revelou que, através dos caracteres osteológicos, *Bauruemys elegans* possui afinidades filogenéticas próximas aos podocnemidídeos atuais, posicionando-se como grupo-irmão do clado formado pelo fóssil *Cambaremys langertoni* e pela Família Podocnemididae.

Abstract

In this study, the fossil *Bauruemys elegans* is redescribed. Its cranial and postcranial anatomy was analysed in detail based on new specimens collected.

Bauruemys elegans is a chelonian from Upper Cretaceous of the Bauru Basin founded in the municipality of Pirapozinho, São Paulo state and was originally described by Suarez (1969) as *Podocnemis elegans*. The specimens analysed was compared with some extant representatives of Chelidae, Pelomedusidae and Podocnemididae families and descriptions available on the literature. The phylogenetic affinities of the *Bauruemys elegans* within Podocnemidina was evaluated through a parsimony analysis involving 19 taxa and 56 characters. The results of phylogenetic analysis shows that *Bauruemys elegans* is, in fact, a distinct genus within the clade Podocnemididae. This corroborated anterior hypothesis proposed. Additionally, this analysis using osteological characters, indicate *Bauruemys elegans* as the sister group of *Cambaremys langertoni* and Podocnemididae.

1 - INTRODUÇÃO.

A classificação tradicional dos répteis é baseada no padrão da fenestração temporal do crânio proposto por Williston (1917). Segundo essa classificação, táxons que apresentam duas aberturas temporais como, cobras, lagartos, crocodilos e muitas outras linhagens fósseis, são denominados “diapsidas” e, táxons que não apresentam aberturas temporais como, captorhinomorfos, millerettideos, procolofonidos, pareiasauros e as tartarugas são denominados “anapsidas” (Rieppel e De Braga, 1996). Contudo, a morfologia extremamente derivada das tartarugas, em comparação ao padrão mais generalizado dos outros representantes de Reptilia, e a ausência de um registro fóssil abrangente, impossibilita até o momento uma opinião consensual a respeito das origens e do posicionamento das tartarugas. Análises filogenéticas baseadas em dados morfológicos têm divergido amplamente entre si a respeito do posicionamento de Testudines, diferentemente das análises moleculares recentes que apresentam menor discordância da posição das tartarugas dentro de Amniota (Rieppel, 2000).

Abaixo eu apresento cronologicamente um resumo das principais hipóteses levantadas para o posicionamento de Testudines dentro de Amniota presentes na literatura.

Gaffney (1980) considerou duas hipóteses plausíveis para posição de Testudines dentro de Amniota: Testudines como grupo irmão de Diapsida (formando um clado denominado Sauropsida) e, Testudines como grupo irmão de Eureptilia (Sinapsida mais Diapsida). A primeira hipótese foi apresentada em considerações gerais e é baseada em caracteres compartilhados na morfologia da região do ouvido e dos arcos aórticos. No entanto, trabalhos que refutavam o padrão dos arcos aórticos e a morfologia do coração como sinapomorfias para Sauropsida (Holmes, 1975) tornaram essa hipótese pouco sustentada. A segunda hipótese, preferida pelo autor, onde Testudines é grupo-irmão de Eureptilia, é baseada nos estados de ausência e presença de dois caracteres: o padrão de fenestração temporal, que é ausente em Testudines, o que é considerado uma plesiomorfia e, a presença de um verdadeiro órgão de Jacobson na morfologia

adulta ou durante a ontogenia de todos os amniotas, com exceção das tartarugas, o que também é considerado uma plesiomorfia (Gaffney, 1980).

Trabalhos posteriores que apresentam análises cladísticas com uma amostragem mais ampla de táxons colocam os Testudines em posições distintas dentro da topologia de Reptilia.

De acordo com Gauthier *et al.*, (1988), Testudines posiciona-se como grupo-irmão de Captorhinidae, uma linhagem de amniotas de crânio anápsido cujo registro fóssil se estende do Permiano Inferior (296 M.a.) ao Permiano Superior (267 M.a.). Eles formam um clado denominado Anapsida que é posicionado como grupo-irmão de Diapsida. O clado Anapsida está sustentado por: ausência do osso tabular, ausência do ectopiterigóide e ausência do *cleithrum* (Gauthier *et al.* 1988). Contudo, a morfologia amniota generalizada dos captorhinidos (Gaffney, 1990) é consideravelmente diferente da morfologia autapomórfica apresentada pelas tartarugas. Adicionalmente, se Captorhinidae é o grupo-irmão de Testudines, isto implica que as tartarugas originaram-se no início do Permiano à aproximadamente 296 M.a. (Rieppel e Reisz, 1999, fig.1). Um período muito anterior ao atribuído aos primeiros fósseis de tartarugas datados do meio do Triássico (Noriano: 215 a 205 M.a.), o que gera um intervalo temporal de mais de 70 milhões de anos sem registros fósseis de Testudines (Rieppel e Reisz, 1999).

Em uma reavaliação da filogenia dos amniotas executada por Laurin e Reisz (1995) Testudines aparece posicionado dentro de Parareptilia como grupo-irmão de Procolophonidae; uma linhagem extinta que aparece no registro fóssil a aproximadamente 250 Ma (Permiano Superior); formando um clado sustentado por 17 sinapomorfias. Entre elas destacam-se: um acentuado contato entre o palatino e o pré-frontal; a ausência do esplênial na sínfise mandibular e a presença de um desenvolvido processo coronóide formado unicamente pelo osso coronóide. Este agrupamento Testudines mais Procolophonidae sugere que as tartarugas originaram-se no mínimo a 250 M.a. Um período de aproximadamente 40 M.a. anterior aos primeiros fósseis de Testudines conhecidos (Laurin e Reisz, 1995).

Lee (1993, 1995) propõem que as tartarugas são descendentes dos pareiasauros, uma linhagem que aparece aproximadamente a 260 M.a (Permiano Superior) caracterizada por extensas ossificações dérmicas na região dorsal do corpo e ornamentos no crânio. Posteriormente, ele (Lee, 1997) fez uma revisão taxonômica e uma análise filogenética de Pareiasauria. Nesta análise ele inclui uma ampla amostragem de táxons de grande nível inclusivo como: Testudines, Pareiassauria, Captorhinidae, Protorothyrididae, Diapsida e Millerettidae e obtém como resultado Testudines posicionado dentro de Pareiassauria.

Um enfoque diferente na investigação das origens das tartarugas foi efetuado por De Braga e Rieppel (1997). Esses autores realizaram uma análise cladística com uma ampla gama de táxons amniotas - não restritos apenas aos amniotas basais do Paleozóico e início do Mesozóico, empregados por Laurin e Reisz (1995) e Lee (1995) – incluindo táxons derivados de diápsidas. Nesta filogenia, Testudines são posicionados dentro de Diápsida, como grupo-irmão de Sauropterygia, um clado de Lepidosauromorpha marinhos do Mesozóico. A robustez desta filogenia é afetada pelo alto índice de homoplasia relacionado com a extensa amostragem de táxons e ao grande número de caracteres (De Braga e Rieppel, 1997). Contudo, estudos comparando a ontogenia do esqueleto de répteis atuais como o desenvolvimento da inter-clavícula e clavícula (Rieppel, 1993, 1995); a seqüência de ossificação dos ossos carpais (Rieppel, 1993) e a formação do astrágalo (Rieppel, 1993 e O'keefe, *et al.*, 2006) tem apontado para uma relação próxima entre tartarugas e lepidosauros (De Braga e Rieppel, 1997)

Uma ampla variedade de dados moleculares tem sido utilizada como fonte de dados em análise filogenéticas de amniotas (Caspers *et al.*, 1996 e Zardoya e Meyer, 2001). Contudo, eles apresentam alguns problemas relacionados, a amostragem dos táxons, a escolha dos genes incluídos na análise e o método filogenético utilizado (Rieppel, 2000 e Zardoya e Meyer, 2001).

Por exemplo, Hedges (1994) usando seqüências completas de RNAr mitocondrial 12S e 16S, obteve um posicionamento de Testudines basal a Lepidosauria-Archosauria através da máxima parcimônia. Contrariamente, uma

análise de neighborjoining forneceu um agrupamento Testudines-Lepidosauria, porém com baixos índices de bootstrap. Posteriormente, uma análise de máxima verossimilhança para o mesmo conjunto de dados, posiciona Testudines novamente em posição basal, porém bem apoiada em altos valores de bootstrap (Strimmer & Von Haeseler, 1996 & Cao *et al.*, 1998 *apud* Zardoya e Meyer, 2001).

Em um outro estudo, Zardoya e Meyer (1998) utilizando o mesmo conjunto de dados de Hedges (1994), e incluindo um representante de Pleurodira (*Pelomedusa subufra*) posicionaram Testudines como grupo-irmão de Archosauria. Um posicionamento anteriormente encontrado, a partir de dados morfológicos, por De Beer (1937) e Ax (1987) *apud* De Braga e Rieppel (1997). Esse agrupamento, Testudines mais Archosauria é suportado por valores moderadamente altos de bootstrap nos três métodos filogenéticos (máxima parcimônia, neighborjoining e máxima verossimilhança).

Entretanto, as hipóteses alternativas, como Testudines em uma posição basal dentro de Reptilia e Testudines como grupo-irmão de Lepidosauria não são estatisticamente rejeitadas para esse conjunto de dados segundo os autores (Zardoya e Meyer, 1998 e 2001).

Em uma análise de máxima verossimilhança para as seqüências de aminoácidos de 12 proteínas mitocondriais, Kumazawa & Nishida (1999) encontraram uma árvore com altos valores de bootstrap para o clado Testudines-Archosauria. Segundo esses autores, para o conjunto de dados utilizados, um clado Testudines-Lepidosauria é estatisticamente rejeitável. Outra informação interessante desta filogenia é a estimativa dos tempos de divergência das principais linhagens de Reptilia. Ela sugere que a linhagem das tartarugas originou-se posteriormente a divergência entre Archosauromorpha e Lepidosauromorpha (estimada em 260 M.a.) e anteriormente a divergência entre Crocodylia e Aves (estimada em 240 M.a.) (Benton, 1990 e Kumazawa e Nishida, 1999). Esta estimativa é próxima da datação obtida para os primeiros fósseis de tartarugas (215 – 205 M.a.).

Análises utilizando seqüências de aminoácidos de alfaA-cristalina (Caspers

et al., 1996) e polipeptídio pancreático (Plaz & Conlon, 1997) encontraram o clado Testudines-Archosauria. Porém, Kumazawa e Nishida (1999) afirmam que esses resultados apresentam um baixo suporte estatístico, possivelmente relacionado à escassa informação filogenética presente nas curtas seqüências de aminoácidos que foram utilizadas por esses autores.

Uma outra posição para Testudines foi alcançada por Mannen & Li (1999). Uma análise combinada das seqüências de nucleotídeos de três longos genes nucleares, lactato desidrogenase (LDH-A e LDH-B) e alfa-enolase, resultou em uma topologia na qual Testudines-Crocodylia encontra-se como grupo-irmão de Aves. Esta árvore apresentou altos índices de bootstrap para todos os clados e, em todos os métodos filogenéticos empregados (neighbourjoining, máxima verossimilhança e máxima parcimônia). Este clado foi novamente encontrado com um alto suporte estatístico em uma análise combinada de seqüências de aminoácidos de 11 proteínas nucleares por Hedges e Poling (1999). Entretanto, esses resultados foram comprometidos devido à ausência de *Sphenodon* (Sphenodontidae), um táxon de posição chave dentro de Diápsida com poucos genes seqüenciados Mannen e Li (1999) e Hedges e Poling (1999) até aquele momento. Contudo, um clado Testudines-Crocodylia é totalmente contraditório de uma perspectiva morfológica, que nitidamente suporta um clado Crocodylia monofilético (De Braga e Rieppel e Zardoya e Meyer, 2001).

Posteriormente, uma análise bayesiana de um grande conjunto de dados moleculares utilizando o genoma mitocondrial de 14 táxons de amniotas incluindo *Sphenodon* foi realizada por Rest *et al.* (2003). Eles realizaram uma análise combinada de 11 genes relacionados à codificação de proteínas e 19 genes relacionados a RNAs e obtiveram uma topologia bem sustentada, onde Lepidosauria é grupo-irmão do clado Testudines-Archosauria (Rest *et al.*, 2003).

1.1 – Os primeiros Testudines e a sua diversidade atual.

Os primeiros registros de fósseis alocados em Testudines são datados do

Triássico Superior e Jurássico Inferior. *Proganochelys quenstedti* é conhecido por sete exemplares bem preservados, três deles com o crânio associado ao casco, do Triássico Superior da Alemanha (Gaffney, 1986). Este fóssil apresenta um mosaico de caracteres plesiomórficos como uma articulação basipterigóide, e derivados como a presença de uma carapaça e um plastrão (Gaffney, 1983) e é considerado o grupo-irmão de todos os outros Testudines (Gaffney, 1990). Outro fóssil da Alemanha encontrado em camadas ainda mais antigas é *Proterochersis robusta*, considerado o fóssil mais antigo de Testudines conhecido (Gaffney, *et al.*, 2006). Ela compreende fragmentos de casco onde a pélvis encontra-se fusionada a carapaça, apresentando um padrão semelhante ao encontrado em Pleurodira (Gaffney, 1986) e é considerado uma Pleurodira basal por alguns autores (De la Fuente e Iturralde-Vinent, 2001 e Gaffney, *et al.*, 2006). Dos sedimentos do Jurássico Inferior da África do Sul, destaca-se *Austrochelys africanus* (Gaffney e Kitching, 1994) que compreende um crânio de tartaruga relativamente bem preservado. Embora apresentando vários caracteres plesiomórficos, este táxon apresenta uma articulação basipterigóide fusionada, como encontrado em Criptodira e Pleurodira. Da América do Norte, o registro mais antigo é *Kayentachelys aprix* que compreende vários espécimes representados por cascos, esqueletos parciais e crânios encontrados nos sedimentos do Jurássico Inferior do Arizona (Gaffney, 1986 e Gaffney, *et al.*, 1987). Este táxon é importante por apresentar um processo troclear ótico relacionado à musculatura adutora da mandíbula seguindo um padrão semelhante ao encontrado em Criptodira (Gaffney, *et al.*, 1987). Na América do Sul, *Palaeochersis talampayensis* do Triássico Superior da Argentina (Rougier, *et al.*, 1995) representa o registro mais antigo. Ele é representado por dois esqueletos moderadamente preservados, possuindo a pélvis fusionada a carapaça como em Pleurodira, e apresentando afinidades com *Australochelys africanus* (Rougier, *et al.*, 1995). Estes registros indicam que os Testudines já apresentavam uma ampla distribuição no início da sua história.

Atualmente, os Testudines são representados por aproximadamente 280 espécies divididas em 13 famílias e apresentam uma distribuição cosmopolita,

sendo encontrado em habitats terrestres, dulcícolas e marinhos. As tartarugas atuais são representadas por dois clados que se distinguem conspicuamente pelo modo de retração do pescoço: Pleurodira que retrai o pescoço lateralmente, e Criptodira que o retrai em um plano vertical. Embora a maior diversidade das espécies atuais seja encontrada atualmente em Criptodira, este grupo não será comentado em maiores detalhes aqui por não fazer parte do escopo deste trabalho. Pleurodira compreende atualmente cerca de 70 espécies distribuídas em três famílias: Chelidae, Pelomedusidae e Podocnemididae. Entretanto, seu registro fóssil sugere que a sua diversidade foi consideravelmente maior no passado. Abaixo eu apresento um breve resumo dos clados de Pleurodira com ênfase nos táxons fósseis.

1.1.1 - Os fósseis de Pleurodira

Posteriormente a *Proterochersis robusta*, os fósseis mais antigos que apresentam a pélvis fusionada à carapaça, um caráter considerado sinapomorfia para Pleurodira, são baseados em cascos do Jurássico Superior (157 – 145 M.a.) (De la Fuente e Iturralde-Vinent, 2001). Eles compreendem: *Platychelys orbendorferi*, considerado de origem laurásica e encontrado em alguns sítios da Europa (Broin, 1988); *Caribemys oxfordiensis* de Cuba, encontrada em sedimentos marinhos de um sítio que se acredita ter estado associado ao Mar de Thetys (De la Fuente e Iturralde-Vinent, 2001) e *Notoemys laticentralis*, um registro gondwanico da Argentina (Fernandéz e De la Fuente, 1994). *Platychelys orbendorferi* e *Notoemys laticentralis* formam um clado considerado grupo-irmão de Euplerodira (Chelidae + Pelomedusoides) (Gaffney, *et al.*, 2006) (veja também Fernandez e De la Fuente, 1994 e De la Fuente e Iturralde-Vinent, 2001).

A Família Chelidae compreende tartarugas de água doce de pescoço longo que se distribuem atualmente na América do Sul e na Australásia (Pritchard e Trebbau, 1984). Um padrão biogeográfico que provavelmente está relacionado à sua antiga história gondwanica (Broin, 1988). Na América do Sul, seus registros se estendem do Cretáceo Superior da Argentina (Broin, 1988), onde já encontramos vários cascos, de formas associadas a gêneros da fauna atual como: *Prhynops*,

Acanthochelys e *Hydromedusa* (Lapparent de Broin e De la Fuente, 2001; De la Fuente, *et al.*, 2001 e Bona e De la Fuente, 2005) até o Mioceno Superior da Colômbia e do Acre onde se encontram partes de cascos atribuídos a *Chelus* um gênero atual (Wood, 1976 e Bocquentin, *et al.*, 2001). Diferentemente, na Austrália estes fósseis são menos comuns, sendo restritos a localidades do Paleoceno e do Quaternário (Gaffney, 1991 *apud* De la Fuente, *et al.*, 2001).

Os demais grupos de Euplerodira foram alocados na Família Pelomedusidae (*sensu lato*), um agrupamento baseado somente em fósseis com crânios conhecidos e formas atuais, subdividido em Podocneminae e Pelomedusinae (Gaffney e Meylan, 1988). Posteriormente, Antunes e Broin (1988) e Broin (1988) analisando uma amostragem maior de fósseis restauraram a Hiperfamília Pelomedusoides de Cope (1968), um agrupamento equivalente a Pelomedusidae (*sensu lato*) que é atualmente empregado de forma ampla na literatura. Estes autores incluíram em Pelomedusoides as Famílias Pelomedusidae (*sensu stricto*), Podocnemididae (abordada separadamente no próximo item), e restauraram a Família Bothremididae de Baur (1891).

A Família Pelomedusidae (*sensu stricto*) é encontrada atualmente na África, Madagascar e Ilhas Seychelles. Ela é formada pelos gêneros atuais *Pelusios* e *Pelomedusa* e apresenta como sinapomorfia um côndilo occipital formado exclusivamente pelos exoccipitais. Seu registro fóssil é escasso e estende-se até o Paleoceno da África (Lapparent de Broin, 2000).

A Família Bothremididae apresenta como sinapomorfia um contato entre o quadrado e supra-occipital. Ela se estendeu do Cretáceo Inferior ao Eoceno e aparentemente apresentava uma grande diversidade, ocupando vários nichos ecológicos. Seu registro fóssil é amplo, abrangendo a América do Sul; com *Cearachelys placidoi* do Cretáceo Inferior do Ceará; América do Norte, Europa, África e Índia (Broin, 1998, Gaffney, *et al.*, 2001 e Gaffney, *et al.*, 2006).

Recentemente, Gaffney, *et al.* (2006) incluíram em Pelomedusoides a Família Araripemydidae e uma nova Família, Euraxemydidae. A primeira é monotípica, compreende *Araripemys barretoii* um fóssil encontrado nos sedimentos

da Formação Santana da Bacia do Araripe (Cretáceo Inferior), um afloramento conhecido por apresentar fósseis de peixes, crocodilianos, tartarugas entre outros com um excepcional estado de preservação (Maisey, 1991). O posicionamento de Araripemydidae entre os Pelomedusoides é pouco suportado, situando-se ou como grupo-irmão de todos os outros Pelomedusoides (De la Fuente, 2003 e Gaffney *et al.*, 2006), ou como grupo-irmão de Pelomedusidae (veja discussão em Gaffney *et al.*, 2006). A segunda família, Euraxemydidae, consiste de dois novos gêneros: *Euraxemys essweini* também da Formação Santana que compreende um esqueleto aproximadamente completo descrito preliminarmente como “FR 4922” por Gaffney e Meylan (1991), e *Dirqadim schaefferi* que compreende um crânio parcialmente completo do início do Cretáceo Superior do Marrocos. Esta família é considerada grupo-irmão da Superfamília Podocnemidoidea (Podocnemidinura + Bothremididae) (Gaffney, *et al.*, 2006).

1.1.2 – Os fósseis relacionados à Família Podocnemididae.

Apresentando-se como grupo-irmão de Bothremididae temos a EpiFamília Podocnemidinura. Este clado é sustentado pela presença de um canal da carótida acentuadamente alargado (Meylan, 1996, Lapparent de Broin, 2000, De la Fuente, 2003 e Gaffney, *et al.*, 2006) e compreende *Brasilemys josai* como grupo-irmão de *Hamadachelys escuilliei* mais Podocnemididae (Gaffney, *et al.*, 2006). O fóssil mais antigo conhecido a apresentar relações próximas com a Família Podocnemididae é *Brasilemys josai* do Cretáceo Inferior (Albiano, aproximadamente 112 M.a) da Formação Santana (Lapparent de Broin, 2000). *Hamadachelys escuilliei* compreende um crânio parcial encontrado nos sedimentos do Cretáceo Superior (Cenomaniano, aproximadamente 98 M.a) do Marrocos (Tong e Buffetaut, 1996) e é considerado grupo-irmão de Podocnemididae. Entre as sinapomorfias que agrupam *Hamadachelys escuilliei* e Podocnemididae podemos citar a presença de um contato entre o parietal e quadrado-jugal (Gaffney e Meylan, 1988, De la Fuente, 2003 e Gaffney *et al.*, 2006).

Até o momento vários táxons fósseis são considerados derivados em

relação a *Hamadachelys escuilliei*, posicionando-se basalmente ou dentro de Podocnemididae, (veja: Meylan, 1996; Lapparent de Broin, 2000; Gaffney et al., 2002; Gaffney e Wood, 2002; Gaffney e Forster, 2003; De la Fuente, 2003 e França e Langer, 2005). Entretanto, nenhuma análise cladística explícita incluindo todos estes fósseis foi realizada. Deste modo, neste trabalho eu estou utilizando, como referência, Podocnemididae no *sensu* de Gaffney e Meylan (1998) que compreende os gêneros: *Erymnochelys*, *Peltocephalus*, *Podocnemis*, *Shweboemys*† e *Stereogenys*†. Assim, pretendo evitar julgamentos *à priori* a respeito das relações entre eles até que uma análise abarcando uma ampla amostragem de táxons relacionados a Podocnemididae seja realizada. Muitos dos fósseis considerados próximos a Podocnemididae (*sensu* Gaffney e Meylan, 1988) são encontrados na Bacia Bauru. Uma unidade estratigráfica que se formou no Cretáceo Superior (Coniaciano-Maastrichtiano, 89 – 65 M.a) e estende-se pelos estados de Goiás, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Paraná e São Paulo (*sensu* Fernandes e Coimbra, 1996). O gênero *Roxochelys* foi erigido por Price em 1953 para alocar *Roxochelys wanderleyi*, um fóssil que compreende a porção ântero-medial da carapaça e o lobo anterior do plastrão. Sua diagnose compreende um entoplastrão conspicuamente largo em relação ao lobo anterior do plastrão e uma grande espessura das placas ósseas em comparação aos demais podocnemidídeos. Posteriormente, um fóssil do início do Paleoceno (aproximadamente 65 M.a) da Bolívia, apresentando estes mesmos caracteres foi alocado tentativamente para este gênero por Broin (1971 e 1991) e denominado *?Roxochelys vilavilensis*. Broin (1971) tentativamente alocou outros fósseis da Bacia Bauru, descritos originalmente como representantes do gênero *Podocnemis* para o gênero *Roxochelys*, mas esta classificação não tem sido empregada na literatura. Estes fósseis compreendem *Podocnemis harrisi* (Pacheco, 1913), *Podocnemis brasiliensis* (Staesche, 1937) e *Podocnemis elegans* (Suárez, 1969). O primeiro, *Podocnemis harrisi*, compreende três ossos periféricos e um xifiplastrão direito. O xifiplastrão é acentuadamente espesso e sua superfície é ornamentada seguindo o padrão encontrado em *Roxochelys wanderleyi* (Price, 1953). Entretanto, como o tipo encontra-se perdido, estando disponível para

comparação apenas o desenho da face dorsal do xifiplastrão, não é possível confirmar este táxon como sinônimo-sênior de *Roxochelys wanderleyi* (Kischlat, 1994). *Podocnemis brasiliensis* um fóssil compreendendo a porção anterior de uma carapaça e um plastrão fragmentado encontrados no município de Mirandópolis, estado de São Paulo, foi descrito originalmente a partir de fotografias por Staesche (1937). Em uma revisão deste material, Price (1953) corrigiu algumas incoerências da descrição original, delimitando o plastrão como holótipo de *Podocnemis brasiliensis* e o fragmento da carapaça como pertencente a *Roxochelys wanderleyi*. Posteriormente, Arid e Vizotto (1966) descrevem uma carapaça parcial encontrada em São Jose do Rio Preto, São Paulo, como sendo de *Podocnemis brasiliensis*. Entretanto, esta identificação é questionável devido à ausência do plastrão para comparação neste fóssil (Broin, 1971).

Em 1969, Suárez descreve um quelônio fóssil encontrado em um corte da estrada de ferro Sorocabana entre as cidades de Presidente Prudente e Pirapozinho, São Paulo, como *Podocnemis elegans*. O material descrito compreende um espécime constituído de um crânio parcial, com um casco aproximadamente completo, fêmur, e escápula e coracóide de ambos os lados, sendo designado como holótipo e um crânio em bom estado de preservação designado como parátipo. A descrição original, contudo não aborda vários detalhes anatômicos importantes. Kischlat (1994), em uma breve revisão alocou este fóssil em um gênero novo, *Bauruemys*, denominando-o assim de *Bauruemys elegans*. Este posicionamento baseou-se, entre outras características, na ausência de um sulco inter-orbital, uma sinapomorfia do gênero *Podocnemis* (Gaffney e Meylan, 1988). O posicionamento de *Bauruemys elegans* em relação aos outros táxons de Podocnemidinura (*sensu* Gaffney, *et al.*, 2006) é controverso, situando-se como grupo-irmão de Podocnemididae (Romano e Azevedo, 2007) ou como grupo-irmão de *Roxochelys* + Podocnemididae (França e Langer, 2006). Recentemente, outro fóssil, *Cambaremys langertoni* foi encontrado nos sedimentos da Bacia Bauru (Maastrichtiano 71 – 65 M.a) no município de Uberaba, Minas Gerais (França e Langer, 2005). Este fóssil compreende: uma vértebra cervical, uma carapaça parcialmente completa, o lobo posterior do

plastrão e os elementos apendiculares. Nenhuma autapomorfia foi reconhecida, mas uma combinação distinta de caracteres do casco o distingue dos demais fósseis de tartarugas do Grupo Bauru (França e Langer, 2005). Entretanto, seu posicionamento dentro de Podocnemidina é obscuro (França e Langer, 2006).

Recentemente, outros registros do Cretáceo Superior relacionados a Podocnemididae foram descobertos. Um possível Podocnemididae datado do Cretáceo Superior da Argentina foi descrito a partir de um casco parcialmente preservado por De la Fuente (1993). Ele apresenta uma morfologia semelhante à de um plastrão do Paleoceno (65 – 55 M.a) da Argentina descrito como *Podocnemis argentinensis* por Cattoi e Frieberg em 1958 (De la Fuente, 1993). Entretanto, ambos apresentam-se pouco completos e em um estado muito fragmentário para serem atribuídos seguramente a Podocnemididae. Como observado por Wood (1984) a alocação de fósseis pouco preservados e baseados em cascos ao gênero *Podocnemis* foi uma prática persistente no passado. Recentemente, um fóssil compreendendo um crânio com casco associado, apresentando uma preservação parcial, *Portozueloemys patagonica*, foi descrito por De la Fuente (2003) da Formação Portezuelo, Cretáceo Superior (Turoniano-Coniaciano, aproximadamente 89 M.a) da Patagônia, Argentina. Análises cladísticas o posicionam como grupo-irmão de Podocnemididae (De la Fuente, 2003) ou como grupo-irmão do clado *Baruemys elegans* mais Podocnemididae (Romano e Azevedo, 2007).

O registro fóssil mais antigo, atribuído de forma plausível a Podocnemididae, compreende uma mandíbula aproximadamente completa do Cretáceo Superior (Maastrichtiano) de Madagascar. Ela foi identificada como *Erymnochelys* devido a sua semelhança com o podocnemídeo atual *Erymnochelys madagascariensis*, um gênero monotípico endêmico de Madagascar (Gaffney e Forster, 2003). Este táxon é alocado na subfamília Erymnochelyinae junto com algumas formas extintas encontradas no Velho Mundo. Contudo, como uma análise cladística utilizando uma matriz de dados explícita ainda não foi realizada para estes táxons suas relações encontram-se pouco elucidadas. Lapparent de Broin (2000) divide informalmente

Erymnochelyinae em três grandes grupos: *Neochelys*, *Shweboemys* e *Erymnochelys* compreendendo fósseis encontrados na África, Ásia, Europa e Madagascar. Um registro valioso desta subfamília é *Dacquemys paleomorpha* Williams, 1954 do Eoceno Superior (aproximadamente 33,7 M.a) do Egito representado por um crânio com uma morfologia conspícua, por apresentar uma incipiente emarginação posterior (Gaffney, *et al.*, 2002). Outro registro aparentemente relacionado a Erymnochelyinae é o gênero *Bairdemys*, compreendendo uma ampla amostragem de exemplares bem preservados encontrados em sedimentos do Mioceno (23,8 a 5,3 M.a) de Porto Rico e da Venezuela (Wood e Díaz de Gamero, 1971, Gaffney e Wood, 2002 e Sánchez-Villagra e Winkler, 2006).

A maior diversidade atual de podocnemídeos é representada pela subfamília Podocnemidinae. Este grupo é considerado monofilético, apresentando como sinapomorfia centros cervicais heterocélicos (Williams, 1950, Gaffney e Meylan, 1988, Meylan, 1996 e De la Fuente, 2003). Atualmente ele é representado por dois gêneros. O gênero mono-específico *Peltocephalus*, representado por *Peltocephalus dumerilianus*, ocorre na floresta Amazônica em uma região que abrange o norte do Brasil, Peru, Colômbia, e Venezuela. O gênero *Podocnemis* é o mais diversificado da família. Ele é caracterizado por apresentar um sulco longitudinal entre as órbitas (Williams 1954, Kischlat e Azevedo, 1991, Lapparent de Broin, 2000) e é representado atualmente por seis espécies distribuídas na região da Bacia Amazônica: *Podocnemis erythrocephala*, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. vogli*, *P. sextuberculata* e *P. lewyana* (Pritchard e Trebbau, 1984). As relações entre as espécies de *Podocnemis* ainda são obscuras, pois até o momento nenhuma análise cladística para este gênero foi realizada. Diferentemente, as relações entre os gêneros *Podocnemis*, *Peltocephalus* e *Erymnochelys* mostram-se controversas na literatura. Análises de parcimônia utilizando seqüências de RNAr mitocondrial colocam *Peltocephalus* como grupo-irmão de *Podocnemis* e *Erymnochelys* (Seddon, *et al.*, 1997, Noonan, 2000). As análises morfológicas apresentam um cenário confuso. Uma politomia incluindo estes três gêneros e um clado formado pelos táxons fósseis *Shweboemys* e

Stereogenys é apresentada por Meylan (1996). O gênero *Podocnemis* é posicionado como grupo-irmão de *Peltocephalus* e *Erymnochelys* por França e Langer (2006). Entretanto, Winkler (2006) utilizando caracteres do ovo obteve a mesma topologia encontrada nas análises moleculares: *Peltocephalus* como grupo-irmão de *Podocnemis* e *Erymnochelys*.

A subfamília Podocnemidinae é representada no registro fóssil por vários fósseis do Terciário da América do Sul. Uma tartaruga de grandes proporções, *Stupendemys geographicus*, é encontrada em sedimentos do Mioceno Superior – Plioceno Inferior (aproximadamente 5,3 M.a) da Venezuela (Wood, 1976). E possivelmente também do Acre, Bolívia e Peru (Lapparent de Broin, *et al.*, 1993, Gaffney, *et al.*, 1998).

Um fóssil encontrado no Peru com uma morfologia semelhante à de *Podocnemis expansa* e idade semelhante à atribuída para *Stupendemys geographicus*, foi descrito por Williams (1956) como *Podocnemis bassleri*. Adicionalmente, fósseis de tartarugas são relativamente abundantes nos sedimentos do Mioceno (23,8 a 5,3 M.a) do Grupo Honda da Colômbia (Wood, 1997). Entre estes materiais destacam-se *Podocnemis pritchard* e *Podocnemis medemi* descritas brevemente por este autor. O primeiro fóssil compreende um casco praticamente completo e é considerado grupo-irmão de *Podocnemis lewyana*, embora o autor não tenha realizado qualquer análise filogenética no seu trabalho. O segundo fóssil, *Podocnemis medemi*, compreende um grande casco parcialmente completo e apresenta um plastrão com uma morfologia muito semelhante à encontrada no gênero *Podocnemis*. Outro fóssil relacionado a este gênero encontrado no Mioceno do Acre, é *Podocnemis negrii*. Ele compreende um casco parcialmente preservado e aparentemente apresenta características semelhantes à da espécie atual *Podocnemis sextuberculata* (Carvalho, *et al.*, 2002).

As relações das tartarugas da Bacia Bauru com Podocnemidinae até o momento são incertas. Varias causas colaboram para esta situação como: a má preservação do holótipo de algumas espécies, a ausência de descrições

anatômicas mais detalhadas e a demora na publicação das descrições dos novos materiais coletados.

2. OBJETIVOS

Os objetivos deste trabalho são:

- redescrever a anatomia da tartaruga fóssil *Bauruemys elegans* (Suárez, 1969). Abordando detalhes anatomicos não mencionados originalmente e estruturas ainda não mencionadas na literatura.
- posicionar *Bauruemys elegans* (Suárez, 1969) dentro da EpiFamília Podocnemidinura a partir de uma análise cladística baseada nos caracteres morfológicos encontrados e nos caracteres disponíveis na literatura.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Material fóssil e biológico

O material fóssil utilizado no presente estudo foi coletado em trabalhos de campo realizados entre os anos de 2002 e 2003. Estas coletas foram realizadas na localidade tipo de *Bauruemyx elegans*, um corte da Estrada de Ferro Sorocabana, ramal de Dourados, km 736, entre as cidades de Presidente Prudente e Pirapozinho, São Paulo (Suárez, 1969). O material fóssil foi separado da matriz rochosa no laboratório de paleontologia do Museu de Zoologia. Neste processo foram empregadas técnicas de preparação mecânica propostas por Chaney (1989a), Sohl (1989), Palmer (1989) e May *et al.* (1994).

Espécimes com vértebras cervicais associadas ao casco também foram descobertos e preparados. Além destes, crânios e carapaças parcialmente completas e outros materiais desarticulados como mandíbulas, fêmures e úmeros foram preparados. Os exemplares foram incorporados na Coleção de Paleontologia do Museu de Zoologia com a sigla MZSP-PV. A lista com os exemplares fósseis coletados utilizados neste estudo esta no anexo III.

Não foi possível ter acesso ao material tipo de *Bauruemyx elegans*. O material que foi originalmente utilizado para a descrição deste táxon por Suárez (1969) não esta tombado em nenhuma instituição científica e encontra-se no American Museum of Natural History (AMNH). A comparação do material fóssil utilizado na descrição original com o material coletado foi realizada através de fotografias. Para os demais táxons fósseis utilizados para comparação na descrição anatômica (anexo II), e na construção da matriz de caracteres, foram utilizados os trabalhos de Williams, 1954; Gaffney e Meylan, 1988; Meylan, 1996; De la Fuente, 2003; França e Langer, 2006 e Gaffney, *et al.*, (2006).

A maioria dos exemplares de táxons atuais utilizados das Famílias Chelidae e Podocnemididae foram obtidos da coleção do Museu de Zoologia (MZUSP) (anexo IV). Estes compreendem os representantes sul-americanos da Família

Podocnemididae e Chelidae. Os táxons não representados na coleção do MZUSP foram obtidos em caráter de empréstimo junto às coleções zoológicas do Instituto de Pesquisas da Amazônia (INPA) e do Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN) (anexo IV). O único podocnemídeo atual não obtido por empréstimo foi *Podocnemis vogli* uma espécie restrita às drenagens do Rio Orinoco na Venezuela e Colômbia que não se encontra depositada nas coleções das instituições nacionais.

3.2. – Nomenclatura anatômica

A terminologia adotada segue a proposta por Gaffney (1972 e 1979) e Schumacher (1973) para as estruturas do crânio, a de Walker (1973) e Gaffney (1990) para as orientações e estruturas do esqueleto apendicular e Zangerl (1969) para os escudos e placas do casco.

Os nomes abreviados dessa nomenclatura, utilizados nas figuras presentes final do texto, estão listados no anexo V.

3.3 – Escolha dos grupos externos

O posicionamento de *Bauruemys elegans* dentro do clado Podocnemidinura, com relação à Família Podocnemididae, e aos fósseis posicionados basalmente a ela, não é consensual até o momento (França e Langer, 2006 e Romano e Azevedo, 2007). Para a análise cladística realizada nesta dissertação, foram escolhidos como grupos externos táxons representantes dos outros clados que constituem os Pelomedusoides (Araripemydidae, Pelomedusidae e Bothremididae) e a Família Chelidae, considerada grupo-irmão de Pelomedusoides (Gaffney, *et al.*, 2006). Entre os grupos que possuem uma hipótese filogenética, na medida do possível, foram escolhidos os representantes considerados mais plesiomórficos dentro do clado (veja: De la Fuente *et al.*, 2001; Seddon, *et al.*, 1997; Georges, *et al.*, 1998 e Gaffney, *et al.*, 2006).

Os táxons utilizados como representantes dos grupos externos, bem como os representantes do grupo interno, e seus respectivos representantes estão listados no anexo II.

3.4 – Análise filogenética

A metodologia utilizada para determinar as relações filogenéticas entre os grupos analisados foi a cladística (Hennig, 1966; Nelson e Platnick, 1981; Wiley, 1981). A análise filogenética foi processada através do programa PAUP 4.0 (Swofford, 2002) e o algoritmo utilizado foi o "branch-and-bound". Todos os caracteres multi-estado foram tratados como não ordenados e otimizados segundo o procedimento ACCTRAN (Swofford e Maddison, 1997). A polarização dos caracteres foi feita através do método de comparação com grupos externos (Maddison, *et al.*, 1984 e Nixon e Carpenter, 1993).

4. GEOLOGIA LOCAL

4.1. A Bacia Bauru e a localidade de Pirapozinho.

A seqüência sedimentar neocretácea denominada Bacia Bauru (*sensu* Fernandes e Coimbra, 1996) tem sua origem associada a um grande extravasamento de lavas basálticas, relacionado à ruptura do Pangea, ocorrido no início do Cretáceo. Diante deste evento, a porção centro-sul da Plataforma Sul-Americana respondeu, por subsidência termal, aos efeitos dessa grande carga de derrames basálticos. Desenvolveu-se nessa região ao longo do Cretáceo Superior uma bacia sedimentar continental interior, a Bacia Bauru. Os sedimentos dessa bacia são essencialmente arenosos. O seu depocentro, área de maior espessura de uma bacia sedimentar, coincidente com a maior espessura da pilha vulcânica, corroborando a hipótese da sua origem associada à subsidência termal que teria ocorrido em resposta a grande carga de seu substrato basáltico (Riccomini, 1997). A Bacia Bauru apresenta uma área total de 370.000 quilômetros quadrados e uma

espessura máxima preservada de aproximadamente 300 metros. No Brasil, ela estende-se por parte dos estados de São Paulo, Paraná, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais e Goiás. Sua seqüência sedimentar é composta por arenitos, siltitos e siltitos argilosos de origem fluvial e eólica. Sua coluna sedimentar esta subdividida em dois grupos: o Grupo Caiuá, que possui depósitos relacionados a dunas de grande porte, planícies marginais de deserto e planícies de lençóis de areia periféricas; e o Grupo Bauru; subdividido nas formações Vale do Rio do Peixe, Araçatuba, Uberaba, Marília, São Jose do Rio Preto e Presidente Prudente; que é de uma forma geral, constituído por depósitos arenosos associados à ambientes fluviais, pantanosos e dunas eólicas (Fernandes, 1998).

Os sedimentos da Formação Presidente Prudente acumularam-se em meio a um sistema fluvial meandrante, em canais rasos de sinuosidade relativamente baixa (Fernandes, 1998). Eles compreendem arenitos muito finos a finos, de cores marrom-avermelhado claro a bege, de seleção moderada a má, matriz lamítica, e lamitos argilosos de cor marrom escuros. Os arenitos encontram-se em boa parte cimentados por carbonato de cálcio, apresentando um aspecto maciço. Estes sedimentos ocorrem na parte superior dos interflúvios dos rios do Aguapeí, Peixe e Paranapanema, sendo expostos em localidades próximas às cidades de Presidente Prudente e Adamantina.

Os afloramentos da Formação Presidente Prudente contendo fósseis de *Bauruemys elegans* (Suárez, 1969 e 1973) localizam-se entre os quilômetros 734 e 736 da antiga Estrada de Ferro Sorocabana, entre as cidades de Presidente Prudente e Pirapozinho (figura 1 A e B) coordenadas 22°13'08"S; 51°25'59"W, altitude de 403 metros. Adicionalmente, foram descritos para esta localidade fósseis de crocodilomorfos (Price, 1950, Mezzalira, 1966 e 1974) e peixes (Santos e Salgado, 1967 e Santos, 1984).

A quantidade de fósseis de tartarugas encontrada nesta localidade é excepcional. Este fato foi tentativamente explicado por Pritchard e Trebbau (1983) que hipotetizaram que *Bauruemys elegans* poderia ter apresentado hábitos similares aos observados em indivíduos de *Podocnemis vogli*, espécie atual

encontrada na Venezuela. Nesta espécie um grande número de indivíduos se estava enterrando-se na lama no período de estiagem, em que os pequenos corpos d'água onde vivem começam a secar. Os espécimes de *Bauruemys elegans* teriam morrido enterrados durante a estivação em períodos de seca prolongada e posteriormente encobertos por sedimentos.

Contudo, em um extenso e minucioso estudo tafonômico realizado nesta localidade, Pires-Domingues (2006) argumenta que a explicação para este grande acúmulo de fósseis de tartarugas é mais complexa. Baseando-se no grau de fragmentação, desarticulação e abrasão encontrada nos fósseis e na utilização de ferramentas estatísticas que auxiliaram no entendimento global destes dados, foi possível levantar pelo menos três agentes que atuaram na gênese desta acumulação.

Um evento de seca que concentrou uma população de tartarugas e culminou em uma mortandade em massa. Este evento é inferido a partir de espécimes que sofreram desidratação das suas partes moles e que tiveram consequentemente o seu esqueleto apendicular apresentando uma postura recolhida dentro do casco. Posteriormente, teria ocorrido um evento de transporte que depositou lado a lado as populações de história tafonômica distintas em uma camada de argila. Com isso, as carcaças do evento anterior foram reunidas com restos de crocodilomorfos e outros restos de tartarugas exumadas. Por fim, teria ocorrido um evento que soterrou a tafocenose e perturbou a disposição anterior, orientado os restos e remodelando a acumulação em formas lenticulares. Fragmentos diversos retrabalhados, de peixes e tartarugas, foram inseridos na assembléia final.

5. RESULTADOS E DISCUSSÃO

5.1. Descrição anatômica do Crânio

Pré-Frontal

O pré-frontal é uma estrutura pareada que participa da abertura da narina e posteriormente participa da porção interorbital do crânio. Ambos os pré-frontais são preservados em MZSP-PV29, MZSP-PV 30 e MZSP-PV 35. Em MZSP-PV30 o pré-frontal não apresenta nenhum tipo de deslocamento, achatamento ou fratura relevante, e a ausência do pré-maxilar e da porção anterior do maxilar permite que a superfície ventral deste elemento seja melhor observado nesse exemplar (figura 4B). MZSP-PV35 é o menor dentre os exemplares e não apresenta nenhum sinal de alteração causado pelo processo de fossilização.

Em vista dorsal, os pré-frontais de *Bauruemys elegans* (figuras 2A e 4A) apresentam uma superfície plana e suturam-se de uma forma sinuosa medialmente. A sua borda anterior contribui com a abertura externa da narina e a sua borda lateral é levemente côncava, contribuindo com a porção ântero-dorsal da órbita. Esta região interorbital em *Bauruemys elegans* apresenta uma largura levemente menor que a maior medida diametral da órbita e esta associada à posição dorsal das órbitas no crânio deste táxon. Esta condição é semelhante à encontrada nos podocnemídeos do gênero *Podocnemis*, entretanto os representantes deste táxon apresentam um sulco interorbital posicionado medialmente na sua superfície (Gaffney e Meylan, 1988 e Kischlat, 1994). Nos fósseis *Dacquemys paleomorpha* e nos podocnemídeos atuais *Erymnochelys madagascariensis* e *Peltocephalus dumerilinus* observa-se um padrão diferente, com a região interorbital comparativamente mais larga e as órbitas posicionadas lateralmente no crânio. Posteriormente, o pré-frontal de *Bauruemys elegans* sutura-se com o frontal de uma forma sinuosa e orientada póstero-lateralmente, diferindo dos outros táxons analisados que tendem a ter uma sutura transversal com o frontal.

Em vista lateral, o pré-frontal de MZSP-PV30 (figura 5A) estende-se moderadamente em sentido anterior a partir da borda anterior da órbita e apresenta dorsalmente um contorno convexo. Este padrão é semelhante ao observado no fóssil *Bairdemys hartsteini* (Gaffney e Wood, 2002; p. 7, fig. 3C) e nos podocnemidídeos atuais *Podocnemis expansa* e *Podocnemis unifilis*. E é diferente do padrão presente no fóssil *Dacquemys paleomorpha* (Gaffney et al., 2002; p. 7, fig. 3C) e em outros podocnemidídeos atuais como *Erymnochelys madagascariensis* e *Peltocephalus dumerilianus* onde o pré-frontal estende-se de forma acentuada em sentido anterior nivelando-se com a borda ventral da narina externa. Em sua porção ântero-ventral, o pré-frontal apresenta uma sutura com o processo dorsal do maxilar. Esta sutura tem o contorno de um “V” invertido e direciona-se pósterio-dorsalmente até a borda da órbita. A partir desse ponto, na parede interna da órbita, ela estende-se pósterio-latero-ventralmente até a borda lateral da *fossa nasalis* (fossa nasal), cavidade que aloja a cápsula nasal (Gaffney, 1972). Este contorno é comum nos representantes de Pelomedusoides e em *Bauruemys elegans* ele é menos acentuado que o padrão observado no podocnemidídeo atual *Podocnemis expansa*.

Na face ventral, em sua porção anterior, o pré-frontal tem uma superfície acentuadamente côncava medialmente que corresponde à região da fossa nasal. Ela é limitada lateralmente por uma crista vertical que se direciona pósterio-lateralmente de uma forma contínua no osso frontal. A face lateral dessa crista do pré-frontal participa da parede da *fossa orbitalis* (fossa orbital), um soquete ósseo que aloja o olho. Em MZSP-PV30 observa-se que o pré-frontal apresenta uma sutura orientada pósterio-lateralmente com o frontal. Este contorno é semelhante ao padrão de *Erymnochelys madagascariensis* e difere do encontrado em outro podocnemidídeo *Podocnemis expansa*, onde o frontal apresenta um fino processo anterior que se situa lateralmente à linha longitudinal e projeta-se anteriormente sobre o pré-frontal.

Frontal

O frontal é um osso pareado, situado na porção média do teto craniano. Este elemento encontra-se preservado nos exemplares MZSP-PV29 (figura 2A) MZSP-PV30 (figura 4A), e MZSP-PV 35. Em MZSP-PV30, a falta do pré-maxilar e da porção anterior do maxilar direito permite uma melhor observação da face ventral deste elemento (figura 4B).

Em vista dorsal, este elemento possui em *Bauruemys elegans* uma superfície plana. Ele apresenta anteriormente um contato orientado pósterolateralmente com o pré-frontal, um contato lateral com o pós-orbital e posteriormente ele apresenta um contato levemente côncavo com o parietal (figura 2A e 4A). Na sua margem ântero-lateral, o frontal de *Bauruemys elegans* apresenta um longo contorno côncavo que participa da porção pósteromedial da órbita. Este padrão é semelhante ao encontrado nos fósseis *Cearachelys placidoi* (Bothremydidae) (Gaffney *et al.*, 2001) e em especial em *Hamadachelys. escuilliei* (Podocnemidina) (Tong e Buffetaut, 1996; p. 139, fig. 2A). Embora no podocnemidídeo atual *Podocnemis expansa* o frontal também apresente uma extensa participação na borda da órbita, este táxon e os demais representantes do gênero *Podocnemis* apresentam um sulco interorbital na sua superfície anterior (Gaffney e Meylan, 1988 e Kischlat, 1994). O frontal de *Bauruemys elegans* diferencia-se do encontrado no fóssil *Dacquemys paleomorpha* e nos podocnemidídeos atuais *Erymnochelys madagascariensis* e *Peltocephalus dumerilianus* onde ele é comparativamente mais largo e com pequena participação da borda da órbita. Próximo e aproximadamente paralelo à sua margem posterior, o frontal de *Bauruemys elegans* como o do fóssil *Hamadachelys. escuilliei* apresentam um fino sulco curvo correspondente ao contato da escama frontal com a escama interparietal (Williams, 1954). Contudo, o contorno total dessa escama é pouco preservado.

Em vista ventral cada frontal de *Bauruemys elegans* apresenta lateralmente à linha sagital uma crista que se estende posteriormente. Esta crista é contínua em sentido anterior no pré-frontal, e é contínua, em sentido posterior, com o

processo inferior do parietal. Medialmente estas cristas limitam um sulco, o *sulcus olfactorius* (sulco olfatório) que conduz o nervo olfativo (I) para a cápsula nasal alojada no pré-frontal. Lateralmente a esta crista, próximo à borda da órbita, observa-se um leve sulco com pequenos forames associados a ele. Um detalhe comumente encontrado dentro de Pleurodira.

Parietal

O parietal é uma estrutura pareada e forma a grande porção póstero-medial do teto craniano (figuras 2A, 4A e 14A). Esta estrutura é bem preservada nos exemplares em MZSP-PV29 (figura 2A) e MZSP-PV32 e MZSP-PV35, onde a porção lateral desse elemento está levemente contraída em sentido ventral devido ao processo de fossilização. Em MZSP-PV30 (figura 4A) a porção posterior do parietal foi quebrada durante a coleta, o que possibilita observar alguns aspectos desta estrutura em plano ventral.

Em vista dorsal, o parietal de *Bauruemys elegans* sutura-se ântero-medialmente com o frontal, ântero-lateralmente com o pós-orbital, lateralmente com o quadradojugal e, em sua porção póstero-medial, com o supra-occipital (figuras 2A e 4A). Os contatos do parietal variam entre os grandes grupos de Pleurodira. Em Chelidae não ocorre o contato entre o parietal e o quadradojugal devido à ausência deste último elemento, uma sinapomorfia para esse grupo (Gaffney, 1979 e Gaffney e Meylan, 1988). Em *Pelusios sinuatus* (Pelomedusidae) (figura 8A) e em *Cearachelys placidoi* (Bothremydidae) (Gaffney *et al.*, 2001) há uma acentuada emarginação posterior, associada a um parietal pouco extenso póstero-lateralmente, limitando deste modo um contato entre o parietal e o quadradojugal. Em *Bauruemys elegans* e em outro fóssil, *Hamadachelys escuilliei*, ocorre uma curta sutura entre o parietal e o quadradojugal menor que a medida do diâmetro da órbita. Comparativamente, os podocnemidídeos atuais (figuras 10A, 12A e 14A) e os fósseis: *Dacquemys paleomorpha* (Gaffney *et al.*, 2002), *Bairdemys venezuelensis*, *Bairdemys hatsteini* (Gaffney e Wood, 2002), *Shweboemys antiqua* (Gaffney, 1979; p.164, fig.136) e *Stereogenys cromeri* (Andrews, 1901 apud Gaffney e Meylan, 1988) compartilham um longo contato

entre o parietal e o quadradojugal. Esta condição pode estar relacionada a uma emarginação posterior mais estreita anteriormente em comparação à condição presente em *Bauruemys elegans*.

Na sua superfície lateral o parietal de *Bauruemys elegans* apresenta um estreito e sutil sulco orientado póstero-medialmente que corresponde à margem lateral da escama interparietal (figuras 3A e 5A). Em sua borda póstero-medial, cada parte do parietal direciona-se lateralmente. Com isso, ambas as partes do parietal formam um entalhe em “V”, no qual a crista do supra-occipital se encaixa.

Ventralmente, o parietal de *Bauruemys elegans* apresenta o *processus inferior parietalis* (processo inferior do parietal), um processo que se estende em sentido para-sagital, formando uma placa vertical direcionada ventralmente (figuras 3B e 5B). Em sua face medial, esse processo forma o *cavum cranii* (cavidade craniana), espaço que aloja o encéfalo e a dura-máter. Em sua face lateral, esse processo apresenta uma superfície côncava no contato com a placa horizontal do parietal. Em sua porção ântero-ventral o processo inferior do parietal sutura-se anteriormente com o palatino e posteriormente com o pterigóide, participando junto com estes elementos da parede medial do *sulcus palatinopterigoideus* (sulco palatinopterigóide), estrutura lateral à cavidade craniana que aloja o *músculo abductor mandibular internus*. Posteriormente a esta parede, o processo inferior do parietal forma a borda dorsal do *forâmen nervi trigemini* (forame do nervo trigêmio). Finalmente, em sua porção póstero-ventral, este processo sutura-se anteriormente com o proótico e posteriormente com o supra-occipital formando com esses elementos a parede medial da *fossa temporalis superior* (fossa temporal superior).

Jugal

O jugal forma a porção póstero-dorsal da órbita e, junto com o quadradojugal participa do arco zigomático. Este elemento encontra-se melhor preservado em MZSP-PV29 (figuras 2A e 3A), MZSP-PV32 e MZSP-PV35. Em MZSP-PV30 sua porção posterior encontra-se perdida (figura 5A). O jugal é

composto dorsalmente por uma placa vertical, posicionada na porção lateral do crânio, e por dois processos ventrais que se direcionam medialmente.

Em vista lateral, o jugal sutura-se ântero-ventralmente com o maxilar, dorsalmente com o pós-orbital, e posteriormente com o quadradojugal. Este padrão de contatos é diferente do compartilhado pelos podocnemídeos atuais *Erymnochelys madagascariensis* e *Peltocephalus dumerilianus* onde o jugal apresenta um contato ventral com o quadrado (Gaffney e Meylan, 1988) (figuras 11A e 13A). Entretanto, a presença deste contato varia individualmente dentro de *Erymnochelys madagascariensis* (Lapparent de Broin e Werner, 1998). O padrão de *Bauruemys elegans* também difere do presente no gênero *Podocnemis*, onde o jugal contata o parietal (Gaffney e Meylan, 1988) (figura 15A), uma característica possivelmente relacionada, comparativamente, ao curto pós-orbital presente neste clado.

O jugal de *Bauruemys elegans* é conspicuamente estreito na sua porção anterior, contribuindo assim moderadamente com a porção posterior da borda da órbita de uma forma semelhante à observada nos podocnemídeos atuais *Podocnemis expansa* e *Erymnochelys madagascariensis* e no pelomedusídeo *Pelusios sinuatus*. Esta condição é diferente nos fósseis *Bairdemys venezuelensis*, *Bairdemys hartsteini* e na espécie atual *Peltocephalus dumerilianus* onde o jugal é, em comparação, anteriormente largo e contribui com a borda da órbita em uma medida maior que a metade do diâmetro desta abertura. Na sua porção anterior, o jugal apresenta na sua superfície um pequeno sulco em sentido transversal correspondente à borda pósterolateral da escama frontal.

Em uma posição lateral e ventral do crânio, o jugal participa de um conspícuo entalhe de contorno curvo, a emarginação lateral. Esta estrutura é amplamente distribuída dentro de Testudines. Em *Bauruemys elegans* ela apresenta uma largura próxima à do diâmetro da órbita e é limitada pelo maxilar, jugal e quadradojugal (figura 3A). Esta condição é semelhante à observada em *Podocnemis expansa* (figura 15A) e *Hamadachelys escuilliei*. Entretanto, o jugal deste último táxon apresenta lateralmente um fino processo ântero-ventral que

aumenta a sua participação na borda anterior da emarginação lateral em comparação à condição de *Bauruemys elegans*. A emarginação lateral é pouco desenvolvida e limitada somente pelo maxilar e jugal nos podocnemídeos atuais *Erymnochelys madagascariensis* e *Peltocephalus dumerilianus*. (figuras 11A e 13A) Esta característica possivelmente está relacionada a uma grande extensão póstero-ventral do jugal presente nestes táxons. Em Chelidae (figura 7A) a emarginação lateral é extremamente desenvolvida póstero-medialmente, uma característica provavelmente associada à perda do quadradojugal neste clado.

Em vista anterior, o jugal apresenta um processo que se estende ventralmente. Este processo participa da formação de uma “parede pós-orbital”, (Gaffney, 1979, p. 80) uma lâmina óssea que se estende póstero-medialmente a partir da borda da fossa orbital. Esta parede tem uma superfície côncava, com este processo do jugal suturando-se medialmente com o pós-orbital, ântero-medialmente com o palatino e anteriormente com o maxilar. A presença de uma parede pós-orbital é uma condição amplamente distribuída entre os representantes do clado Pleurodira.

Em vista ventral, em MZSP-PV30 (figura 4B), um processo posterior do jugal curva-se medialmente e ventralmente formando em associação com o pós-orbital e o parietal a parede anterior da *fossa temporalis inferior* (fossa temporal inferior) o espaço que aloja a musculatura adutora da mandíbula. Este processo sutura-se lateralmente com o maxilar e palatino, posteriormente com o pterigóide e medialmente com o pós-orbital. Ele participa da parede lateral do sulco palatinopterigoide.

Quadradojugal

O quadradojugal está posicionado lateralmente na região dorsal do crânio. Ele compreende uma lâmina óssea que participa do teto da fossa temporal inferior e forma a borda póstero-dorsal da emarginação lateral. Esta estrutura está presente em MZSP-PV29 (onde ela está levemente deslocada em sentido ventral devido ao processo de fossilização) e em MZSP-PV35 (figuras 2A e 3A).

Em vista dorso-lateral o quadradojugal de *Bauruemys elegans* apresenta um padrão semelhante ao encontrado no fóssil *Hamadachelys escullei*,

suturando-se anteriormente com o jugal, ântero-medialmente com o pós-orbital, póstero-medialmente com o parietal, póstero-lateralmente com o quadrado e posteriormente com o esquamosal (figuras 2A e 3A). Este padrão também é semelhante ao encontrado nos fósseis do gênero *Bairdemys* e em *Dacquemys paleomorpha*, e nos podocnemídeos atuais *Erymnochelys madagascariensis* e *Peltocephalus dumerilianus*. Entretanto, estes táxons apresentam um longo contato entre o quadradojugal e o parietal que iguala ou ultrapassa o diâmetro do *cavum tympani* (cavidade timpanica) (figuras 10A e 12A). Os representantes do gênero de podocnemídeos atuais *Podocnemis* diferenciam de *Bauruemys elegans* por não apresentarem um contato entre o quadradojugal e o pós-orbital e por também possuírem o longo contato entre o quadradojugal e o parietal (figura 14A).

O quadradojugal participa da emarginação lateral do crânio com sua porção ântero-ventral e da emarginação posterior com sua porção posterior.

Esquamosal

O esquamosal encontra-se posicionado na porção póstero-lateral da *fossa temporalis superior*. Ele está presente em bom estado de preservação em MZSP-PV29 e MZSP-PV35. Em MZSP-PV30, a sua porção posterior esta ausente devido a uma quebra nesse local (figura 4A e 5B).

Em vista dorsal, o esquamosal de *Bauruemys elegans* apresenta uma estreita sutura ântero-medialmente com o quadradojugal, uma sutura circular que acompanha a *cavidade timpanica* com o quadrado ântero-lateralmente e uma curta sutura convexa póstero-medialmente com o opistótico. Este padrão é comumente visto em Pelomedusoides e é diferente do encontrado em Chelidae, onde o esquamosal apresenta um contato medial com o parietal. Em sua borda lateral, o esquamosal apresenta uma pequena crista de contorno curvo que forma a borda póstero-lateral da emarginação temporal.

Em vista lateral, o esquamosal de *Bauruemys elegans* (figura 3A e 5A) apresenta um comprimento longo, semelhante ao presente no fóssil *Hamadachelys escuilliei* e em *Podocnemis expansa* (figura 15A), diferindo do curto

esquamosal presente em outros podocnemidídeos atuais como *Erymnochelys madagascariensis* e *Peltocephalus dumerilianus* (figura 11A e 13A). Posteriormente à cavidade timpânica, a superfície ventral do esquamosal apresenta um raso e largo entalhe orientado ântero-medialmente. A borda deste entalhe confere uma leve saliência retilínea à superfície do esquamosal. Póstero-ventralmente a ele está presente um pequeno processo que se curva em sentido ventral. Estas estruturas estão presentes de forma menos pronunciada nos podocnemidídeos atuais *Erymnochelys madagascariensis* e *Peltocephalus dumerilianus*.

Em vista ventral, o esquamosal de *Bauruemys elegans* sutura-se anteriormente com o quadrado e póstero-medialmente com o opistótico (figuras 2B e 4B). Em MZSP-P29 a borda posterior do esquamosal apresenta um contorno aproximadamente retilíneo que se orienta póstero-medialmente e encontra-se com a extremidade posterior do *processus paroccipitalis* (processo paroccipital) do opistótico (figura 2B). Esta condição é diferente da encontrada no fóssil *Hamadachelys esculliei*, nos podocnemidídeos atuais *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis expansa* (figuras 10B, 12B e 14B), *Podocnemis unifilis* e no pelomedusídeo *Pelusios sinuatus* (figura 8B), onde o esquamosal apresenta uma borda posterior côncava, evidenciando a extremidade posterior do processo paraoccipital.

Internamente, o esquamosal é oco, alojando uma cavidade em forma de cone, o *antrum postoticum*, que se estende anteriormente, abrindo-se na cavidade timpânica dorsalmente à *incisura columellae auris* (incisura da columela). Esta cavidade é observada em MZSP-PV30 (figura 5B) devido à ausência da porção posterior nesse exemplar.

Pós-Orbital

Esta estrutura faz parte da porção lateral do teto craniano e participa da porção posterior da borda da órbita. Ela encontra-se preservada em MZSP-PV29, MZSP-PV30 e MZSP-PV35 (figuras 2A e 4A).

Em vista dorsal o pós-orbital de *Bauruemys elegans* sutura-se com o frontal medialmente, com o parietal pósteromedialmente, com o jugal lateralmente e com o quadradojugal pósterolateralmente. A presença de um contato entre ele e o quadradojugal em *Bauruemys elegans* possivelmente está relacionada à presença de um longo pós-orbital, que geralmente ultrapassa o diâmetro da órbita. Esta relação é uma condição compartilhada com os fósseis *Bairdemys venezuelensis*, *Cearachelys placidoi*, *Dacquemys paleomorpha*, *Hamadachelys escuilliei*, e com a condição dos podocnemídeos atuais *Erymnochelys madagascariensis* e *Peltocephalus dumerilianus* (figuras 10A e 12A). Comparativamente no gênero *Podocnemis* o pós-orbital é curto e este contato não ocorre.

Em vista anterior, o pós-orbital apresenta um processo ventral de superfície côncava que se sutura medialmente com o frontal, lateralmente com o jugal e ventralmente com o palatino. Estes elementos formam a parede pós-orbital, uma estrutura que se estende pósteromedialmente a partir da borda da fossa orbital. Diferentemente de *Phrynops geoffroanus* (Chelidae), observa-se em MZSP-PV30, centralmente ao processo ventral do pós-orbital, um desenvolvido forame que não foi possível identificar na literatura. Esta abertura é similar à encontrada em *Erymnochelys madagascariensis* e é diferente da condição encontrada em *Pelusios sinuatus* onde se observam vários pequenos forames distribuídos na superfície deste processo. A porção ventromedial deste processo participa da borda de um grande canal, posicionado lateralmente ao processo inferior do parietal, que conflui posteriormente no sulco palatinopterigóide.

Em vista ventral, o pós-orbital de *Bauruemys elegans* participa, junto com o jugal lateralmente e com o parietal medialmente, da porção anterior da *fossa temporalis inferior* (fossa temporal inferior), espaço que aloja a porção anterior da musculatura adutora da mandíbula (figura 2B). Esta participação é comparativamente maior que a presente no gênero de podocnemídeos atuais *Podocnemis* onde o pós-orbital é pouco exposto ventralmente. Nesta região, anteriormente, o pós-orbital apresenta uma superfície acentuadamente côncava formada por um processo que se curva em sentido ventral e medial e sutura-se lateralmente com o pterigóide. Este processo acompanha aproximadamente o

contorno e a orientação do processo anterior do pós-orbital, participante da "parede pós-orbital" como descrito acima. Entre estes processos, o pós-orbital apresenta ventralmente uma superfície relativamente plana orientada aproximadamente em sentido vertical. Esta superfície contribui com a porção dorsal e lateral da parede do canal que conflui posteriormente no sulco palatinoptergóide.

Pré-Maxilar

O pré-maxilar é uma estrutura pareada cujas partes se encontram medialmente formando a borda ventral da abertura externa da narina e o assoalho da fossa nasal. Ventralmente este elemento forma a porção ântero-medial da superfície de trituração do alimento. O pré-maxilar encontra-se com a sua porção anterior preservada em MZSP-PV29 (figura 2B) e MZSP-PV34.

Em vista anterior, o pré-maxilar sutura-se lateralmente com o maxilar e por toda a extensão da sua borda ventral, na margem labial, ocorre um processo que se estende ventralmente, como uma extensão anterior e contínua do *processus alveolaris* (processo alveolar) do maxilar (Kunkel, 1912) (*apud* Gaffney, 1979), definido como uma lâmina vertical fina que se estende ventralmente formando a crista labial. Em MZSP-PV29 este elemento apresenta uma borda ventral levemente côncava de forma similar à encontrada em *Podocnemis lewyana* e é diferente da borda entalhada presente em *Podocnemis unifilis* e da borda convexa e conspícua presente em *Erymnochelys madagascariensis* e *Peltocephalus dumerilianus* (figuras 11A e 13A).

Em vista ventral este elemento é pouco preservado nos exemplares analisados, dificultando a determinação da sua extensão e do relevo da sua superfície. O padrão geral dos quelônios é uma superfície póstero-medial côncava, para acomodar a região da sínfise mandibular. Considerando-se que a mandíbula deve ajustar-se ao pré-maxilar e o maxilar, a superfície póstero-medial do pré-maxilar de *Bauruemys elegans* deveria ser levemente côncava em concordância com o contorno levemente convexo da porção anterior da mandíbula de MZSP-PV30. Póstero-medialmente, baseando-se nas fotografias do crânio

descrito originalmente para *Bauruemys elegans* por Suárez (1969), o pré-maxilar suturava-se com o vômer. Este padrão é semelhante ao encontrado em *Cearachelys placidoi* e diferencia-se do que ocorre no gênero *Podocnemis* e no podocnemídeo fóssil *Dacquemys paleomorpha*, onde posteriormente o pré-maxilar sutura-se com o maxilar e as partes deste último se encontram medialmente (Gaffney e Wood, 2002).

Maxilar

Ambos os maxilares estão bem preservados em MZSP-PV29 e MZSP-PV35. Em MZSP-PV30, a porção ântero-ventral direita do crânio é mal preservada. Deste modo, somente o maxilar esquerdo apresenta-se completo nesse exemplar.

Em vista dorsal, o maxilar apresenta um processo que se estende medialmente formando, junto com o palatino medialmente e com o jugal posteriormente, a porção dorsal da parede pós-orbital.

Em vista lateral, o maxilar apresenta uma superfície rugosa e participa anteriormente da borda lateral da abertura externa da narina e, dorsalmente, da porção ventral da borda da órbita (figuras 3A e 5A). A altura do maxilar de *Bauruemys elegans*, tendo como referência a porção ventral à órbita, é próxima do diâmetro desta abertura seguindo um padrão encontrado em Pelomedusoides e diferindo do quelídeo *Phrynops geoffroanus*, onde a altura do maxilar é menor que o raio da órbita (figura 5A). O maxilar de *Bauruemys elegans* sutura-se anteriormente com o pré-maxilar, ântero-dorsalmente com o pré-frontal através do *processus prefrontalis* (processo pré-frontal) (*sensu* Kunkel, 1912) *apud* (Gaffney, 1979) e pósterio-dorsalmente com o jugal (figuras 3A e 5A). Este processo é orientado verticalmente e se estende em sentido dorsal, envolvendo a cápsula olfativa. A borda ventral do maxilar é formada pelo processo alveolar (Kunkel, 1912) (*apud* Gaffney, 1979). Em MZSP-PV29 este processo apresenta uma borda com contorno levemente convexo (figura 3A). Este padrão é semelhante ao encontrado no *Podocnemis expansa* (figura 15A) e diferencia-se da borda acentuadamente convexa de outro podocnemídeo atual *Peltocephalus*

dumerilianus (figura 13A) e da borda acentuadamente curvada em sentido póstero-dorsal de *Pelusios sinuatus* (figura 9A).

Em vista ventral, os maxilares de *Bauruemys elegans* (figuras 2B e 4B) posicionam-se em um ângulo acentuadamente aberto, semelhante à condição presente no quelídeo *Phrynops geoffroanus* e no pelomedusídeo *Pelusios sinuatus* (figuras 6B e 8B) e diferente do ângulo comparativamente mais fechado presente nos podocnemidídeos atuais *Peltocephalus dumerilianus* e do gênero *Podocnemis* (figuras 12B e 14B). Ventralmente o maxilar apresenta o *processus palatinus* (processo palatino) (*sensu* Kunkel 1912) *apud* (Gaffney, 1979), uma placa horizontal que se estende medialmente e posiciona-se no mesmo plano do palatino. Em *Bauruemys elegans*, este processo não apresenta qualquer tipo de crista ou protuberância na sua superfície próxima ao processo alveolar (Kischlat, 1994) (figuras 2B e 4B). Diferentemente, no gênero *Podocnemis* o padrão de cristas e protuberâncias é variável, e é taxonomicamente informativo dentro deste clado (Williams, 1954).

Como em outras tartarugas, o maxilar apresenta muitos forâmens relacionados à irrigação dos tecidos adjacentes à sua superfície, como por exemplo o bico córneo. Alguns deles são bem desenvolvidos e posicionam-se em uma série linear, acompanhando o processo alveolar medialmente. A porção ântero-medial do processo palatino do maxilar é pouco preservada nos exemplares analisados de *Bauruemys elegans*, mas baseando-se nas fotografias do material utilizado na descrição original por Suárez (1969), ela parecia estar separada de sua outra parte medialmente devido à presença do vômer. Medialmente, a borda do processo palatino forma a porção anterior da borda da *apertura narium interna* (abertura interna da narina) (figuras 2B e 4B) seguindo o padrão geralmente presente em Pleurodira. Posteriormente o processo palatino do maxilar sutura-se com o palatino e, em sua extremidade póstero-lateral, ele se curva levemente no sentido dorsal e sutura-se com o jugal.

Vômer

Esta estrutura, por apresentar-se pequena e frágil, é facilmente perdida durante o processo de fossilização. Somente em MZSP-PV29 observa-se uma estrutura fragmentada e deslocada dorsalmente que pode representar o vômer, mas não foi possível delimitá-la (figura 2B). A presença do vômer em *Bauruemys elegans* é afirmada por Kischlat (1994) e é confirmada nas fotografias do material originalmente descrito por Suárez (1969). Esta estrutura não é pareada, e compreende uma curta barra posicionada na linha sagital da superfície do palato que divide medialmente a *apertura narium interna* (abertura interna da narina). Na sua porção média o vômer de *Bauruemys elegans* é estreito, alargando-se gradualmente em direção às suas extremidades anterior e posterior. Ele sutura-se anteriormente com o maxilar e posteriormente com o palatino. Suas dimensões são semelhantes a encontradas no vômer do fóssil *Cearachelys placidoi* (Bothremydidae) (Gaffney, *et al.*, 2006) e difere do observado em *Phrynops geoffroanus* onde ele se estende de forma acentuada, posteriormente, entre os platinos (figura 6B). A presença desta estrutura aparentemente varia interespecificamente entre os podocnemidídeos atuais *Podocnemis erythrocephala*, *P. lewyana*, *P. unifilis* e *P. vogli* (“grupo vomerine” de Mittermier e Wilson, 1974), e não é encontrada em *Peltocephalus dumerilianus* (Pritchard e Trebbau, 1984). Gaffney, *et al.* (2002) considera que a presença deste “vômer”, ao menos em *Podocnemis vogli*, corresponde a uma ossificação neomórfica provavelmente derivada de uma parte do palatino. Corroborando esta hipótese, um processo anterior do palatino estendendo-se anteriormente e ocupando a posição de um vômer é observado nos exemplares de *Podocnemis expansa* (figura 14B), *P. unifilis* e *P. erythrocephala* analisados.

Palatino

O palatino é uma estrutura pareada formada em sua maior parte por uma placa horizontal que contribui com a superfície palatal e com o assoalho da fossa orbital. Esta estrutura é pouco preservada em sua porção anterior em MZSP-PV30; em MZSP-PV29 esta porção encontra-se preservada, mas comprimida em

sentido dorsal dificultando a interpretação da sua posição e contorno originais. Contudo, baseando-se na porção lateral que foi preservada nos exemplares e nas fotos do material utilizado na descrição original (Suárez, 1969), a porção anterior do palatino de *Bauruemys elegans* é provavelmente similar à dos podocnemidídeos atuais.

Em uma posição ântero-medial o palatino apresenta uma região onde sua superfície divide-se em dois planos: medial e lateral. O plano medial estende-se dorsalmente e participa do assoalho da fossa orbital e da parede pós-orbital. Este plano contacta o maxilar ântero-lateralmente, o jugal pósterio-lateralmente e o pós-orbital posteriormente através de um processo que se curva no sentido pósterio-dorsal. A porção anterior do plano medial forma a borda da abertura interna da narina e ântero-medialmente sutura-se com o vômer (Kischlat, 1994 e Gaffney *et al.*, 2002) (figura). Este padrão é diferente do presente em *Podocnemis expansa* onde o palatino apresenta um longo processo ântero-medial que se estende anteriormente dividindo a abertura interna da narina e contatando o maxilar (figura 14B).

O segundo, plano lateral do palatino, encontra-se no mesmo nível da sua borda posterior. O palatino de *Bauruemys elegans* contacta o maxilar ântero-lateralmente, o jugal pósterio-lateralmente e o pterigóide posteriormente (figura 2B e 4B). Lateralmente, na sutura entre este último elemento e o palatino observa-se o *foramen palatinum posterius* (forame palatiniano posterior) uma abertura por onde passa um ramo do nervo maxilar e a artéria inframaxilar, direcionando ambos do interior do crânio para a superfície ventral do palato. Em *Bauruemys elegans* este forame é posterior à parede pós-orbital, uma sinapomorfia do clado Pleurodira que difere da condição plesiomórfica, encontrada em Cryptodira, onde ele se situa no assoalho da fossa orbital (Gaffney e Meylan, 1988). Em uma posição paralela e medial à sutura com o maxilar o plano lateral do palatino de *Bauruemys elegans* apresenta uma crista suave e linear semelhante à encontrada no pelomedusídeo *Pelusios sinuatus* e no podocnemidídeo atual *Erymnochelys madagascariensis*.

Na sua face dorsal, em uma posição ântero-medial, o palatino tem uma curta crista paralela ao eixo longitudinal do crânio que se estende pósterodorsalmente, suturando-se com o processo inferior do parietal e sendo contínua posteriormente com a *crista pterigoidea* (crista pterigóide) do pterigóide.

Quadrado

Esta estrutura encontra-se preservada em MZSP-PV29 (figuras 2B, 3A e 3B). No exemplar MZSP-PV30, a porção lateral do quadrado não é preservada, contudo esse fato permite a observação dos seus detalhes internos (figuras 4B e 5A). MZSP-PV 39 compreende somente a região auditiva esquerda do crânio. Neste exemplar o quadrado está em ótimo estado de preservação e é possível relacionar esse exemplar com *Bauruemys elegans* pela posição e contorno da cavidade timpânica, da incisura da columela e do *antrum postoticum*.

A superfície dorsal do quadrado, posicionada inferiormente ao teto craniano, apresenta um relevo acentuadamente convexo em sentido longitudinal e côncavo em sentido transversal, participando do assoalho da *fossa temporalis superior* (fossa temporal superior), o espaço entre a câmara ótica e o teto craniano que aloja a maior parte do músculo adutor externo da mandíbula (Gaffney, 1972). O quadrado de *Bauruemys elegans* sutura-se ântero-ventralmente com o pterigóide, medialmente com o proótico, póstero-medialmente com o opistótico e póstero-lateralmente em uma sutura curva com o esquamosal. Na sutura com o proótico, em sua porção média, está presente o *foramen stapedio-temporale* (forame estapediotemporal). Este forame é considerado por alguns autores um ponto de referência para a determinação do grau de desenvolvimento da emarginação posterior. Em *Bauruemys elegans* ele posiciona-se levemente posterior à borda da emarginação posterior, sendo desta forma sutilmente observado no crânio dorsalmente. Esta condição é intermediária ao do pelomedusídeo *Pelusios sinuatus*, onde a borda da emarginação é comparativamente mais anterior ao forame (figura 8A), e a dos podocnemidídeos atuais *Erymnochelys madagascariensis* e *Peltocephalus dumerilianus* onde a

borda da emarginação é acentuadamente posterior ao forame (figuras 10A e 12A).

Em vista lateral, o quadrado de *Bauruemys elegans* sutura-se ântero-dorsalmente com o quadradojugal e póstero-dorsalmente ele apresenta uma sutura semi-circular com o esquamosal (figuras 3A e 5A). Na porção central do quadrado de *Bauruemys elegans* está presente a cavidade timpânica, uma grande concavidade de contorno aproximadamente circular mas achatado posteriormente. Este contorno é próximo do encontrado no *Erymnochelys madagascariensis* (figura 11A) e difere do presente em outro podocnemidídeo atual *Podocnemis expansa* (figura 15A) onde ele é comparativamente ovalado ântero-posteriormente e pouco achatado póstero-ventralmente. A superfície da cavidade timpânica aprofunda-se medialmente no crânio apresentando um relevo próximo ao de um “funil”. Na região póstero-medial da cavidade timpânica de *Bauruemys elegans* observa-se à incisura da columela, uma abertura oval orientada dorso-ventralmente que se estende em sentido medial e aloja a columela (figura 5A). Em *Bauruemys elegans* esta abertura é totalmente envolta por osso e, no exemplar MZSP-PV39 está presente no quadrado posteriormente um sutil sulco transversal que indica o fechamento da incisura. Uma incisura da columela fechada também é observada entre os podocnemidídeos atuais (figuras 11A, 13A e 15A) e diferencia-se da incisura aberta posteriormente presente no fóssil *Brasilemys josai* (Podocnemidinura) (Lapparent de Broin, 2000) e *Cearachelys placidoi* (Bothremydidae) (Gaffney *et al.* 2001). Em uma posição levemente anterior à incisura da columela, encontra-se em MZSP-PV30 uma pequena fossa pré-columelar. Entretanto, tendo como referencia o tamanho da incisura da columela, esta fossa é um pouco variável em *Bauruemys elegans*, com MZSP-PV39 apresentando-a comparativamente menor. Uma fossa pré-columelar com proporção semelhante é encontrada em *Podocnemis expansa* (figura 15A). Este padrão é diferente da fossa comparativamente grande e profunda encontrada no podocnemidídeo atual *Erymnochelys madagascariensis* e no pelomedusídeo *Pelusios sinuatus* (figuras 9A e 11A). Em uma posição póstero-dorsal à incisura da columela está o *antrum postoticum*, uma cavidade com um volume de um cone

que se direciona posteriormente, por dentro do quadrado e do esquamosal. A abertura do *antrum postoticum* é levemente maior que a incisura da columela em *Bauruemyx elegans* (figura 5A). Este padrão é próximo do observado em *Erymnochelys madagascariensis* (figura 11A) e diferencia-se do presente em outro podocnemidídeo atual, *Podocnemis expansa* (figura 15A) onde o *antrum postoticum* é comparativamente menor e de *Pelusios sinuatus* (Pelomedusidae) onde ele é conspicuamente desenvolvido (figuras 9A). Em uma posição ventral à cavidade timpânica, o quadrado de *Bauruemyx elegans* estreita-se e estende-se de forma pronunciada em sentido ventral formando o *processus articularis* (processo articular); processo que suporta em sua face ventral o *condylus mandibularis* (côndilo mandibular) (figuras 3A e 5A). Este processo é pronunciado de forma semelhante no fóssil *Hamadachelys escuilliei* e nos podocnemidídeos atuais *Erymnochelys madagascariensis*, e *Peltocephalus dumerilianus* (figuras 11A e 13A). Em comparação, ele é mais desenvolvido dentro da Família Bothremydidae e pouco pronunciado no gênero *Podocnemis*, onde ele é ocultado pela cavidade timpânica (figura 15A). Nas porções posterior e ventral ao redor da cavidade timpânica de *Bauruemyx elegans*, e dos exemplares de podocnemidídeos atuais analisados, observa-se uma superfície rugosa, com pequenas saliências e sulcos relacionadas a inserção muscular.

Em vista ventral o côndilo mandibular do quadrado suporta uma superfície lisa e côncava que se articula ventralmente com a *area articularis mandibularis* da mandíbula. Esta superfície de articulação encontra-se com a sua borda pósteromedial levemente desgastada nos exemplares de *Bauruemyx elegans* analisados (figuras 2B e 4B). Entretanto, é possível inferir, a partir de MZSP-PV29, que ela possuía um contorno reniforme semelhante ao presente em *Podocnemis expansa* (figura 14B), diferenciando-se do padrão apresentado por outros podocnemidídeos atuais como *Erymnochelys madagascariensis* e *Peltocephalus dumerilianus* (figuras 10B e 12B). Estes táxons, comparativamente, possuem uma superfície de articulação curta com seu comprimento medindo aproximadamente um terço da sua largura. A partir do côndilo mandibular, orientando-se ântero-medialmente, observa-se um fino processo vertical que é constituído pelo quadrado e pterigóide.

O quadrado participa através do seu “ramo pterigóide” que se sutura com um processo póstero-lateral do pterigóide denominado “ramo quadrado” (Gaffney, 1979). Em *Bauruemys elegans* esta estrutura forma a parede ântero-lateral de uma grande depressão, a fossa podocnemidóide (*sensu* Lapparent de Broin e Werner, 1998; mas veja também Gaffney, *et al.*, 2006) (figuras 2B e 4B). Nos podocnemidídeos esta depressão conflui anteriormente com um alargado *canalis caroticus internus* (canal interno da carótida) (*sensu* Schumacher, 1973) ou *cavum pterigoideus* (cavidade pterigoidiana) (*sensu* Gaffney e Wood, 2002 e Gaffney *et al.*, 2006) (figuras 2B e 4B). Esta cavidade aloja a artéria carótida interna e um hiperatrofiado músculo *pterigoideus* (Schumacher, 1973). Ela é considerada uma sinapomorfia para Podocnemidinura, sendo pouco profunda nos fósseis *Brasilemys josai* e *Hamadachelys escuilliei* em comparação aos podocnemidídeos atuais (Gaffney, *et al.*, 2006). Além do quadrado e do pterigóide, esta câmara recebe contribuições do proótico dorsalmente e do basisfenóide medialmente.

Estendendo-se medialmente, a partir do côndilo mandibular, o quadrado de *Bauruemys elegans* apresenta um processo medial (figura 2B), uma característica típica do clado Pleurodira (Gaffney, 1979). Na sua porção lateral, este processo em *Bauruemys elegans* estreita-se em sentido ventral formando uma crista vertical orientada póstero-medialmente, e que gradualmente se alarga desaparecendo-se medialmente. Esta conformação também é encontrada nos podocnemidídeos atuais *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus* (figuras 10B e 12B) e aparentemente no fóssil *Dacquemys paleomorpha* (Gaffney *et al.*, 2002; p. 7, fig 3B). Ela é diferente da presente nos podocnemidídeos *Podocnemis expansa* e *Podocnemis unifilis* onde, no lugar da crista vertical citada, apresenta uma superfície convexa (figura 14B). E é diferente da presente em *Pelusios sinuatus* (Pelomedusidae) e *Phrynops geoffroanus* (Chelidae), onde esta superfície apresenta-se plana (figuras 6B e 8B). Na sua face anterior, o processo medial de *Bauruemys elegans* apresenta uma superfície côncava e na sua face posterior ele é aproximadamente plano e vertical. Medialmente, o processo medial do quadrado sutura-se com o basisfenóide. Posteriormente a este contato, ele sutura-se com o basioccipital, uma característica considerada sinapomórfica para

o clado Podocnemidoidea (figuras 2B, 10B, 12B e 14B) (Lapparent de Broin, 2000) que inclui a Família Bothremydidae, a Família Podocnemididae e alguns fósseis basais a ela (Lapparent de Broin, 2000 e De la Fuente, 2003) . Em *Bauruemys elegans* assim como em *Erymnochelys madagascariensis* e *Podocnemis expansa* este contato apresenta-se desenvolvido em comparação ao observado em *Peltocephalus dumerilianus*.

Em vista posterior, o quadrado de *Bauruemys elegans* apresenta látero-ventralmente uma pequena porção côncava correspondente à área de articulação com a mandíbula. Lateralmente a ela o processo medial apresenta um contorno côncavo, curvando-se dorso-medialmente e alcançando o basioccipital. Este contorno é variável entre os exemplares de *Bauruemys elegans* (figuras 3B e 5B), com MZSP-PV39 apresentando-o levemente acentuado em relação aos outros. Este padrão difere do apresentado por *Pelusios sinuatus* (Pelomedusidae) e *Phrynops geoffroanus* (Chelidae) onde o processo medial é comparativamente mais estreito (figuras 7B e 9B). Contudo este padrão é semelhante ao encontrado entre os podocnemidídeos, sendo menos acentuado que o presente em *Peltocephalus dumerilianus* (figura 13B) e levemente mais côncavo que o de *Podocnemis expansa* (figura 15B). Na porção média do processo medial de *Bauruemys elegans* observa-se o *foramen chorda tympani inferius*. Ele é observado em *Podocnemis expansa* e *Erymnochelys madagascariensis* mas não foi observado em *Peltocephalus dumerilianus*. Dorsalmente o quadrado contribui com a porção lateral de uma grande cavidade orientada transversalmente o *cavum acustico-jugulare* (cavidade acústico-jugular). Em *Bauruemys elegans* ela estreita-se medialmente, em comparação a sua porção lateral que é mais alargada. A cavidade acústico-jugular acomoda a columela, vários forâmens relacionados a nervos e vasos sanguíneos e abre-se posteriormente através da *fenestra postotica* (fenestra pós-ótica) (Gaffney, 1972 e 1979). Interno a ela observa-se lateralmente a incisura da columela, que é pouco exposta em *Bauruemys elegans*, diferenciando-se dos podocnemidídeos atuais *Podocnemis unifilis* e *Peltocephalus dumerilianus* onde ela apresenta-se exposta conspicuamente. Na borda dorsal da cavidade acústico-jugular, posicionada medialmente, observa-se o

aditus canalis stapedio-temporalis, uma pequena abertura por onde a artéria estapedial entra no crânio. Esta abertura apresenta-se levemente variável entre os exemplares de *Bauruemyx elegans*, sendo maior em MZSP-PV29 em comparação à de MZSP-PV29. Ela é comparativamente mais alargada em *Podocnemis unifilis* e posiciona-se mais lateralmente, adjacente ao *processus interfenestralis* (processo interfenestral) em *Erymnochelys madagascariensis*. Medialmente ao *aditus canalis stapedio-temporalis*, a cavidade acústico-jugular de *Bauruemyx elegans* estreita-se em sentido medial de modo semelhante ao observado em *Peltocephalus dumerilianus* e diferente do encontrado nos outros podocnemidídeos atuais *Podocnemis unifilis* e *Erymnochelys madagascariensis*, onde ela encontra-se alargada. A *fenestra postotica* em *Bauruemyx elegans* é limitada medialmente por um pequeno processo ventral do opsitótico, o processo interfenestral que a separa do *foramen jugulare posterius* (forame jugular posterior), e lateralmente ela é limitada pela cavidade timpânica. Ela apresenta lateralmente um contorno largo e acentuadamente convexo em *Bauruemyx elegans*, seguindo um padrão semelhante ao de *Peltocephalus dumerilianus* e *Podocnemis unifilis* e diferenciando-se do contorno pouco curvo presente no outro podocnemidídeo atual *Podocnemis expansa* e *Pelusios sinuatus* (Pelomedusidae).

Pterigóide

Esta estrutura posiciona-se na face ventral do crânio e compreende uma lâmina horizontal com vários processos associados. Em MZSP-PV30 o pterigóide apresenta-se bem preservado com exceção da porção lateral da parte esquerda que se encontra deslocada ventralmente devido ao processo de fossilização (figura 4B). Nesse exemplar a porção lateral do pterigóide encontra-se exposta devido à quebra da porção posterior do teto craniano (figura 5A). Em MZSP-PV29 ela apresenta-se bem preservada, com exceção da borda póstero-lateral que esta fragmentada (figura 2B).

Ventralmente, a borda anterior do pterigóide de *Bauruemyx elegans* sutura-se com o palatino, formando a borda posterior do forame palatino posterior. Sua borda ântero-lateral curva-se dorsalmente formando o sulco palatinopterigóide,

contatando o jugal ântero-lateralmente e, dorsalmente a este, o pós-orbital. Este sulco estende-se posteriormente até um processo lateral localizado na porção média do pterigóide o *processus trochlearis pterygoidei* (processo troclear do pterigóide) cuja presença é considerada uma sinapomorfia para o clado Pleurodira (figuras 2B, 4B, 6B e 14B). Este processo sustenta ântero-dorsalmente a *cartilago transiliens* uma cartilagem sesamóide por onde passa o tendão externo da musculatura adutora da mandíbula. Em *Bauruemys elegans* sua borda anterior estende-se pósterio-lateralmente de forma leve e gradual como ocorre em *Pelusios sinuatus* (figuras 2B e 8B). O ângulo de sua borda anterior, em relação ao eixo longitudinal do crânio, é maior que o apresentado pelo quelídeo *Phrynops geoffroanus* (figura 6B), onde ele orienta-se quase longitudinalmente, mas é menos acentuado que o apresentado pelos podocnemidídeos *Erymnochelys madagascariensis* (figura 10B) e *Podocnemis expansa* (figura 14B). Posteriormente o processo troclear apresenta lateralmente uma face orientada em sentido vertical e transversal. Ventralmente ele funde-se com a "aba do pterigóide" (Gaffney *et al.*, 2001 e De la Fuente, 2003), uma lâmina óssea que se curva em sentido ventral e estende-se posteriormente cobrindo parte do "ramo quadrado" do pterigóide (*sensu* Gaffney, 1979) um processo vertical orientado pósterio-lateralmente que se sutura com o quadrado (figuras 2B e 4B). Este padrão é considerado uma sinapomorfia para o clado Podocnemididae (Lapparent de Broin e Werner, 1998 e De la Fuente, 2003) e difere do apresentado por *Phrynops geoffroanus* (Chelidae) (figura 6B), *Cearachelys placidoi* (Bothremydidae) e *Pelusios sinuatus* (Pelomedusidae) (figura 8B) onde a aba não ultrapassa o ramo quadrado. A posição da aba do pterigóide de *Bauruemys elegans* com relação ao processo troclear é uma conformação intermediária à encontrada em *Pelusios sinuatus* e *Peltocephalus dumerilianus* (figura 12B). No pelomedusídeo *Pelusios sinuatus* a aba curva-se ventralmente a partir do processo troclear, mas praticamente não oculta a sua face posterior. Em *Peltocephalus dumerilianus* a aba estende-se lateralmente ocultando a face posterior do processo troclear. Diferentemente, em outros podocnemidídeos atuais como *Erymnochelys madagascariensis* e *Podocnemis expansa*, aba do pterigóide é posicionada

medialmente ao processo troclear, não se fundindo ventralmente com ele (figuras 10B e 14B). Posteriormente, a aba do pterigóide estende-se em sentido pósterolateral e é denominada "asa do pterigóide" (Gaffney e Wood, 2002). Ela encontra-se levemente fraturada em MZSP-PV30 (figura 4B) e, embora não seja possível delimitar o seu contorno, ela encobria o proótico e parte da fossa podocnemidóide. Esta característica é considerada uma sinapomorfia para Podocnemididae (De la Fuente, 2003). A fossa podocnemidóide (*sensu* Lapparent de Broin e Werner, 1998) é uma cavidade limitada ântero-lateralmente pelo ramo quadrado e ramo pterigóide, pósterolateralmente pelo processo medial do quadrado e medialmente pelo basisfenóide e proótico. Sua presença é considerada uma sinapomorfia para o clado Podocnemidoidea (Família Bothremydidae e epiFamília Podocnemidinura) por De la Fuente (2003) mas esta homologia é controversa (Gaffney *et al.*, 2006). Em Chelidae esta fossa é ausente, observando-se no seu lugar uma superfície plana formada por um proótico perfurado pelo *foramen posterius canalis carotici interni* (forame posterior do canal interno da carótida) que se sutura com pterigóide anteriormente, basisfenóide medialmente e quadrado lateralmente. O padrão presente em *Pelusios sinuatus* (Pelomedusidae) é similar, entretanto aqui o forame posterior do canal interno da carótida é unido com o *foramen nervi facialis* (forame do nervo facial (VII)) e encontra-se na sutura entre estes três elementos. Estes forames não foram observados nos exemplares de *Bauruemys elegans* por causa dos sedimentos que estão depositados nesse local, mas provavelmente estes forames estão posicionados na fossa podocnemidóide seguindo o mesmo padrão de Podocnemidoidea (De la Fuente, 2003). Geralmente eles não se encontram unidos e sua posição é levemente variável.

Em *Bauruemys elegans*, assim como nos fósseis *Brasilemys josai*, *Hamadachelys escuilliei*, *Portezueloemys patagonica* e na família Podocnemididae a fossa podocnemidóide conflui anteriormente em um alargado canal interno da carótida (ou cavidade pterigoidiana) que se estende ântero-medialmente sobre o pterigóide (Schumacher, 1973 e Lapparent de Broin e Werner, 1998). Embora Bothremydidae apresente uma depressão semelhante à fossa podocnemidóide, para Gaffney *et al.* (2006) estas estruturas não são homólogas, pois

Bothremydidae não possui a cavidade pterigoideana (ou um *canalis caroticus internus* alargado *sensu* Schumacher, 1973) dos podocnemidídeos. Em sua porção posterior, medial à fossa podocnemidóide, os dois pterigóides de *Bauruemys elegans* formam uma sutura aproximadamente circular com o basisfenóide (figuras 2B e 4B). Este contorno é semelhante com o presente em *Erymnochelys madagascariensis* (figura 10B). Ele difere do contorno em forma de "V" de *Peltocephalus dumerilianus* (figura 12B) e o apresentado por *Araripemys barreto* (Meylan, 1996) e *Phrynops geoffroanus* (figura 6B) onde o *rostrum basisfenoidale* estende-se anteriormente, limitando o contato medial entre as partes desta estrutura.

Em vista látero-dorsal observa-se uma sutura entre o pterigóide e o processo inferior do parietal. Este contato não é claro em MZSP-PV30, mas é provável que seguisse o padrão geralmente encontrado em Pelomedusoides. Com o pterigóide apresentando na sua face dorsal uma pequena crista de orientação parasagital a *crista pterigoidea* (crista do pterigóide), que se sutura ântero-dorsalmente com o processo inferior do parietal. Posteriormente a esta sutura, a crista do pterigóide forma a borda ventral do *foramen nervi trigemini* (forame do nervo trigêmeo) e estende-se póstero-lateralmente formando um processo vertical, o ramo quadrado, que se sutura posteriormente com o quadrado e medialmente com o proótico. Medialmente à crista, o pterigóide apresenta uma desenvolvida borda lateral que se estende dorsalmente, o sulco palatinopterigóide. Esta estrutura virtualmente inicia-se anteriormente a partir de uma grande abertura lateral à cavidade craniana e posteriormente termina no processo troclear, e aloja o *músculo adductor mandibulae internus* (músculo adutor da mandíbula interno). Apesar de receber contribuições de outros elementos a maior parte do assoalho e da parede lateral do sulco palatinopterigóide é formado pelo pterigóide.

Supra-occipital

Este elemento situa-se na porção póstero-medial do crânio. Ele compreende uma extensa lâmina óssea vertical com processos horizontais associados e bifurca-se ântero-ventralmente. Ela forma a parede medial da fossa

temporal superior e a porção póstero-medial da emarginação temporal. Esta estrutura é preservada em MZSP-PV29 e MZSP-PV35 e em MZSP-PV30 ela encontra-se com a sua porção posterior ausente.

Em vista dorsal, o supra-occipital de *Bauruemys elegans* é constituído de uma estreita lâmina horizontal de forma losangular que se sutura anteriormente com o parietal e afinala-se posteriormente formando a *crista supraoccipitalis* (crista do supra-occipital) (figura 2A), apresentando um padrão semelhante ao encontrado em *Podocnemis expansa* (figura 14A). Este difere do presente em *Dacquemys paleomorpha* que compreende uma lâmina horizontal aproximadamente pentagonal que se alarga posteriormente e, difere do apresentado por: *Phrynops geoffroanus* (Chelidae), *Pelusios sinuatus* (Pelomedusidae) e pelos podocnemidídeos atuais *Erymnochelys madagascariensis* e *Peltocephalus dumerilianus*, onde esta lâmina é vestigial (figuras 10A e 12A). Ventralmente, a crista do supra-occipital de *Bauruemys elegans* sustenta um estreito e longo processo horizontal que se estende lateralmente em ambos os lados (figura 3A). A crista supra-occipital está associada à musculatura adutora da mandíbula e é semelhante ao padrão encontrado em *Erymnochelys madagascariensis* e *Peltocephalus dumerilianus* (figuras 11A e 13A). Entretanto, o seu grau de desenvolvimento é muito variável dentro deste último táxon. Alguns exemplares apresentam, comparativamente, um processo horizontal acentuadamente alargado. Ele apresenta-se alargado em *Podocnemis expansa* (figura 14B) e de forma ainda mais conspícua em *Bairdemys venezuelensis* (Gaffney e Wood, 2002).

Em vista lateral, o supra-occipital apresenta uma extensa lâmina óssea vertical que se sutura ântero-dorsalmente com o processo inferior do parietal e ântero-ventralmente com o proótico. Posteriormente a esta, ele sutura-se com o opistótico e póstero-ventralmente com o exoccipital. A sua borda ventral bifurca-se e se estende ântero-ventralmente, participando do teto da cavidade craniana e do *cavum layrinthicum* (cavidade do labirinto), que contém o labirinto membranoso do ouvido interno. Este padrão é similar ao geralmente encontrado em Pleurodira. A porção posterior da crista supra-occipital de MZSP-PV29 apresenta-se quebrada.

Entretanto, podemos inferir que em *Bauruemys elegans* ela estende-se de forma conspícua posteriormente. Esta condição é semelhante à encontrada em *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus* e *Podocnemis expansa* (figuras 11A, 13A e 15A) e difere do padrão curto observado no quelídeo *Phrynops geoffroanus* e no pelomedusídeo *Pelusios sinuatus* (figura 7A e 9A).

Exoccipital

O exoccipital é um elemento pareado que está presente na região posterior do crânio e forma a borda do *foramen magnum* (forame magno). Ele compreende uma barra fina, estreita e curva orientada verticalmente. Em MZSP-PV29 ele apresenta-se achatado dorso-ventralmente, devido ao processo de fossilização, e em MZSP-PV30 ele apresenta-se melhor preservado, com exceção de pequenas quebras presentes na sua borda póstero-lateral. E diferentemente em MZSP-PV39 é possível observar a face medial do exoccipital devido à ausência da parte direita dessa estrutura.

Em vista póstero-lateral ele sutura-se dorsalmente com o supra-occipital, anteriormente com o opistótico e ventralmente com o basioccipital. Dorsalmente observa-se no material craniano utilizado originalmente na descrição de *Bauruemys elegans* e em MZSP-PV30 (figura 5B) que as partes do exoccipital não se suturam medialmente na borda dorsal do forame magno, seguindo um padrão semelhante ao observado em *Pelusios sinuatus* (Pelomedusidae) e *Peltocephalus dumerilianus* (Podocnemididae) (figuras 9B e 13B). Em outro podocnemídeo atual, *Podocnemis expansa* (figura 15b), a condição é diferente, pois virtualmente elas também não se encontram, mas estão muito próximas, e formam no teto do forame magno um estreito e profundo sulco sagital. Em *Podocnemis expansa* observa-se a presença de um forame na porção látero-dorsal da superfície do exoccipital, e diferentemente em *Bauruemys elegans* esta abertura encontra-se em uma posição levemente anterior à sutura entre o exoccipital e o opistótico. Na sua altura média, o exoccipital apresenta um fino processo que se curva póstero-lateralmente, suturando-se com o processo paroccipital do opistótico. Na borda póstero-ventral do forame magno, ambas as partes do exoccipital de *Bauruemys*

elegans se encontram medialmente formando a porção látero-dorsal do côndilo occipital. Conferindo deste modo, junto com o basioccipital, uma cicatriz em forma de "Y" à superfície posterior do côndilo occipital de forma semelhante ao encontrado em *Podocnemis expansa* (figuras 5B e 15B). Em *Erymnochelys madagascariensis* observa-se que a participação do basioccipital na superfície de articulação do côndilo é mínima, ou ausente (Gaffney *et al.*, 2002) (figura 10B) e, em *Pelusios sinuatus* (Pelomedusidae) esta característica é mais conspícua com os exoccipitais isolando substancialmente o basioccipital do côndilo (figura 8B).

Em uma posição lateral e anterior ao côndilo occipital observa-se três aberturas no exoccipital: os *foramina nervi hypoglossi* (forames do nervo hipoglosso), duas pequenas aberturas por onde passam os ramos do nervo hipoglosso (XII) vindos da cavidade craniana e, em uma posição lateral e relativamente distante a eles, o *foramen jugulare posterius* (forame jugular posterior). Este forame acomoda a veia cerebral posterior e o nervo vago (X) (Gaffney, 1979). Em *Bauruemys elegans* ele é comparativamente maior que os forames do nervo hipoglosso e apresenta uma forma elipsoidal orientada horizontalmente. Sua borda ventral é pouco clara, mas aparentemente é formada pelo basioccipital que se estende posteriormente a esta abertura. A borda lateral do forame jugular posterior é formada por um pequeno processo interfenestral do opistótico, sendo pouco definida e confluindo em certo grau com a fenestra pós-ótica. A forma do forame jugular posterior é semelhante à encontrada no fóssil *Hamadachelys escullei*. Um padrão diferente é encontrado no podocnemidídeo atual *Erymnochelys madagascariensis*, onde o forame jugular posterior é mais arredondado e é amplamente separado da fenestra pós-ótica. Diferentemente, em *Pelusios sinuatus* (Pelomedusidae) os forames são posicionados mais internamente, sendo pouco visíveis em vista posterior e melhor observados lateralmente. Eles estão mais próximos do forame jugular posterior, que apresenta uma forma redonda e é distintamente separado da fenestra pós-ótica. Em *Podocnemis expansa* observa-se um grande forame jugular posterior medindo aproximadamente a metade do côndilo occipital, e separado da fenestra pós-ótica.

Neste táxon, o basioccipital forma a borda ventral deste forame e do forame do nervo hipoglosso lateral.

A vista medial do exoccipital pode ser observada em MZSP-PV39 devido à ausência da porção direita do crânio neste exemplar. Sua borda medial estende-se póstero-medialmente, unindo-se com a sua outra parte na protuberância do côndilo occipital. Este padrão também é encontrado no podocnemidídeo atual *Podocnemis expansa*, embora seja variável neste táxon, com suas partes podendo não se encontrar dorsalmente no côndilo occipital (Gaffney, 1979; p.148, fig.54). Os forames do nervo hipoglosso estão posicionados no exoccipital ventralmente e suas bordas ventrais são formadas em certo grau pelo basioccipital.

Basioccipital

O basioccipital é uma estrutura não pareada, posicionada medialmente na extremidade póstero-ventral do crânio. Ele participa dorsalmente do assoalho da cavidade craniana, e ventralmente da cavidade do labirinto e do côndilo occipital. Ventralmente sua superfície apresenta tuberosidades e depressões associadas a inserções musculares (Gaffney, 1979). Esta estrutura encontra-se melhor preservada em MZSP-PV29 e MZSP-PV30 (figuras 2B e 4B). Entretanto, a sua borda posterior encontra-se levemente fragmentada, impossibilitando sua delimitação com precisão.

Em vista ventral, o basioccipital de *Bauruemys elegans* sutura-se anteriormente de forma convexa com o basisfenóide (figuras 2B e 4B). Este contato delimita a borda anterior de um largo sulco que se estende posteriormente e confere uma superfície côncava à porção medial do basioccipital. Este padrão é similar ao presente em *Podocnemis expansa*, embora neste a borda anterior do sulco seja mais afundada (figura 14B). Em outros podocnemidídeos atuais como *Erymnochelys madagascariensis* e *Peltocephalus dumerilianus* diferentemente, este sulco começa anteriormente à sutura basisfenóide e no último ele apresenta-se acentuadamente mais profundo (figuras 10B e 12B). Um outro padrão é encontrado em *Pelusios sinuatus* (Pelomedusidae), onde a borda anterior do

basioccipital é menos convexa e a sua superfície é plana (Gaffney, 1979) (figura 8B). Lateralmente ao sulco encontra-se o *tuberculum basioccipitale* (tubérculo do basioccipital), um processo que anteriormente confere uma superfície saliente ao basisfenóide e basioccipital, e que posteriormente se projeta horizontalmente em sentido póstero-lateral. Embora a borda posterior deste tubérculo esteja ausente nos exemplares analisados de *Bauruemys elegans*, ele provavelmente era curto, projetando-se pouco póstero-lateralmente como em *Peltocephalus dumerilianus* (figura 12B). Este padrão difere do encontrado em outros podocnemidídeos atuais, como *Erymnochelys madagascariensis* (figura 10B), e em especial em *Podocnemis expansa*, onde esta estrutura alonga-se posteriormente (figura 14B). Em *Phrynops geoffroanus* (Chelidae) e *Pelusios sinuatus* (Pelomedusidae) ocorre um padrão distinto com o basioccipital comparativamente muito reduzido (figuras 6B e 8B respectivamente). Na borda posterior deste elemento, em uma posição medial ao tubérculo, MZSP-PV30 apresenta uma pequena projeção posterior semelhante à encontrada em *Peltocephalus dumerilianus* (Podocnemididae) e *Phrynops geoffroanus* (Chelidae). Esta projeção, em comparação, é menor em *Podocnemis unifilis* e *Pelusios sinuatus* (Pelomedusidae) e está ausente no outro podocnemidídeo atual *Podocnemis expansa*. Diferindo de *Bauruemys elegans* e dos podocnemidídeos atuais, *Pelusios sinuatus* (Pelomedusidae) apresenta anteriormente ao côndilo occipital um pequeno tubérculo que se estende ventralmente.

Posteriormente, o basioccipital de *Bauruemys elegans* (figura 3B) forma a porção ventral do côndilo occipital, apresentando o mesmo padrão presente em *Peltocephalus dumerilianus* e *Podocnemis expansa* (figuras 13B e 15B). Ele difere do apresentado por outro podocnemidídeo atual, *Erymnochelys madagascariensis*, (figura 10B) e *Cearachelys placidoi* (Bothremydidae), onde o basioccipital afinala-se posteriormente, não alcançando a face de articulação do côndilo occipital. E difere de *Pelusios sinuatus* (Pelomedusidae), que apresenta uma borda posterior orientada transversalmente e distante do côndilo occipital (figura 8B). Lateralmente o basioccipital de *Bauruemys elegans* sutura-se com o quadrado (figuras 2B e 4B). Um caráter compartilhado com os podocnemidídeos atuais, e com os fósseis

Hamadachelys escuilliei, Portezueloemys patagonica e Bothremydidae (Meylan, 1996 e De la Fuente, 2003).

Em vista posterior o basioccipital de *Bauruemys elegans* sutura-se dorsalmente com o exoccipital e lateralmente com o processo interfenestral do opistótico (figuras 3B e 5B). Ele participa da borda ventral do forame jugular posterior e apesar desta região não estar muito visível, ele participa da borda ventral do forame do nervo hipoglosso lateral. Este padrão é próximo do encontrado em *Podocnemis expansa* (figura 15B), entretanto neste o forame jugular posterior é comparativamente mais separado da fenestra postótica.

Proótico

Esta estrutura situa-se na parede ventral da fossa temporal superior. Sua porção anterior é pouco clara em MZSP-PV29 (figura 2B) pois se encontra coberta por sedimentos e, em MZSP-PV30 (figura 4B) ela deslocou-se em relação aos elementos ósseos vizinhos durante o processo de fossilização. Seu padrão aparentemente é semelhante ao encontrado em *Pleurodira*.

Em vista lateral (figura 5A) o proótico forma anteriormente a borda posterior do forame do nervo trigêmeo. Em *Bauruemys elegans* ele sutura-se ântero-ventralmente com o pterigóide, ântero-dorsalmente com o processo inferior do parietal, medialmente com o supra-occipital, posteriormente com o opistótico e póstero-lateralmente com o quadrado; formando com este último o forame estapedial.

Em vista ventral, o proótico de *Bauruemys elegans* posiciona-se no teto da fossa podocnemidóide, apresenta uma superfície côncava e é encoberto pela asa do pterigóide (figuras 2B e 4B). Esta região encontra-se encoberta por sedimentos nos exemplares analisados mas provavelmente deveria apresentar um padrão similar ao encontrado nos podocnemidídeos atuais. Nestes, o proótico contata ântero-lateralmente o pterigóide, medialmente o basisfenóide e póstero-lateralmente o quadrado (figuras 10B, 12B e 14B). O proótico participa do forame posterior do canal interno da carótida e do forame do nervo facial. O padrão destas aberturas não pode ser determinado em *Bauruemys elegans*. No

podocnemidídeo atual *Podocnemis expansa*, o forame posterior do canal interno apresenta um contorno elipsoidal com orientação póstero-lateral e é conspicuamente o maior. Ele encontra-se posteriormente no proótico, na sutura deste com o basisfenóide, e virtualmente recebe a participação do quadrado lateralmente. O forame do nervo facial posiciona-se próximo a ele lateralmente e é limitado pelo proótico e pelo quadrado. Diferentemente, em Chelidae a fossa podocnemidóide é ausente, com a superfície do proótico apresentando-se plana e no mesmo nível dos seus elementos vizinhos (figura 6B). Em *Phrynops geoffroanus* (Chelidae) o proótico é perfurado pelo forame posterior do canal interno da carótida. Neste táxon, em uma posição ântero-lateral a esta abertura; na sutura entre o proótico, o pterigóide e o quadrado, está presente um grande forame elíptico orientado lateralmente que provavelmente corresponde ao forame do nervo facial. A exposição ventral do proótico de *Pelusios sinuatus* (Pelomedusidae) é similar ao de *Phrynops geoffroanus* (Chelidae) (figuras 6B e 8B). Entretanto, seus dois forames encontram-se unidos (De la Fuente, 2003) e posicionados no proótico anteriormente, na sutura entre este com o pterigóide e o basisfenóide. Porém, neste táxon pode ocorrer uma pequena variação da sua posição entre as suturas.

Opistótico

O opistótico é uma estrutura pareada que se posiciona na região posterior do crânio, participando internamente da cavidade do labirinto e póstero-lateralmente da cavidade acústico-jugular. Esta estrutura encontra-se bem preservada nos exemplares MZSP-PV29 e MZSP-PV35 com exceção de MZSP-PV30 que perdeu a porção posterior do processo paraoccipital direito e esquerdo.

Em vista dorsal ele apresenta uma superfície convexa que se curva em sentido póstero-lateral e sutura-se com o proótico anteriormente, supra-occipital medialmente, exoccipital póstero-medialmente, quadrado lateralmente e esquamosal póstero-lateralmente (figuras 2A e 4A). Em MZSP-PV29 a borda anterior do opistótico apresenta um contorno convexo que se curva gradualmente em sentido posterior (figura 2A). Seguindo um padrão semelhante ao observado

no pelomedusídeo *Pelusios sinuatus* (figura 8A) e *Podocnemis unifilis* (Podocnemididae). Em MZSP-PV39 este contorno é um pouco diferente, sua uniformidade é levemente quebrada, com o opistótico afinando-se de forma abrupta após a sutura com o quadrado, seguindo um padrão próximo ao observado no outro podocnemidídeo atual *Peltocephalus dumerilianus* (figura 12A). Diferentemente de *Bauruemys elegans*, esta estrutura é muito curta no fóssil *Bairdemys venezuelensis*.

Em vista ventral, o opistótico de *Bauruemys elegans* tem uma superfície levemente côncava em sentido póstero-lateral e contata-se ântero-lateralmente com o quadrado, póstero-lateralmente com o esquamosal e póstero-medialmente com o exoccipital (figuras 2B e 4B). Ele afina-se posteriormente, formando uma lâmina retilínea que se curva ventralmente e orienta-se póstero-lateralmente acomodando a *vena capitis lateralis*, denominada de processo paroccipital (Gaffney, 1979, p.139, fig. 46B). Este processo é comparativamente menos acentuado ventralmente que o apresentado por *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus* e *Podocnemis expansa* (figuras 10B, 12B e 14B). Em *Bauruemys elegans*, o processo paroccipital estende-se posteriormente, além do esquamosal, de forma tímida (figuras 2B e 4B). Este padrão difere do apresentado pelos podocnemidídeos atuais *Erymnochelys madagascariensis* (figura 10B) e *Podocnemis expansa* (figura 14B) e por *Pelusios sinuatus* (Pelomedusidae) (figura 8B) onde ele projeta-se posteriormente de forma conspícua. Diferentemente, nos fósseis *Bairdemys venezuelensis* (Podocnemidinura) o processo paroccipital é curto e em *Cearachelys placidoi* (Bothremydidae) ele termina posteriormente no mesmo nível do esquamosal (Gaffney *et al.*, 2001). Em vista posterior, o opistótico de *Bauruemys elegans* apresenta um pequeno processo ventral levemente interno ao crânio que se sutura com o basioccipital, o processo interfenestral (figura 5B). Ele forma a borda lateral do forame jugular posterior, separando-o de forma sutil da fenestra postótica posicionada lateralmente. Comparativamente, entre os podocnemidídeos atuais ele difere de *Podocnemis expansa* (figura 15B) por ser bem desenvolvido, apresentando uma largura igual ou maior que o forame jugular

posterior. Deste modo, o forame jugular posterior é distintamente separado da fenestra pós-ótica.

Este padrão difere do presente em *Pelusios sinuatus* (figura 7B) e *Phrynops geoffroanus*, onde o processo interfenestral é exposto ventralmente e longo, acompanhando a borda lateral do basioccipital.

Basisfenóide

O basisfenóide é uma estrutura não pareada exposta póstero-medialmente em vista ventral. Sua superfície dorsal participa do assoalho da cavidade craniana (Gaffney, 1979). Ela encontra-se bem preservada em MZSP-PV29 e MZSP-PV30 (figuras 2B e 4B), mas não é possível determinar os detalhes anatômicos da sua superfície dorsal.

Em vista ventral, o basisfenóide de *Bauruemys elegans* apresenta anteriormente um contato aproximadamente circular com os pterigóides, seguindo um padrão semelhante ao encontrado em *Erymnochelys madagascariensis* (figura 10B). Este contato difere do encontrado em outros podocnemidídeos atuais como *Peltocephalus dumerilianus* e *Podocnemis unifilis*, que apresentam um contorno em forma de "V", com o *rostrum basisphenoidale* (rosto do basisfenóide) sendo levemente exposto entre os pterigóides (figura 12B). Um padrão distinto é observado no fóssil *Araripemys barreto* (Araripemydidae) e no quelídeo *Phrynops geoffroanus*, onde o rosto do basisfenóide estende-se anteriormente de forma acentuada, limitando o contato medial entre os pterigóides (figura 6B). A superfície póstero-medial do basisfenóide apresenta um relevo convexo relacionado com a porção anterior do tubérculo do basioccipital. Lateralmente a ele está presente um sulco póstero-lateral de superfície rugosa relacionado a áreas de inserção muscular. A borda lateral do basisfenóide participa da fossa podocnemidóide e contata o processo medial do quadrado apresentando um padrão semelhante ao presente entre os podocnemidídeos atuais (De la Fuente, 2003). Possivelmente em *Bauruemys elegans* o basisfenóide também contactava lateralmente o proótico e participava em algum grau da borda do forame posterior do canal interno da carótida e do *foramen nervi abducentis* (forame do nervo abducente) como ocorre

com os podocnemidídeos atuais, mas não foi possível determinar nos exemplares analisados. Posteriormente o basisfenóide de *Bauruemys elegans* apresenta um contato medialmente côncavo com o basioccipital (figuras 2B e 4B) seguindo um padrão amplamente distribuído em Podocnemididae (figuras 10B, 12B e 14B) e diferindo do apresentado por *Pelusios sinuatus* e *Phrynops geoffroanus*, onde ele é retilíneo (figuras 6B e 8B).

5.2. Descrição anatômica da Mandíbula

Esta estrutura está representada por cinco espécimes. Destes MZUSP-PV30 (figura 16) e MZUSP-PV125 apresentam-se completos sendo que o primeiro foi encontrado em associação com o crânio. Os demais são: MZUSP- P123, que compreende a porção direita da sínfise mandibular; MZUSP-PV124, que compreende a região da sínfise e o ramo mandibular esquerdo.

Todos os espécimes fósseis coletados são considerados corresponder ao mesmo táxon, por apresentar um mesmo padrão de superfície de trituração, uma mesma conformação da região da sínfise mandibular e um desenvolvido *foramen dentofaciale majus*. Nos exemplares completos observa-se uma mandíbula assimétrica com o ramo esquerdo apresentando um ângulo acentuadamente mais aberto em relação ao ramo direito. Uma assimetria semelhante à comumente observada, mas de forma muito sutil, entre alguns exemplares de táxons atuais observados. Os ramos da mandíbula de *Bauruemys elegans* dispõem-se em um ângulo aberto (figura 16B) de forma semelhante à encontrada no pelomedusídeo *Pelusios sinuatus* (figura 18B) e difere da presente nos podocnemidídeos atuais *Podocnemis expansa* (figura 21B) e *Peltocephalus dumerilianus* (figura 20B), onde eles posicionam-se mais próximos entre si.

Dentário

Esta estrutura compreende a porção anterior da mandíbula. Em *Bauruemys elegans* não se observa nenhum sinal de sutura na sínfise mandibular, ambas as partes do dentário se encontram fusionadas medialmente. Esta condição também é encontrada no fóssil posicionado próximo a Podocnemididae *Hamadachelys escuilliei* (Gaffney, et al., 2006), nos podocnemidídeos atuais, na família

Bothremididae e no pelomedusídeo *Pelusios sinuatus*. Diferindo da condição presente nos fósseis *Araripemys barreto* (Araripemydidae), *Euraxemys essweini* (Euraxemydidae) e na maioria dos quelídeos onde eles apresentam-se suturados (figura 17B) (Gaffney, *et al.*, 2006). Posteriormente, o dentário de *Bauruemys elegans* sutura-se na face medial (ou lingual) com o coronóide dorsalmente e com o angular ventralmente. Esta última sutura encontra-se próxima da sínfise, de forma semelhante à condição encontrada no botremidídeo *Cearachelys placidoi* (Gaffney, *et al.*, 2006; p.513, fig. 234C) e é diferente do podocnemidídeo *Peltocephalus dumerilianus*, onde ela é posicionada mais posteriormente. Na sua face lateral (ou labial) o dentário de *Bauruemys elegans* (figura 16A) apresenta dorsalmente um pequeno contato com o coronóide. Em uma posição pósterodorsal o dentário de *Bauruemys elegans* apresenta uma sutura em “V” com o surangular e póstero-ventralmente ele sutura-se com o angular (figura 16A). Estes contatos são os mesmos observados no botremidídeo *Cearachelys placidoi* e nos podocnemidídeos atuais, diferindo do presente no quelídeo *Phrynops geoffroanus* onde adicionalmente ocorre medialmente uma sutura com o esplênio, um osso perdido em Pelomedusoides (Gaffney e Meylan, 1988). Em comparação a *Bauruemys elegans*, o contato em “V” do dentário é variável entre os podocnemidídeos atuais, sendo acentuado e longo em *Podocnemis expansa* (figura 21A) e pouco desenvolvido e aproximadamente côncavo em *Erymnochelys madagascariensis* e *Peltocephalus dumerilianus* (figuras 19A e 20A).

Em vista dorsal, a sínfise mandibular de *Bauruemys elegans* (figura 16B) apresenta um contorno arredondado e um comprimento levemente maior que a espessura do ramo do dentário. Este padrão é semelhante ao do pelomedusídeo *Pelusios sinuatus* (figura 18B) e difere dos podocnemidídeos *Podocnemis unifilis* e *Peltocephalus dumerilianus* (figura 20B), que apresentam uma sínfise afinada anteriormente e longa.

A superfície de trituração dos alimentos apresenta-se estreita anteriormente e se alarga gradualmente em sentido posterior em *Bauruemys elegans* (figura 16B) de forma semelhante à encontrada no botremidídeo *Cearachelys placidoi* (Gaffney, *et al.*, 2006, p. 513, fig. 234B) e no pelomedusídeo *Pelusios sinuatus*.

Sendo diferente da observada nos podocnemidídeos atuais *Podocnemis expansa* e *Peltocephalus dumerilianus* (figuras 20B e 21B), onde a variação na largura da superfície é pouco significativa. Na porção anterior da superfície, a borda labial da sínfise é posicionada dorsalmente em relação à borda lingual. Estas posições tornam-se invertidas no dentário gradualmente em sentido posterior, com a borda lingual tornando-se acentuadamente dorsal em relação à labial. Essa conformação é amplamente distribuída entre os podocnemidídeos atuais e em *Cearachelys placidoi* (Bothremydidae), e diferencia-se do *Euraxemys essweini* (Euraxemydidae) e do quelídeo *Phrynops geoffroanus*, onde esta inversão não ocorre. Em *Bauruemys elegans* a superfície de trituração do dentário é côncava e não apresenta nenhum tipo de crista. Esta condição é levemente diferente da presente no pelomedusídeo *Pelusios sinuatus*, onde ela torna-se achatada posteriormente. Entre os podocnemidídeos atuais *Erymnochelys madagascariensis* tem uma condição próxima à de *Bauruemys elegans*, mas diferentemente, na sua porção lingual a superfície apresenta um relevo levemente convexo. A superfície de trituração do dentário é ainda mais distinta em *Podocnemis*, onde se observa uma crista próxima e paralela à borda lingual (Williams, 1954). Na sua porção póstero-lateral, o dentário de *Bauruemys elegans* projeta-se lateralmente ao coronóide formando uma saliência, lateral e separada da saliência do *processus coronoideus* (processo do coronóide). Esta projeção lateral esta relacionada à presença de um conspicuamente desenvolvido *foramen dentofaciale majus* que promove um estreitamento póstero-lateral do dentário.

Em vista lateral (labial), a superfície de trituração de *Bauruemys elegans* (figura 16A), assim como do pelomedusídeo *Pelusios sinuatus* (figura 18A), apresenta um contorno levemente côncavo. Este contorno difere do podocnemidídeo *Peltocephalus dumerilianus*, que apresenta uma concavidade acentuada associada à presença de um conspícuo bico que se projeta ântero-dorsalmente (figura 20A), e do contorno aproximadamente retilíneo presente no quelídeo *Phrynops geoffroanus* (figuras 17A). Póstero-dorsalmente o dentário de *Bauruemys elegans* apresenta um longo *foramen dentofaciale majus* que se estende em sentido ântero-posterior (figura 16A). O acentuado desenvolvimento

desta abertura confere um relevo sulcado a esta porção do dentário. Esta conformação difere da observada em todos os outros táxons analisados onde esta abertura é comparativamente pouco desenvolvida.

Em vista medial (lingual), o dentário apresenta um sulco horizontal que gradualmente se aprofunda e se alarga em sentido posterior, o *sulcus cartilaginis meckelii* (sulco da cartilagem de Meckel).

Angular

Este elemento compreende uma lâmina óssea que se expõe em sua maior parte medialmente.

Na face medial (lingual), o angular sutura-se anteriormente com o dentário e dorsalmente com o pré-articular. Posteriormente o angular de *Bauruemys elegans* provavelmente apresenta uma sutura sutil com o articular, mas não é possível delimitar esta região nos exemplares. Sua borda ântero-dorsal participa da borda ventral do sulco da cartilagem de Meckel. Em *Bauruemys elegans*, esta participação é moderada alcançando aproximadamente metade do comprimento da borda ventral do angular. Esta proporção é, em comparação, aparentemente menor no fóssil *Hamadachelys escullei* (Gaffney, et al., 2006) e claramente menor no podocnemidídeo atual *Erymnochelys madagascariensis*, botremidídeo *Cearachelys placidoi* e no pelomedusídeo *Pelusios sinuatus*. Na porção média da sutura entre o angular e o pré-articular, *Bauruemys elegans* apresenta o *foramen intermandibularis caudalis*, abertura por onde passa o *ramus intermandibularis caudalis* do nervo mandibular. Este forame é posicionado na região ventral da *fossa meckelii* (fossa de Meckel), cavidade que aloja fibras musculares do *m. pseudotemporalis* e *m. adductor mandibulae posterior*. Este forame é bem definido em *Bauruemys elegans*, sendo semelhante ao encontrado no podocnemidídeo atual *Peltocephalus dumerilianus* e no pelomedusídeo *Pelusios sinuatus*. Diferentemente, em alguns táxons a sutura entre o angular e o pré-articular é pouco definida anteriormente a ele. No podocnemidídeo atual *Podocnemis unifilis*, esta sutura é pouco ossificada. Deste modo, o sulco estende-se posteriormente, posicionando-se próximo ao *foramen intermandibularis caudalis*. No

podocnemidídeo atual *Podocnemis expansa* esta sutura simplesmente não ocorre anteriormente a ele. Assim este forame não é distinguível devido à exposição da fossa de Meckel. Este padrão de exposição da fossa de Meckel é considerado uma sinapomorfia para a Família Podocnemididae por Gaffney, et al. (2006). Posteriormente, o angular curva-se póstero-dorsalmente e conseqüentemente se expõe na superfície lateral da mandíbula.

Em vista lateral, o angular de *Bauruemys elegans* continua o contato com o dentário anteriormente. Ele também contata póstero-dorsalmente o articular e, embora não seja possível delimitar esta região nos táxons analisados, ele provavelmente contata de forma sutil o pré-articular póstero-medialmente.

Surangular

Este elemento compreende uma placa vertical posicionada na porção posterior da face lateral da mandíbula. Ele forma a parede lateral da fossa de Meckel e a margem lateral da área de articulação da mandíbula. O surangular de *Bauruemys elegans* projeta-se anteriormente formando uma sutura em “V” com o dentário (figura 16A). Sua borda póstero-ventral sutura-se com o angular e em sua porção posterior, e embora não seja possível delimitá-la, provavelmente também se sutura com o articular.

A superfície lateral do surangular de *Bauruemys elegans* é aplainada em sentido dorso-medial (figura 16A) de forma semelhante à observada no podocnemidídeo atual *Podocnemis sextuberculata*. Diferentemente, nos outros podocnemidídeos atuais o surangular apresenta uma superfície convexa que se curva de forma acentuada dorso-medialmente em *Peltocephalus dumerilianus* (figura 20A), e apresenta um relevo côncavo em *Erymnochelys madagascariensis* (figura 19A) e *Podocnemis expansa* (figura 21A). Na superfície lateral do surangular ocorre um numero variável de pequenos forames. Entre eles se destaca um maior posicionado posteriormente geralmente referido como *foramen nervi auriculotemporalis*. No fóssil *Hamadachelys escuilliei*, nos podocnemidídeos atuais e outros táxons de Pelomedusoides, este forame está associado a canais e forames que transmitem o *nervus auriculotemporalis* (ramo mandibular do nervo

trigêmeo) e suas ramificações (Fuchs, 1931) *apud* (Gaffney, *et al.*, 2006). Entretanto, estas aberturas e canais variam entre os podocnemidídeos, inclusive entre o surangular direito para o esquerdo da mesma mandíbula. Em *Bauruemys elegans* e *Podocnemis sextuberculata* em associação ao *foramen nervi auriculotemporalis* estende-se posteriormente um pequeno sulco horizontal que termina em um forame. Em MZSP-PV 30 este sulco é longo e raso, em comparação ao encontrado em MZSP-PV125 onde os forames estão mais próximos um do outro e alojados em um largo sulco. Em *Podocnemis expansa*, embora também ocorra uma variação no arranjo destas estruturas, todos os exemplares observados têm estas aberturas conectadas em algum grau por um canal horizontal fechado. Dorsalmente, o surangular de *Bauruemys elegans* apresenta na porção media da sua borda um contorno levemente côncavo (figura 16B). Posteriormente a este contorno, este elemento sustenta um articular que se posiciona ventralmente ao nível do processo do coronóide. Adicionalmente, o articular apresenta uma superfície de articulação orientada levemente em sentido póstero-ventral. Este padrão é similar ao encontrado nos podocnemidídeos atuais *Erymnochelys madagascariensis* e *Peltocephalus dumerilianus* (figuras 19B e 20B) e no fóssil *Euraxemys essweini* (Euraxemydidae). No pelomedusídeo *Pelusios sinuatus* diferentemente, a superfície de articulação é mais vertical (figura 18B). Nos podocnemidídeos atuais do gênero *Podocnemis* comparativamente a borda dorsal do surangular é acentuadamente côncava. O articular é projetado dorsalmente, alcançando o mesmo nível do processo do coronóide, e apresenta-se acentuadamente inclinado póstero-ventralmente.

Em vista dorsal, o surangular sutura-se anteriormente com o coronóide. Em *Bauruemys elegans* esta região é levemente mais espessa que o restante do comprimento do surangular (figura 16B) seguindo uma condição próxima à observada em *Podocnemis erythrocephala*. Em comparação, esta região apresenta-se espessa e dorsalmente proeminente nos podocnemidídeos atuais *Peltocephalus dumerilianus* e *Podocnemis expansa* (figuras 20B e 21B). Adicionalmente, neste ultimo esta região apresenta-se no mesmo nível do processo coronóide.

Coronóide

Este elemento posiciona-se póstero-medialmente ao dentário formando o processo coronóide.

Em vista dorsal, ele projeta-se ântero-medialmente suturando-se com o dentário. Na sua porção posterior, ele sutura-se lateralmente com o surangular e medialmente com pré-articular. Em *Bauruemys elegans* o processo coronóide recebe uma participação mínima do dentário que se projeta de forma independente látero-dorsalmente (figura 16B). Diferentemente, nos podocnemidídeos atuais *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis expansa* (figuras 19B, 20B e 21B) e no pelomedusídeo *Pelusios sinuatus* (Pelomedusidae) (figura 18B) o dentário participa de forma consistente do processo coronóide.

Em vista lateral, o coronóide de *Bauruemys elegans* é pouco exposto, seguindo uma tendência observada nos podocnemidídeos atuais e no pelomedusídeo *Pelusios sinuatus* (figuras 16A e 18A). O processo coronóide de *Bauruemys elegans* é moderadamente saliente, semelhante ao observado em *Podocnemis expansa*, e difere do apresentado por outros podocnemidídeos atuais como *Erymnochelys madagascariensis* e *Peltocephalus dumerilianus*, onde a porção posterior da sua superfície é levemente côncava, conferindo deste modo um contorno conspícuo ao processo coronóide.

Em vista medial, as bordas anterior e posterior do coronóide de *Bauruemys elegans* são paralelas e orientam-se ântero-ventralmente. Sua borda anterior contata o dentário, ventralmente ele participa da borda dorsal do sulco da cartilagem de Meckel e póstero-ventralmente ele contata o pré-articular. Os contatos da face medial do coronóide de *Bauruemys elegans* são observados no fóssil *Hamadachelys escuilliei* e nos podocnemidídeos atuais, mas com exceção de *Erymnochelys madagascariensis* (onde o exemplar analisado apresenta adicionalmente um contato com o angular, indicando que no mínimo ocorre uma variação intra-específica neste táxon) e no botremidídeo *Cearachelys placidoi* (Gaffney, *et al.*, 2006, p. 513, fig. 234). O padrão de contatos do coronóide de

Phrynops geoffroanus e da maioria dos outros quelídeos difere por apresentar adicionalmente um contato do coronóide com o esplenial, um osso ausente em Pelomedusoides (Meylan, 1996).

Na porção média da sutura entre o coronóide e o pré-articular de *Bauruemys elegans* está presente um forame que possivelmente corresponde ao *foramen alveolare inferius*, abertura posterior do *canalis alveolaris inferior* que aloja alguns ramos do nervo trigêmeo e pequenos vasos sanguíneos (Soliman, 1964) *apud* (Gaffney, 1972). Esta posição do *foramen alveolare inferius* é compartilhada com os podocnemidídeos atuais; aparentemente com o fóssil *Hamadachelys esculie* (Podocnemidinura) (Gaffney, *et al.*, 2006); e com o pelomedusídeo *Pelusios sinuatus*. Diferentemente, em outros representantes de Pelomedusoides como *Cearachelys placidoi* (Bothremydidae), *Euraxemys essweini* (Euraxemydidae) e no quelídeo *Phrynops geoffroanus* o *foramen alveolare inferius* posiciona-se na extremidade posterior do sulco da cartilagem de Meckel (Gaffney, 1972 e Gaffney, *et al.*, 2006).

Articular

O articular compreende um pequeno elemento posicionado na extremidade posterior da mandíbula. As suturas deste elemento possivelmente fecham-se de forma acentuada em tartarugas, pois elas não foram observadas em nenhum dos táxons analisados. Deste modo, os contatos e suturas do articular são baseadas nas descrições e ilustrações encontradas na literatura para outros táxons (Gaffney, 1972 e 1979, Meylan, 1996 e Gaffney, *et al.*, 2006).

Em vista lateral, o articular de *Bauruemys elegans* (figura 16) contata o surangular ântero-dorsalmente e, virtualmente, o angular ântero-ventralmente. Dorsalmente ele suporta a *area articularis mandibularis* (área de articulação da mandíbula). Em *Bauruemys elegans*, esta área apresenta uma orientação póstero-ventral semelhante à observada em *Erymnochelys madagascariensis*. Apresentando-se assim, comparativamente, menos vertical que o padrão encontrado em outro podocnemidídeo atual *Podocnemis expansa* (figura 21A), no pelomedusídeo *Pelusios sinuatus* e no quelídeo *Phrynops geoffroanus*.

Posteriormente, o articular de *Bauruemys elegans* apresenta um processo que se estende póstero-ventralmente de forma contínua à área de articulação da mandíbula, o processo retro-articular. Esta disposição é variável entre os podocnemidídeos atuais, apresentando-se semelhante à encontrada em *Peltocephalus dumerilianus*, e diferente da presente em *Podocnemis expansa* onde a superfície deste processo é nitidamente separada da área de articulação (figuras 20B e 21B).

Em vista dorsal, o articular sutura-se ântero-lateralmente com o surangular e ântero-medialmente com o pré-articular, formando a parede posterior da fossa de Meckel (figura 16B). A área de articulação do articular apresenta um contorno levemente circular e largo. Em *Bauruemys elegans* a superfície desta estrutura é convexa e apresenta-se levemente saliente longitudinalmente, seguindo um padrão próximo do observado em *Erymnochelys madagascariensis* (figura 19B). Entre os outros podocnemidídeos atuais, esta superfície é uniformemente mais convexa em *Podocnemis expansa* e em *Peltocephalus dumerilianus*, sendo levemente côncava transversalmente neste último. A área de articulação da mandíbula de *Bauruemys elegans* dispõe-se aproximadamente de forma simétrica, em relação ao eixo longitudinal da abertura da fossa de Meckel (figura 16B). Diferentemente, nos podocnemidídeos atuais *Erymnochelys madagascariensis* e *Peltocephalus dumerilianus* e no pelomedusídeo *Pelusios sinuatus* esta área apresenta-se, em comparação, deslocada medialmente (figuras 18B, 19B e 20B). Posteriormente à área de articulação do articular, em *Bauruemys elegans* e *Peltocephalus dumerilianus* (figura 16B e 20B) observa-se um pequeno sulco transversal que separa esta área do processo retro-articular que se estende posteriormente. Este padrão é próximo do observado em *Erymnochelys madagascariensis*, mas neste o processo retro-articular é mais estreito e medial (figura 19B). Em um outro podocnemidídeo atual, *Podocnemis expansa*, este processo estende-se ventralmente a área de articulação e por conseqüência a sua exposição é mínima dorsalmente (figura 21B). E no pelomedusídeo *Pelusios sinuatus* o processo retro-articular é potencialmente inexistente. (figura 18A e 18B).

Em vista medial, a região anteriormente adjacente ao processo retro-articular de *Bauruemys elegans* apresenta uma cavidade que se afunda póstero-lateralmente. Esta região é variável entre os podocnemidídeos atuais, ocorrendo de forma mais alargada em *Erymnochelys madagascariensis* e *Podocnemis expansa*, e apresentando-se comparativamente pouco desenvolvida em *Peltocephalus dumerilianus*. Esta cavidade potencialmente não ocorre em *Pelusios sinuatus* (Pelomedusidae) e no quelídeo *Phrynops geoffroanus*.

Na borda dorsal desta cavidade anterior ao processo retro-articular está presente o *foramen anterius chorda tympani*, abertura por onde passa o ramo “chorda tympani” do nervo facial (VII). O canal que aloja este ramo, o *canalis chorda tympani mandibularis*, abre-se dorsalmente no *foramen posterius chorda tympani*, uma abertura posicionada póstero-medialmente à área de articulação da mandíbula, mais precisamente no sulco transversal que a separa do processo retro-articular. Além de *Bauruemys elegans*, este padrão é observado nos podocnemidídeos atuais: *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*; possivelmente na forma basal *Hamadachelys escuilliei* (Podocnemidinura); e em *Euraxemys essweini* (Euraxemydidae) (Gaffney, *et al.*, 2006). Em *Podocnemis expansa* o *foramen anterius chorda tympani* é observado, entretanto seu canal encontra-se aberto, e diferentemente no araripemidídeo *Araripemys barretoii* e em Chelidae, este forame posiciona-se anterior à área de articulação da mandíbula (Gaffney, *et al.*, 2006).

Pré-articular

Este elemento compreende uma placa vertical posicionada na porção posterior da face medial da mandíbula, e forma a parede medial da fossa de Meckel (figura 16B). Em *Bauruemys elegans* a borda dorsal do pré-articular encontra-se aproximadamente no mesmo nível e paralela à borda dorsal do surangular. Esta relação é diferente no pelomedusídeo *Pelusios sinuatus* e nos podocnemidídeos atuais onde a borda dorsal do pré-articular apresenta-se nitidamente ventral à do surangular.

Este elemento sutura-se com o coronóide anteriormente, e forma a borda posterior do *foramen alveolare inferius* abertura presente neste contato. Ventralmente ele sutura-se com o angular e forma a borda dorsal do *foramen intermandibularis caudalis*, abertura presente na porção média desta sutura. Posteriormente, não é possível delimitar o contorno em *Bauruemys elegans*, mas provavelmente ele contata o articular.

Em *Bauruemys elegans*, assim como nos podocnemidídeos *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus* e no pelomedusídeo *Pelusios sinuatus* a região da sutura entre o pré-articular e o angular, anterior ao forâmen *intermandibularis caudalis*, é consolidada. Entretanto esta condição é variável entre outros podocnemidídeos atuais, com *Podocnemis unifilis* apresentando este contato pouco consolidado e com algumas vacuidades presentes. E com o pré-articular e o angular não se encontrando nesta região; e apresentando deste modo um entalhe que se estende posteriormente expondo o interior da fossa de Meckel; em *Podocnemis expansa*.

5.3. Descrição Anatômica do Casco

O casco das tartarugas é considerado uma novidade evolutiva, ou seja, uma sinapomorfia para a ordem Testudines. Ele é composto de duas partes principais: uma carapaça convexa situada dorsalmente que se conecta lateralmente, através de uma ponte óssea, com uma extensa placa óssea plana posicionada ventralmente, o plastrão. O casco das tartarugas representa um extremo desenvolvimento do esqueleto dérmico entre tetrápodes (Gilbert, *et al.*, 2001). As costelas das tartarugas são envolvidas por este esqueleto dérmico durante o seu desenvolvimento e deslocadas lateralmente, não se estendendo e delimitando ventralmente o tórax como ocorre no desenvolvimento dos demais tetrápodes.

Carapaça

Nucal

A placa nucal de *Bauruemys elegans* participa da borda ântero-medial da carapaça seguindo o padrão típico de Testudines. Sua borda anterior apresenta-se sutilmente convexa, não apresentando qualquer entalhe medial (figura 22A). Entre os podocnemidídeos que apresentam esta região conhecida, este padrão se repete nos fósseis: *Bairdemys venezuelensis* (considerado membro da família Podocnemididae por Gaffney e Wood, 2002 e Winkler e Sánchez-Villagra, 2006) e *Cambaremys langertoni* (um táxon aparentemente basal à família Podocnemididae, França e Langer, 2005 e França e Langer, 2006), nos podocnemidídeos atuais: *Podocnemis sextuberculata*, *Podocnemis unifilis* (figura 26A) e no quelídeo *Hydromedusa tectifera* (figura 24A). O comprimento e a largura do nucal de *Bauruemys elegans* (figura 22A) são próximos seguindo uma proporção semelhante a encontradas nos Pelomedusoides e diferindo do longo nucal presente em Chelidae onde seu comprimento pode alcançar três vezes a medida da borda anterior (figura 24A).

A borda lateral do nucal de *Bauruemys elegans* sutura-se com a placa periférica 1 e estende-se em sentido póstero-lateral (figuras 22 e 23). Seu contorno é próximo ao de uma curva senoidal, sendo côncavo na sua porção anterior e convexo posteriormente. Entre os podocnemidídeos atuais observa-se uma considerável variação intraespecífica nas bordas da placa nucal. Contudo, pode-se assumir que o padrão da borda lateral de *Bauruemys elegans* é semelhante ao encontrado em *Podocnemis sextuberculata* e *Podocnemis unifilis* e no fóssil *Cambaremys langertoni*. Posteriormente a borda do nucal de *Bauruemys elegans* pode ser dividida em: porção lateral e porção medial. A porção lateral apresenta um contorno retilíneo e orienta-se póstero-medialmente suturando-se com a placa costal 1. Este padrão da placa nucal diferencia-se dos podocnemidídeos atuais *Peltocephalus dumerilianus* e *Podocnemis unifilis* (figuras 25A e 26A) que apresentam um contorno senoidal. A borda posterior da nucal encontra-se com sua a borda lateral lateralmente formando um distinto ângulo

obtusos. Entre os podocnemidídeos este padrão é semelhante ao encontrado no fóssil *Portezueloemys patagonica* (um táxon posicionado basalmente a Podocnemididae por De la Fuente, 2003), nos atuais *Podocnemis erythrocephala* e *Podocnemis unifilis* e no fóssil de *Cearachelys placidoi* (Bothremydidae). Diferentemente este contorno é arredondado no podocnemidídeo atual *Peltocephalus dumerilianus* (figura 25) e no fóssil *Cambaremys langertoni*.

A porção póstero-medial do nugal apresenta uma sutura com contorno levemente côncavo com a placa neural 1. Um padrão geralmente encontrado dentro do clado Pelomedusoides. Posteriormente em *Bauruemys elegans* esta porção medial do nugal não se projeta posteriormente em relação a sua porção lateral de forma semelhante à encontrada no botremidídeo *Cearachelys placidoi* e diferencia-se da acentuada projeção posterior da porção medial observada nos podocnemidídeos atuais *Podocnemis unifilis* e *Peltocephalus dumerilianus* (figuras 25 e 26) e no fóssil *Cambaremys langertoni*.

A placa nugal de MZSP-PV40 apresenta-se rachada em sentido longitudinal permitindo acompanhar a sua espessura e o contorno das superfícies dorsal e ventral ao longo do seu comprimento (figura 22A). Sua espessura aumenta em sentido posterior até a sua porção média e afina-se gradativamente em sentido posterior. Dorsalmente sua superfície apresenta-se levemente plana e estende-se em sentido póstero-dorsal. Ventralmente o nugal apresenta um suave contorno convexo na sua porção média, que gradativamente e de forma suave se torna côncavo posteriormente.

Placas Neurais

Posicionada sagitalmente na carapaça, em uma posição posterior ao nugal e anterior ao supra-pigal observa-se em MZSP-PV40 (figura 22A) e MZSP-PV136 uma série contínua de seis placas ósseas neurais, com a última neural suturando-se posteriormente com a placa costal 6. Este padrão foi descrito originalmente para este táxon por Suárez (1969) e é semelhante ao encontrado no podocnemidídeo atual *Podocnemis sextuberculata* e no fóssil *Portezueloemys patagonica* (Podocnemidinura). Entretanto, o número de placas neurais pode

variar individualmente entre várias espécies atuais de tartarugas (Pritchard e Trebbau, 1984). Uma série de placas neurais contínuas é encontrada nos representantes atuais de Podocnemididae, no pelomedusídeo *Pelusios sinuatus* e nos quelídeos *Hydromedusa tectifera* e *Phrynops geoffroanus* (figura 24A). Contrariamente, esta série de placas neurais é descontínua e numericamente variável entre os indivíduos do quelídeo *Acanthochelys spixii* e é totalmente ausente no podocnemidídeo fóssil *Bairdemys venezuelensis* (Wood e Gamero, 1971, Pritchard e Trebbau, 1984 e Gaffney e Wood, 2002).

Ventralmente as placas neurais apresentam um processo ventral orientado sagitalmente correspondente às vértebras torácicas, que em tartarugas se encontram fusionadas a carapaça (figuras 22B, 23B, 24B, 25B E 26B). Lateralmente as vértebras torácicas se articulam com um pequeno processo que emerge das placas costais, que corresponde à porção proximal das costelas torácicas. Infelizmente durante a preparação dos exemplares de *Bauruemys elegans* não foi possível preservar as vértebras torácicas articuladas com as costelas e com a carapaça. As vértebras torácicas de *Bauruemys elegans* compreendem uma lâmina óssea vertical que levemente se alarga nas suas extremidades de articulação e se afinam, de forma variável, na sua porção dorsal. Lateralmente elas se articulam com uma delgada porção proximal da costela torácica. Este padrão é semelhante ao encontrado nos representantes do gênero *Podocnemis*. Ele difere levemente do observado em outro podocnemidídeo atual, *Peltocephalus dumerilianus*, onde a porção proximal das costelas é em comparação mais larga, medindo aproximadamente o equivalente a largura da extremidade de articulação das vértebras (figura 25B). Já os quelídeos *Hydromedusa tectifera* e *Phrynops geoffroanus* apresentam um padrão diferente, com as articulações das vértebras e a porção proximal das costelas torácicas apresentando-se acentuadamente alargadas.

A placa neural 1 de *Bauruemys elegans* apresenta-se longa em comparação as placas neurais posteriores (figura 22A). Esta diferença de comprimento é acentuadamente maior quando comparada com o padrão apresentado pelos podocnemidídeos atuais. Esta estrutura apresenta em

Bauruemys elegans um contorno hexagonal semelhante ao formato encontrado no bothremydideo *Cearachelys placidoi* e difere do formato retangular presente nos podocnemidídeos do gênero *Podocnemis*, em *Peltocephalus dumerilianus*, em *Cambaremys langertoni* (fóssil) e no quelídeo *Hydromedusa tectifera*. Este padrão hexagonal da neural 1 de *Bauruemys elegans* apresenta uma borda ântero-lateral conspicuamente maior que a borda pósterio-lateral. A borda anterior da neural 1 contata a placa costal 1 como já foi descrita anteriormente para a borda posterior da placa nugal (para evitar redundâncias ao longo do texto, as bordas de todas as placas serão descritas, na medida do possível, apenas uma vez). A borda ântero-lateral da neural 1 apresenta um longo e leve contorno senoidal e sutura-se com a placa costal 1, e a borda pósterio-lateral corresponde a uma curta sutura orientada pósterio-medialmente com a placa costal 2. Este contato entre a placa neural 1 e a placa costal 2 também é encontrado em *Brasilemys josai* (posicionado como um podocnemidinuro basal por De la Fuente, 2003 e Gaffney, *et al.*, 2006) e *Cearachelys placidoi* (Bothremydidae). Entretanto a sua presença pode variar individualmente (De la Fuente, 2003). Posteriormente o neural 1 sutura-se com o neural 2. Esta sutura apresenta um contorno levemente côncavo em MZSP-PV136 e aproximadamente retilíneo em MZSP-PV40 e é diferente do contorno presente nos fósseis *Cambaremys langertoni* e *R. vilavilensis* (um táxon fóssil posicionado próximo a Podocnemididae por Meylan, 1996 e França e Langer, 2006) e nos podocnemidídeos atuais onde ele é levemente convexo (figuras 22, 23 e 26). Ligeiramente posterior à metade do seu comprimento, a neural 1 apresenta o sulco de contato entre os escudos dérmicos vertebrais 1 e 2. Este sulco é levemente curvado em sentido posterior de forma semelhante à encontrada no fóssil *Portezueloemys patagonica*. A posição desse sulco se repete entre todos os táxons observados.

A placa neural 2 em *Bauruemys elegans* tem uma forma quadrangular com suas bordas apresentando-se levemente convexas (Suárez, 1969, França e Langer, 2005). Este formato quadrangular esta presente também em *Cearachelys placidoi* (Bothremydidae) e difere do formato hexagonal encontrado nos fósseis: *Cambaremys langertoni*, *Portezueloemys patagonica* e nos podocnemidídeos

atuais: *Peltocephalus dumerilianus* e nos representantes do gênero *Podocnemis*. Em *Bauruemys elegans* a neural 2 sutura-se lateralmente de forma exclusiva com a placa costal 2 (figura 22A). Diferentemente, nos podocnemidídeos atuais onde a neural 2 tem um formato hexagonal, uma curta borda ântero-lateral sutura-se com a costal 1 e uma longa borda pósterio-lateral sutura-se com a placa costal 2. Este mesmo padrão de contatos é observado na borda lateral esquerda da neural 2 do fóssil *Portezueloemys patagonica* diferindo da lateral direita onde ela contata apenas com a costal 2 como em *Bauruemys elegans* (França e Langer, 2006).

A borda posterior da neural 2 de *Bauruemys elegans* tem um contorno levemente convexo e sutura-se com a neural 3 seguindo um padrão comum dentro de Pelomedusoides.

A placa neural 3 de *Bauruemys elegans* apresenta um formato hexagonal. Sua borda ântero-lateral é curta, medindo aproximadamente um terço do comprimento da sua borda pósterio-lateral. Esta proporção da neural 3 também é encontrada nos fósseis *Portezueloemys patagonica* e *Cearachelys placidoi* e nos podocnemidídeos atuais *Podocnemis erythrocephala*, *Podocnemis sextuberculata*, *Podocnemis unifilis* (figura 26A) e *Peltocephalus dumerilianus* (figura 25A). A neural 3 sutura-se ântero-lateralmente com a placa costal 2 e pósterio-lateralmente com a placa costal 3. A borda posterior da neural 3 tem uma largura aproximadamente igual a da sua borda anterior. A sua borda posterior tem um contorno levemente convexo e se sutura com o neural 4. Em uma posição levemente posterior à metade do seu comprimento a neural 3 de *Bauruemys elegans* apresenta um sulco correspondente ao contato entre os escudos dérmicos vertebrais 2 e 3. Este sulco possui uma orientação transversal e tem um contorno que se curva pósterio-lateralmente a partir do seu ponto médio. O padrão deste sulco é o mesmo do fóssil *Cambaremys langertoni* e difere do padrão apresentado pelos podocnemidídeos atuais: *Podocnemis erythrocephala*, *Podocnemis expansa* e *Podocnemis sextuberculata* onde ele é, em comparação, levemente curvo e posicionado posteriormente, próximo à borda posterior da neural 3.

A placa neural 4 de *Bauruemys elegans* apresenta um formato hexagonal. Contudo, diferentemente do formato hexagonal da neural 3, a borda ântero-lateral da neural 4 é levemente menor que a sua borda pósterio-lateral. Esta proporção encontra-se mais acentuada nos fósseis: *Cambaremys langertoni*, *Cearachelys placidoi* e nos Podocnemididae atuais: *Podocnemis unifilis* (figura 26A) e *Peltocephalus dumerilianus* (figura 25A) onde a borda ântero-lateral mede menos da metade do comprimento da sua borda pósterio-lateral. O neural 4 sutura-se ântero-lateralmente com a costal 3, pósterio-lateralmente com a costal 4 e posteriormente a sua borda apresenta um contorno retilíneo que se sutura com a neural 5.

A placa neural 5 também possui um contorno hexagonal em *Bauruemys elegans*. Ela segue a tendência observada na placa neural anterior de apresentar uma redução na diferença entre os comprimentos da borda ântero-lateral e pósterio-lateral. Em MZSP-PV136 a borda ântero-lateral do neural 5 mede aproximadamente três quartos do comprimento da sua borda pósterio-lateral (figura 22A). Esta proporção comparativamente é diferente da presente nos podocnemidídeos atuais *Podocnemis unifilis* e *Peltocephalus dumerilianus*, onde o neural 5 ainda possui uma borda ântero-lateral acentuadamente curta em relação ao comprimento da sua borda pósterio-lateral. Em *Bauruemys elegans* esta placa apresenta um sulco em forma de “V”, que se estende posteriormente a partir de um ponto levemente posterior ao seu centro, e corresponde ao contato entre os escudos vertebrais 3 e 4. Este sulco se estende pósterio-lateralmente de forma semelhante ao encontrado em *Cambaremys langertoni* e difere do sulco com contorno curvo e suave presente nos outros fósseis como *Portezueloemys patagonica* e *Cearachelys placidoi*. Esta posição deste sulco é semelhante à encontrada em *Cearachelys placidoi*, sendo posterior à posição encontrada em *Cambaremys langertoni*, e anterior à posição presente no podocnemidídeo atual *Podocnemis erythrocephala* onde ele pode contatar ou penetrar no neural 6. Contudo, foi observado que o contorno e a posição desse sulco varia individualmente entre os táxons atuais. A neural 5 de *Bauruemys elegans* sutura-se ântero-lateralmente com a placa costal 4, pósterio-lateralmente com a costal 5 e

posteriormente ela apresenta uma sutura aproximadamente retilínea com o neural 6 (figura 22A).

A placa neural 6 do holótipo de *Bauruemyx elegans* apresenta um formato heptagonal semelhante ao padrão presente em *Portezueloemyx patagonica* (fóssil). Este formato é diferente do apresentado pelos outros táxons analisados onde a neural 6 apresenta um formato hexagonal curto ântero-posteriormente e com um encurtamento das bordas póstero-laterais, se comparando com o padrão hexagonal dos neurais anteriores da série.

Entretanto, o formato da neural 6 é variável entre os exemplares MZSP-PV40 e MZSP-PV136, uma variação semelhante à observada entre os indivíduos de *Peltocephalus dumerilianus*.

Em MZSP-PV40 ela tem um formato hexagonal, apresentando uma borda ântero-lateral orientada póstero-lateralmente que se sutura com a placa costal 5. A borda póstero-lateral da neural 6 deste exemplar possui um contorno levemente côncavo e um comprimento duas vezes maior que o da sua borda ântero-lateral. Ela orienta-se póstero-medialmente e sutura-se com a placa costal 6. Posteriormente a neural 6 mede aproximadamente um terço da largura da sua borda anterior. Ela orienta-se póstero-lateralmente em direção à esquerda da carapaça, suturando-se com a placa costal 7 direita. Dentre os exemplares dos táxons analisados, a neural 6 de um exemplar do podocnemidídeo atual *Podocnemis unifilis* (MZUSP-2809) apresenta um padrão semelhante ao presente em MZSP-PV40 (figuras 22A e 26A).

Diferentemente a neural 6 do exemplar MZSP-PV136 apresenta um padrão pentagonal. Sua borda ântero-lateral apresenta o mesmo padrão descrito para MZSP-PV40, mas póstero-lateralmente suas bordas apresentam um longo contorno senoidal e orientam-se póstero-medialmente, se suturado com a placa costal 6. Este padrão é semelhante ao observado em alguns indivíduos do podocnemidídeo atual *Peltocephalus dumerilianus* que apresentam seis placas neurais.

Placas Costais

As placas costais compreendem uma série de oito placas ósseas curtas e largas que envolvem as costelas, se estendendo lateralmente à série de placas neurais e medialmente a série de placas periféricas. Esta série encontra-se totalmente preservada no lado esquerdo de MZSP-PV40 (figura 22) e de forma parcial no lado direito de MZSP-PV136 (figura 23) e MZSP-PV138. As costais de *Bauruemys elegans* posicionam-se medialmente ao sulco correspondente aos contatos entre os escudos dérmicos marginais e pleurais. Esta posição também é encontrada nas costais dos podocnemídeos atuais: *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis erythrocephala*, *Podocnemis unifilis* (figuras 25 e 26) e difere do padrão encontrado no atual *Podocnemis expansa*, e nos fósseis: *Cambaremys langertoni*, e *Portezueloemys patagonica* onde as costais estão próximas ou tocam este sulco.

A placa costal 1 de *Bauruemys elegans* apresenta-se mais longa longitudinalmente que as costais posteriores. A borda ântero-lateral desta estrutura, embora apresentando divisões correspondentes às suturas com as placas periféricas, apresenta um contorno aproximadamente convexo que se curva póstero-lateralmente. Ao longo da sua extensão, a borda ântero-lateral sutura-se com as placas periféricas 1, 2, 3 e à metade anterior da periférica 4 (figura 22A). Estes contatos são semelhantes ao padrão dos fósseis: *Bairdemys venezuelensis*, *Cambaremys langertoni*, *Portezueloemys patagonica* e dos podocnemídeos atuais analisados, e difere de *Cearachelys placidoi* (Bothremydidae) onde a borda ântero-lateral estende-se até um terço anterior da periférica 4. A borda medial da costal 1 em *Bauruemys elegans* sutura-se anteriormente com a placa nugal e posteriormente com a neural 1. Este padrão de contatos é o mesmo nos fósseis *Cearachelys placidoi* e em *Portezueloemys patagonica* na sua placa costal 1 direita. Neste último o lado esquerdo apresenta um contato adicional com a neural 2. Os podocnemídeos atuais analisados e os fósseis *Cambaremys langertoni* e *R. vilavilensis*, diferentemente de *Bauruemys elegans*, também apresentam este contato adicional com a neural 2.

Posteriormente a costal 1 apresenta uma sutura levemente convexa com a costal 2. Na região medial da superfície da costal 1 observa-se um sulco que se estende em sentido posterior e se bifurca formando um contorno em forma de “Y”. Este sulco corresponde ao contato entre os escudos dérmicos vertebrais 1, vertebral 2 e a costal 1 e é encontrado em todos os táxons analisados.

Em vista ventral, a superfície posterior da costal 1 do exemplar MZSP-PV40 de *Bauruemys elegans* apresenta uma conspícua saliência de contorno curvo (figura 22B). Medialmente esta saliência corresponde à imersão da segunda costela torácica na placa costal 1. Lateralmente, esta saliência curva-se em sentido ântero-lateral e compreende a área de sutura com o processo axilar (figuras 22B E 23B), que se estende dorsalmente a partir do plastrão e contribui anteriormente com a ponte (região látero-ventral do casco onde a carapaça e o plastrão se unem). Entre os podocnemidídeos esta área de sutura do processo axilar apresenta uma largura comparável à dos representantes do gênero *Podocnemis*, diferindo da sutura estreita encontrada *Peltocephalus dumerilianus* e no quelídeo *Hydromedusa tectifera* (figura 25B).

A área de sutura do processo axilar de MZSP-PV40 apresenta um contorno espesso que se afina e se curva lateralmente em uma orientação quase transversal em relação ao eixo longitudinal da carapaça (figura 25B). Este padrão é levemente diferente dos podocnemidídeos atuais: *Erymanochelys madagascariensis* (Tronc e Vuillemin, 1974) e dos representantes do gênero *Podocnemis* onde a borda anterior do processo axilar curva-se de forma acentuada posteriormente, apresentando-se menos transversal em relação ao eixo longitudinal da carapaça. Em *Bauruemys elegans* o processo axilar contata-se lateralmente com as placas periféricas 3 e 4 de forma semelhante à observada no quelídeo *Phrynops geoffroanus* (figura 24B) e diferindo dos podocnemidídeos atuais *Podocnemis sextuberculata* e *Podocnemis expansa* onde o processo axilar contata as periféricas 2 e 3. Entre os exemplares de podocnemidídeos atuais foi observada a presença de forames na sutura entre o processo axilar e a placa costal 1. Em *Peltocephalus dumerilianus* e em *Erymanochelys madagascariensis* (Tronc e Vuillemin, 1974, p.220, fig. 1) observa-se um desenvolvido forame no

ponto de sutura entre o processo axilar, a periférica 3 e a costal 1. Entretanto, ele apresenta uma pequena variação na sua posição entre os exemplares de *Peltocephalus dumerilianus* analisados. Em *Podocnemis unifilis* e *Podocnemis sextuberculata* diferentemente, o forame está em uma posição mais medial, distanciando-se da borda da periférica 2 a uma medida de aproximadamente um quarto da largura total da sutura do processo axilar com a costal 1. O padrão observado em *Podocnemis erythrocephala* é aparentemente uma combinação entre os dois padrões citados acima. Este táxon apresenta dois forames, um em uma posição lateral semelhante à citada em *Peltocephalus dumerilianus* e outro em uma posição medial semelhante à citada para *Podocnemis unifilis*. Entretanto, o forame lateral varia individualmente em *Podocnemis erythrocephala*, podendo ser extremamente desenvolvido com relação ao tamanho do forame medial, ou apresentando o mesmo tamanho. Um outro padrão está presente em *Podocnemis expansa*, onde lateralmente a sutura entre o processo axilar e a costal 1 ocorre uma larga abertura oval medindo metade da largura desta sutura. Entre os exemplares de *Bauruemys elegans* não foi possível determinar o padrão destes forames devido à má preservação desta região.

Na região da ponte de *Bauruemys elegans*, distribuídos próximo às suturas das placas ósseas da carapaça com as placas do plastrão, geralmente ocorre uma variedade de forames. Estas aberturas são distribuídas amplamente dentro dos Testudines (Weldon e Gaffney, 1998). Elas foram consideradas de importância taxonômica para os podocnemidídeos sul-americanos e denominadas de poros axilares e poros inguinais por Pritchard e Trebbau (1984). Estes poros alojam os ductos das glândulas de Rathke (Weldon e Gaffney, 1998), cuja secreção possivelmente está relacionada à comunicação intra-específica ou interespecífica, podendo apresentar, como em *Sternotherus odoratus*, uma função contra predadores devido ao seu odor extremamente desagradável (Enrenfeld e Ehrenfeld, 1973).

As placas costais 2, 3 e 4 não apresentam diferenças significativas entre *Bauruemys elegans* e os táxons analisados. Elas possuem um mesmo padrão,

sendo largas, curtas e possuindo um formato levemente hexagonal. Os contatos mediais das placas costais foram citados anteriormente.

A placa costal 2 de *Bauruemys elegans* sutura-se lateralmente com as placas periféricas 4 e 5, e posteriormente com a costal 3. Na região média da superfície da costal 2 observa-se um sulco transversal e paralelo à sua borda anterior que se bifurca medialmente em sentido anterior e posterior. Este sulco trirradiado corresponde ao contato entre os escudos dérmicos pleurais 1, 2 e vertebral 2 (figuras 22A E 23A)

Em vista ventral, o exemplar MZSP-PV40 de *Bauruemys elegans* apresenta na região média da borda lateral da costal 2, assim como das costais 3 e 4, um curto processo triangular que se direciona lateralmente emergindo-se entre as placas periféricas. Estes processos estão presentes em todos os podocnemidídeos atuais observados e, de forma pronunciada nos representantes de Chelidae como *Hydromedusa tectifera* onde devido às fontanelas presentes entre os processos e as bordas das placas costais e periféricas, é possível observar que eles correspondem às pontas das costelas torácicas.

A placa costal 3 de *Bauruemys elegans* sutura-se lateralmente com as periféricas 5 e 6 e posteriormente com a costal 4. Na porção medial de sua superfície observa-se um sulco trirradiado correspondente ao contato entre os escudos vertebrais 2, 3 e o pleural 2.

A placa costal 4 de *Bauruemys elegans* sutura-se, em sua borda lateral, com as periféricas 6 e 7 e posteriormente com a costal 5. Na sua superfície esta presente um longo sulco que se estende próximo e paralelo a sua borda posterior e se bifurca ântero-posteriormente na sua porção medial. Este sulco corresponde ao contato entre os escudos dérmicos pleurais 3, 4 e o vertebral 3 (figura 22A).

As placas costais posicionadas posteriormente a costal 4 progressivamente apresentam uma redução na sua largura, acompanhando o contorno da carapaça.

A placa costal 5 de *Bauruemys elegans* apresenta-se levemente curta em relação as costais anteriores. Ela apresenta um gradual aumento de comprimento em sentido lateral. Sua borda medial sutura-se com as placas neurais e sua borda

posterior apresenta uma sutura levemente côncava com a costal 6. Em sua porção medial a superfície da costal 5 apresenta um sulco trirradiado que corresponde aos contatos dos escudos dérmicos vertebrais 3 e 4 com o pleural 3. Na sua face ventral a costal 5 de *Bauruemys elegans* apresenta, na sua porção lateral, uma saliência que se estende paralelamente à sua borda posterior (figuras 22B e 23B). Esta superfície saliente sutura-se com o processo inguinal, uma estrutura que se estende dorsalmente a partir do plastrão e contribui posteriormente com a ponte, região onde a carapaça e o plastrão se unem. A sutura do processo inguinal de *Bauruemys elegans* é estreita, medindo aproximadamente a metade da largura da sutura do processo axilar (figura 22B). Esta proporção é semelhante à encontrada no podocnemidídeo atual *Podocnemis expansa* e no fóssil *Cambaremys langertoni*. Entre os demais podocnemidídeos atuais ela difere do estreito processo inguinal de *Peltocephalus dumerilianus* e do largo processo inguinal que se estende medialmente presente em *Podocnemis unifilis* e *Podocnemis sextuberculata* (figuras 25B e 26B).

A placa costal 6 de *Bauruemys elegans* é mais estreita e curta que sua costal 5. Ela sutura-se lateralmente com as periféricas 8 e 9 e posteriormente ela apresenta uma sutura levemente côncava com a costal 7. Em uma posição próxima à sua borda posterior, a costal 6 apresenta um sulco transversal que se bifurca medialmente em sentido anterior e posterior e corresponde ao contato entre os escudos dérmicos pleurais 3, 4 e o vertebral 4. O padrão desta placa não apresenta diferenças significativas entre MZSP-PV40 e os outros táxons analisados.

A placa costal 7 do exemplar MZSP-PV40 apresenta-se mais estreita e curta em comparação a costal anterior. Lateralmente, ela apresenta uma longa sutura com a placa periférica 9 em relação à periférica 10. Este padrão é semelhante ao encontrado nos podocnemidídeos atuais: *Podocnemis erythrocephala*, *Podocnemis expansa*, *Podocnemis sextuberculata* e *Peltocephalus dumerilianus*, mas não em *Erymanochelys madagascariensis* e *Podocnemis unifilis* e no quelídeo *Phrynops geoffroanus* onde uma curta costal 7 sutura-se somente com a periférica 9. Posteriormente a costal 7 de *Bauruemys*

elegans sutura-se com a costal 8. Na região medial da sua superfície, observa-se um sulco orientado diagonalmente com relação ao eixo longitudinal da carapaça correspondendo ao contato entre os escudos vertebral 4 e pleural 4.

Em vista ventral, a região medial da costal 7 do exemplar MZSP-PV40 (figura 22B) de *Bauruemys elegans* apresenta uma ampla sutura com o íleo. Em MZSP-PV136 (figura 23B) esta estrutura encontra-se perdida, sendo observada somente a marca da sua sutura, a cicatriz ilíaca. A sutura do íleo com as placas ósseas da carapaça é variável entre os táxons observados. Entre os Chelidae o íleo tende-se a posicionar posteriormente na costal 7, com *Phrynops geoffroanus* não apresentando qualquer sutura do íleo com esta placa (figura 24B) e *Hydromedusa tectifera* e *Acanthochelys spixii* apresentando uma suave sutura posicionada posteriormente. Em *Bauruemys elegans*, o íleo, na sua porção medial, estende-se por aproximadamente três quartos do comprimento da costal 7 e, na sua porção lateral, por um terço deste comprimento. No fóssil *Cambaremys langertoni*, a extensão da porção medial do íleo é semelhante ao encontrado em *Bauruemys elegans*. Entretanto, a porção lateral do íleo deste fóssil diferentemente avança de forma sutil sobre a costal 7. Entre os Podocnemididae atuais, *Erymanochelys madagascariensis* (Tronc e Vuillemin, 1974, p.220, fig.1), *Podocnemis expansa* e *Peltocephalus dumerilianus* apresentam a cicatriz ilíaca se estendendo até a metade da costal 7. Entretanto, em *Podocnemis unifilis* este contato é menor, sendo ainda mais sutil em *Cambaremys langertoni*, *Podocnemis erythrocephala* e *Podocnemis sextuberculata* onde a porção ântero-medial da cicatriz ilíaca não alcança a costal 7 (figura 26B).

A placa costal 8 do exemplar MZSP-PV40 de *Bauruemys elegans* apresenta um formato semelhante à costal 7, porém mais estreito. Em sentido lateral essa placa alarga-se gradualmente e sutura-se com as periféricas 10 e 11 (figura 22A). Entre os podocnemidídeos atuais este padrão também é observado em *Podocnemis expansa*, *Peltocephalus dumerilianus* (figura 25A). Contudo em *Erymanochelys madagascariensis* (Tronc e Vuillemin, 1974, p. 220, fig. 1), *Podocnemis unifilis* (figura 26A) e, variando individualmente, em *Podocnemis sextuberculata*, observa-se um contato adicional com a periférica 9.

Posteriormente, a costal 8 sutura-se com a placa supra-pigal. Ao longo da sua superfície a costal 8 apresenta um sulco; correspondente ao contato entre o escudo pleural 4 e os escudos vertebrais 4 e 5; que se estende próximo e paralelo à sua borda posterior e bifurca-se ântero-posteriormente na sua porção medial. Ventralmente, a cicatriz ilíaca de *Bauruemyx elegans* estende-se por todo o comprimento da costal 8, de forma semelhante ao padrão presente em *Cambaremyx langertoni*. Entre os podocnemidídeos atuais, a extensão da cicatriz ilíaca na costal 8 é menor, estendendo-se por aproximadamente três - quartos do comprimento desta placa.

Supra-Pigal

A placa supra-pigal do exemplar MZSP-PV40 de *Bauruemyx elegans* apresenta um formato próximo ao de um triângulo isósceles (figuras 22A e 23A). Suas bordas laterais apresentam um formato levemente convexo. A borda posterior é levemente maior que as bordas laterais e apresenta um contorno que pode ser dividido em uma larga borda posterior que se sutura com a placa pigal e duas bordas póstero-laterais estreitas que se suturam com as periféricas 11. Este padrão é semelhante ao encontrado em *Podocnemis expansa* e *Podocnemis unifilis*, entretanto, a borda lateral apresenta-se mais convexa nestes táxons (figura 26A). A placa supra-pigal presente em outros podocnemidídeos atuais como *Podocnemis erythrocephala* e *Podocnemis sextuberculata* é conspicuamente diferente, apresentando-se alongada com a borda posterior curta em relação à borda lateral. Em vista ventral, a supra-pigal de *Bauruemyx elegans* apresenta um leve contato com o íleo (figuras 22B e 23B) semelhante à condição presente no quelídeo *Hydromedusa tectifera*. Este contato não é observado entre os podocnemidídeos atuais, no fóssil *Cambaremyx langertoni* ele aparentemente é pronunciado (França e Langer 2005, p.399, fig.5) estendendo-se posteriormente sobre a supra-pigal.

Placas Periféricas

Tartarugas geralmente possuem 11 placas periféricas pareadas que formam, junto com a nugal e com a pigal, a borda da carapaça. No exemplar

MZSP-PV 40 de *Bauruemys elegans* estão preservadas todas as periféricas esquerdas (figura 22). Em MZSP-PV136 encontra-se parte da periférica 1 e todas as posteriores a ela do lado direito e as quatro ultimas placas periféricas do lado esquerdo (figura 23), e em MZSP-PV138 estão presentes as oito primeiras do lado esquerdo e as seis primeiras do lado direito.

A periférica 1 de *Bauruemys elegans* apresenta um formato trapezoidal. A sua borda medial sutura-se com a placa nugal e apresenta uma orientação póstero-lateral paralela ao eixo longitudinal do casco em relação à sua borda lateral que se sutura com a periférica 2. O comprimento da periférica 1 de *Bauruemys elegans* é levemente maior que a largura da sua borda anterior que é um terço mais larga que a sua borda posterior (figura 22A). Posteriormente, a periférica 1 sutura-se com a costal 1 como já comentado acima.

As placas posteriores de *Bauruemys elegans* possuem um formato quadrangular e gradualmente se estreitam posteriormente. A variação no formato é pouco significativa entre elas, com as periféricas 2 e 3 ainda apresentando uma largura aproximadamente igual ao comprimento, e as placas 4, 5, 6 se estreitando gradualmente em sentido posterior. Posteriormente, as periféricas se alargam gradativamente, como observado nas placas 7, 8 e 9. Todas as periféricas apresentam na porção media da sua superfície um sulco transversal correspondente aos contatos entre os escudos marginais. Repetindo o padrão presente nos demais táxons, *Bauruemys elegans* posteriormente possui a placa pigal, uma placa de formato retangular e não pareada que se sutura anteriormente com a supra-pigal e lateralmente com as placas periféricas 11.

Plastrão

Em MZSP-PV31, esta estrutura apresenta-se com o lobo anterior fragmentado em sua borda, impossibilitado a determinação do seu contorno. Adicionalmente os processos axilar e inguinal encontram-se ausentes. O exemplar MZSP-PV40 (figura 27) foi encontrado semi-articulado com a carapaça. Seu lobo anterior encontra-se pouco preservado e seus processos axilar e inguinal esquerdos estão preservados. O plastrão é mais bem preservado no exemplar

MZSP-PV136, faltando apenas os processos inguinais (figura 28). Os exemplares MZSP-PV137 e MZSP-PV138 apresentam o plastrão articulado com a carapaça, mas pouco preservados.

O exemplar MZSP-PV136 apresenta uma morfologia idêntica à encontrada na descrição original de *Bauruemys elegans* (Suárez, 1969). Seu lobo anterior apresenta um contorno semicircular e sua borda lateral se estende de forma acentuada póstero-lateralmente até o processo axilar (figura 28A). Este padrão difere do encontrado no podocnemidídeo *Peltocephalus dumerilianus* (figura 30A) onde a borda lateral do lobo anterior se estende levemente em sentido póstero-lateral, do fóssil *Portezueloemys patagonica* (Podocnemidinura) onde ele é curto e largo e do fóssil *Cearachelys placidoi* (Bothremydidae) e do podocnemidídeo atual *Podocnemis expansa* (figura 31A) onde ele estende-se anteriormente de forma estreita. Lateralmente, na porção média do plastrão observa-se a ponte, uma extensão lateral do plastrão que se sutura com os ossos periféricos da carapaça. A ponte de *Bauruemys elegans* (figura 28A) apresenta um comprimento semelhante ao encontrado no fóssil *Portezueloemys patagonica* e nos gêneros de podocnemidídeos atuais *Podocnemis*, *Peltocephalus* e *Erymnochelys* onde ela é igual ou levemente longa em relação ao lobo anterior. Este padrão difere da ponte comparativamente curta apresentada por quelídeos como *Phrynops geoffroanus* (figura 29A) (Fuente, 2003 e Franca e Langer, 2006).

Epiplastrão

O epiplastrão compreende uma placa pareada que se sutura medialmente com a sua outra arte e forma a borda anterior do plastrão. Sua superfície ventral curva-se levemente em sentido dorsal e sua superfície dorsal apresenta-se levemente côncava na sua porção ântero-medial.

Em vista ventral, a borda póstero-medial do epiplastrão de *Bauruemys elegans* apresenta uma sutura aproximadamente retilínea e orientada póstero-lateralmente como o entoplastrão, e a sua borda póstero-lateral apresenta uma sutura de contorno senoidal com o hioplastrão (figura 28B). Em uma posição lateral a sua borda medial a superfície do epiplastrão apresenta dois longos sulcos

que se encontram posteriormente, na sutura epiplastrão-entoplastrão, formando um contorno em "V" que compreende os limites do escudo gular. A borda medial dele contata o escudo inter-gular e a borda lateral o umeral. Comparativamente o fóssil *Cearachelys placidoi* (Bothremydidae) e o podocnemidídeo atual *Peltocephalus dumerilianus* (figura 30B) apresentam um padrão diferente, com o gular sendo mais largo e curto em relação ao intergular. Em contraste, *Erymnochelys madagascariensis* apresenta um intergular acentuadamente pequeno em relação ao intergular (Tronc e Vuillemin, 1973, p.211, fig.5). Na porção posterior do epiplastrão de *Bauruemys elegans* esta presente um sulco senoidal que se orienta transversalmente, correspondendo ao contato do escudo umeral com o peitoral (figura 30B). Sua presença no epiplastrão é um caráter compartilhado com *Podocnemis erythrocephalae* e *Podocnemis expansa* (figura 31B). Entretanto, em *Peltocephalus dumerilianus* (figura 30B) e *Podocnemis unifilis* foi observado que sua presença varia intraespecificamente, diferindo do afirmado por Meylan (1996) e Franca e Langer (2006). Este sulco encontra-se distante do epiplastrão posteriormente em: *Cearachelys placidoi*, *Portezueloemys patagonica* e *Euraxemys essweini* (Gaffney, et al., 2001, De la Fuente, 2003 e Gaffney et al., 2006).

Entoplastrão

Esta placa apresenta o formato de um losango e posiciona-se centralmente no lobo anterior do plastrão. Sua borda ântero-lateral apresenta um contorno aproximadamente retilíneo e sutura-se com o epiplastrão. Sua borda pósterolateral é levemente convexa e sutura-se com o hioplastrão. Em vista ventral o entoplastrão de *Bauruemys elegans* apresenta-se como um losango aproximadamente equilátero (figura 28B). Em *Bauruemys elegans*, assim como em *Podocnemis expansa*, *Podocnemis erythrocephala* e *Peltocephalus dumerilianus* o entoplastrão apresenta-se estreito em comparação ao padrão encontrado em *Roxochelys wanderleyi* e *?Roxochelys vilavilensis* onde sua largura é equivalente a metade da apresentada pelo lobo anterior do plastrão (Broin, 1971 e França e Langer, 2006). Na sua superfície esta presente dois pequenos sulcos que se estendem pósteromedialmente formando um contorno

em "V" que corresponde ao escudo gular. Nos exemplares menores, MZSP-PV31 e MZSP-PV40, este escudo estende-se além da metade do comprimento do entoplastrão. Entretanto, este comprimento é menor em comparação a MZSP-PV136 o maior exemplar analisado. Esta tendência também é observada entre exemplares de diferentes tamanhos de *Podocnemis expansa*. Posteriormente a este sulco esta presente outro sulco em "V", apresentando uma angulação aberta com uma orientação aproximadamente transversal, que corresponde ao contato entre os escudos umeral e peitoral.

Em vista dorsal (face visceral) o entoplastrão de *Bauruemys elegans* apresenta-se comparativamente mais estreito e longo com relação a sua face ventral (figura 28A) devido ao fato dele apresentar uma borda diagonal em secção transversal, uma característica observada entre outras placas do plastrão. Em *Peltocephalus dumerilianus* e *Podocnemis expansa* esta variação esta presente, mas de forma menos acentuada (figuras 30A e 31A). A superfície dorsal do entoplastrão apresenta uma crista longitudinal e lateralmente a ela observa-se uma área intumesciente extremamente rugosa conferindo um relevo em forma de tridente para este elemento (Suárez, 1969). Esta área esta relacionada à inserção de musculatura. E este relevo é comparativamente menos saliente em *Peltocephalus dumerilianus*, sendo imperceptível em *Podocnemis expansa*.

Hioplastrão

Esta placa geralmente é a mais extensa do plastrão, contribuindo com o seu lobo anterior e com a região anterior da ponte. Ela constitui-se de uma placa horizontal, que se sutura medialmente com a sua outra parte, e de um processo vertical posicionado lateralmente. Em *Bauruemys elegans* a borda anterior do hioplastrão contata-se com entoplastrão medialmente e com o epiplastrão lateralmente. A sua borda lateral estende-se de forma gradual pósterolateralmente e curva-se de maneira acentuada em sentido lateral. Nesta porção ela estende-se dorsalmente formando o processo axilar, que se sutura distalmente com a placa costal 1 e a placa periférica 3 (figura 28A). Estes contatos também são observados no hioplastrão de *Peltocephalus dumerilianus* (figura 30A). Nos

outros gêneros de podocnemídeos atuais *Podocnemis* e *Erymnochelys*, adicionalmente esta presente um contato com a periférica 2. Nesta sutura entre o processo axilar e a costal 1 observam-se alguns forames entre os táxons atuais; uma grande abertura em *Podocnemis expansa*; mas não é possível distinguir um padrão entre os exemplares de *Bauruemys elegans*. Este processo apresenta-se largo, seguindo uma condição semelhante à encontrada em *Podocnemis*, e diferindo do processo estreito presente nos outros podocnemídeos atuais *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus* e no quelídeo *Phrynops geoffroanus*. Posteriormente ao processo axilar, o hioplastrão contata-se com as periféricas 4 e 5. Na sutura com a periférica 5 encontra-se uma minúscula cavidade no lado direito de MZSP-PV136. Provavelmente ela corresponda a um poro axilar (sensu Pritchard e Trebbau, 1984), uma abertura que aloja o ducto da glândula de Rathke (Weldon e Gaffney, 1998) cuja secreção esta relacionada à comunicação intra-específica ou interespecífica (Enrenfeld e Ehrenfeld, 1973). O número e a posição destes poros é considerada de importância taxonômica para os podocnemídeos sul-americanos (Pritchard e Trebbau, 1984).

Posteriormente, o hioplastrão apresenta um contato côncavo com o mesoplastrão lateralmente e um amplo contato transversal com o hioplastrão medialmente.

Em vista ventral, esta presente no hioplastrão de *Bauruemys elegans* um pequeno sulco levemente curvado e orientado transversalmente na porção média desta placa correspondente ao contato entre os escudos peitoral e abdominal (figura 28B). Lateralmente observam-se alguns sulcos orientados longitudinalmente correspondendo aos contatos do escudo peitoral com a marginal 5 e do abdominal com a marginal 6.

Em vista dorsal (figura 28A), observa-se o processo axilar de *Bauruemys elegans* estendendo-se dorsalmente a partir da placa horizontal do hioplastrão. Esta porção proximal do processo orienta-se em um ângulo de aproximadamente 45 graus, estendendo-se medialmente. Este padrão diferencia-se do observado em *Podocnemis expansa* (figura 31A) e *Podocneis unifilis* onde o processo

apresenta uma angulação quase paralela ao eixo longitudinal. Outro padrão é apresentado por *Phrynops geoffroanus* e *Peltocephalus dumerilianus* (figuras 29A e 30A) onde o processo apresenta-se comparativamente mais estreito.

Hipoplastrão

Este elemento compreende uma placa horizontal e um processo vertical posicionado lateralmente e contribui com a metade posterior da região da ponte e com o lobo posterior do plastrão. Ele contata o hioplastrão ântero-medialmente e o mesoplastrão ântero-lateralmente e, posteriormente a este, as placas periféricas 6, 7 e 8. No contato com estes dois últimos elementos, o hipoplastrão estende-se dorsalmente, formando o processo inguinal que se sutura distalmente com a costal 5. Posteriormente o hipoplastrão apresenta um contato transversal com o xifiplastrão.

Em vista ventral o hioplastrão de *Bauruemys elegans* apresenta medialmente ao processo inguinal um leve sulco transversal correspondente ao contato entre os escudos abdominal e femoral (figura 28B). Lateralmente, o abdominal de *Bauruemys elegans* possivelmente contatava os marginais 7 e 8 seguindo um padrão semelhante ao encontrado entre os podocnemidídeos atuais, mas a não foi possível determiná-los nos exemplares.

Em vista dorsal, posteriormente ao mesoplastrão, observa-se que o processo inguinal de *Bauruemys elegans* emerge de forma leve e gradual da superfície do hipoplastrão. Ele projeta-se de forma semelhante à observada entre os podocnemidídeos atuais, diferindo do apresentado por *Phrynops geoffroanus* que apresenta um contorno posterior mais conspícuo (figura 29A).

Mesoplastrão

Em *Bauruemys elegans* esta estrutura compreende uma pequena placa de contorno aproximadamente circular posicionada lateralmente na porção média da ponte. Este padrão é o mesmo encontrado entre os podocnemidídeos atuais (Meylan, 1996 e De la Fuente, 2003), embora nestes ocorra uma leve variação na sua forma. Nos Chelidae atuais como *Phrynops geoffroanus* (figura 29) esta estrutura foi perdida, entretanto ela está presente em alguns fósseis deste grupo.

Em *Bauruemys elegans* esta presente lateralmente um sulco curvo correspondente ao contato entre os escudos abdominal e marginal 6. Este padrão é encontrado no fóssil *Cearachelys placidoi* (Gaffney, *et al.*, 2001, p.13, fig.9) e no podocnemidídeo atual *Peltocephalus dumerilianus*, entretanto ele pode variar intraespecificamente como observado em *Podocnemis erythrocephala* onde alguns espécimes apresentam adicionalmente no mesoplastrão um contato do abdominal com o marginal 5. O sulco correspondente ao contato dos escudos peitoral e abdominal posiciona-se anteriormente ao mesoplastrão em *Bauruemys elegans* (figura 28B), seguindo o padrão observado nos fósseis da epi-Família Podocnemidinura *Portezueloemys patagonica*, *Cambaremys langertoni* e *?Roxochelys vilavilensis* (Broin, 1971, De la Fuente, 2003 e França e Langer, 2006) e nos podocnemidídeos atuais dos gêneros *Podocnemis* e *Peltocephalus*. Contudo este sulco contata o mesoplastrão nos fósseis *Cearachelys placidoi* (Bothremydidae) e *Euraxemys essweini* (Euraxemydidae) (Gaffney, *et al.*, 2001 e Gaffney *et al.*, 2006).

Xifiplastrão

Esta placa contribui com a porção posterior do plastrão, contatando anteriormente o hioplastrão. Como observado entre os exemplares dos podocnemidídeos atuais *Podocnemis unifilis* e *Podocnemis expansa* o contorno da borda lateral é variável entre os exemplares de *Bauruemys elegans*. Em MZSP-PV31 e MZSP-PV136 ela estende-se de forma gradual e retilínea pósteromedialmente, enquanto que em MZSP-PV138 ela curva posteriormente.

A borda posterior do xifiplastrão apresenta lateralmente um contorno convexo. Esta convexidade é ampla no espécime maior (MZSP-PV136) em comparação ao presente nos espécimes menores e é diferente do contorno agudo apresentado pelo fóssil *Cearachelys placidoi* (Bothremydidae). Em uma posição pósteromedial esta presente o entalhe anal. Ele compreende um sulco em forma de “V” largo e raso de forma semelhante ao observado no fóssil *Cambaremys langertoni* e no podocnemidídeo atual *Podocnemis unifilis*. Este padrão, embora variável em suas dimensões, é comumente atribuído a espécimes de tartarugas

fêmeas, diferindo do entalhe anal acentuadamente côncavo dos machos (Pritchard e Trebbau, 1984).

Em vista ventral observa-se na superfície do xifiplastrão de *Bauruemys elegans* um leve sulco linear e curvo que se estende ântero-medialmente formando um contorno em “V” e que corresponde ao contato entre os escudos femoral e anal (figura 28B). O contorno deste sulco é encontrado de forma variável entre os representantes do gênero *Podocnemis* e em *Peltocephalus dumerilianus*, mas com alguns exemplares, diferentemente, apresentando-se côncavo medialmente como o observado nos fósseis *Cearachelys placidoi* (Bothremydidae) e *Portezueloemys patagonica* (Podocnemidinura). Este sulco situa-se no nível da porção media da cicatriz púbica como o observado no fóssil *Cambaremys langertoni* (Podocnemidinura) e no podocnemidídeo atual *Peltocephalus dumerilianus*, e difere de outro táxon atual, *Podocnemis unifilis*, onde ele esta no nível da borda posterior desta cicatriz.

Na sua face visceral o xifiplastrão sutura-se com a cintura pélvica. Esta estrutura encontra-se articulada em MZSP-PV136. Como ela não esta presente em MZSP-PV31 e MZSP-PV40 é possível observar as cicatrizes púbica (anterior) e isquiática (posterior). A cicatriz púbica de *Bauruemys elegans* e representada por um contorno elíptico e estreito orientado póstero-lateralmente (figura 28A). Este padrão é semelhante ao encontrado nos podocnemidídeos atuais *Podocnemis expansa* (figura 31A) e *Peltocephalus dumerilianus* (figura 30A) e difere do observado nos fósseis de Podocnemidinura ?*Roxochelys vilavilensis* (Broin, 1971, fig. 2A) e *Cambaremys langertoni* (França e Langer, 2005, p.401, fig.6 E e F) onde ele é proporcionalmente mais largo.

A cicatriz isquiática de *Bauruemys elegans* possui um contorno subtriangular com uma borda lateral larga em comparação a sua fina projeção medial (figura 28A). Entre os exemplares de *Bauruemys elegans* observa-se uma leve variação na sua extensão, com MZSP-PV31 apresentando a mais estreita em comparação a MZSP-PV40. O seu padrão é próximo do encontrado nos taxons atuais *Podocnemis unifilis*, *Peltocephalus dumerilianus* (figura 30A) e no fóssil

?*Roxochelys vilavilensis*. Entretanto, é diferente do encontrado no fóssil *Cambaremys langertoni* onde a cicatriz comparativamente se estende pouco lateralmente e apresenta uma acentuada projeção póstero-lateral (França e Langer, 2005). Em MZSP-PV31 observa-se que as cicatrizes são conectadas por um sulco transversal, e dorsalmente a ele as projeções mediais se suturam como observado em MZSP-PV136.

5.4. Descrição Anatômica das Vértébras Cervicais

No interior do casco do exemplar MZSP-PV136 foram encontradas várias vértebras cervicais não articuladas, que pelo seu tamanho e posição estão sendo considerada como pertencentes ao mesmo espécime. Desta série, pode-se distinguir com segurança o áxis, a sexta, a sétima e a oitava vértebras. Com relação aos demais elementos da série, o atlas não foi encontrado. As demais vértebras apresentam-se articuladas, porém fraturadas, não sendo possível associá-las seguramente às suas respectivas posições.

As vértebras cervicais de *Bauruemys elegans* (figuras 32, 33, 34 e 35) apresentam um padrão semelhante ao encontrado no clado Pelomedusoides (figuras 40, 41, 42, 43) onde o centro da segunda cervical é anficélico e todos os centros das cervicais posteriores são procélicos, diferindo do padrão encontrado em Chelidae (figuras 36, 37, 38 e 39) onde o áxis, a terceira e a quarta cervical são opistocélicas; a quinta e a oitava são biconvexas anficélicas ; a sexta é procélica e a sétima é anficélica (Williams, 1950; Hoffstetter e Gasc, 1969 e Gaffney, *et al.*, 2006). Adicionalmente, as vértebras encontradas no fóssil se aproximam do padrão Pelomedusoides por serem pouco longas em relação à altura e por possuírem um largo processo transversal. Este padrão as separa claramente de Chelidae, onde o comprimento das vértebras é conscopicamente maior que a sua respectiva altura e os processos transversos são pouco pronunciados. Adicionalmente não foi possível incluir neste estudo comparativo as cervicais de Pelomedusidae, impossibilidade de obter material, e de Bothremididae, ausência destas estruturas na literatura.

Áxis

Este elemento apresenta-se fragmentado na porção anterior do arco neural e na porção pósterio-ventral (figuras 32A e 32B). A área de articulação anterior do centro vertebral encontra-se quebrada em sua maior parte.

Em vista anterior, observa-se em MZSP-PV136 uma superfície convexa pouco preservada na região esquerda do centro vertebral, que está sendo considerada como um vestígio do côndilo (figura 32C). Deste modo, esta cervical apresenta um centro vertebral biconvexo, seguindo o padrão apresentado por Kischlat *et al.* (1994) para *Bauruemys elegans*. Abaixo do côndilo do eixo de MZSP-PV136 encontra-se medialmente uma pequena projeção que se estende ventralmente, a crista ventral (figura 32C). Esta crista está pouco preservada no exemplar MZSP-PV136, impossibilitando assim determinar a sua extensão. A crista ventral varia entre os táxons analisados, apresentando-se acentuadamente desenvolvida no podocnemidídeo atual *Podocnemis unifilis*, onde pode medir a altura do côndilo, e fortemente reduzida no quelídeo *Hydromedusa tectifera* (figura 38B).

Os processos transversos de *Bauruemys elegans* projetam-se lateralmente a uma distância de aproximadamente duas vezes a largura do canal neural (figura 32C) de forma semelhante ao observado nos podocnemidídeos atuais *Podocnemis expansa* (figura 40C) e *Peltocephalus dumerilianus*. Comparativamente, os processos transversos são fortemente reduzidos no quelídeo *Hydromedusa tectifera* (figura 38C). Os processos transversos apresentam-se de *Bauruemys elegans* apresentam-se orientados horizontalmente. Diferindo do padrão presente entre os podocnemidídeos atuais onde eles apresentam, em algum grau, inclinados látero-ventralmente (figura 40C). Contudo, esta orientação pode ser um artefato causado pelo processo de diagênese do fóssil, pois a porção proximal do processo transversal apresenta-se rachada.

Em vista lateral, a crista ventral de *Bauruemys elegans* é aproximadamente retilínea medialmente, mas encontra-se desgastada nas extremidades anterior e posterior (figura 32B). Ela é bem desenvolvida no podocnemidídeo atual

Podocnemis unifilis onde sua porção anterior estende-se de forma acentuada ântero-ventralmente. Este padrão é também observado em outros podocnemidídeos atuais como *Peltocephalus dumerilianus* e *Erymnochelys madagascariensis* (Tronc e Vuillemin, 1974, p. 219, prancha 12), mas nestes diferentemente a crista não se estende anteriormente além do côndilo. A crista ventral no quelídeo *Hydromedusa tectifera* é pouco desenvolvida, não se estendendo ventralmente além das superfícies de articulação do centro vertebral (figura 36B).

A articulação posterior do centro de *elegans* apresenta um côndilo esférico (figura 32D). Este padrão é variável entre os podocnemidídeos atuais. Entre eles, *Erymnochelys madagascariensis* apresenta um padrão semelhante ao de *Bauruemys elegans*, mas a borda do seu côndilo apresenta comparativamente um contorno levemente quadrangular. No gênero *Podocnemis* e em *Peltocephalus dumerilianus* esta articulação é heterocélica (em “forma de sela”) com sua superfície apresentando-se, na sua altura média, acentuadamente côncava em sentido transversal. Este padrão de articulação é considerado uma sinapomorfia para a subfamília Podocnemidinae (Williams, 1950; Meylan, 1996 e De la Fuente, 2003).

Dorsalmente ao centro vertebral, observa-se no arco neural, um longo e espesso processo que se estende póstero-dorsalmente e que suporta em sua porção póstero-ventral as pós-zigapófises (veja Gaffney, 1985, 1990 e Bona e De la Fuente, 2005). Esta estrutura é comumente encontrada em Pleurodira. Em MZSP-PV136 o arco neural encontra-se deslocado ventralmente, obstruindo dorsalmente o canal neural (figura 32B). Posteriormente, ele termina na mesma altura do côndilo posterior, diferindo do padrão apresentado pelas demais vértebras, onde o arco neural ultrapassa o côndilo.

Em vista dorsal, a superfície do arco neural do eixo de *Bauruemys elegans* aparentemente apresenta uma longa e desenvolvida crista longitudinal em comparação as demais cervicais (figura 32B). Este padrão também é observado

no eixo dos podocnemídeos atuais, corroborando sua posição na coluna cervical (figura 40B).

Os processos transversos do eixo de *Bauruemys elegans* apresentam um contorno triangular (figura 32A), com uma ampla região proximal que se afina gradualmente em sentido lateral de forma próxima à encontrada em *Podocnemis expansa* (figura 40A). Diferentemente em outro podocnemídeo atual, *Peltocephalus dumerilianus*, ele é estreito ao longo de toda a sua extensão. No quelídeo *Hydromedusa tectifera* o processo transversal é largo na sua porção proximal mas se estende de forma sutil lateralmente, apresentando uma borda lateral com um contorno convexo (figura 36A). As dimensões do processo transversal do eixo de *Bauruemys elegans* são diferentes das encontradas no restante da série vertebral, onde ele é comparativamente mais robusto seguindo o padrão encontrado nos podocnemídeos atuais dos gêneros *Podocnemis* e *Peltocephalus dumerilianus*.

Posteriormente, o arco neural de *Bauruemys elegans* gradualmente alarga-se e sustenta as regiões das pós-zigapófises separadas por um entalhe medial (figura 32A). As pós-zigapófises também se encontram separadas no podocnemídeo atual *Podocnemis unifilis* e no quelídeo *Hydromedusa tectifera* (figura 36A). Entretanto em outro podocnemídeo atual, *Peltocephalus dumerilianus*, e no araripemydídeo *Araripemys barretoii* elas apresentam-se unidas. Contudo, ocorre em muitos táxons uma variação intra-específica nas pós-zigapófises com relação ao seu grau de união e ao longo da série vertebral (Gaffney *et al.*, 2006). Ventralmente, as faces de articulação das pós-zigapófises de *Bauruemys elegans* encontram-se amplamente separadas uma da outra, a uma distância correspondente a sua largura (figura 32D). Proporcionalmente, esta distância é menor nos podocnemídeos *Podocnemis unifilis* e *Peltocephalus dumerilianus*.

Sexta Vértebra Cervical

Este elemento de MZSP-PV136 não apresenta o processo transversal esquerdo e seu centro encontra-se desgastado posteriormente, impossibilitando assim delimitar o seu contorno (figura 33A).

Em vista anterior, *Bauruemyx elegans* apresenta um largo cótilo de contorno aproximadamente elipsoidal (figura 33C) diferenciando-se levemente de *Erymnochelys madagascariensis* onde este contorno apresenta uma borda côncava dorsalmente. Nos outros podocnemidídeos atuais o contorno e as dimensões do cótilo são variáveis. Em *Podocnemis unifilis*, o cótilo é oval e acentuadamente estreito em relação a sua largura, com sua altura medindo aproximadamente o diâmetro do canal neural. E em *Podocnemis expansa*, comparativamente, o contorno do cótilo é mais circular e a sua largura é pouco maior que a sua altura (figura 41C). A superfície desta articulação em *Bauruemyx elegans* é acentuadamente diferente no gênero *Podocnemis* e em *Peltocephalus dumerilianus* onde ela apresenta-se convexa transversalmente em conformidade com o padrão heterocélico.

Em MZSP-PV136, a pré-zigapófise esquerda apresenta-se deslocada ventralmente, obstruindo parcialmente o canal neural e a pré-zigapófise direita aparentemente não sofreu nenhum tipo de deslocamento (figura 33C). Sua superfície de articulação posiciona-se dorsalmente em relação à altura do processo transversal e apresenta-se tipicamente inclinada em sentido medial e ventral. Esta inclinação é semelhante à encontrada na pré-zigapófise de *Podocnemis expansa* e *Podocnemis unifilis*, mas nestes táxons ela encontra-se nivelada com o processo transversal (figura 41C). Contrariamente, em outro podocnemidídeo atual *Peltocephalus dumerilianus* a pré-zigapófise também é dorsal ao processo transversal, mas sua inclinação é mais acentuada.

Em vista lateral, a crista ventral e a articulação posterior do centro da sexta cervical de *Bauruemyx elegans* encontram-se desgastados (figura 33B) não sendo possível determinar o seu contorno e extensão. Nos podocnemidídeos atuais e no quelídeo *Hydromedusa tectifera* esta crista apresenta um contorno côncavo que

se curva acentuadamente póstero-ventralmente. Dorsalmente ao centro da sexta cervical, encontra-se um arco neural comparativamente mais longo e orientado mais dorsalmente que o apresentado pelo áxis (figura 33B). Como esta estrutura de MZSP-PV136 aparentemente não apresenta nenhuma deformação, eu estou usando suas características para tentativamente atribuí-la a sexta cervical. Embora, a sexta e a quinta cervical das dos podocnemidídeos atuais apresentem uma morfologia muito similar, a borda dorsal do arco neural desta vertebra de *Bauruemys elegans* curva-se gradualmente em sentido póstero-dorsal. Este padrão é semelhante ao encontrado na sexta cervical dos podocnemidídeos atuais: *Podocnemis expansa*, *Podocnemis unifilis* e *Peltocephalus dumerilianus* (figura 41B). E diferencia-se do padrão da quinta cervical destes táxons onde se observa anteriormente uma pequena e saliente crista na borda dorsal do arco neural.

Em vista dorsal, o processo transversal de sexta cervical de *Bauruemys elegans* apresenta um contorno triangular (figura 33A). Com uma borda anterior que se curva levemente póstero-lateralmente e uma borda posterior de orientação aproximadamente transversal e de contorno côncavo. Este processo embora mais estreito é próximo do observado em *Podocnemis expansa* (figura 41A) e diferencia-se de *Peltocephalus dumerilianus* onde ele apresenta-se estreito por todo o seu comprimento. O arco neural de *Bauruemys elegans* alarga-se gradualmente em sentido posterior, com sua superfície apresentando na porção média uma curta e suave crista longitudinal de forma semelhante à encontrada nos podocnemidídeos atuais *Podocnemis expansa* (figuras 33B e 41B) e *Peltocephalus dumerilianus*. Posteriormente, o arco neural de *Bauruemys elegans* apresenta uma região que se projeta póstero-dorsalmente e é dividida por um entalhe póstero-medial (figura 33A). Esta região também apresenta uma morfologia próxima da encontrada em *Peltocephalus dumerilianus* e *Podocnemis expansa* (figura 41A). Entretanto, nestes esta região é comparativamente mais saliente medialmente. Diferindo destes padrões, o arco neural de outro podocnemidídeo, *Podocnemis unifilis*, e do quelídeo *Hydromedusa tectifera*

apresenta posteriormente uma superfície plana e um contorno convexo, sem entalhe (figura 37A).

Em vista posterior, o arco neural de *Bauruemys elegans* sustenta ventralmente as superfícies de articulação das pós-zigapófises (figuras 33B e 33D). Elas se encontram orientadas látero-dorsalmente e estão separadas a uma distancia equivalente a metade da sua largura de forma semelhante à encontrada em *Podocnemis expansa* (figura 41D). Em *Podocnemis unifilis*, em comparação, elas se orientam mais horizontalmente. A separação das superfícies de articulação das pós-zigapófises desta cervical corrobora este elemento como a sexta cervical de MZSP-PV136. Pois, comparativamente, a quinta cervical dos podocnemidídeos atuais apresentam as pós-zigapófises fusionadas medialmente (*Podocnemis expansa* e *Podocnemis unifilis*) ou sutilmente separadas (*Peltocephalus dumerilianus*).

Sétima Vértebra Cervical

Este elemento apresenta-se bem preservado em MZSP-PV136 com exceção da pré-zigapófise esquerda que esta perdida (figura 34A).

Em vista anterior o cótilo deste centro, embora mais profundo, segue o mesmo padrão descrito para a sétima cervical (figura 34C). Ventralmente o cótilo de *Bauruemys elegans* afina-se gradualmente em sentido ventral, formando a crista ventral de uma forma similar à encontrada em *Podocnemis expansa*, e diferindo do padrão observado em outro podocnemidídeo atual, *Podocnemis unifilis*, onde esta crista apresenta comparativamente um contorno abrupto. Dorsalmente e lateralmente ao cótilo de *Bauruemys elegans* estende-se um robusto processo transverso, posicionado na mesma altura do canal neural e apresentando uma espessura equivalente ao diâmetro desta abertura (figura 34C), seguindo um padrão semelhante ao encontrado em *Podocnemis expansa* (figura 42C). Comparativamente entre os outros podocnemidídeos atuais o processo transverso apresenta-se menos espesso e posicionado mais ventralmente em *Peltocephalus dumerilianus*, e em *Podocnemis unifilis* ele apresenta-se estreito e

posiciona-se na altura media do canal neural. Adicionalmente, neste táxon ele apresenta um espessamento distalmente.

A pré-zigapófise de MZSP-PV136 estende-se látero-dorsalmente ao canal neural seguindo o padrão encontrado entre os podocnemidídeos atuais e não foi encontrada nenhuma diferença significativa entre os táxons (figuras 34C e 42C).

Em vista lateral, a crista ventral do centro da sétima cervical de MZSP-PV136 apresenta um contorno retilíneo, diferindo dos podocnemidídeos atuais que apresentam uma crista ventral côncava. Posteriormente, o côndilo de *Bauruemys elegans* projeta-se moderadamente além da borda posterior do canal neural (figura 34B). Entre os podocnemidídeos atuais o côndilo projeta-se acentuadamente em sentido posterior em *Podocnemis unifilis* diferindo de *Peltocephalus dumerilianus* onde esta projeção é inexpressiva. A ponta do processo transversal de *Bauruemys elegans* apresenta-se robusta e orientada póstero-ventralmente, diferindo dos podocnemidídeos atuais *Podocnemis expansa* e *Peltocephalus dumerilianus* onde ela é aproximadamente vertical. O arco neural de *Bauruemys elegans* apresenta-se longo e orientado de forma acentuada dorsalmente (figura 34B) seguindo a mesma conformação encontrada na sétima cervical dos podocnemidídeos atuais (figura 42B). A borda dorsal do arco neural de *Bauruemys elegans* curva-se gradualmente em sentido póstero-dorsal, diferindo de *Podocnemis expansa* que apresenta um contorno senoidal.

A borda ventral do arco neural de *Bauruemys elegans* que compreende a extensão entre o canal neural e a face de articulação da pós-zigapófise, apresenta-se acentuadamente côncava. Este relevo se deve a uma constrição da espessura do arco neural nesta região. O grau desta constrição é o mesmo em *Bauruemys elegans* e *Podocnemis expansa*. Mas ela é variável entre os demais podocnemidídeos atuais, com *Podocnemis unifilis* apresentando uma constrição mais acentuada e *Peltocephalus dumerilianus* mais reduzida. A porção posterior do arco neural de *Bauruemys elegans* estende-se de forma acentuada dorsalmente as faces de articulação das pós-zigapófises em uma proporção equivalente a largura destas superfícies (figuras 34 B e D). Esta proporção é

similar à encontrada em *Podocnemis expansa* (figuras 42 B e D) e é comparativamente mais estreita em *Podocnemis unifilis*.

Em vista dorsal, a borda anterior do processo transversal de *Bauruemys elegans* estende-se pósterio-lateralmente de forma quase retilínea, curvando-se lateralmente na sua porção posterior (figura 34A). Diferentemente entre os podocnemidídeos atuais ela encontra-se côncava em *Podocnemis expansa* (figura 42A) e é acentuadamente côncava e curta em *Peltocephalus dumerilianus*. A superfície dorsal do arco neural de *Bauruemys elegans* apresenta pequenas saliências retilíneas orientadas longitudinalmente. Posteriormente, ele apresenta uma superfície levemente achatada em sentido transversal. Comparativamente, esta superfície é extremamente ampla em *Podocnemis expansa*, mas ausente em *Peltocephalus dumerilianus*.

Em vista posterior, *B. elegans* apresenta um côndilo esférico de contorno levemente quadrangular (figura 34D). Entre os podocnemidídeos atuais, este padrão é em algum grau semelhante ao observado em *Podocnemis expansa* (figura 42D), e em *Peltocephalus dumerilianus* ele é elipsoidal. Nestes táxons, a sétima cervical não apresenta o padrão heterocélico presente nas suas cervicais anteriores. Posteriormente, as superfícies de articulação das pós-zigapófises encontram-se levemente separadas em *Bauruemys elegans* e *Podocnemis expansa* (figuras 34D e 42D). Em *Podocnemis unifilis* diferentemente elas são menos inclinadas e encontram-se mais separadas, a uma distância próxima à metade da sua largura. No quelídeo *Hydromedusa tectifera* elas são fusionadas medialmente, conferindo deste modo uma articulação em forma de meia lua a este táxon (figura 38D).

Oitava Vértebra Cervical

Esta estrutura encontra-se pouco preservada em algumas regiões. O processo transversal esquerdo encontra-se fragmentado e a pré-zigapófise esquerda esta perdida (figura 35A).

Em vista anterior, o cótilo de MZSP-PV136 apresenta um contorno aproximadamente circular, entretanto, por sua borda estar pouco preservada não

é possível delimitá-la de forma segura (figura 35C). Comparativamente entre os podocnemídeos atuais, o cótilo de *Peltocephalus dumerilianus* apresenta-se como uma concavidade profunda e circular, em *Podocnemis expansa* ele é raso e ovóide (figura 43C) e em *Podocnemis unifilis* ele é aproximadamente elíptico. Os processos transversos de MZSP-PV136 apresentam-se pouco preservados, não sendo possível avaliar as suas características de forma segura. Aparentemente ele é similar ao padrão encontrado em *Podocnemis expansa*, onde o processo transversal é curto, horizontal, mais largo que o canal neural e apresentando uma espessura equivalente ao diâmetro desta abertura. Em comparação, em *Peltocephalus dumerilianus* ele se apresenta menos espesso e orientado látero-ventralmente.

Em vista lateral, observa-se uma proeminente e curta crista ventral nesta vértebra de *Bauruemys elegans* (figura 35B). Esta característica é encontrada na oitava cervical dos podocnemídeos atuais (figura 43B), corroborando a posição deste elemento na série vertebral de MZSP-PV136. Comparando este padrão com o encontrado entre os podocnemídeos atuais, a crista ventral de *Bauruemys elegans* apresenta-se mais desenvolvida que a observada em *Podocnemis unifilis*. Entretanto, Embora a sua borda esteja levemente desgastada ela possivelmente não se estendia de forma acentuada póstero-ventralmente como a crista ventral presente em *Podocnemis expansa* e *Peltocephalus dumerilianus*. Na porção posterior do centro, o côndilo de *Bauruemys elegans* projeta-se posteriormente, em relação à borda do canal neural, em uma proporção semelhante à observada em *Podocnemis expansa* (figuras 35B e 43B) e mais acentuada que a presente em *Peltocephalus dumerilianus*.

Dorsalmente esta presente em *Bauruemys elegans* um arco neural longo que se estende póstero-dorsalmente em uma inclinação quase vertical (figura 35B). Esta inclinação é tipicamente encontrada na oitava cervical dos podocnemídeos atuais (figura 43B), e difere do padrão do quelídeo *Hydromedusa tectifera* onde ele é comparativamente mais horizontal (figura 39B). A borda anterior do arco neural de *Bauruemys elegans* apresenta-se retilínea. Contudo ela curva-se de forma acentuada póstero-ventralmente na sua porção

posterior. Este padrão é diferente entre os podocnemidídeos atuais, com *Podocnemis expansa* e *Podocnemis unifilis* apresentando um arco neural curvo e longo na porção dorsal e *Peltocephalus dumerilianus* apresentando um arco neural com a borda côncava anteriormente e curvando-se póstero-ventralmente de forma abrupta. Posteriormente, na sua altura média, o arco neural de *Bauruemys elegans* sustenta as superfícies de articulação das pós-zigapófises (figura 25D). Anteriormente a esta superfície de articulação, observa-se uma superfície chanfrada relacionada a uma constrição que ocorre nesta região do arco neural (como a citada para a sétima cervical). Em *Bauruemys elegans*, esta constrição apresenta-se acentuadamente curta em relação ao comprimento da pós-zigapófise. Esta constrição é variável entre os podocnemidídeos atuais, apresentando aproximadamente o mesmo comprimento da pós-zigapófise em *Podocnemis unifilis* e praticamente não ocorrendo em *Peltocephalus dumerilianus*.

Em vista dorsal, anteriormente estão presentes as pré-zigapófises. Apenas a parte direita desta estrutura está presente em MZSP-PV136. Contudo, devido a sua integridade deste lado, pelo comprimento da sua borda medial pode-se inferir que ambas as pré-zigapófises eram acentuadamente separadas (figura 35A). Comparativamente, entre os podocnemidídeos atuais *Peltocephalus dumerilianus* apresenta um profundo e largo entalhe separando as pré-zigapófises e em *Podocnemis expansa* elas apresentam-se menos separadas proximalmente (figura 43A). O processo transversal de *Bauruemys elegans* era possivelmente semelhante ao encontrado em *Podocnemis expansa*, apresentando anteriormente e posteriormente um contorno levemente côncavo, e lateralmente uma larga borda (figuras 35A e 43A). Este padrão é próximo do apresentado por *Peltocephalus dumerilianus*. Entretanto, seu processo transversal é orientado de forma acentuada em sentido póstero-lateral.

Posteriormente, em *Bauruemys elegans* a porção dorsal das pós-zigapófises encontram-se fusionadas medialmente e estendem-se de forma tímida posteriormente ao arco neural (figura 35A). Entre os podocnemidídeos, as pós-zigapófises são separadas medialmente por um profundo entalhe e estendem-se posteriormente de forma acentuada em *Podocnemis expansa* (figura 43A).

Diferentemente, em *Peltocephalus dumerilianus* e *Podocnemis unifilis* elas encontram-se levemente separadas.

Em vista posterior, o côndilo de *Bauruemys elegans* é esférico e tem um formato aproximadamente elíptico (figura 39D). Comparativamente entre os podocnemidídeos atuais *Peltocephalus dumerilianus* e *Podocnemis expansa* também apresentam um côndilo esférico, entretanto seu formato é circular (figura 43D). Em *Podocnemis unifilis* ele apresenta um padrão similar, mas sua borda dorsal é côncava.

As pós-zigapófises de *Bauruemys elegans* apresentam-se orientadas em sentido látero-dorsal de forma acentuada, seguindo a condição de *Podocnemis expansa* (figuras 35D e 43D) e diferindo de *Peltocephalus dumerilianus* onde elas são orientadas mais horizontalmente. Em *Bauruemys elegans* as pós-zigapófises são levemente fusionadas medialmente. Esta estrutura é variável entre os podocnemidídeos atuais, apresentando-se acentuadamente fusionada em *Peltocephalus dumerilianus* e acentuadamente separadas, a uma distância próxima à metade da largura da superfície de articulação da pós-zigapófise, em *Podocnemis unifilis*.

5.5. Descrição Anatômica da Cintura Peitoral.

A escápula e o coracóide a serem descritos aqui foram encontrados desarticulados dentro do casco do exemplar MZSP-PV136. As escápulas foram encontradas deitadas, em seus respectivos lados, sobre a superfície visceral do plastrão deste exemplar e a extremidade distal do processo ventromedial desta estrutura encontra-se ausente em ambas às partes. Como o processo ventromedial da escápula esquerda encontra-se mais íntegro em relação ao direito, este elemento será utilizado na descrição.

Escápula

Esta estrutura constitui-se de duas longas barras ósseas, o processo dorsal e o processo ventromedial. Em tartarugas estes processos fundem suas

extremidades lateralmente apresentando desse modo uma escápula em forma de “L”, com uma angulação de quase 90° entre os processos. O processo dorsal estende-se dorso-medialmente e é geralmente mais longo que o processo ventromedial. Em vida, a extremidade distal deste processo é coberta por uma cartilagem supra-escapular que é conectada por ligamento a primeira costela e a porção adjacente da superfície ventral da carapaça. O processo ventromedial estende-se medialmente apresentando uma posição aproximadamente transversal e levemente horizontal. Adicionalmente, em vida a extremidade distal do processo ventromedial é coberta por cartilagem e é unida por ligamentos ao entoplastrão (Walker, 1973).

A escápula de *Bauruemys elegans* apresenta um padrão semelhante ao encontrado nos representantes atuais de Podocnemididae e diferencia-se da escápula dos quelídeos *Phrynops geoffroanus* e *Hydromedusa tectifera* que apresentam, em vista anterior, uma extensa fusão entre os processos dorsal e ventromedial e uma fossa glenóide projetada conspicuamente em sentido lateral.

O processo dorsal de MZSP-PV136 é aproximadamente retilíneo de forma semelhante à encontrada nos podocnemidídeos atuais e não se curvando medialmente como o presente no fóssil *Stupendemys geographicus* (Gaffney *et al.*, 1998). Na sua porção media, em secção transversal, este processo dorsal de *Bauruemys elegans* tem um contorno aproximadamente elíptico. Contudo este contorno é variável ao longo do seu eixo, com a sua superfície achatando-se póstero-medialmente em sentido dorsal e achatando-se ântero-posteriormente em sentido ventral. A porção distal do processo dorsal de *Bauruemys elegans* apresenta sua superfície ornamentada com pequenos sulcos paralelos orientados longitudinalmente uma condição comum entre os táxons observados.

Em vista anterior o processo dorsal de *Bauruemys elegans* apresenta, paralelamente a borda medial e na sua altura media, um sulco longo e raso. O padrão desta região do processo dorsal é variável entre os podocnemidídeos atuais. Em *Peltocephalus dumerilianus* a superfície da borda medial é em

comparação achatada lateralmente e levemente sulcada e em *Podocnemis expansa* esta região apresenta-se acentuadamente achatada ântero-medialmente.

Ventralmente, na área de junção do processo dorsal com o processo ventromedial, a superfície da escápula de *Bauruemys elegans* apresenta-se levemente côncava na região medial a fossa glenóide. Esta concavidade é observada entre os podocnemidídeos atuais sendo mais pronunciada em *Peltocephalus dumerilianus* e especialmente *Podocnemis expansa*. Diferentemente, esta superfície da escápula encontra-se plana nos quelídeos *Hydromedusa tectifera* e *Phrynops geoffroanus*.

Em vista posterior, o processo dorsal da escápula de *Bauruemys elegans* apresenta uma superfície convexa que gradativamente se achata de forma sutil medialmente. Diferentemente, o processo dorsal de *Podocnemis expansa* apresenta um relevo mais complexo que envolve uma superfície acentuadamente convexa na sua região central e achatada medialmente na sua porção ventral. Gradativamente neste taxon esta convexidade diminui em sentido dorsal e simultaneamente ocorre uma torção da superfície achatada que acaba ocupando a área central da porção dorsal do processo dorsal. Comparativamente *Peltocephalus dumerilianus* apresenta um processo dorsal com uma superfície convexa uniforme ao longo do processo dorsal, apresentando-se apenas levemente achatada medialmente na sua altura media. Distintamente os quelídeos *Hydromedusa tectifera* e *Phrynops geoffroanus* apresentam um processo dorsal uniforme ao longo da sua extensão, com uma superfície levemente convexa na sua região central que se afina lateralmente na sua porção dorsal.

O processo ventromedial de *Bauruemys elegans* apesar de estar quebrado medialmente, não deveria estender-se muito além do comprimento observado. Pois, considerando os táxons examinados, ele é sempre curto em relação ao processo dorsal. Na sua porção média, em secção transversal, o processo ventromedial de *Bauruemys elegans* apresenta um contorno ovóide com sua extremidade mais larga posicionada dorsalmente.

Em vista anterior, o processo ventromedial de *Bauruemys elegans* alarga-se sutilmente em sentido medial. Sua superfície apresenta-se plana e, na sua região dorsal ela se curva em sentido posterior resultando em um relevo convexo. Entre os podocnemidídeos atuais, o relevo do processo ventromedial apresenta-se variável. Em *Podocnemis expansa* a superfície do processo ventromedial apresenta-se acentuadamente plana anteriormente e látero-dorsalmente (próxima à projeção da fossa glenóide). A área de contato entre estas superfícies planas confere uma conspícua saliência ao relevo do processo ventromedial de *Podocnemis expansa*. Em *Peltocephalus dumerilianus*, o processo ventromedial é comparativamente menos robusto com um relevo acentuadamente achatado na sua porção ventral, apresentando um raso e extenso sulco nesta região, e um relevo levemente convexo e saliente dorsalmente na sua porção ventral.

Em vista posterior o processo ventromedial de *Bauruemys elegans* apresenta lateralmente na área adjacente a fossa glenóide uma superfície aproximadamente plana que corresponde à área de articulação do coracóide. Em *Bauruemys elegans* esta área é levemente orientada em sentido ventral, diferindo de *Podocnemis expansa* onde ela se apresenta aproximadamente vertical, em um sentido quase paralelo ao processo dorsal. O relevo do processo ventromedial de *Bauruemys elegans* apresenta-se convexo dorsalmente e achata-se de forma gradual em sentido ventral e medial. Entre os podocnemidídeos atuais, *Podocnemis expansa* apresenta um processo ventromedial achatado lateralmente (na região próxima a articulação com o coracóide) que se torna gradualmente convexo medialmente. Este padrão é similar ao observado em *Peltocephalus dumerilianus*. Contudo, neste táxon o processo ventromedial encontra-se mais achatado e apresenta um sulco na sua porção media. Diferentemente o processo ventromedial dos quelídeos *Hydromedusa tectifera* e *Phrynops geoffroanus* apresentam em secção transversal da sua porção medial um formato aproximadamente triangular, com sua porção próxima a área de articulação com o coracóide apresentando acentuadamente plana verticalmente e tornando-se achatada póstero-dorsalmente em sentido medial.

A fossa glenóide é uma área de articulação côncava posicionada na extremidade lateral da escápula que se articula com a cabeça do úmero. Ela é formada por dois elementos: a escápula, mais precisamente na extremidade lateral da região onde o processo dorsal e o processo ventromedial se fundem neste elemento, e o coracóide que se articula com a escápula látero-póstero-ventralmente e forma a porção ventral da fossa glenóide. O contorno da fossa glenóide de *Bauruemys elegans* é levemente côncavo na sua porção pósterolateral (formada pela escápula). Este padrão é semelhante ao observado em *Podocnemis expansa*; contudo neste táxon esta região apresenta-se retilínea; e difere do contorno observado em *Peltocephalus dumerilianus* onde esta região apresenta acentuadamente côncava.

Coracóide

Este elemento compreende uma lâmina óssea que se orienta horizontalmente e articula-se pósterolatero-ventralmente com a escápula, participando da fossa glenóide.

Em *Bauruemys elegans* o coracóide compreende uma estrutura cilíndrica e fina anteriormente que gradualmente se achata e se alarga em sentido posterior. Em vista dorsal, sua borda lateral comporta-se como uma suave curva senoidal, cuja porção posterior é convexa. Sua borda medial apresenta um contorno côncavo, apresentando posteriormente uma pequena porção convexa que se curva lateralmente e participa da borda posterior do coracóide.

O formato do coracóide de *Bauruemys elegans* é próximo do encontrado entre os quelídeos *Hydromedusa tectifera* e *Phrynops geoffroanus* onde ele apresenta-se como uma lâmina chata que se alarga acentuadamente em sentido posterior. Contudo, diferentemente de *Bauruemys elegans*, a porção pósteromedial do coracóide destes táxons apresenta um contorno agudo devido à abrupta divisão existente entre a borda medial e posterior do coracóide. Este formato do coracóide de *Bauruemys elegans* diferencia-se distintamente do apresentado pelos podocnemídeos atuais onde ele compreende uma lâmina estreita, longa e

de contorno curvo em secção longitudinal que como consequência deste fato um relevo convexo dorsalmente e côncavo ventralmente.

6. ANÁLISE FILOGENÉTICA

6.1. Descrição dos caracteres

Caracteres do Crânio

1. Emarginação do crânio (de la Fuente, 2003):

(IC=1.000, IR= 1.000, ICR= 1.000)

(0) emarginação posterior estendendo-se ântero-ventralmente: *Pelusios sinuatus*, *Araripemys barreto*i, *Cearachelys placidoi*, *Kurmademys kallamedensis*, *Brasilemys josai*, *Hamadachelys escuilliei*, *Portezueloemys patagonica*, *Bauruemys elegans*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*, *P. erythrcephala*, *P. expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*, *P. lewyana*.

(1) emarginação lateral estendendo-se póstero-dorsalmente: *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*.

(?) *Cambaremys langertoni*. (estrutura não encontrada no fóssil)

O padrão de emarginação do crânio é uma das características que distinguem os táxons relacionados à Família Chelidae, estado (1); em comparação aos Pelomedusoides (Pelomedusidae, Araripemydidae, Euraxemydidae, Bothremididae, Podonemididae), estado (0).

2. Osso nasal (Gaffney & Meylan, 1988, Meylan, 1996 e Gaffney, et al., 2006):

(IC=1.000, IR= 1.000, ICR= 1.000)

(0) presente: *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*.

(1) ausente: *Acanthochelys spixii*, *Pelusios sinuatus*, *Araripemys barreto*i, *Cearachelys placidoi*, *Kurmademys kallamedensis*, *Hamadachelys escuilliei*, *Bauruemys elegans*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*, *P. lewyana*.

(?) *Brasilemys josai*, *Portezueloemys patagonica*, *Cambaremys langertoni*.
(não preservada nos dois primeiros e desconhecida no terceiro fóssil)

3. Largura da região entre as órbitas (Kischlat, 1991):

(IC=0.333, IR= 0.333, ICR= 0.111)

(0) medindo até três quartos do diâmetro da órbita: *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*, *Araripemys barreto*, *Cearachelys placidoi*, *Kurmademys kallamedensis*, *Hamadachelys escuilliei*, *Bauruemys elegans*, *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*, *P. lewyana*.

(1) medindo o diâmetro da órbita ou mais: *Pelusios sinuatus*, *Brasilemys josai*, *Peltocephalus dumerilianus*, *Erymnochelys madagascariensis*.

(?) *Portezueloemys patagonica*, *Cambaremys langertoni* (região não preservada no primeiro fóssil e crânio desconhecido no segundo fóssil).

4. Sulco entre as órbitas:

(IC=1.000, IR= 1.000, ICR= 1.000)

(0) ausente: *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*, *Pelusios sinuatus*, *Araripemys barreto*, *Cearachelys placidoi*, *Kurmademys kallamedensis*, *Brasilemys josai*, *Hamadachelys escuilliei*, *Bauruemys elegans*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*.

(1) presente: *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*, *P. lewyana*.

(?) *Portezueloemys patagonica*, *Cambaremys langertoni*. (região não preservada no primeiro e crânio desconhecido no segundo fóssil).

A presença de um sulco na região entre as órbitas (1) é considerada uma sinapomorfia para o gênero *Podocnemis*. A ausência deste estado (0) é uma das características morfológicas utilizadas por Kischlat e Azevedo (1991) para alocar o fóssil "*Podocnemis elegans*" em um novo gênero, *Bauruemys*.

5. Sutura entre o parietal e o jugal:

(IC=1.000, IR= 1.000, ICR= 1.000)

(0) ausente: *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*, *Pelusios sinuatus*, *Araripemys barreto*, *Cearachelys placidoi*, *Kurmademys kallamedensis*, *Brasilemys josai*, *Hamadachelys esculie*, *Bauruemys elegans*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*.

(1) presente: *Podocnemis erythrcephala*, *P. expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*, *P. lewyana*.

(?) *Portezueloemys patagonica*, *Cambaremys langertoni*. (região não preservada no primeiro e crânio desconhecido no segundo fóssil).

A sutura entre estes dois elementos (1) nos representantes de *Podocnemis* esta relacionada à presença de um curto pós-orbital em relação à borda medial do jugal. O estado (0) apresenta uma morfologia distinta entre os táxons amostrados indicando que ele é possivelmente homoplástico. Em Chelidae (*Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*) esta sutura encontra-se ausente devido à presença de um acentuadamente curto jugal em relação ao pós-orbital. Entre os outros táxons, sua ausência possivelmente esta relacionada à presença de um longo pós-orbital que inibe o contato entre estes dois elementos. Este caráter foi codificado como (1) para Erymnochelyinae por De la Fuente (2003). Embora o autor não cite quais táxons foram utilizados como representantes deste clado, esta codificação encontra-se equivocada devido à ausência desta sutura (0) em *Erymnochelys madagascariensis*.

6. Quadrado-jugal:

(IC=1.000, IR= 1.000, ICR= 1.000)

(0) ausente: *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*.

(1) presente: *Pelusios sinuatus*, *Araripemys barreto*, *Cearachelys placidoi*, *Kurmademys kallamedensis*, *Brasilemys josai*, *Hamadachelys esculie*,

Portezueloemys patagonica, *Bauruemys elegans*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*, *P. lewyana*

(?) *Cambaremys langertoni* (crânio desconhecido neste fóssil).

A ausência do quadrado-jugal é considerada uma sinapomorfia para o clado Chelidae (Gaffney e Meylan, 1988 e Shaffer, *et al.* 1997).

7. Sutura entre o parietal e o quadrado-jugal (Gaffney & Meylan, 1988 e Gaffney, et al., 2006):

(IC=1.000, IR= 1.000, ICR= 1.000)

(0) ausente: *Pelusios sinuatus*, *Araripemys barreto*, *Cearachelys placidoi*, *Kurmademys kallamedensis*, *Brasilemys josai*.

(1) presente: *Hamadachelys esculie*, *Bauruemys elegans*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*, *P. lewyana*.

(-) *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*.

(?) *Portezueloemys patagonica*, *Cambaremys langertoni*. (região não preservada no primeiro e crânio desconhecido no segundo fóssil).

Este caráter foi considerado inaplicável (-) para Chelidae devido à ausência do quadrado-jugal neste clado (conforme citado no caráter anterior). Esta codificação foi empregada com o propósito de evitar homoplasia entre os outros táxons que não apresentam esta sutura, mas possuem ambos os elementos (0). Ela difere da codificação utilizada por De la Fuente (2003) onde o clado Chelidae é codificado como estado (0).

8. Sutura entre o quadrado e o jugal (Gaffney, et al., 2006):

(IC=1.000, IR= 0/0, ICR= 0/0)

(0) ausente: *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*, *Pelusios sinuatus*, *Araripemys barreto*, *Cearachelys placidoi*, *Kurmademys kallamedensis*, *Brasilemys josai*, *Hamadachelys esculie*,

Bauruemys elegans, *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*, *P. lewyana*.

(1) presente: *Peltocephalus dumerilianus*.

(0/1) *Erymnochelys madagascariensis*.

(?) *Portezueloemys patagonica*, *Cambaremys langertoni*. (região não preservada no primeiro e crânio desconhecido no segundo fóssil).

9. Sutura entre o quadrado-jugal e o pós-orbital:

(IC=1.000, IR= 1.000, ICR= 1.000)

(0) presente: *Pelusios sinuatus*, *Araripemys barreto*, *Cearachelys placidoi*, *Kurmademys kallamedensis*, *Hamadachelys escuilliei*, *Bauruemys elegans*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*.

(1) ausente: *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*, *P. lewyana*.

(0/1) *Podocnemis erythrcephala*. (variação intraespecífica)

(-) *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*.

(?) *Brasilemys josai*, *Portezueloemys patagonica*, *Cambaremys langertoni*. (região não preservada nos dois primeiros e crânio desconhecido no terceiro fóssil).

Observa-se entre os crânios analisados que corre uma relação entre a presença de um “longo” pós-orbital contatando o quadrado-jugal (0) em oposição a um “curto” pós-orbital posicionado distantemente do quadrado-jugal (1). Em Chelidae este caráter é inaplicável (-) devido à ausência do quadrado-jugal (veja caráter 6).

Esta é uma tentativa de evitar a ambigüidade existente na determinação do caráter “comprimento do pós-orbital”, como proposto por Meylan (1996) e Gaffney, *et al.* (2006).

10. Escama interparietal:

(IC=0.500, IR= 0.000, ICR= 0.000)

(0) apresentando a sua largura maior que o comprimento: *Podocnemis erythrcephala*, *P. lewyana*.

(1) apresentando o seu comprimento maior que a largura: *Hamadachelys escuilliei*, *Bauruemys elegans*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis expansa*, *P. sextuberculata*, *P. unifilis*.

(?) *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*, *Pelusios sinuatus*, *Araripemys barreto*, *Cearachelys placidoi*, *Kurmademys kallamedensis*, *Brasilemys josai*, *Portezueloemys patagonica*, *Cambaremys langertoni* (não observado, e crânio desconhecido no ultimo táxon).

Este caráter, assim como os caracteres 11, 12 e 14 estão presentes na chave de identificação para as espécies atuais do gênero *Podocnemis* proposta por Williams (1954). Eles ainda não tinham sido empregados em um contexto cladístico. Como em vários táxons foi possível determinar seus respectivos estados, eles foram tentativamente empregados nesse trabalho.

11. Escama interparietal alargada posteriormente e separando as escamas parietais:

(IC=0.500, IR= 0.000, ICR= 0.000)

(0) não: *Hamadachelys escuilliei*, *Bauruemys elegans*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*, *P. lewyana*, *P. sextuberculata*, *P. unifilis*.

(1) sim: *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis sextuberculata*.

(?) *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*, *Pelusios sinuatus*, *Araripemys barreto*, *Cearachelys placidoi*, *Kurmademys kallamedensis*, *Brasilemys josai*, *Portezueloemys patagonica*, *Cambaremys langertoni*. (?) *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*, *Pelusios sinuatus*, *Araripemys barreto*, *Cearachelys placidoi*, *Kurmademys kallamedensis*, *Brasilemys josai*, *Portezueloemys patagonica*, *Cambaremys langertoni* (não observado, e crânio desconhecido no ultimo táxon).

12. Contorno da borda ventral do pré-maxilar em relação ao maxilar, em vista anterior (Williams, 1954):

(IC=0.600, IR= 0.600, ICR= 0.360)

(0) retilíneo: *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*, *Podocnemis expansa*.

(1) côncavo: *Pelusios sinuatus*, *Bauruemys elegans*, *Podocnemis unifilis*, *P. lewyana*.

(2) entalhe em "V": *Podocnemis erythrcephala*, *P. sextuberculata*.

(3) convexo: *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*.

(?) *Araripemys barreto*, *Cearachelys placidoi*, *Kurmademys kallamedensis*, *Brasilemys josai*, *Hamadachelys escuilliei*, *Portezueloemys patagonica*, *Cambaremys langertoni*. (região pouco preservada, com exceção do ultimo onde o crânio é desconhecido)

Este caráter foi proposto originalmente por Williams (1954) na sua revisão taxonômica para o gênero *Podocnemis*.

13. Participação do pré-maxilar na borda da coana (Gaffney, et al. 2002):

(IC=0.500, IR= 0.500, ICR= 0.250)

(0) ausente: *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*, *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. lewyana*.

(1) presente: *Pelusios sinuatus*, *Kurmademys kallamedensis*, *P. sextuberculata*.

(0/1) *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*. (variação intra-específica)

14. Vômer (de la Fuente, 2003):

(IC=0.667, IR= 0.800, ICR= 0.533)

(0) estendendo-se posteriormente entre os palatinos: *Acanthochelys spixii*, *Phrynops geoffroanus*.

(1) reduzido à região entre as coanas: *Cearachelys placidoi*, *Hamadachelys escuilliei*, *Portezueloemys patagonica*, *Bauruemys elegans*.

(2) ausente: *Araripemys barreto*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis expansa*, *P. sextuberculata*.

(0/1) *Hydromedusa tectifera* (variação intra-específica).

(1/2) *Pelusios sinuatus*, *Podocnemis erythrcephala*, *P. unifilis*, *P. lewyana* (variação intraespecífica).

(?) *Kurmademys kallamedensis*, *Brasilemys josai*, *Cambaremys langertoni* (região não preservada nos dois primeiros e crânio desconhecido no terceiro)

Esta estrutura foi codificada como acentuadamente desenvolvida para o clado Pelomedusidae por De la Fuente (2003). Entretanto, esta condição não foi observada em *Pelusios sinuatus* sugerindo que esta estrutura seja ausente; como proposto por Romer (1956); ou extremamente reduzida neste táxon.

15. Padrão das saliências na superfície de trituração dos alimentos do maxilar:

(IC=1.000, IR= 1.000, ICR= 1.000)

(0) ausentes ou pouco distintas: *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*, *Pelusios sinuatus*, *Araripemys barreto*, *Cearachelys placidoi*, *Kurmademys kallamedensis*, *Brasilemys josai*, *Bauruemys elegans*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*.

(1) duas saliências retilíneas e curtas se tocando anteriormente: *Podocnemis sextuberculata*.

(2) três saliências curtas e paralelas com a menor posicionando-se labialmente: *Podocnemis expansa*.

(3) duas saliências longas e paralelas: *Podocnemis erythrocephala*, *P. unifilis*, *P. lewyana*.

(?) *Hamadachelys escuilliei*, *Portezueloemys patagonica*, *Cambaremys langertoni* (região não preservada nos dois primeiros e crânio desconhecido no terceiro)

Este caráter foi modificado da versão original proposta por Williams (1954) na sua revisão taxonômica para o gênero *Podocnemis* e esta relacionado a presença de cristas e saliências na superfície de trituração do maxilar (1) em oposição a uma superfície de trituração lisa ou com cristas sutilmente presentes (0).

16. Canal da carótida alargado (Gaffney & Meylan, 1988, Meylan, 1996 e de la Fuente, 2003):

(IC=0.500, IR= 0.833, ICR= 0.417)

(0) ausente: *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynosoma geoffroanus*, *Pelusios sinuatus*, *Araripemys barreto*, *Cearachelys placidoi*, *Kurmademys kallamedensis*.

(1) presente: *Brasilemys josai*, *Hamadachelys escuilliei*, *Portezueloemys patagonica*, *Bauruemys elegans*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis erythrocephala*, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*, *P. lewyana*.

(?) *Cambaremys langertoni* (crânio desconhecido).

Esta cavidade é denominada por alguns autores como cavum pterygoidei e é considerada uma sinapomorfia para Podocnemidinae (Gaffney, *et al.*, 2006). Embora a extensão anterior desta cavidade seja difícil de delimitar, ela é considerada pouco profunda em *Brasilemys josai* e *Hamadachelys escuilliei* em comparação ao padrão encontrado em Podocnemididae.

17. Exposição ventral do proótico (de la Fuente, 2003):

(IC=1.000, IR= 1.000, ICR= 1.000)

(0) sim, no mesmo plano da superfície do basioccipital: *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*, *Pelusios sinuatus*, *Araripemys barreto*.

(1) sim, mas superior ao plano do basioccipital: *Cearachelys placidoi*, *Kurmademys kallamedensis*, *Brasilemys josai*, *Hamadachelys escuilliei*, *Portezueloemys patagonica*.

(2) não, superior ao plano do basioccipital e oculto em algum grau pelo pterigóide: *Bauruemys elegans*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*, *P. lewyana*.

(?) *Cambaremys langertoni* (crânio desconhecido).

Originalmente este caráter foi proposto como: a ausência ou presença de um proótico oculto ventralmente pelo pterigóide por De la Fuente (2003). Contudo, eu acredito que um estado (1) é distinguível.

18. Borda posterior do *processus throclearis pterygoidei* apresentando um ângulo aproximadamente reto em relação ao eixo do crânio (Meylan, 1996 e de la Fuente, 2003):

(IC=0.500, IR= 0.833, ICR= 0.417)

(0) não: *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*, *Pelusios sinuatus*, *Araripemys barreto*, *Kurmademys kallamedensis*, *Hamadachelys escuilliei*.

(1) sim: *Cearachelys placidoi*, *Portezueloemys patagonica*, *Bauruemys elegans*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*, *P. lewyana*.

(?) *Brasilemys josai*, *Cambaremys langertoni* (no primeiro não foi possível distinguir o estado e no segundo o crânio é desconhecido).

19. *Processus pterigoidei* do quadrado suturando-se com o *processus quadradus* do pterigóide e formando uma barra fina e vertical:

(IC=1.000, IR= 1.000, ICR= 1.000)

(0) não: *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*, *Pelusios sinuatus*.

(1) sim: *Araripemys barreto*i, *Cearachelys placido*i, *Kurmademys kallamedensis*, *Brasilemys josai*, *Hamadachelys escuilliei*, *Portezueloemys patagonica*, *Bauruemys elegans*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*, *P. lewyana*.

(?) *Cambaremys langertoni* (crânio desconhecido).

Esta barra vertical limita uma cavidade localizada póstero-medialmente a ela. Broin e Werner (1998) consideram esta cavidade, denominada “fossa podocnemidoide”, como homóloga ao canal da carótida alargado de Podocnemidinura. Entretanto Gaffney, *et al.*. (2006) afirmam que se tratam de estruturas independentes. Este caráter foi modificado aqui como uma tentativa de contornar esta controvérsia evitando proposições dúbias de homologia entre estas cavidades.

20. Aba posterior do pterigóide:

(IC=1.000, IR= 1.000, ICR= 1.000)

(0) unida ao processo medial do quadrado: *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*, *Pelusios sinuatus*.

(1) separada do processo medial do quadrado: *Araripemys barreto*i, *Cearachelys placido*i, *Kurmademys kallamedensis*, *Brasilemys josai*, *Hamadachelys escuilliei*, *Portezueloemys patagonica*, *Bauruemys elegans*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*, *P. lewyana*.

(?) *Cambaremys langertoni* (crânio desconhecido).

No estado (0) não é possível diferenciar posteriormente a aba do pterigóide do processo medial do quadrado. Diferentemente, no estado (1) estas estruturas encontram-se separadas, com o processo medial apresentando-se saliente e separado da aba posterior do pterigóide.

21. Aba do pterigóide estendendo-se posteriormente ao *ramus quadrado* do pterigóide e encobrindo-o em sua maior parte:

(IC=1.000, IR= 1.000, ICR= 1.000)

(0) não: *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*, *Pelusios sinuatus*, *Araripemys barretoii*, *Cearachelys placidoi*, *Kurmademys kallamedensis*, *Brasilemys josai*, *Portezueloemys patagonica*.

(1) sim: *Hamadachelys escuilliei*, *Portezueloemys patagonica*, *Bauruemys elegans*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis erythrocephala*, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*, *P. lewyana*.

(?) *Cambaremys langertoni* (crânio desconhecido).

Este caráter é uma síntese dos caracteres “aba do pterigóide estendendo-se posteriormente ao *ramus quadrado*” e “aba do pterigóide acima da porção ântero-medial da fossa *podocnemidoide*” utilizados por De la Fuente (2003). A distribuição dos estados deste caráter é idêntica na matriz do autor. Adicionalmente eu os considero redundantes, pois a partir do momento que a aba do pterigóide estende-se posteriormente ao *ramus quadrado* ela esta encobrindo a porção anterior da fossa *podocnemidoide*.

22. Contorno da porção da aba do pterigóide posicionada sobre o *processus quadrado* e posteriormente a ele:

(IC=1.000, IR= 1.000, ICR= 1.000)

(0) convexa e circular: *Erymnochelys madagascariensis*, *Podocnemis expansa*, *P. lewyana*.

(1) convexa, mas se estreitando distalmente e ventralmente: *Podocnemis erythrcephala*, *P. unifilis*.

(2) triangular: *P. sextuberculata*.

(-) *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*, *Pelusios sinuatus*, *Araripemys barreto*, *Cearachelys placidoi*, *Kurmademys kallamedensis*, *Brasilemys josai*, *Portezueloemys patagonica*.

(?) *Hamadachelys escuilliei*, *Cambaremys langertoni*, *Bauruemys elegans*, *Peltocephalus dumerilianus*. (estrutura não preservada nos exemplares)

Este caráter foi utilizado devido a considerável variação presente no contorno da aba do pterigóide entre os podocnemidídeos atuais.

23. Exposição do rostrum basisfenoidale em relação à região posterior do basisfenóide (de la Fuente, 2003):

(IC=0.667, IR= 0.667, ICR= 0.444)

(0) longa: *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*, *Araripemys barreto*.

(1) moderada: *Acanthochelys spixii*, *Pelusios sinuatus*.

(2) vestigial ou ausente: *Cearachelys placidoi*, *Kurmademys kallamedensis*, *Brasilemys josai*, *Hamadachelys escuilliei*, *Portezueloemys patagonica*, *Bauruemys elegans*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*, *P. lewyana*.

(?) *Cambaremys langertoni* (crânio desconhecido neste fóssil).

A medida do rostrum basisfenoidale utilizada nos estados é em comparação a largura da região posterior do basisfenóide.

24. Presença de uma sutura entre o quadrado e o basisfenóide posteriormente ao proótico no plano do palato (Meylan, 1996 e de la Fuente, 2003):

(IC=1.000, IR= 1.000, ICR= 1.000)

(0) não: *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*, *Pelusios sinuatus*, *Araripemys barreto*.

(1) sim: *Cearachelys placidoi*, *Kurmademys kallamedensis*, *Brasilemys josai*, *Hamadachelys esculie*, *Portezueloemys patagonica*, *Bauruemys elegans*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*, *P. lewyana*.

(?) *Cambaremys langertoni* (fóssil com crânio desconhecido).

25. Sutura entre o quadrado e o basioccipital no plano do palato (Meylan, 1996 e Gaffney, et al., 2006):

(IC=1.000, IR= 1.000, ICR= 1.000)

(0) não: *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*, *Pelusios sinuatus*, *Araripemys barreto*.

(1) sim: *Cearachelys placidoi*, *Kurmademys kallamedensis*, *Brasilemys josai*, *Hamadachelys esculie*, *Portezueloemys patagonica*, *Bauruemys elegans*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*, *P. lewyana*.

(?) *Cambaremys langertoni*.

26. Contato entre o quadrado e o exoccipital (Gaffney, et al., 2006):

(IC=1.000, IR= 1.000, ICR= 1.000)

(0) ausente: *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*, *Pelusios sinuatus*, *Araripemys barreto*, *Hamadachelys esculie*, *Bauruemys elegans*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*, *P. lewyana*.

(1) presente: *Cearachelys placidoi*, *Kurmademys kallamedensis*, *Brasilemys josai*.

(?) *Portezueloemys patagonica*, *Cambaremys langertoni* (esta região não é bem preservada no primeiro e no segundo o crânio é desconhecido).

27. *Incisura columelae auris* (Meylan, 1996, de la Fuene, 2003 e Gaffney, et al., 2006):

(IC=0.333, IR= 0.333, ICR= 0.111)

(0) aberta posteriormente: *Hydromedusa tectifera*, *Araripemys barreto*, *Cearachelys placidoi*, *Brasilemys josai*.

(1) fechada posteriormente: *Acanthochelys spixii*, *Phrynops geoffroanus*, *Pelusios sinuatus*, *Kurmademys kallamedensis*, *Hamadachelys escullei*, *Bauruemys elegans*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*, *P. lewyana*.

(?) *Portezueloemys patagonica*, *Cambaremys langertoni*.

28. *Fossa precolumellaris* (Meylan, 1996, Gaffney, et al., 2006):

(IC=0.333, IR= 0.333, ICR= 0.111)

(0) ausente ou vestigial: *Phrynops geoffroanus*, *Cearachelys placidoi*, *Podocnemis expansa*, *P. sextuberculata*.

(1) presente e rasa: *Brasilemys josai*, *Bauruemys elegans*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*.

(2) presente, profunda e bem definida: *Hydromedusa tectifera*, *Pelusios sinuatus*, *Araripemys barreto*, *Kurmademys kallamedensis*, *Hamadachelys escullei*, *Podocnemis erythrcephala*, *P. lewyana*.

(1/2) *Podocnemis unifilis* (variação intra-específica).

(?) *Portezueloemys patagonica*, *Cambaremys langertoni*.

Embora seja difícil de utilizar um parâmetro para diferenciar estes estados conforme observado por Gaffney, et al. (2006), observa-se que ocorre uma diferença nítida nas proporções desta cavidade.

29. Abertura do *antrum postoticum*:

(IC=0.200, IR= 0.200, ICR= 0.040)

(0) com uma área igual ou levemente maior que a da abertura da incisura da columela: *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*, *Cearachelys placidoi*, *Brasilemys josai*, *Hamadachelys escuilliei*, *Bauruemys elegans*, *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis expansa*, *P. sextuberculata*.

(1) com uma área acentuadamente maior que a da incisura da abertura da incisura da columela: *Pelusios sinuatus*, *Araripemys barreto*, *Kurmademys kallamedensis*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Podocnemis erythrcephala*, *P. lewyana*.

(0/1) *Podocnemis unifilis*.

(?) *Portezueloemys patagonica*, *Cambaremys langertoni*.

Este caráter normalmente é empregado sem um parâmetro para delimitar os estados (veja Meylan, 1996, De la Fuente, 2003 e Gaffney, *et al.*, 2006). Isto ocorre em parte devido à dificuldade de padronizar a observação de uma abertura situada em uma superfície côncava. A comparação das proporções da abertura do *antrum postoticum* com a abertura da incisura da columela adotada aqui é uma tentativa de minimizar este problema.

30. Extensão do *processus articularis* do quadrado:

(IC=0.667, IR= 0.833, ICR= 0.556)

(0) ausente ou mínima: *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*, *Pelusios sinuatus*, *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*, *P. lewyana*.

(1) projetando-se ventralmente a cavidade timpânica de forma moderada: *Araripemys barreto*, *Kurmademys kallamedensis*, *Brasilemys josai*, *Hamadachelys escuilliei*, *Bauruemys elegans*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*.

(2) projetando-se ventralmente a cavidade timpânica de forma conspícua: *Cearachelys placidoi*.

(?) *Portezueloemys patagonica*, *Cambaremys langertoni* (estrutura não preservada nestes fósseis)

Originalmente este caráter é considerado binário (De la Fuente, 2003), entretanto é possível distinguir um processus articularis encoberto lateralmente pela região do cavum tympani (0) de um processo que projeta-se ventralmente de forma distinta da borda ventral desta estrutura (1) e um processo acentuadamente desenvolvido que corresponde a aproximadamente um-terço do diâmetro cavum tympani (2).

31. *Condilus occipitalis* (Gaffney & Meylan, 1988, Meylan, 1996 e Gaffney, et al., 2006):

(IC=0.500, IR= 0.000, ICR= 0.000)

(0) constituído pelos exoccipitais e basioccipital: *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*, *Araripemys barretoii*, *Brasilemys josai*, *Hamadachelys escuilliei*, *Portezueloemys patagonica*, *Bauruemys elegans*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*, *P. lewyana*.

(1) constituído somente pelos exoccipitais: *Pelusios sinuatus*, *Cearachelys placidoi*.

(?) *Acanthochelys spixii*, *Kurmademys kallamedensis*, *Cambaremys langertoni*. (no primeiro não foi possível observar o estado, nos últimos esta estrutura é desconhecida)

32. *Foramen jugulare posterius* (Gaffney, et al., 2006):

(IC=0.500, IR= 0.667, ICR= 0.333)

(0) fechado, separado da fenestra postótica: *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*, *Pelusios sinuatus*, *Kurmademys kallamedensis*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*,

Podocnemis erythrcephala, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*, *P. lewyana*.

(1) aberto, confluindo em algum grau com a fenestra postótica lateralmente: *Cearachelys placidoi*, *Brasilemys josai*, *Bauruemys elegans*, *Portezueloemys patagonica*.

(0/1) *Araripemys barreto*i, *Podocnemis expansa* (variação intra-específica)

(?) *Hamadachelys escuilliei*, *Cambaremys langertoni* (estrutura desconhecida para estes fósseis)

33. Extensão do *tuberculum basioccipitale*:

(IC=0.500, IR= 0.500, ICR= 0.250)

(0) ausente ou pouco desenvolvido, não alcançando o côndilo occipital: *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*, *Pelusios sinuatus*, *Araripemys barreto*i, *Cearachelys placidoi*, *Kurmademys kallamedensis*, *Brasilemys josai*, *Hamadachelys escuilliei*, *Portezueloemys patagonica*, *Bauruemys elegans*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis erythrcephala*, *P. sextuberculata*.

(1) longo, alcançando o côndilo occipital ou estendendo-se posteriormente a ele: *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. lewyana*.

(?) *Cambaremys langertoni*. (estrutura desconhecida para este fóssil)

Caracteres da Mandíbula

34. Sínfise mandibular (Meylan, 1996 e Gaffney, et al., 2006):

(IC=0.500, IR= 0.667, ICR= 0.333)

(0) com os dentários suturados medialmente: *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*, *Araripemys barreto*i.

(1) com os dentários fusionados medialmente: *Pelusios sinuatus*, *Cearachelys placidoi*, *Kurmademys kallamedensis*, *Brasilemys josai*,

Hamadachelys esculieii, *Bauruemys elegans*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*, *P. lewyana*.

(?) *Portezueloemys patagonica*, *Cambaremys langertoni*. (estrutura desconhecida para estes fósseis)

35. Exposição dorsal do *processus retroarticularis* do articular (Meylan, 1996 e Gaffney, et al., 2006):

(IC=0.250, IR= 0.500, ICR= 0.125)

(0) ausente: *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*, *Pelusios sinuatus*, *Araripemys barretoii*, *Brasilemys josai*, *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*.

(1) presente: *Cearachelys placidoi*, *P. lewyana*, *Bauruemys elegans*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis sextuberculata*, *Kurmademys kallamedensis*.

(?) *Hamadachelys esculieii*, *Portezueloemys patagonica*, *Cambaremys langertoni*. (estrutura desconhecida para estes fósseis)

36. *Foramen posterius chorda tympani* (Meylan, 1996 e de la Fuente, 2003):

(IC=1.000, IR= 1.000, ICR= 1.000)

(0) anterior a area articularis mandibularis: *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*, *Pelusios sinuatus*.

(1) fechado e póstero-medial a area articularis mandibularis: *Bauruemys elegans*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*.

(2) aberto e póstero-medial a area articularis mandibularis: *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*, *P. sextuberculata*, *P. lewyana*.

(?) *Acanthochelys spixii*, *Cambaremys langertoni*, *Araripemys barretoii*, *Cearachelys placidoi*, *Kurmademys kallamedensis*, *Brasilemys josai*, *Hamadachelys esculieii*, *Portezueloemys patagonica* (esta abertura não doi

observa no primeiro táxon, nos demais a mandíbula não é conhecida, ou não se encontra descrita na literatura).

Esta abertura é muito reduzida e de difícil observação, mas é possível distinguir o estado (1), onde este forame é totalmente delimitado pelo articular, do estado (2) onde ele abre-se em algum grau na borda medial do articular.

37. Foramen dentofaciale majus:

(IC=0.500, IR= 0.000, ICR= 0.000)

(0) presente e posicionado dorsalmente, próximo ao processus coronoideus: *Acanthochelys spixii*, *Brasilemys josai*, *Hamadachelys escullei*, *Bauruemys elegans*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*, *P. lewyana*.

(1) presente e posicionado ventralmente em relação ao processus coronoideus: *Cearachelys placidoi*, *Kurmademys kallamedensis*.

(?) *Portezueloemys patagonica* e *Cambaremys langertoni* (mandíbula desconhecida), *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus* (não observado na mandíbula), *Pelusios sinuatus* (vários forames dificultando o estabelecimento de homologia), *Araripemys barreto* (não descrito).

No estado (0) este forame encontra-se adjacente ao processus coronoideus. Diferentemente em (1) ele encontra-se posicionado distalmente do processus coronoideus, em uma posição ventral e levemente anterior a esta estrutura.

38. Foramen dentofaciale majus conspicuamente desenvolvido:

(IC=1.000, IR= 0/0, ICR= 0/0)

(0) não: *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*, *Pelusios sinuatus*, *Araripemys barreto*, *Cearachelys placidoi*, *Kurmademys kallamedensis*, *Hamadachelys escullei*, *Erymnochelys*

madagascariensis, *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*, *P. lewyana*.

(1) sim: *Bauruemys elegans*.

(?) *Brasilemys josai*, *Portezueloemys patagonica*, *Cambaremys langertoni*.

39. Exposição lateral do dentário (Gaffney, et al., 2006):

(IC=1.000, IR= 1.000, ICR= 1.000)

(0) amplamente exposto posteriormente: *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*, *Pelusios sinuatus*, *Araripemys barreto*, *Bauruemys elegans*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*, *P. lewyana*.

(1) restrito posteriormente pelo surangular: *Cearachelys placidoi*, *Kurmademys kallamedensis*,

(?) *Brasilemys josai*, *Portezueloemys patagonica*, *Hamadachelys esculie*, *Cambaremys langertoni*. (mandíbula desconhecida, com exceção do ultimo onde ela é conhecida, mas não é possível determinar o estado do caráter)

No estado (0) a ampla exposição lateral do dentário esta associada a um estreito surangular que não se estende antero-ventralmente. Esta condição é oposta a do estado (1) onde o dentário é notoriamente limitado por um extenso surangular. (Gaffney, et al., 2006)

40. Esplénia (Meylan, 1996, de la Fuente, 2003 e Gaffney, et al., 2006):

(IC=1.000, IR= 1.000, ICR= 1.000)

(0) presente: *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*.

(1) ausente: *Pelusios sinuatus*, *Araripemys barreto*, *Cearachelys placidoi*, *Kurmademys kallamedensis*, *Brasilemys josai*, *Hamadachelys esculie*,

Bauruemys elegans, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*, *P. lewyana*.

(?) *Portezueloemys patagonica*, *Cambaremys langertoni*. (mandíbula desconhecida)

41. Posição do foramen alveolare inferius:

(IC=1.000, IR= 1.000, ICR= 1.000)

(0) na sutura entre o coronóide e o esplenial: *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops Geoffroyi*.

(1) na extremidade posterior do sulco da cartilagem de Meckel: *Pelusios sinuatus*, *Araripemys barretoii*, *Cearachelys placidoi*, *Kurmademys kallamedensis*.

(2) na sutura entre o coronóide e o pré-articular: *Hamadachelys esculpii*, *Bauruemys elegans*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*, *P. lewyana*.

(-) *Acanthochelys spixii* (estrutura não observada).

(?) *Brasilemys josai*, *Portezueloemys patagonica*, *Cambaremys langertoni* (estrutura desconhecida)

42. Condição da sutura entre o pré-articular e o angular na porção anterior ao foramen intermandibularis caudalis (Gaffney, et al. 2006):

(IC=1.000, IR= 1.000, ICR= 1.000)

(0) consolidada: *Pelusios sinuatus*, *Araripemys barretoii*, *Cearachelys placidoi*, *Kurmademys kallamedensis*, *Hamadachelys esculpii*, *Bauruemys elegans*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*.

(1) aberta ou pouco consolidada ao longo da sua extensão e expondo a fossa de Meckel: *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*, *P. lewyana*.

(-) *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*. (nao aplicavel devido a presença do esplenial entre estes elementos ósseos).

(?) *Brasilemys josai*, *Portezueloemys patagonica* e *Cambaremys langertoni*. (estrutura desconhecida para estes táxons)

A sutura entre estes dois elementos é variável na região posicionada anteriormente ao foramen intermandibularis caudalis. A exposição da fossa de Meckel é considerada uma sinapomorfia para o clado formado por *Hamadachelys escuilliei* e Podocnemididae (Gaffney, et al., 2006). Contudo, ocorre uma nítida variação no grau de exposição dessa cavidade entre estes e outros táxons relacionados proxivamente a Podocnemididae. A família Chelidae é codificada como inaplicável (-) por causa da presença do esplenial entre o pré-articular e o angular.

Caracteres das Vértébras Cervicais

43. Centros pro-célicos presentes da terceira a oitava vértebra cervical (Gaffney & Meylan, 1988 e Gaffney, et al., 2006):

(IC=1.000, IR= 1.000, ICR= 1.000)

(0) não: *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*.

(1) sim: *Pelusios sinuatus*, *Araripemys barreto*, *Cearachelys placidoi*, *Brasilemys josai*, *Bauruemys elegans*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*, *P. lewyana*.

(?) *Kurmademys kallamedensis*, *Hamadachelys escuilliei*, *Portezueloemys patagonica*, *Cambaremys langertoni*.

O estado (0) esta presente em Chelidae onde estas vértebras compreendem diferentes tipos de centros, em oposição, Pelomedusoides possuem somente centros pro-célicos entre a terceira e a oitava cervical.

44. Centros cervicais com côndilo posterior heterocélico:

(IC=0.500, IR= 0.800, ICR= 0.400)

(0) ausente: *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*, *Pelusios sinuatus*, *Araripemys barreto*, *Bauruemys elegans*, *Erymnochelys madagascariensis*.

(1) presente: *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*, *P. lewyana*.

(?) *Cearachelys placidoi*, *Kurmademys kallamedensis*, *Brasilemys josai*, *Hamadachelys escuilliei*, *Portezueloemys patagonica*, *Cambaremys langertoni*.

O padrão das vértebras cervicais não é conhecido para a maioria dos táxons fósseis analisados. Este é o caso da Família Bothremididae onde estas estruturas foram encontradas apenas alguns táxons. Côndilos heterocélicos (1) são conhecidos para alguns fósseis do Cretáceo Superior e Cenozóico da América do Sul, e para os gêneros atuais *Podocnemis* e *Peltocephalus*. A evolução deste caráter ainda é incerta por dois motivos: a ausência de trabalhos com uma ampla amostragem de fósseis de podocnemidóideos que possuam as vértebras cervicais preservadas e a posição filogenética instável entre os gêneros atuais nas filogenias presentes na literatura.

45. Extensão do processo transverso do Áxis:

(IC=1.000, IR= 1.000, ICR= 1.000)

(0) curto, sendo menor que a largura da face de articulação posterior do centro: *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*.

(1) longo, sendo maior que largura da face de articulação posterior do centro: *Bauruemys elegans*, *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*.

(?) *Acanthochelys spixii*, *Pelusios sinuatus*, *Araripemys barreto*, *Cearachelys placidoi*, *Kurmademys kallamedensis*, *Brasilemys josai*,

Hamadachelys escuilliei, *Erymnochelys madagascariensis*, *Portezueloemys patagonica*, *Cambaremys langertoni*, *P. lewyana*.

Caracteres do Casco

46. Borda anterior do casco:

(IC=0.600, IR= 0.333, ICR= 0.200)

(0) convexa medialmente: *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*, *Pelusios sinuatus*, *Cearachelys placidoi*, *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*.

(1) retilínea medialmente e convexa lateralmente: *Bauruemys elegans*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*.

(2) entalhada medialmente: *P. unifilis*, *P. sextuberculata*.

(3) acentuadamente côncava medialmente: *Araripemys barreto*.

(?) *Kurmademys kallamedensis*, *Brasilemys josai*, *Hamadachelys escuilliei*, *Portezueloemys patagonica*, *Cambaremys langertoni*, *P. lewyana*.

47. Placa nugal (de la Fuente, 2003; França & Langer, 2006 e Gaffney, et al., 2006):

(IC=0.500, IR= 0.500, ICR= 0.250)

(0) com o comprimento maior que a largura: *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*, *Cambaremys langertoni*, *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis erythrcephala*.

(1) com a largura maior que o comprimento: *Pelusios sinuatus*, *Kurmademys kallamedensis*, *Brasilemys josai*, *Portezueloemys patagonica*, *Bauruemys elegans*, *Podocnemis expansa*.

(2) com o comprimento igual a largura: *Cearachelys placidoi*, *Podocnemis unifilis*.

(3) mais largo que longo, mas com uma conspícua emarginação anterior:
Araripemys barretoii.

(0/1) *Podocnemis. sextuberculata*.

(?) *Hamadachelys escuilliei*, *Erymnochelys madagascariensis*, *P. lewyana* (o primeiro não apresenta um casco conhecido e os dois últimos não foi possível obter um exemplar do casco).

48. Segunda placa neural contatando a primeira placa costal (França & Langer 2006):

(IC=0.333, IR= 0.333, ICR= 0.111)

(0) não: *Araripemys barretoii*, *Cearachelys placidoi*, *Brasilemys josai*, *Bauruemys elegans*.

(1) sim: *Phrynops geoffroanus*, *Pelusios sinuatus*, *Kurmademys kallamedensis*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*, *Cambaremys langertoni*.

(0/1) *Portezueloemys patagonica*, *Phrynops geoffroanus*.

(-) *Acanthochelys spixii* (o exemplar utilizado não apresentava a segunda placa neural).

(?) *Hamadachelys escuilliei*, *Podocnemis lewyana* (o primeiro não apresenta um casco conhecido. Para o segundo não foi possível obter um exemplar por empréstimo).

O padrão destes contatos aparentemente está associado com o formato da segunda placa neural. Quando este elemento apresenta um formato hexagonal, sua face ântero-lateral costuma contatar a primeira placa costal (1). Diferentemente, este contato não ocorre (0) quando seu formato é quadrangular.

49. Presença de uma substancial quilha medial na superfície dorsal da carapaça:

(IC=0.500, IR= 0.000, ICR= 0.000)

(0) não: *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*, *Araripemys barreto*i, *Cearachelys placido*i, *Kurmademys kallamedensis*, *Brasilemys josai*, *Hamadachelys escuilliei*, *Portezueloemys patagonica*, *Cambaremys langertoni*, *Bauruemys elegans*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis expansa*, *P. lewyana*.

(1) sim: *Pelusios sinuatus*, *Podocnemis sextuberculata*.

(0/1) *Podocnemis erythrcephala*, *P. unifilis*.

(?) *Podocnemis lewyana*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Hamadachelys escuilliei*, *Portezueloemys patagonica*, *Cambaremys langertoni*. (não foi possível observar um exemplar dos dois primeiros, para os outros táxons, ou esta estrutura é desconhecida, ou não é comentada na literatura).

Em muitos táxons, a quilha medial encontra-se presente em estágios juvenis e torna-se muito sutil ou indistinta em estágios posteriores. Como a minha amostragem de indivíduos adultos é pequena para muitos táxons, eu estou seguindo as descrições de Pritchard e Trebbau (1933) para codificar este caráter para os podocnemídeos sul-americanos.

50. Lobo anterior do plastrão apresentando-se mais longo que a ponte:

(IC=0.500, IR= 0.667, ICR= 0.333)

(0) sim: *Cearachelys placido*i, *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*.

(1) não: *Araripemys barreto*i, *Pelusios sinuatus*, *Kurmademys kallamedensis*, *Portezueloemys patagonica*, *Cambaremys langertoni*, *Bauruemys elegans*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*.

(?) *Brasilemys josai*, *Hamadachelys escuilliei*, *Podocnemis lewyana* (esta estrutura não é descrita, ou é desconhecida para os dois primeiros táxons, para o ultimo não foi possível observar algum exemplar).

Este caráter é uma modificação do utilizado por De la Fuente (2003) e França e Langer (2006). Neste presente trabalho, o comprimento do lobo anterior do plastrão é comparado com o comprimento da ponte com o objetivo de estabelecer um parâmetro para diferenciar claramente estes dois estados.

51. Escama peitoral contatando o epiplastrão (França & Langer, 2006 e Gaffney, et al., 2006):

(IC=0.500, IR= 0.667, ICR= 0.333)

(0) não: *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*, *Araripemys barreto*, *Cearachelys placidoi*, *Portezueloemys patagonica*.

(1) sim: *Kurmademys kallamedensis*, *Bauruemys elegans*, *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*.

(0/1) *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis unifilis*, *P. sextuberculata*.

(?) *Pelusios sinuatus*, *Brasilemys josai*, *Hamadachelys esculleii*, *Cambaremys langertoni*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Podocnemis lewyana*. (esta estrutura é desconhecida para os táxons fósseis citados e para os táxons atuais não foi possível obter os exemplares).

52. Escudo peitoral contatando o entoplastrão (França & Langer, 2006 e Gaffney, et al., 2006):

(IC=0.333, IR= 0.333, ICR= 0.111)

(0) não: *Acanthochelys spixii*, *Phrynops geoffroanus*, *Cearachelys placidoi*, *Araripemys barreto*.

(1) sim: *Hydromedusa tectifera*, *Kurmademys kallamedensis*, *Portezueloemys patagonica*, *Bauruemys elegans*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*.

(?) *Pelusios sinuatus*, *Brasilemys josai*, *Hamadachelys esculleii*, *Cambaremys langertoni*, *Podocnemis lewyana*. (esta estrutura é desconhecida

para os táxons fósseis citados, e para os táxons atuais não foi possível obter os exemplares).

53. Mesoplastrão (Meylan, 1996, de la Fuente, 2003 e França & Langer, 2006):

(IC=000, IR= 1.000, ICR= 1.000)

(0) ausente: *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*, *Araripemys barretoí*.

(1) estreito e posicionado lateralmente: *Cearachelys placidoi*, *Kurmademys kallamedensis*, *Portezueloemys patagonica*, *Cambaremys langertoni*, *Bauruemys elegans*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*, *P. lewyana*.

(2) largo e se contando medialmente: *Pelusios sinuatus*.

(?) *Brasilemys josai*, *Hamadachelys escuilliei*. (estrutura desconhecida para estes taxons).

54. Escudo peitoral passando sobre o mesoplastrão (Meylan, 1996, de la Fuente, 2003, França & Langer, 2006):

(IC=0.500, IR= 0.000, ICR= 0.000)

(0) sim: *Cearachelys placidoi*, *Erymnochelys madagascariensis*.

(1) não: *Kurmademys kallamedensis*, *Portezueloemys patagonica*, *Cambaremys langertoni*, *Bauruemys elegans*, *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*.

(0/1) *Podocnemis sextuberculata*

(-) *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*, *Araripemys barretoí* (este caráter foi codificado como inaplicável (-) devido à ausência desta estrutura em Chelidae (caráter 52)).

(?) *Pelusios sinuatus*, *Brasilemys josai*, *Hamadachelys esculieii*, *Podocnemis lewyana*.

55. Comprimento da borda medial do escudo abdominal em relação ao do escudo femoral:

(IC=0.250, IR= 0.000, ICR=0.000)

(0) abdominal curto e femoral longo: *Hydromedusa tectifera*, *Cearachelys placidoi*, *Bauruemys elegans*, *Peltocephalus dumerilianus*.

(1) abdominal longo e femoral curto: *Acanthochelys spixii*, *Pelusios sinuatus*, *Portezueloemys patagonica*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*,

(0/1) *Phrynops geoffroanus*.

(-) *Araripemys barretoii*.

(?) *Kurmademys kallamedensis*, *Brasilemys josai*, *Hamadachelys esculieii*, *Cambaremys langertoni*, *Podocnemis lewyana*.

56. Forma do coracóide (França & Langer, 2006 e Gaffney, et al., 2006):

(IC=0.500, IR= 0.800, ICR= 0.400)

(0) compreendendo uma lâmina chata e larga: *Acanthochelys spixii*, *Hydromedusa tectifera*, *Phrynops geoffroanus*, *Araripemys barretoii*, *Cambaremys langertoni*, *Bauruemys elegans*.

(1) compreendendo uma lâmina côncava e estreita: *Pelusios sinuatus*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus*, *Podocnemis erythrcephala*, *Podocnemis expansa*, *P. unifilis*, *P. sextuberculata*, *P. lewyana*.

(?) *Cearachelys placidoi*, *Kurmademys kallamedensis*, *Brasilemys josai*, *Hamadachelys esculieii*, *Portezueloemys patagonica*. (estrutura desconhecida para estes taxons)

6.2. Resultados e Discussão da Análise Filogenética

A análise da matriz de 19 táxons e 56 caracteres morfológicos, obtidos a partir do levantamento de caracteres ao longo do trabalho descritivo, bem como de caracteres extraídos da literatura, resultou em três árvores igualmente parcimoniosas com comprimento de 121 passos cada uma. Estas árvores foram resumidas em uma árvore de consenso (figura 44) apresentando um Índice de Consistência (CI)= 0,6033, um Índice de Retenção (IR)= 0,7333. A lista de sinapomorfias para os nós do grupo interno está listada abaixo.

Sinapomorfias sustentando o nó 1:

14	1 0.667 0 --> 1
17	1 1.000 0 ==> 1
23	1 0.667 0 --> 2
24	1 1.000 0 ==> 1
25	1 1.000 0 ==> 1
34	1 0.500 0 --> 1
35	1 0.250 0 ==> 1
36	1 1.000 0 --> 1
45	1 1.000 0 --> 1
51	1 0.500 0 --> 1
52	1 0.333 0 ==> 1
53	1 1.000 0 ==> 1

Sinapomorfias sustentando o nó 2:

26	1 1.000 0 ==> 1
37	1 0.500 0 --> 1
39	1 1.000 0 ==> 1

Sinapomorfias sustentando o nó 3:

18	1 0.500 0 ==> 1
27	1 0.333 1 ==> 0
28	1 0.333 2 --> 0
32	1 0.500 0 ==> 1

51 1 0.500 1 --> 0

Sinapomorfias sustentando o nó 4:

3 1 0.333 0 --> 1
 16 1 0.500 0 ==> 1
 28 1 0.333 0 --> 1
 35 1 0.250 1 --> 0
 37 1 0.500 1 --> 0

Sinapomorfias sustentando o nó 5:

7 1 1.000 0 ==> 1
 16 1 0.500 0 ==> 1
 21 1 1.000 0 ==> 1
 41 1 1.000 1 ==> 2
 46 1 0.750 0 --> 1

Sinapomorfias sustentando o nó 6:

17 1 1.000 1 ==> 2
 18 1 0.500 0 ==> 1
 28 1 0.333 2 ==> 1

Sinapomorfias sustentando o nó 7:

14 1 0.667 1 --> 2
 44 1 0.500 0 --> 1
 47 1 0.500 1 ==> 0
 48 1 0.333 0 --> 1

Sinapomorfias para o nó 8:

56 1 0.500 0 ==> 1

Sinapomorfias sustentando o nó 9:

3 1 0.333 0 ==> 1
 8 1 1.000 0 --> 1
 12 1 0.600 1 ==> 3

Sinapomorfias sustentando o nó 10:

4	1 1.000 0 ==> 1
5	1 1.000 0 ==> 1
9	1 1.000 0 ==> 1
15	1 1.000 0 --> 1
28	1 0.333 1 ==> 0
30	1 0.667 1 ==> 0
36	1 1.000 1 ==> 2
42	1 1.000 0 ==> 1
46	1 0.600 1 --> 0

Sinapomorfias sustentando o nó 11:

13	1 0.500 1 ==> 0
15	1 1.000 1 --> 3
28	1 0.286 0 --> 2
33	1 0.500 0 ==> 1
35	1 0.250 1 ==> 0

A topologia encontrada corrobora o monofiletismo da Superfamília Podocnemidoidea correspondente ao nó 1 (figura 45). Este clado é composto pelos táxons da família Bothremydidae (representada pelos táxons: *Cerachelys placidoi* e *Kurmademys hallamedensis*) e pela Epifamília Podocnemidinura suportado por um índice de Bremer=1 e Bootstrap=66. Podocnemidoidea é suportado por 12 caracteres (14, 17, 23, 24, 25, 34, 35, 36, 45, 51, 52 e 53). Destes, o caráter 35 (vide lista de caracteres) apresenta-se acentuadamente homoplástico aparecendo quatro vezes no cladograma e o caráter 52 aparecendo três vezes. Entre as sinapomorfias encontradas para este clado, algumas corroboram as encontradas por De la Fuente (2003) e Gaffney *et al.* (2006) como: a presença de um contato entre o quadrado e o basisfenóide posterior ao proótico (caráter 24), a presença de um contato entre o quadrado e o basioccipital (caráter 25) e a exposição dorsal do *processus retroarticularis* do articular (caráter 35), além da presença do *foramen posterius chorda tympani* posicionado

posteriormente a área de articulação da mandíbula (36) também encontrada pelo primeiro autor.

A análise deste trabalho corrobora o clado Podocnemidoidea (Família Bothremydidae e Epifamília Podocnemidinura) proposto por De la Fuente (2003). No entanto, a monofilia da Epifamília Podocnemidinura (grupo restrito ao gênero *Brasilemys josai*, fósseis “stem lineages” a Podocnemididae e o “crown group” Podocnemididae) proposta por De la Fuente (2003) e Gaffney *et al.* (2006) não foi obtida nesta análise. Diferentemente da topologia proposta por estes autores, na análise da matriz deste trabalho os táxons *Brasilemys josai* e *Portezueloemys patagonica* formam um grupo monofilético junto com os táxons da Família Bothremydidae *Cearachelys placidoi* e *Kurmademys kallamedensis* (ver discussão abaixo, nós 2 e 3)

Na topologia encontrada, os representantes da família Bothremydidae (*Cearachelys placidoi* e *Kurmademys kallamedensis*) encontram-se entre os táxons que formam a Epifamília Podocnemidinura (nó 2). Este agrupamento: (*Kurmademys kallamedensis* (*Cearachelys placidoi* (*Brasilemys josai*, *Portezueloemys patagonica*))) está presente nas três árvores mais parcimoniosas encontradas, e é sustentado por três sinapomorfias (caráter 26,37 e 39). A primeira (26) diz respeito à presença de um contato entre o quadrado e o exoccipital. Entretanto, estes contatos possivelmente não são homólogos pois suportam clados em posições distintas no cladograma encontrado por Gaffney *et al.* (2006) além de mostrar uma conformação diferente entre si. Em Bothremydidae, em vista posterior, o exoccipital se estende em sentido lateral envolvendo o *foramen jugulare posterius*. Este elemento participa de forma conspícua da borda da fenestra postótica, com uma ampla sutura com o quadrado (Gaffney *et al.*, 2006 p.203 fig.64; p. 230, fig. 79). Em *Brasilemys josai*, em vista posterior, o exoccipital estende-se lateralmente participando de forma sutil da borda lateral do *foramen jugulare posterius*. E em vista ventral observa-se um estreito contato entre o exoccipital e o quadrado neste táxon. (Broin, 2000). Este contato entre o quadrado e o exoccipital não é conhecido em *Portezueloemys patagonica*, devido à pouca preservação desta região no crânio neste fóssil.

A segunda sinapomorfia (37) é uma conformação somente encontrada em *Kurmademys kallamedensis* e *Cearachelys placidoi*. Nestes táxons o *foramen dentofaciale majus* encontra-se em uma posição ventralmente distante do *processus coronoideus* e levemente anterior a ele (Gaffney *et al.*, 2006 p. 511, fig. 233; p.513, fig. 234). Em *Brasilemys josai* esta abertura é mencionada como “presente na porção superior e posterior do dentário” (Broin, 2000), a mesma posição encontrada entre os podocnemidídeos atuais. E em *Portezueloemys patagonica* este caráter é desconhecido pois a mandíbula não é conhecida para este táxon.

O último caráter (39) compreende uma condição única para *Kurmademys kallamedensis* e *Cearachelys placidoi*, onde a exposição do dentário é limitada por um extenso surangular que apresenta uma borda anterior convexa e se estende ântero-ventralmente. Para *Brasilemys josai* e *Portozueloemys patagonica* optou-se para este trabalho, por codificar como “estado desconhecido”, pois para o primeiro não há menção sobre a exposição lateral do dentário na sua descrição original e o segundo não apresenta uma mandíbula conhecida.

O agrupamento de espécies de famílias diferentes no nó 2 pode ser considerado um artefato do processo de otimização dos caracteres, pois nenhuma das sinapomorfias atribuídas a este nó são constantes entre os táxons.

O nó 3 inclui (*Cearachelys placidoi* (*Brasilemys josai*, *Portezueloemys patagonica*)) e é suportado por cinco caracteres (18, 27, 28, 32 e 51). O primeiro (caráter 18) é homoplástico, ocorrendo duas vezes independentemente no cladograma obtido, e divergindo de De la Fuente (2003) onde ele aparece apenas uma vez para um clado formado por *Portezueloemys patagonica* e Podocnemididae. O caráter 27 aparece como uma reversão para o nó 3 aparecendo no grupo-externo Chelidae, um clado morfologicamente muito distinto da Superfamília Podocnemidoidea. A distribuição deste caráter é diferente da encontrada por De la Fuente (2003) devido à distinta amostragem de táxons utilizada por este autor. Na sua filogenia ele usa como táxons terminais as Famílias Bothremydidae, Chelidae e Pelomedusidae, diferindo da opção adotada

aqui, onde os táxons terminais estão representados por algumas espécies de cada um destes clados. O caráter 32 é constante neste clado e ocorre também como autapomorfia para *Bauruemys elegans*. O caráter 51 aparece em Chelidae e é considerada uma reversão para este clado. Contudo, seu estado é desconhecido para *Brasilemys josai*.

O nó 4 compreende um clado formado por *Brasilemys josai* e *Portozueloemys patagonica* e é sustentado pelos caracteres: 3, 16, 28, 35 e 37. O primeiro (caráter 3) não é conhecido para *Portozueloemys patagonica*. O caráter 16 compreende a presença de um canal da carótida alargado. Esta estrutura é considerada uma sinapomorfia inequívoca para a Epifamília Podocnemidinura (De la Fuente, 2003; Gaffney *et al.*, 2006). Entretanto no cladograma obtido ela aparece independentemente duas vezes. Os caracteres 28, 35 e 37 encontram-se presentes em *Brasilemys josai*, mas não são conhecidos em *Portezueloemys patagonica*.

O nó 5 (*Hamadachelys escuilliei* (*Bauruemys elegans* (*Cambaremys langertoni* (*Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus* (*Podocnemis sextuberculata* (*Podocnemis erythrocephala*, *Podocnemis expansa*, *Podocnemis unifilis*, *Podocnemis lewyana*)))))) é sustentado pelos caracteres 7, 16, 21, 41 e 46. O caráter 7 aparece como sinapomorfia uma única vez no cladograma obtido e distribui-se de forma similar a encontrada em De la Fuente (2003). O segundo caráter (16) compreende a presença de um alargado canal da carótida, uma sinapomorfia para a Epifamília Podocnemidinura (De la Fuente, 2003 e Gaffney *et al.*, 2006). O caráter 21 compreende a presença de uma aba do pterigóide estendendo-se posteriormente ao *ramus quadrado* do pterigóide e encobrindo-o em sua maior parte. Este estado aparece uma única vez no cladograma e foi modificada de De la Fuente (2003). Este autor originalmente usou dois caracteres binários para delimitar as extensões da aba do pterigóide, mas a distribuição destes caracteres mostrou-se redundante na sua árvore. O caráter 41 envolve a distinta posição do *foramen alveolare inferius* neste clado com relação aos demais táxons e apresenta uma distribuição não ambígua na árvore obtida. O caráter 46 compreende a forma da carapaça, um caráter muito

variável dentro de Pleurodira. Sua distribuição apresenta-se ambígua e está relacionada com a não preservação do estado deste caráter em vários táxons deste nó e outros táxons apresentando estados homoplásticos.

O nó 6 inclui (*Bauruemys elegans* (*Cambaremys langertoni* (*Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus* (*Podocnemis sextuberculata* (*Podocnemis erythrocephala*, *Podocnemis expansa*, *Podocnemis unifilis*, *Podocnemis lewyana*)))) e é suportado pelos caracteres 17, 18 e 28. O caráter 17 foi modificado para um multi-estado em comparação ao proposto originalmente (De la Fuente 2003). O estado 2 deste caráter é uma autapomorfia para o clado e corrobora o resultado da análise obtida com a inclusão de *Bauruemys elegans* na matriz de De la Fuente (2003) realizada por Romano e Azevedo (2007). O segundo caráter (18) apresenta uma distribuição ambígua na árvore. Contudo ele é constante entre os táxons do nó 6, com exceção de *Cambaremys langertoni* onde ele é desconhecido. O caráter 28, correspondente ao tamanho da fossa precolumelar, apresenta uma distribuição ambígua e é muito variável dentro deste nó. Com todos os estados deste caráter são encontrados neste agrupamento. As possíveis explicações para a estranha distribuição deste caráter estão relacionadas a: artefatos causados pela otimização deste caráter e, a dificuldade em estabelecer parâmetros para separar a variação observada nesta estrutura (conforme observado por Gaffney *et al.* 2006).

Em adição, *Podocnemis unifilis* apresenta polimorfismo para este caráter e em *Cambaremys langertoni* ele é desconhecido.

O nó 7 compreende (*Cambaremys langertoni* (*Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus* (*Podocnemis sextuberculata* (*Podocnemis erythrocephala*, *Podocnemis expansa*, *Podocnemis unifilis*, *Podocnemis lewyana*)))) e é sustentado pelos caracteres 14, 44, 47 e 48. na análise realizada *Cambaremys langertoni* apresenta uma posição estável entre as árvores mais parcimoniosas encontradas, um resultado que difere do obtido por França e Langer (2006) onde a posição deste táxon é variável entre as árvores obtidas.

O estado 2 do caráter 14 (ausência do vômer), aparece de forma constante nos táxons deste nó (7), embora nenhum caráter craniano seja conhecido para *Cambaremys langertoni*. Entretanto, uma variação intra-específica para a presença do vômer (estados 1 e 2) ocorre em algumas espécies do gênero *Podocnemis* e é bem documentada na literatura (Gaffney, 1979; Pritchard e Trebbau, 1983). O segundo caráter (44) é considerado uma sinapomorfia para a subfamília Podocnemidinae. Baseando-se na topologia do nó 7 e na distribuição desta sinapomorfia (1) nos táxons, aparentemente a sua ausência (estado 0) em *Erymnochelys madagascariensis* é uma plesiomorfia. Para *Cambaremys langertoni* este caráter é desconhecido. O estado 1 do caráter 48 é homoplástico, aparecendo três vezes na árvore. Entretanto ele apresenta-se constante para os terminais deste nó (7), embora não tenha sido possível observar o estado presente em *Podocnemis lewyana*.

O nó 8 compreende os táxons atuais da Família Podocnemididae (*Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus* (*Podocnemis sextuberculata* (*Podocnemis erythrocephala*, *Podocnemis expansa*, *Podocnemis unifilis*, *Podocnemis lewyana*))) e é sustentado pelo caráter 56. Este caráter aparece de forma constante neste grupo e é encontrado dentro da árvore também em *Pelusios sinuatus*.

O nó 9 agrupa *Peltocephalus dumerilianus* e *Erymnochelys madagascariensis* e é mantido pelos caracteres 3, 8 e 12. As relações destes táxons dentro de Podocnemididae são controversas, com alguns trabalhos aparecendo *Peltocephalus dumerilianus* como grupo-irmão de *Podocnemis* (Gaffney e Meylan, 1988), *Erymnochelys madagascariensis* como grupo-irmão de *Podocnemis* (Noonan, 2000) e *Erymnochelys madagascariensis* como grupo-irmão de *Peltocephalus dumerilianus* (França e Langer, 2006). O primeiro caráter (3) é homoplástico, aparecendo três vezes no cladograma. O segundo (8) correspondente presença de uma sutura entre o quadrado e o jugal é uma autapomorfia para este clado, embora sua presença varie individualmente dentro de *Erymnochelys madagascariensis*. O caráter 12 também é uma autapomorfia para este nó e está relacionada à distinta morfologia do pré-maxilar destes táxons.

Embora este agrupamento tenha sido obtido por França e Langer (2006), as sinapomorfias sustentando este clado são diferentes das encontradas aqui. Possivelmente devido à diferenças na amostragem de táxons e na codificação dos caracteres das duas análises.

O nó 10 compreende os táxons (*Podocnemis sextuberculata* (*Podocnemis erythrocephala*, *Podocnemis expansa*, *Podocnemis unifilis*, *Podocnemis lewyana*)) e é suportado pelos caracteres 5, 9, 15, 28, 30, 36, 42 e 46. O monofiletismo do gênero *Podocnemis* é amplamente corroborado na literatura (Gaffney e Meylan, 1988; Meylan, 1996; Noonan, 2000; França e Langer, 2006). Os caracteres 5 e 9 são autapomorfias para o grupo. O caráter 5 corresponde à presença de uma sutura entre o parietal e o jugal e foi utilizado originalmente por De la Fuente (2003). O caráter 9, proposto neste trabalho, correspondente a sutura entre o quadrado-jugal e o pós-orbital.

O nó 11 corresponde a uma politomia formada pelos táxons (*Podocnemis erythrocephala*, *Podocnemis expansa*, *Podocnemis unifilis*, *Podocnemis lewyana*) e é sustentado pelos caracteres 13, 15, 28, 33 e 35. O caráter 13 corresponde à participação do pré-maxilar na borda da coana um caráter encontrado em Chelidae e possivelmente uma reversão neste nó representando uma autapomorfia para este clado.

7. CONCLUSÕES

Neste trabalho, além da redescrição anatômica do crânio e do casco de *Bauruemys elegans*, são descritos pela primeira vez a morfologia interna do casco, da mandíbula, das vértebras cervicais e da cintura peitoral deste táxon.

A morfologia craniana de *Bauruemys elegans* foi descrita a partir de cinco exemplares, com uma maior atenção para MZSP-PV29 e MZSP-PV30 que apresentam um melhor grau de preservação. Dentre as estruturas observadas, destacam-se :

- um maxilar apresentando uma superfície de trituração lisa semelhante a encontrada no pelomedusídeo *Pelusios sinuatus* e nos podocnemidídeos atuais *Erymnochelys madagascariensis* e *Peltocephalus dumerilianus* e diferindo da superfície entremeada por saliências presente no maxilar dos representantes do gênero *Podocnemis*.

- um processo troclear robusto e orientado lateralmente semelhante ao dos podocnemidídeos atuais, e diferente do processo troclear fino e orientado pósterolateralmente presente nos quelídeos.

- uma desenvolvida aba do pterigóide que se estende posteriormente sobre o processo quadrado do pterigóide e encobre o proótico ventralmente. Este padrão é semelhante ao encontrado entre os podocnemidídeos atuais e difere do padrão encontrado em Bothremydidae, onde a aba do pterigóide é comparativamente pouco desenvolvida. Uma outra conformação é encontrada em *Pelusios sinuatus* (Pelomedusidae) e *Phrynops geoffroanus* (Chelidae), nestes táxons não é observado o processo quadrado do pterigóide, e a aba do pterigóide se funde com o processo medial do quadrado.

- uma desenvolvida emarginação posterior associada à exposição dorsal do *foramen stapedio-temporale*. Um padrão semelhante ao observado em *Pelusios sinuatus* (Pelomedusidae) e comparativamente acentuado em relação a conformação encontrada nos podocnemidídeos atuais onde a emarginação

posterior é menos desenvolvida. Entre os quelídeos analisados, esta emarginação apresenta-se extremamente reduzida sendo limitada pelo esquamosal (*Phrynops geoffroanus* e *Hydromedusa tectifera*).

- um desenvolvido *canalis caroticus internus* (canal interno da carótida) presente na superfície palatal, possivelmente relacionado ao alojamento de parte do *musculus pterigoideus* (Schumacher, 1973). Este padrão segue o mesmo encontrado entre os podocnemidídeos atuais e difere da superfície palatal plana, presente em Pelomedusidae e Chelidae.

A mandíbula de *Bauruemys elegans* é representada por quatro exemplares. Com MZSP-PV30 e MZSP-PV125 apresentando-se completos.

Desta estrutura destacam-se as seguintes características morfológicas:

- dentários fusionados na região da sínfise mandibular, não apresentando qualquer sinal de sutura entre eles. Este padrão é encontrado entre os podocnemidídeos atuais e no pelomedusídeo *Pelusios sinuatus*. Ele difere do encontrado na mandíbula de Chelidae, onde os dentários encontram-se suturados.

- processo retro articular estendendo-se posteriormente a área de articulação da mandíbula seguindo um padrão semelhante ao observado nos podocnemidídeos atuais *Erymnochelys madagascariensis* e *Peltocephalus dumerilianus*. Comparativamente, este padrão difere do presente em *Pelusios sinuatus* (Pelomedusidae) e *Phrynops geoffroanus* (Chelidae) onde este processo potencialmente não existe, com a área de articulação da mandíbula posicionando-se posteriormente na extremidade do ramo da mandíbula.

- presença de uma ampla e consolidada sutura entre o pré-articular e o angular de forma semelhante a encontrada em *Pelusios sinuatus* (Pelomedusidae) e nos podocnemidídeos atuais *Erymnochelys madagascariensis* e *Peltocephalus dumerilianus*. Esta condição é diferente da observada em Chelidae, onde o contato entre estes dois elementos não ocorre devido a presença do esplênio (Gaffney e Meylan, 1988), e do observado em *Podocnemis expansa* e *Podocnemis sextuberculata* onde o pré-articular e o angular não se suturam formando um canal que expõem a fossa de Meckel.

A carapaça de *Bauruemys elegans* foi descrita a partir de cinco exemplares. Destes, MZSP-PV40 e MZSP-PV136 foram empregados ao longo de toda a descrição por apresentarem um maior número de estruturas preservadas. Dentre os aspectos morfológicos desta estrutura destacam-se:

- a presença de um mesoplastrão de contorno aproximadamente circular semelhante ao encontrado entre os podocnemidídeos atuais e nos botremidídeos *Cearachelys placidoi* e *Kurmademys kallamedensis*. Este padrão diferencia-se do largo mesoplastrão presente em *Pelusios sinuatus* (Pelomedusidae). Entre os quelídeos atuais, esta estrutura encontra-se ausente.

- uma placa nugal apresentando uma largura maior que o seu comprimento seguindo uma proporção semelhante a observada na nugal de *Pelusios sinuatus* (Pelomedusidae) e *Podocnemis expansa* (Podocnemididae) e diferindo da longa placa nugal presente em *Phrynops geoffroanus* (Chelidae).

- plastrão apresentando um lobo anterior menor que o comprimento da ponte de forma semelhante ao encontrado nos podocnemidídeos atuais *Erymnochelys madagascariensis*, *Peltocephalus dumerilianus* e *Podocnemis expansa*. Esta proporção é diferente presente em *Phrynops geoffroanus* e outros representantes de Chelidae onde se observa uma curta ponte em relação ao amplo lobo anterior do plastrão

- placas periféricas amplamente suturadas com as placas costais e as pontas das costelas torácicas situadas na região da ponte. Este padrão é encontrado entre os podocnemidídeos atuais e difere da pouca ossificação e da presença de fontanelas nesta região presente nos quelídeos *Hydromedusa tectifera* e *Phrynops geoffroanus*.

- costelas torácicas apresentando-se estreitas na sua porção proximal, com uma espessura próxima a das vértebras torácicas. Esta proporção é observada entre os representantes do gênero *Podocnemis* e em *Peltocephalus dumerilianus* (Podocnemididae) e contrasta com as costelas comparativamente largas proximalmente presentes em Chelidae.

As vértebras cervicais de *Bauruemys elegans* foram descritas a partir de uma série vertebral parcialmente completa presente no interior do casco do exemplar MZSP-PV136. As seguintes características morfológicas se destacam:

- série de vértebras cervicais apresentando um axis anficélico e todos os centros posteriores procélicos seguindo o mesmo padrão encontrado nos podocnemidídeos atuais. Este padrão diferencia-se do observado em Chelidae onde o áxis, a terceira e a quarta cervical são opistocélicas; a quinta e a oitava são biconvexas anficélicas ; a sexta é procélica e a sétima é anficélica.

- cervicais apresentando-se proporcionalmente altas em relação ao comprimento do seu centro, com o arco neural estendendo-se acentuadamente em sentido dorsal. Esta conformação é encontrada em todos os podocnemidídeos atuais e diferencia-se dos centros cervicais comparativamente longos e baixos presentes nos quelídeos.

- centros cervicais apresentando um côndilo com uma superfície de articulação esférica semelhante a observada em *Erymnochelys madagascariensis* e diferenciando-se da encontrada nos podocnemidídeos do gênero *Podocnemis* e em *Peltocephalus dumerilianus* onde o côndilo apresenta uma articulação do tipo heterocélica, com sua superfície sulcada em sentido horizontal.

A cintura peitoral de *Bauruemys elegans* descrita neste trabalho baseia-se nas escápulas e coracoides encontrados no interior do casco do exemplar MZSP-V136. Um aspecto morfológico que se destaca desta estrutura é:

- um coracoide acentuadamente alargado em sentido posterior. Esta conformação é semelhante a encontrada em *Phrynops geoffroanus* e outros quelídeos observados e difere do padrão encontrado entre os podocnemidídeos atuais onde o coracóide apresenta-se estreito ao longo do seu comprimento.

A análise da morfologia dos exemplares fósseis utilizados neste trabalho indica que eles são inequivocadamente espécimes de *Bauruemys elegans* por apresentarem: (1) um longo pós-orbital orientado póstero-lateralmente que limita o contato entre o quadrado-jugal e o parietal, (2) uma pronunciada emarginação posterior do crânio que expõe dorsalmente o *foramen stapedio-temporale* e (3)

uma placa neural 2 de formato quadrangular que contacta lateralmente a segunda placa costal de forma exclusiva (Kischlat, 1994).

Adicionalmente, trabalhos anteriores afirmam que este fóssil não pertence ao gênero atual *Podocnemis*, por não apresentar as seguintes características exclusivas do gênero: (1) a presença de um sulco interorbital (Kischlat, 1994) e (2) a ausência de saliências na superfície de trituração do maxilar (Williams, 1954 e Kischlat, 1994).

Na análise cladística realizada aqui, *Bauruemys elegans* posiciona-se fora da Família Podocnemididae por não apresentar (1) uma fossa de Meckel exposta medialmente na superfície da mandíbula (Gaffney, *et al.*, 2006) e (2) um coracóide estreito ao longo do seu comprimento (veja também França e Langer, 2006).

O clado Podocnemidinura (De la Fuente, 2003 e Gaffney, *et al.*, 2006) não foi encontrado devido à inclusão dos representantes da família Bothremydidae neste grupo. Contudo, o fóssil *Bauruemys elegans* apresenta características suficientes para ser alocado entre os podocnemidinuros (*sensu* Gaffney, *et al.*, 2006) como: (1) a presença de um alargado canal interno da carótida (ou *cavum pterigoidei*) (De la Fuente, 2003 e Gaffney, *et al.*, 2006) e (2) a presença de uma sutura entre o parietal e o quadrado-jugal. Estes caracteres apresentam uma distribuição na árvore, embora levemente diferente, consistente com a encontrada nas filogenias propostas por De la Fuente (2003) e Gaffney, *et al.* (2006).

8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Albrecht, P. W. 1967. The cranial arteries and cranial arterial foramina of the turtle genera *Achrysemys*, *Sternotherus*, and *Trionyx*: a comparative study with analysis of possible evolutionary implications. *Tulane Studies in Zoology*. 14(3):81-99.

Azevedo, S. A., Gallo, V. e Ferigolo, J. 1999. A possible egg from the Brazilian Late Cretaceous. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 72:187-193.

Bauer, A. M. 1993. African_South American Relationships: A Perspective from the Reptilia, pp. 244-288. In: P. Goldblatt (ed.), *Biological Relationships between Africa and South America*. Yale University Press, New Haven and London.

Bocquentin, J.; Guiherme, E. e Negri, F. R. 2001. Duas espécies do gênero *Chelus* (Pleurodira, Chelidae) no Mioceno Superior-Plioceno da Amazônia Sul-Occidental. *Revista Universidade Guarulhos, Geociências*. 6(6):50-55.

Bocquentin, J. e Guiherme, E. 1997. A cintura pélvica do quelônio *Stupendemys* (Podocnemididae, Podocnemidinae) proveniente do Mioceno Superior-Plioceno, do estado do Acre, Brasil. *Acta Geológica Leopoldensia*. 20(45):47-50.

Broin, F. 1991. Fossil turtles from Bolivia, p.:509-527. in R. Suárez-Soruco (ed.), *Fósiles y Fácies de Bolivia, vol. 1, Vertebrados*. *Revista Técnica Yacimientos Petrolíferos Fiscales de Bolivia*. 12.

Broin, F. 1988. Les tortues et le Gondwana. Examen des rapports entre le fractionnement du Gondwana et la dispersion géographique des tortues

pleurodires à partir du Crétacé. *Studia Geologica Salmanticensia*, vol. esp. 2, *Studia Palaeocheloniologica* 5:103-142 .

Broin, F. 1987. The Late Cretaceous fauna of Los Alamitos, Patagônia, Argentina. Parte IV – Chelonia. *Revista del Museo Argentino de Ciências Naturales "Bernardino Rivadavia" Paleontologia*. 3:131-139.

Broin, F. 1980. Les tortues de Gadoufaoua (Aptien du Niger); aperçu sur la paléobiogéographie dès Pelomedusidae (Pleurodira). *Mémoires de la Société Géologique de France*. 139:39-46.

Broin, F. e De la Fuente, M. S. 1993. Les tortues fossiles d'Argentine: première synthèse. Table Ronde Européne Paléontologie et Stratigraphie d'Amerique Latine, Lyon, 1992. *Documents des laboratoires de Géologie Lyon*. 125:73-84.

De la Fuente, M. 2003. Two new pleurodiran turtles from the Portezuelo Formation (Upper Cretaceous) of Northern Patagonia, Argentina. *Journal of Paleontology*. 77(3):559-575.

De la Fuente, M. 1993. Un possible Podocnemididae (Pleurodira: Pelomedusoides) en el Cretacico Tardio de la Patagonia, implicaciones paleobiogeograficas. *Ameghiniana*. 30(4):423-433.

De la Fuente, M., Ciccioli, P. L., Limarino, C. O., Gutierrez, P. R. e Fauqué, L. E. 2003. Quelônios podocnemídidos em la Formación Puesto La Flecha (Oligoceno), Precordillera de La Rioja, Argentina. *Ameghiniana*. 40(4):617-624.

De la Fuente, M. e Iturralde-Vinent, M. 2001. A new pleurodiran turtle from the Jagua Formation (Oxfordian) of Western Cuba. *Journal of Paleontology*. 75(4):860-869.

De la Fuente, M.; Lapparent de Broin, F. e Bianco, T. M. 2001. The oldest and first nearly complete skeleton of a chelid, of the Hydromedusa sub-group (Chelidae, Pleurodira), from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Bulletin de la Société géologique de France*. 172(2):237-244.

Ehrenfeld, J. G. e Ehrenfeld, D. W. 1973. Externally secreting glands of freshwater and sea turtle. *Copeia*. 1973:305-314.

Fernandez, M. S. e De la Fuente, M. S. 1994. Redescription and phylogenetic position of Notoemy: The oldest Gondwanian pleurodiran turtle. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*. 193:81-105.

Frair, W., Mittermeier, R. A. e Rhodin, A. G. 1978. Blood biochemistry and relations among *Podocnemis* turtles (Pleurodira, Pelomedusidae). *Comparative Biochemistry and Physiology*. 61B:139-143.

França, M. A. G. e Langer, M. C. 2005. A new freshwater turtle (Reptilia, Pleurodira, Podocnemididae) from the Upper Cretaceous (Maastrichtian) of Minas Gerais, Brazil. *Geodiversitas*. 27(3):391-411.

Gaffney, E. S. 2001. Phylogeny of turtles as seen in patterns of skull diversity. ICVM-6 Abstracts, 12. *Journal of Morphology*. 248(3):232-233.

Gaffney, E. S. 1980. Phylogenetic Relationships of the Major Groups of Amniotes, pp. 593-610. In: A. L. Panchen (ed.), *The terrestrial environment and the origin of land vertebrates*. Academic Press, London.

Gaffney, E. S., Campbell, K. E. e Wood, R. C. 1998. Pelomedusoid side-necked turtles from Late Miocene sediments in Southwestern Amazonia. *American Museum Novitates*. 3245:1-11.

Gaffney, E. S., Meylan, P. A. e Wyss, A. R. 1991. A computer assisted analysis of the relationships of the higher categories of turtles. *Cladistics*.7:313-335.

Gaffney, E. S. e Meylan, P. A. 1988. A phylogeny of turtles, pp. 157-219. *In*: M. Benton (ed.), *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods. Vol. 1: Amphibians, Reptiles, Birds*. Clarendon Press, Oxford.

Gasparini, Z. e De la Fuente, M. 2000. Tortugas y plesiosaurios de la Formación La Colônia (Cretácico Superior) de Patagônia, Argentina. *Revista Española de Paleontología*. 15(1):23-35.

Gauthier, J.; Kluge, A. G. e Rowe, T. 1988. Amniote phylogeny and the importance of fósils. *Cladistics*. 4:105-209.

Kischlat, E.-E. 1996. Preliminary phylogenetic analysis of the podocnemidid chelonians from the Cretaceous of Brazil. *In*: 56° Annual meeting, Society of Vertebrate Paleontology (Supplement), 1996, New York.v. 16. p. 45A-45A.

Kischlat, E.-E. 1995. Análise morfológica de plastrões em quelônios podocnemídeos do grupo Bauru Cretáceo Superior do Brasil). *In*: XIV Congresso Brasileiro de Paleontologia., 1995, Uberaba. Atas. p.: 72-73.

Kischlat, E.-E. 1994. Observações sobre Podocnemis elegans Suárez (Cheloni, Pleurodira, Podocnemididae) do Neocretáceo do Brasil. *Acta Geológica Leopoldensia*. 39/1(17):345-351.

Kischlat, E.-E. 1993. Observações sobre Podocnemis elegans Suárez (Chelonii, Pleurodira, Podocnemididae) do Neocretáceo do Brasil. *In*: 13º

Congresso Brasileiro de Paleontologia, 1º Simpósio Paleontológico do Cone Sul, 1993, São Leopoldo. Boletim de Resumos. p. 126-126.

Kischlat, E-E e Azevedo, S. A. K. 1991. Sobre novos restos de quelônios podocnemídeos da Formação Bauru, estado de São Paulo, Brasil. Anais do XII Congresso Brasileiro de Paleontologia, São Paulo. p.:25-26.

Lapparent de Broin, F. 2000. The oldest pre-Podocnemidid turtle (Chelonii, Pleurodira), from the Early Cretaceous, Ceará state, Brasil, and its environment. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona*. 9:43-95.

Lapparent de Broin, F. e De la Fuente, M. 2001. Oldest world Chelidae (Chelonii, Peurodira), from the Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Comptes Rendus Académie des Sciences de Paris*. 333:463-470.

Lapparent de Broin, F. e Murelaga, X. 1999. Turtles from the Upper Cretaceous of Laño (Iberian Peninsula). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava*. 14(1):135-211.

Laurin, M. e Reisz, R. R. 1995. A reevaluation of early amniote phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 113:165-223.

Lee, M. S. Y. 1997. Pareiasaur phylogeny and the origin of turtles. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 120:197-280.

Meylan, P. A. 1996. Skeletal morphology and relationships of the Early Cretaceous side-necked turtle, *Araripemys barretoii* (Testudines: Pelomedusoides: Araripemydidae), from the Santana Formation of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 16(1):20-33.

Mittermeier, R. A. e Wilson, R. A. 1974. Redescription of *Podonemis erythrocephala* Spix, 1824), an Amazonian pelomedusid turtle. *Papéis Avulsos de Zoologia*. 28(8):147-162.

Price L. I 1973. Quelonio Amphichelydia no Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*. 2:84-96.

Rieppel, O. 1993. Studies on skeleton formation in reptiles IV. The homology of the reptilian (Amniote) astragalus revisited. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 13(1):31-47.

Rieppel, O. e Reisz, R. R. 1999. The origin and early evolution of turtles. *Annual Reviews of the Ecology and Systematics*. 30:1-22.

Sánchez-Vilagra, M. R. e Winkler, J. D. 2006. Cranial variation in *Bairdemys* turtles (Podocnemididae: Miocene of the Caribbean Region) and description of new material from Urumaco, Venezuela. *Journal of Systematic Palaeontology*. 4(3):241-253.

Seddon, J. M.; Georges, A.; Baverstock, P. R. e McCord, W. 1997. Phylogenetic relationships of chelid turtles (Pleurodira: Chelidae) based on mitochondrial 12S rRNA gene sequence variation. *Molecular Phylogenetic and Evolution*. 7(1):55-61.

Shaffer, H. B., Meylan, P. e McKnight, M. L. 1997. Tests of turtle phylogeny: molecular, morphological, and paleontological approaches. *Systematic Biology*. 46(2):235-268.

Tong, H. e Buffetut, E. 1996. A new genus and species of pleurodiran turtle from the Cretaceous of Southern Morocco. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*. 199:133-150.

Tong, H., Gaffney, E. S. e Buffetaut, E. 1998. Foxemys, a new side-necked turtle (Bthremyidae: Pelomeusoides) from the Late Cretaceous of France. *American Museum Novitates*. 3251:1-19.

Tronc, E. eVuillemin, S. 1974. Contribution a l'étude de la faune endémique malgache: étude ostéologique de Erymnochelys madagascariensis Grandidier, 1867 (Chélonien, Pelomedusidae). *Bulletin de L'academie Malgache*. 51(1):189-224.

Weldon, P. J. e Gaffney, E. S. 1998. An ancient integumentary gland in turtles. *Naturwissenschaften*. 95:556-557.

Williams, E. E. 1956. Podocnemis bassleri, a new species of pelomedusid turtle from the Late Tertiary of Peru. *American Museum Novitates*. 182:1-10.

Williams, E. 1954. A key and description of the living species of the genus Podocnemis (sensu Boulenger) (Testudines, Pelomedusidae). *Buletin of the Museum of Comparative Zoology*. 3(8):278-295.

Williams, E. 1954. New or redescribed pelomedusid skulls from the tertiary of Africa and Asia (Testudines, Pelomedusidae). *Breviora*. 35:1-9.

Williams, E. 1954. A new Miocene species of Pelusios and the evolution of that genus. *Brevior*. 25:1-11.

Wood, R. C. 1997. Turtles, pp. 155-170. In: R. F. Kay, R. H. Madden, R. L. Cifelli, J. J. Flynn (eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics*. Smithsonian Institution Press, Washington and London.

Wood, R. C. 1984. Evolution of the elomedusid turtles. *Studia Geologica Salmanticensia*, vol. esp. 1, Studia Palaeocheloniologica 1:269-282.

Wood, R. C. 1974. The systematics, ecology, evolution, and zoogeography of African turtles. *National Geography Society Research Reports*, 1967 Projects. Pp:301-306.

Wood, R. C. 1972. A fossil pelomedusid turtle from Puerto Rico. *Breviora*. 292:1-13.

Wood, R. C. 1970. A review of the Pelomedusidae (Testudines, Pleurodira) of Asia. *Breviora*. 357:1-24.

Wood, R.C. e Gamero, M. L. D. 1971. *Podocnemis venezuelensis*, a new pelomedusid (Testudines, Pleurodira) from the Pliocene of Venezuela and a review of the history of *Podocnemis* in South America. *Breviora*. 376:1-23.

Zardoya, R. e Meyer, A. 2001. The evolutionary position of turtles revised. *Naturwissenschaften*. 88:193-200.

Zardoya, R. e Meyer, A. 1998. Complete mitochondrial genome suggests diapsid affinities of turtles. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 95:14226-14231.

Wood , R. C. 1972. A fossil pelomedusid turtle from Puerto Rico. 392:1-13.

Figura 1, A - Seção colunar levantada no Sítio de Priapozinho, B - Fig.1: A Bacia Bauru (sensu Fernandes e Coimbra, 1996): 1 Grupo Caiuá, Grupo Bauru (2 Fm. Adamantina, 3 Fm. Marília, 4 Fm. Presidente Prudente). 4 depocentros da bacia (Grohmann *et al.* 2005). Modificado de Riccomi (1997).

Figura 2: Vistas do crânio de *Bauruemys elegans* (MZUSP- PV 29). A: dorsal. B: ventral. Escala: 5 cm.

Figura 2: Vistas do crânio de *Bauruemys elegans* (MZUSP- PV 29). A: lateral. B: posterior. Escala: 5 cm.

Figura 4: Vistas do crânio de *Bauruemys elegans* (MZUSP-PV 30). A: dorsal. B: ventral. Escala: 5 cm.

Figura 5- Vistas do crânio de *Bauruemys elegans* (MZSPPV30).
A : vista lateral. B: vista posterior. Escala 5 cm.

Figura 6: Vistas do crânio de *Phrynops geoffroanus* (MZUSP-2637)
A: dorsal. B: ventral. Escala: 5 cm.

Figura 7. Vistas do crânio de *Phrynops Geoffroyanus* (MZUSP2637)
A: vista lateral. B: vista posterior. Escala 5 cm.

Figura 8: Vistas do crânio de *Pelusios sinuatus* (MNHN-1902.0302). A: dorsal. B: ventral. Escala: 5 cm.

Figura 9: Vistas do crânio de *Pelusios sinuatus* (MNHN-1902.0302). A: lateral. B: posterior. Escala: 5 cm.

Figura 10: Vistas do crânio de *Erymnochelys madagascariensis* (MNHN-1992.5325). A: dorsal. B: ventral. Escala: 5 cm.

Figura 11: Vistas do crânio de *Erymnochelys madagascariensis* (MNHN-1992.5325). A: lateral. B: posterior. Escala: 5 cm.

Figura 12: Vistas do crânio de *Peltoccephalus dumerilianus* (MZUSP-2711). A: dorsal. B: ventral. Escala: 5 cm.

Figura 13: Vistas do crânio de *Peltoccephalus dumerilianus* (MZUSP-2711). A: lateral. B: posterior. Escala: 5 cm.

Figura 14. Vistas do crânio de *Podocmenis expansa* (MZUSP-2783). A: dorsal. B: ventral. Escala: 5 cm.

Figura 15: Vistas do crânio de *Podocnemis expansa* (MZUSP -2783). A: lateral. B: posterior. Escala: 5 cm.

Figura 16. vista da mandíbula de *Bauruemys elegans* (MZSP-PV30)
 A: Lateral. B: Dorsal. Escala:5 cm

Figura 17. vista da mandíbula de *Phrynops geoffroanus* (MZUSP 2637)
A: Lateral. B: Dorsal. Escala:5 cm

Figura 18. vista da mandíbula de *Pelusios sinuatus* (MNHN 19020302)
A: Lateral. B: Dorsal. Escala:5 cm

Figura 19. Vista da mandíbula de *Erymnochelys madagascariensis* (MNHN19925325) A: Lateral. B: Dorsal. Escala:5 cm

Figura 20. vista da mandíbula de *Peltocephalus dumerilianus* MZUSP 2711
A: Lateral. B: Dorsal. Escala:5 cm

Figura 21. vista da mandíbula de *Podocnemis expansa* MZUSP 38
A: Lateral. B: Dorsal. Escala:5 cm

Figura 22. Carapaça de *Bauruemys elegans* MZSPP-V40, A: vista dorsal. B: vista ventral. Escala: 5 cm

Figura 23. Carapaça de *Bauruemys elegans* (MZSP-PV136), A: vista dorsal. Escala:10 cm

Figura 24 . Carapaça de *Phrynops geoffroanus* (MZUSP-2772)
 A: vista dorsal. B: vista ventral. Escala:5 cm

Figura 25. Carapaça de *Peltoccephalus dumerilianus* (MZUSP-2753), A: vista dorsal, B: vista ventral. Escala: 5 cm

Figura 26 . Carapaça de *Podcnemis unifilis* (MZUSP-2809), A: vista dorsal. B: vista ventral. Escala:5 cm

Figura 27 . Plastrão de *Bauruemys elegans* MZSP-PV40, A: vista dorsal. B: vista ventral. Escala:10 cm.

Figura 28. Plastrão de *Bauruemys elegans* MZSP-PV 136, A: vista dorsal. B: vista ventral. Escala:10 cm

Figura 29. Plastrão de *Phrynops geoffroanus* (MZUSP-2772), A: vista dorsal, B: vista ventral. Escala: 10 cm

Figura 30. Plastrão de *Peltoccephalus dumerilianus* (MZUSP-3139), A: vista dorsal. B: vista ventral. Escala: 10 cm

Figura 31. Plastrão de *Podocnemis expansa* (MZUSP2845), A: vista dorsal. B: vista ventral. Escala: 10 cm

Figura 32. 2ª vértebra cervical de *Bauruemys elegans* MZPV- SP136.

A: vista dorsal, B: vista lateral, C: vista anterior e D: vista posterior. Escala: 1 cm

Figura 33. 6ª vértebra cervical de *Bauruemys elegans* MZPV- SP136.

A: vista dorsal, B: vista lateral, C: vista anterior e D: vista posterior. Escala: 1 cm

Figura 34. 7ª vértebra cervical de *Bauruemys elegans* MZPV- SP136.

A: vista dorsal, B: vista lateral, C: vista anterior e D: vista posterior . Escala: 1 cm

Figura 35. 8 vértebra cervical de *Bauruemys elegans* MZPV- SP136.

A: vista dorsal, B: vista lateral, C: vista anterior e D: vista posterior. Escala: 1 cm

Figura 36. 2ª vértebra cervical de *Hydromedusa tectifera* MZUSP-4200.

A: vista dorsal, B: vista lateral, C: vista anterior e D: vista posterior. Escala: 1 cm

Figura 37. 6ª vértebra cervical de *Hydromedusa tectifera* MZUSP-4200.

A: vista dorsal B: vista lateral C: vista anterior D: vista posterior. Escala: 1 cm

Figura 38. 7ª vértebra cervical de *Hydromedusa tectifera* MZUSP-4200.

A: vista dorsal, B: vista lateral, C: vista anterior e D: vista posterior. Escala: 1 cm

Figura 39. 8ª vértebra cervical de *Hydromedusa tectifera* MZUSP-4200.

A: vista dorsal, B: vista lateral, C: vista anterior e D: vista posterior. Escala: 1 cm

Figura 40. 2ª vértebra cervical de *Podocnemis expansa* MZUSP 2761.

A: vista dorsal, B: vista lateral, C: vista anterior e D: vista posterior. Escala: 1 cm

Figura 41. 6ª vértebra cervical de *Podocnemis expansa* MZUSP 2761.

A: vista dorsal, B: vista lateral, C: vista anterior e D: vista posterior. Escala: 1 cm

Figura 42. 7ª vértebra cervical de *Podocnemis expansa* MZUSP-2761.

A: vista dorsal, B: vista lateral, C: vista anterior e D: vista posterior. Escala: 1 cm

Figura 43. 8ª vértebra cervical de *Podocnemis expansa* MZUSP-2761.

A: vista dorsal, B: vista lateral, C: vista anterior e D: vista posterior. Escala: 1 cm

Figura 44: consenso estrito de três árvores mais parcimoniosas com 121 passos. Os números abaixo e acima dos ramos representam o suporte de Bremer e o Bootstrap, respectivamente.

Figura 45. Cladograma do consenso estrito de 3 árvores mais parcimoniosas de 121 passos. Nós numerados seguem a sequência da lista de apomorfias