UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

**Evolução e filogenia de *Pleurodira*
(*Testudines*) com a descrição de uma nova
espécie de *Bairdemys* (*Podocnemidae*) do
Mioceno médio da Venezuela**

Gabriel de Souza Ferreira

Dissertação apresentada à Faculdade de
Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão
Preto da USP, como parte das exigências
para a obtenção do título de Mestre em
Ciências, Área: Biologia Comparada.

RIBEIRÃO PRETO -SP
2014

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

**Evolução e filogenia de *Pleurodira*
(*Testudines*) com a descrição de uma nova
espécie de *Bairdemys* (*Podocnemidae*) do
Mioceno médio da Venezuela**

Gabriel de Souza Ferreira

Orientador: Max Cardoso Langer

Dissertação apresentada à Faculdade de
Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão
Preto da USP, como parte das exigências
para a obtenção do título de Mestre em
Ciências, Área: Biologia Comparada.

RIBEIRÃO PRETO -SP
2014

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

FICHA CATALOGRÁFICA

Ferreira, Gabriel de Souza

Evolução e filogenia de *Pleurodira* (*Testudines*) com a descrição de uma nova espécie de *Bairdemys* (*Podocnemidae*) do Mioceno médio da Venezuela. Ribeirão Preto, 2014.

142 p.

Dissertação de Mestrado, apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto/USP. Área de concentração: Biologia Comparada.

Orientador: Langer, Max Cardoso.

1. Pleurodira. 2. Testudines. 3. Paleontologia. 4. Sistemática. 5. Paleobiogeografia.

*"SCIENCE IS MORE THAN A BODY OF KNOWLEDGE; IT IS A WAY OF
THINKING, A WAY OF SKEPTICALLY INTERROGATING THE UNIVERSE WITH
A FINE UNDERSTANDING OF HUMAN FALLIBILITY."*

CARL SAGAN

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao meu orientador, Dr. Max Cardoso Langer, pelo apoio estrutural e intelectual desde o momento da concepção deste projeto até sua conclusão;

Agradeço à minha oficialmente supervisora durante o estágio em Trelew, Argentina, mas tão orientadora quanto o Max, Dra. Juliana Sterli, por todo o apoio, também, estrutural e intelectual, além da oportunidade de aprender com ela e com o Museo Egidio Feruglio;

Agradeço ao Dr. Ascanio Rincón, do Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Venezuela, pela grande oportunidade de estudar o principal material desta dissertação, bem como por todo o apoio durante minha estadia no IVIC;

Agradeço aos seguintes por abrir suas coleções e pelo apoio durante minha visita às instituições que fazem parte: Dr. Richard Vogt e Marcia Lima de Queiroz do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, AM; Dra. Ana Prudente, Dra. Heloisa Moraes Santos e João Fabricio Sarmento do Museu Paraense Emilio Goeldi, em Belém, PA; Dr. Rodrigo Machado da coleção do Departamento Nacional de Produção Mineral, Dr. Alexander Kellner, Dr. Sérgio Azevedo e Dra. Deise Henriques, da coleção de Paleovertebrados, e Dr. Paulo Passos da coleção de Herpetologia do Museu Nacional, bem como o Dr. Leonardo Ávila por ter me hospedado e aberto as portas do seu laboratório na UNIRIO, no Rio de Janeiro, RJ; Dr. Pedro Romano, da Universidade Federal de Viçosa, MG, por ter me emprestado materiais de sua coleção para análise; Prof. Ricardo Alezone e a todos da coleção da Universidad Central de Caracas e do Museo de Ciencias Naturales Caracas, Venezuela; Dr. Alejandro Kramarz e Stella Alvarez da coleção de Paleontologia de Vertebrados, e Dr. Leandro Alcalde da coleção de Herpetologia, do Museo Argentino de Ciencias Naturales, de Buenos Aires,

Argentina; Dra. Teresa Manera de Bianco, do Museo de Punta Alta, Argentina; Dra. Belén Boilini do Museo Prof. Dr. Olzacher de Zapala, Argentina; Dr. Flavio Bellardini do Museo Carmen Funes, Plaza Huincul, Argentina; Eduardo Ruigómez, o Dudu, do Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina.

Agradeço aos meus colegas de laboratório em Ribeirão Preto, pelas discussões e troca de experiências, bem como pela vivência diária bastante divertida e pela amizade;

Agradeço aos companheiros de trabalho durante minha estadia no MEF, em Trelew, e no IVIC, na Venezuela por tudo, desde o apoio diário durante estes períodos longe de casa que podem ser difíceis, até as trocas de experiências e informações e amizade;

Agradeço à FAPESP (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo) pelo financiamento deste projeto de pesquisa de mestrado, bem como pela concessão da bolsa de estágio e pesquisa no exterior, que financiaram minha estadia em Trelew;

Agradeço a minha companheira, Gabriela, quem me apoiou e sempre me apoia irrestritamente, nos momentos bons e ruins, nas presenças e ausências desta vida, e quem me acompanhou durante toda a execução deste projeto;

Agradeço também aos meus amigos “extra laboratório”, por todo o apoio e momentos divertidos que passamos juntos;

Por último, mas não menos importante, agradeço à minha família, que me proporcionou o ambiente propício para minha constituição como a pessoa que hoje sou, e que me deu apoio para chegar até onde cheguei.

RESUMO

Apesar de negligenciados por muito tempo, os *Pleurodira*, uma das duas linhagens de *Testudines* (cágados, jabutis e tartarugas-marinhas), vem atraindo crescente atenção dos pesquisadores, com trabalhos que geralmente tratam da descrição de novas espécies (viventes ou extintas), de comportamentos ou hábitos alimentares, ou de análises filogenéticas dos sub-grupos de *Pleurodira*, como *Chelidae* ou *Pelomedusoides*, esta sub-dividida em duas linhagens com representantes viventes: *Pelomedusidae* e *Podocnemidae*. Análises filogenéticas com táxons terminais de todos os principais grupos de *Pleurodira* existem apenas com dados moleculares. Assim, uma análise baseada em dados morfológicos que englobe táxons de todos os grandes clados do grupo, incluindo fósseis, faz-se necessária para melhor compreensão da história evolutiva do grupo. Nesta dissertação, descrevemos uma nova espécie de *Bairdemys* (*Podocnemidae*) do Mioceno médio da Venezuela e a incluímos em uma análise filogenética com ampla amostragem taxonômica, incluindo táxons de todas as linhagens de *Pleurodira*. Esta análise é baseada em caracteres morfológicos (novos ou previamente propostos) e a maior análise filogenética exclusiva do grupo já realizada, permitindo inferências sobre padrões gerais de diversificação e morfologia de *Pleurodira*. Ao mesmo tempo, o novo táxon descrito apresenta características morfológicas que, juntamente com aspectos geológicos de sua localidade tipo, permitem a inferência de que houve, durante o Cenozóico, uma irradiação marinha de *Podocnemidae*, que alcançou grande sucesso, principalmente no final do Oligoceno e começo do Mioceno.

Palavras-chave:

Pleurodira; Testudines; Paleontologia; Sistemática; Paleobiogeografia

ABSTRACT

Though neglected for a long time, one of the two lineages of *Testudines* (turtles and tortoises) the *Pleurodira* has been attracting the researchers, whose articles usually deal with descriptions of new species (extant and extinct), behavior or feeding habits, or phylogenetic analyzes of one of the subgroups of *Pleurodira*, *Chelidae* or *Pelomedusoides*, the latter subdivided in two lineages with extant taxa: *Pelomedusidae* and *Podocnemidae*. There some phylogenetic analyzes with terminal taxa from the main groups of *Pleurodira*, but only with molecular data. Therefore, a morphological data analysis containing taxa from all the clades of this group, including fossils, is necessary to better understand the evolutionary history of this lineage. In this dissertation, I describe a new species of *Bairdemys* (*Podocnemidae*) from the middle Miocene of Venezuela, and I include it in a phylogenetic analysis with extensive taxonomic sampling, including taxa from all the lineages of *Pleurodira*. This analysis is based on morphological characters (new and previously proposed ones) and it is the largest exclusive phylogenetic analysis ever made for *Pleurodira*, allowing inferences about the general patterns of diversification and morphology of the group. At the same time, the new described táxon shows morphological characters that, along with geological aspects of its type locality, allow inferences about a marine wave of diversification of *Podocnemidae* during the Cenozoic, which achieved great success, specially by the end of Oligocene and beginning of Miocene.

Keywords:

Pleurodira; Testudines; Paleontology; Systematics; Paleobiogeography

SUMÁRIO

RESUMO	i
ABSTRACT	ii
SUMÁRIO	iii
ABREVIACÕES ANATÔMICAS	v
LISTA DE FIGURAS	ii
1. INTRODUÇÃO	1
1.I. <i>TESTUDINES</i> E SEU CLADO TOTAL	1
1.II. <i>PLEURODIRA</i> E SEU CLADO TOTAL	4
1.III. JUSTIFICATIVA DO ESTUDO.....	10
2. OBJETIVOS E ESTRUTURA DA DISSERTAÇÃO.....	12
3. DESCRIÇÃO DE UMA NOVA ESPÉCIE DE <i>BAIRDEMYS</i>	12
3.I. INTRODUÇÃO	12
3.II. PALEONTOLOGIA SISTEMÁTICA	15
3.III. DESCRIÇÃO.....	17
4. MATERIAL E MÉTODOS.....	33
4.I. AMOSTRAGEM TAXONÔMICA E DEFINIÇÃO DOS GRUPOS INTERNO E EXTERNO	33
4.II. ANÁLISE FILOGENÉTICA	33
4.III. NOMENCLATURA	35
5. RESULTADOS E DISCUSSÃO	39
- <i>Chelidae</i>	39
- <i>Pelomedusidae</i> , <i>Araripemydidae</i> e <i>Euraxemydidae</i>	44
- <i>Pan-Podocnemidae basais</i>	46
- <i>Bothremydidae</i>	48
- <i>Podocnemoidae</i> e <i>Podocnemidae</i>	51
- <i>Pan-Stereogenyina</i>	55
- Paleoecologia de <i>Stereogenyina</i>	58

6. CONCLUSÕES	63
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	67
ANEXO I LISTA DE TÁXONS INCLUÍDOS NAS ANÁLISES	85
ANEXO II MATRIZ TÁXON-CARACTER DE DADOS MORFOLÓGICOS	89
ANEXO III LISTA DOS 226 CARACTERES MORFOLÓGICOS	91
ANEXO IV LISTA DAS 18 ÁRVORES MAIS PARCIMONIOSAS	113
ANEXO V SINAPOMORFIAS COMUNS ÀS 18 MPTs	123
ANEXO VI RESULTADOS DAS ANÁLISES DE SUPORTE	129
ANEXO VII DEFINIÇÕES FILOGENÉTICAS	133
ANEXO VIII TOPOLOGIA CALIBRADA À ESCALA DO TEMPO GEOLÓGICO.....	141

ABREVIACÕES ANATÔMICAS

bo – basioccipital	msp – fenda mediana do palate secundário
bs – basisfenóide	
cc – <i>cavum cranii/foramen magnum</i>	mx – maxilar
cm – côndilo mandibular	mxr – crista maxilar
co – côndilo occipital	op – opistótico
cpt – <i>cavum pterygoidei</i>	pa – parietal
cso – <i>crista supraoccipitalis</i>	pal – palatino
ct – <i>cavum tympani</i>	po – pós-orbital
eap – entrada do <i>antrum postoticum</i>	ppo – <i>processus paraoccipitalis</i>
ex – exoccipital	pt – pterigóide
fjp – <i>foramen jugulare posterius</i>	ptf – aba do pterigóide
fnh – <i>foramina nervi hypoglossi</i>	ptp – <i>processus trochlearis pterygoidei</i>
fnt – <i>foramen nervi trigemini</i>	qj – quadratojugal
fo – <i>fossa orbitalis</i>	qu – quadrado
fpo – <i>fenestra postotica</i>	so – supraoccipital
fr - frontal	sq – esquamosal
ica – <i>incisura columellae auris</i>	te – Tuba de Eustáquio
ju – jugal	

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** Relações filogenéticas simplificadas entre os *Pan-Testudines* conhecidos e osteologia da carapaça. A seta vermelha indica clado de base estemática, a estrela de base apomórfica e o círculo de base nodal. Figura modificada de Lyson et al. (2013).... 2
- Figura 2.** Hipóteses filogenéticas simplificadas para *Testudines*, baseadas em dados moleculares (A) modificado de Shaffer (2009), dados morfológicos (B) e de evidência total (C) modificado de Sterli (2010). 3
- Figura 3.** Mecanismos de retração do pescoço para dentro da carapaça de *Cryptodira* (A), no plano vertical, e de *Pleurodira* (B), no plano horizontal. Figura modificada de Werneburg et al (2014)..... 4
- Figura 4.** Hipóteses filogenéticas para *Pan-Pleurodira* diferindo nas relações entre os táxons *stem Pan-Pleurodira*, *Platycheilus oberndorferi*, *Caribemys oxfordiensis* e *Notoemys laticentralis* (e *N. zapatocaensis*). Arranjo parafilético (A) obtido por de la Fuente & Iturralde-Vinent (2001) e monofilético (B) obtido por Cadena Rueda & Gaffney (2005). 5
- Figura 5.** Registros mais antigos de *Pan-Chelidae*. Crânio e casco de *Yaminuechelys gasparinii* (A) do Campaniano-Maastrichtiano Formação Allen, Argentina; porção anterior do casco de *Prochelidella argentinae* em vista dorsal (B) e casco em vista dorsal de *Bonapartemys bajobarrealis* (C) do Turoniano-Campaniano da Fm. Bajo Barreal, Argentina; 5ª vértebra cervical em vista lateral (D) e ílio esquerdo em vista lateral (E) de dois *Chelidae indet.* do Albiano da Fm. Lightning Ridge, Austrália. 7
- Figura 6.** Registros mais antigos de *Pan-Pelomedusoides*. Crânio em vista ventral (A) e casco em vista dorsal (B) de *Atolchelys lepida* do Barremiano da Formação Morro do Chaves, nordeste do Brasil; crânio em vistas dorsal (C) e lateral esquerda (D) de *Laganemys tenerensis* do Aptiano-Albiano da Fm. Elrhaz, Niger; casco em vista ventral de *Araripemys barretoii* (E), do Aptiano-Albiano das formações Crato e Romualdo, nordeste do Brasil; crânio de *Euraxemys essweini* em vista dorsal (F) e lateral direita (G) e crânio e casco de *Cearachelys placidoi* (H) do Aptiano da Fm. Crato, nordeste do Brasil..... 9

- Figura 7.** Mapas (A) da América do Sul indicando a Venezuela em preto e (B) da Venezuela indicando (estrela preta) a área cárstica de Cerro Misión, no noroeste do país, aonde está localizada a Formação Capadare..... 16
- Figura 8.** Crânio de MBLUZ-P-5137 *Bairdemys* sp. nov. em vistas (A) dorsal, (B) ventral, (C) rostral, (D) caudal, (E) lateral esquerda e (F) direita. 18
- Figura 9.** Reconstrução de MBLUZ-P-5137 *Bairdemys* sp. nov. Crânio em vistas (A) dorsal, (B) ventral, (C) rostral, (D) caudal, (E) lateral esquerda e (F) direita. 21
- Figura 10.** Escudos cranianos de MBLUZ-P-5137 em vista dorsal (A) e lateral esquerda (B). Cada escudo é identificado por uma letra minúscula do alfabeto grego. As cores fazem referências aos escudos possivelmente homólogos de Meiolaniformes, descritos em Sterli & de la Fuente (2010). 22
- Figura 11.** Crânios de *Podocnemis expansa* (A) e MBLUZ-P-5137 (B) em vista occipital oblíqua. Notar a quantidade as duas aberturas dos *foramina nervi hypoglossi* em *P. expansa* e a abertura conjunta em MBLUZ-P-5137, bem como o tamanho reduzido da abertura de MBLUZ-P-5137 em relação ao *foramen jugulare posterius*... 31
- Figura 12.** Hipótese filogenética baseada na árvore de consenso estrito das 18 MPTs (Anexo IV) obtidas com base na matriz de dados desta dissertação, com 83 táxons e 226 caracteres morfológicos. Cada nó é identificado com um número à sua esquerda e alguns clados são identificados por seus nomes (definidos no Anexo VII). Os círculos vermelhos indicam nomes de base nodal e as setas vermelhas de base estemática. 38
- Figura 13.** Diferentes hipóteses filogenéticas para as relações de *Chelidae*. A, hipótese resultante do consenso estrito das 18 MPTs obtidas na análise dos dados desta dissertação; B, topologia obtida com base de dados moleculares por Georges et al. (1998); C, topologia obtida com base de dados morfológicos por Bona & de la Fuente (2005); D, topologia obtida com base de dados morfológicos por Gaffney (1977); E, topologia obtida com base de dados moleculares por Seddon et al. (1997). Os táxons em vermelho possuem posições ambíguas e as linhas tracejadas mostram seus posicionamentos alternativos..... 43
- Figura 14.** Diferentes hipóteses para as relações de *Pelomedusoides*. A, hipótese resultante da análise dos dados desta dissertação; B, topologia obtida por uma análise exploratória de Gaffney et al. (2006); C, topologia obtida por Gaffney et al. (2011); D, topologia obtida por Romano et al. (2014)..... 45

- Figura 15.** Diferentes hipóteses filogenéticas para *Bothremydidae*. A, hipótese resultante da análise dos dados desta dissertação; B, topologia obtida por Romano et al. (2014); C, topologia obtida por Gaffney et al. (2006)..... 48
- Figura 16.** Diferentes hipóteses filogenéticas para *Podocnemoidae*. A, hipótese resultante da árvore de consenso estrito das 18 MPTs encontradas na análise dos dados desta dissertação; B, topologia obtida por França & Langer (2006); C, topologia obtida por Gaffney et al. (2011); D, topologia obtida por Cadena et al. (2012b). Os táxons em vermelho apresentam posições ambíguas e a linha tracejada mostra seus posicionamentos alternativos..... 52
- Figura 17.** Diferentes hipóteses filogenéticas para *Podocnemidae*. A, hipótese resultante da árvore de consenso estrito de 18 MPTs obtida na análise dos dados desta dissertação; B, topologia obtida por Gaffney et al. (2011); C, topologia obtida por Cadena et al. (2012b); D, topologia de Dumont Júnior et al. (*in press*). Os táxons em vermelho apresentam posições ambíguas e as linhas tracejadas mostram seus posicionamentos alternativos..... 54
- Figura 18.** Morfologia do palato secundário em vista ventral dos *Stereogyina* (A) MBLUZ-P-5137, *Bairdemys* sp. nov., (B) *B. venezuelensis*, (C) *B. hartsteini*, (D) *B. sanchezi* e (E), *B. winklerae*, e do Carettini (F) *Caretta caretta*. 58
- Figura 19.** Glândulas de sal em *Testudines*. (A) Posição das glândulas de sal (HG) em *Pseudemys scripta* e *Testudo graeca* (figura modificada de Baccari et al. 1992); (B) crânio de MBLUZ-P-5137, *Bairdemys* sp. nov. em vista rostral, a posição da bolsa caudal na *fossa orbitalis* está indicada pela seta; (C) distribuição do carácter “bolsa caudal da *fossa orbitalis*”, à esquerda, e dos ambientes inferidos para cada táxon de *Stereogenyina*, à direita. Abreviações: C, córnea, HG, glândura harderiana (com células que secretam sal), LG, glândula lacrimal, N, membrana nictante, NG, glândula nasal, NS, saco nasal, R, retina e S, esclera..... 60
- Figura 20.** Distribuição temporal de irradiações tartarugas marinhas, do Eoceno até o presente. Relações filogenéticas (A) e diversidade ao longo do tempo (B) de *Stereogenyina* e de Carettini (D e C, respectivamente). As barras representam o registro fóssil conhecido do táxon, as barras tracejadas possíveis registros ou datações incertas e a largura das manchas negras (B e C) representam a diversidade de cada grupo. 62

1. INTRODUÇÃO

1.1. *TESTUDINES* E SEU CLADO TOTAL

As tartarugas (termo genérico que inclui tartarugas-marinhas, cágados e jabutis) tem sido reconhecidas como um grupo natural de “répteis” ao menos desde a publicação do *Systema Naturae* de Linnaeus, em 1758, o que não foi seriamente questionado desde então (Gaffney, 1984; Gaffney & Meylan, 1988; Joyce, 2007). Neste trabalho, Linnaeus agrupa todas as tartarugas conhecidas até aquele momento em um único gênero, *Testudo*, e refere-se a estes animais utilizando este nome, por vezes, em sua forma plural, “*Testudines*”, o que tem causado muita confusão entre os taxonomistas, levando estes a se referirem ao mesmo grupo por diversos nomes, *e.g.* Testudinata Klein, 1760, Testudines Batsch, 1788, Chelonii Latreille, 1800, Chelonia Ross & Macartney, 1802, dentre outros (Joyce et al. 2004).

Mais recentemente, utilizando a abordagem da Nomenclatura Filogenética (de Queiroz & Gauthier 1990; 1992; 1994; Cantino & de Queiroz, 2010), Lee (1995) e Joyce et al. (2004) propõem o nome *Testudines* Batsch, 1788, para o grupo coronal (*crown-group*) composto pelo ancestral comum mais recente de *Chelonia mydas* Linnaeus, 1758, e *Chelus fimbriatus* Schneider, 1783, e todos os seus descendentes. Seguindo a regra da precedência de nome (Cantino & de Queiroz, 2010, art. 12), Testudinata Klein, 1760, deveria ser o nome empregado ao grupo. Entretanto, Joyce et al. (2004) empregaram a regra da estabilidade (Cantino & de Queiroz, 2010, art. 15) para propor o nome *Testudines* ao grupo coronal, *Pan-Testudines* para seu clado total contendo *Chelonia mydas* Linnaeus, 1758, mas nenhum representante de *Aves* Linnaeus, 1758 (*sensu* Gauthier & de Queiroz, 2001), *Crocodylia* Wermuth, 1953 (*sensu* Benton & Clark, 1988), *Lepidosauria* Haeckel, 1866 (*sensu* Gauthier et al., 1988) ou *Mammalia* Linnaeus, 1758 (*sensu* Rowe, 1988), equivalente à “Chelonia” de

Lee (1995), e *Testudinata* para o grupo de base apomórfica constituído pelo primeiro táxon de *Pan-Testudines* com um casco de tartaruga completo e todos seus descendentes (Fig. 1).

Figura 1 Relações filogenéticas simplificadas entre os *Pan-Testudines* conhecidos e osteologia da carapaça. A seta vermelha indica clado de base estemática, a estrela de base apomórfica e o círculo de base nodal. Figura modificada de Lyson et al. (2013).

Testudinata tem seu registro mais antigo no Neotriássico, com *Proganochelys quenstendti* Baur 1887, e *Proterochersis robusta* Fraas 1913, ambos do Noriano (Neotriássico) da Alemanha e mais proximamente relacionados aos táxons vivos que a *Odontochelys semitestacea* Li et al. 2008, do Carniano (Neotriássico) da China, um *Pan-Testudines* não *Testudines* que apresenta plastrão desenvolvido, mas não uma carapaça típica de *Testudinata*, e *Eunosaurus africanus* Seeley 1892, do Guadalupiano (Neopermiano) da África do Sul, outro *Pan-Testudines* não *Testudines* com costelas expandidas, mas sem plastrão (Fig. 1). Para além dos aspectos nomenclaturais, outro ponto controverso no estudo de *Testudinata* é sua posição filogenética dentre os Amniota. Este tema guarda relação com as muitas sinapomorfias deste grupo, e.g. o casco completo, composto por carapaça com placas costais (fusionadas às costelas), neurais (fusionadas às vértebras torácicas) e periferais, e plastrão formado por interclavícula, clavícula, e três a cinco ossos pareados suturados

(Fig. 1), além de carapaça e plastrão articulados na margem lateral, enclausurando as cinturas escapular e pélvica (Gaffney & Meylan 1988). A anatomia tão incomum e a longa divergência de outros grupos (ao menos desde o Triássico) dificulta o estabelecimento das relações filogenéticas do grupo, tema amplamente debatido (Joyce et al. 2004).

Figura 2. Hipóteses filogenéticas simplificadas para *Testudines*, baseadas em dados moleculares (A) modificado de Shaffer (2009), dados morfológicos (B) e de evidência total (C) modificado de Sterli (2010).

De forma geral, as relações entre os grandes grupos de *Testudines* tem sido consensuais na maioria dos estudos, havendo dois grupos coronais bem definidos: *Pleurodira* e *Cryptodira* (Fig. 2A e B), embora evidências moleculares (Krenz et al 2005) e de evidência total (Sterli 2010) tenham sugerido uma maior proximidade de *Pleurodira* com *Trionychidae*, um clado de *Cryptodira* (Fig 2C). Estes dois grupos foram primeiramente reconhecidos como diferentes no século XIX (Joyce et al. 2004), quando Gray (1831) reuniu todos os *Pleurodira* conhecidos até então em “Chelydae” e Dumeril & Bibron (1835) cunharam os termos “*Pleurodira*” e “*Cryptodira*”, em referência ao modo como estes animais retraem o pescoço para dentro do casco, os primeiros com dobras no plano horizontal e os últimos no vertical (Fig. 3). Cope (1865; 1868) utilizando os termos anteriormente criados, faz a primeira menção de *Pleurodira*

e *Cryptodira* como grupos naturais. Além da forma de retração do pescoço (que inclui caracteres relacionados às vértebras cervicais) muitas outras sinapomorfias foram propostas para cada um destes grupos, como a perda dos epipterigóides e o desenvolvimento do *processus trochlearis pterygoideus* em *Pleurodira*, e a perda dos espleniais e o desenvolvimento do *processus pterygoideus externus* em *Cryptodira* (Gaffney, 1975; Gaffney & Meylan, 1988; Joyce, 2007).

Figura 3. Mecanismos de retração do pescoço para dentro da carapaça de *Cryptodira* (A), no plano vertical, e de *Pleurodira* (B), no plano horizontal. Figura modificada de Werneburg et al (2014).

1.II. *PLEURODIRA* E SEU CLADO TOTAL

A linhagem *Pan-Pleurodira*, *sensu* Joyce et al. (2004), cujo mais antigo registro data do Jurássico Superior, é definida como o grupo mais inclusivo (ou o grupo total) que inclui *Pleurodira*, mas não *Cryptodira*, e compreende ao menos quatro táxons basais ao grupo coronal: *Platycheilus oberndorferi* Wagner, 1853, do Kimmeridgiano (Neojurássico) da Europa Central; *Caribemys oxfordiensis* de La Fuente & Iturralde-Vinent, 2001, do Oxfordiano (Neojurássico) de Cuba; *Notoemys laticentralis* Cattoi & Freiberg, 1961, do Tithoniano (Neojurássico) da Argentina; e *N. zapatocaensis* Cadena Rueda & Gaffney, 2005, do Valanginiano (Eocretáceo) da Colômbia; além do controverso agrupamento “Dortokidae”, registrados do Neocretáceo da Espanha ao Terciário da Romênia (Lapparent de Broin & Murelaga 1999; Lapparent de Broin et al. 2004; Pérez-Garcia et al. 2014). Apesar de haver alto suporte para posicionar estes táxons entre os *Pan-*

Pleurodira não-*Pleurodira*, todos possuem apenas materiais pós-cranianos preservados e descritos, dificultando sua inclusão nas matrizes táxons-caracteres disponíveis. Assim, estes táxons tem relações filogenéticas ambíguas, constituindo ora um grupo monofilético (Cadena Rueda & Gaffney 2005; Sterli 2010; Fig. 4B), ora grupos irmãos sucessivos de *Pleurodira* (de La Fuente & Iturralde-Vinent 2001; Joyce 2007; Anquentin et al. 2009; Fig. 4A). Vários caracteres suportam a proximidade destes táxons basais com *Pleurodira* (Joyce 2007), *e.g.* perda do contato medial do mesoplastrão, fusão medial dos gulares e articulação sutural da pélvis com a carapaça.

Figura 4. Hipóteses filogenéticas para *Pan-Pleurodira* diferindo nas relações entre os táxons *stem Pan-Pleurodira*, *Platycheilus oberndorferi*, *Caribemys oxfordiensis* e *Notoemys laticentralis* (e *N. zapatocaensis*). Arranjo parafilético (A) obtido por de la Fuente & Iturralde-Vinent (2001) e monofilético (B) obtido por Cadena Rueda & Gaffney (2005).

O clado coronal *Pleurodira*, *sensu* Joyce et al. (2004) é definido como o grupo que contém o ancestral comum mais recente de *Chelus fimbriatus* (Schneider, 1783), *Pelomedusa subrufa* (Bonnaterre, 1789) e *Podocnemis expansa* (Schweigger, 1812), e todos os seus descendentes. Apesar de apresentar uma diversidade menor que os *Cryptodira* e ter distribuição geográfica atual restrita a ambientes de água doce do hemisfério sul, este grupo foi bastante diverso no passado, estando presente em quase todos os continentes (exceto a Ásia central e Antártida) durante o Cretáceo e Paleógeno

(Gaffney et al. 2006). A reunião de tais táxons em um grupo natural foi fortemente substantiada por Gaffney (1975) e, assim como para *Testudines*, sua monofilia nunca foi seriamente questionada (Joyce 2007).

Os *Pleurodira* incluem dois grupos coronais: *Chelidae* e *Pelomedusoides*, *sensu* Joyce et al. (2004). Ambos apresentam registro fóssil desde o Cretáceo (Lapparent de Broin & de La Fuente 2001; Gaffney et al. 2006), sendo bem suportados. Apesar disso, todas as análises filogenéticas publicadas até hoje com base em dados morfológicos assumem *a priori* a monofilia destes clados, com o intuito de avaliar as relações internas de um deles. Uma vez que é importante reduzir suposições *a priori* em estudos filogenéticos (Joyce 2007) faz-se necessária uma análise filogenética contendo táxons terminais de ambas as linhagens, a fim de dar maior suporte à monofilia de *Chelidae* e *Pelomedusoides*. Isso já foi feito em análises filogenéticas com dados moleculares (Shaffer et al. 1997; Georges et al. 1998; Fujita et al. 2004), bem como em análises de dados morfológicos mais amplas que incluem todos os grupos de *Testudinata* (e.g. Joyce 2007; Anquetin 2012), que sempre resultam na relação de grupo-irmão entre esses grupos coronais de *Pleurodira*.

Chelidae sensu Joyce et al. (2004) refere-se ao grupo coronal contendo o ancestral comum mais recente de *Chelus fimbriatus* (Schneider 1783) e *Chelodina longicollis* (Shaw 1794) e todos os seus descendentes, e *Pan-Chelidae sensu* Joyce et al. (2004), seu clado total, corresponde ao grupo mais inclusivo que inclui *Chelidae*, mas nenhum *Pelomedusoides*. Todos os representantes de *Pan-Chelidae* (extintos ou recentes) são quelônios de água doce encontrados apenas na América do Sul e Australásia (de La Fuente et al. 2001; Lapparent de Broin & de La Fuente 2001). Os mais antigos registros (Fig. 5) seguros incluem *Bonapartemys bajobarrealis* e *Prochelidella argentinae* (Lapparent de Broin & de La Fuente, 2001), do Turoniano-Campaniano (Neocretáceo)

da Argentina, mas existem possíveis panquelídeos (Fig. 5) desde o Aptiano-Albiano (Eocretáceo) da Argentina, *e.g.* *P. cerrobarcinae* (de La Fuente *et al.*, 2001; 2011) e Austrália (Smith 2010), sugerindo uma extensa distribuição geográfica desde o Eocretáceo.

Figura 5. Registros mais antigos de *Pan-Chelidae*. Crânio e casco de *Yaminuechelys gasparinii* (A) do Campaniano-Maastrichtiano Formação Allen, Argentina; porção anterior do casco de *Prochelidella argentinae* em vista dorsal (B) e casco em vista dorsal de *Bonapartemys bajobarrealis* (C) do Turoniano-Campaniano da Fm. Bajo Barreal, Argentina; 5ª vértebra cervical em vista lateral (D) e ílio esquerdo em vista lateral (E) de dois *Chelidae* *indet.* do Albiano da Fm. Lightning Ridge, Austrália.

A região da Patagônia argentina apresenta grande potencial para descoberta de fósseis que ajudem a ampliar o entendimento dos padrões evolutivos de *Pan-Chelidae*. Além de inúmeros fragmentos atribuídos ao grupo, que sugerem surgimento durante o Eocretáceo (Lapparent de Broin & de La Fuente 2001; Bona & de La Fuente 2005), espécimes mais completos constituídos de crânio e pós-crânio, *e.g.* *Yaminuechelys gasparinii* de La Fuente *et al.* 2001 (Fig. 5), e *Y. maior* (Staesche, 1929) podem complementar as reconstruções filogenéticas de grupo (Bona & de La Fuente 2005). Ademais, táxons compostos apenas de materiais pós-cranianos (Fig. 5), *e.g.* *Bonapartemys bajobarrealis*, *Prochelidella argentinae*, *P. portezuelae*, *Paleophrynops patagonicus*, *Lomalatachelys neuquina* (todos descritos em Lapparent de Broin & de La

Fuente 2001), *Salamanchelys palaeocenica* Bona 2006 e *Linderochelys rinconensis* de la Fuente et al. 2007, são relativamente bem preservados, e podem alicerçar uma mais detalhada análise do pós-crânio do grupo, também com vistas a reconstruções filogenéticas.

Pelomedusoides sensu Joyce et al. (2004) compreende o ancestral comum mais recente de *Pelomedusa subrufa* (Bonnaterre 1789) e *Podocnemis expansa* (Schweigger 1812) e todos os seus descendentes. *Pan-Pelomedusoides sensu* Joyce et al. (2004) seu clado total, é o clado mais inclusivo que inclui *Pelomedusoides*, mas nenhum *Chelidae*. Esta linhagem inclui, ainda, dois grupos coronais, *sensu* Joyce et al. (2004): *Pelomedusidae* e *Podocnemidae*. O primeiro é constituído de 19 espécies viventes de tartarugas de água doce distribuídas em dois gêneros, *Pelusios* e *Pelomedusa*, exclusivos do continente africano. Apesar de não existirem táxons fósseis descritos, são conhecidos possíveis registros de *Pelomedusidae* do Paleoceno africano (Gaffney et al. 2006). Entre os *Pan-Pelomedusoides* não *Pelomedusoides* estão três dos mais antigos registros de *Pleurodira*, *Euraxemys essweini* Gaffney et al. 2006, e *Araripemys barreto* Price 1973, do Eocretáceo (Aptiano) da Formação Crato (com alguns espécimens de *A. barreto* de localidades da Formação Romualdo, Albiano), Chapada do Araripe, e *Laganemys tenerensis* Sereno & ElShafie 2013, da Formação Elrhaz, Aptiano-Albiano do Niger (Fig. 6).

Já *Podocnemidae* e seu clado total, *Pan-Podocnemidae sensu* Joyce et al. (2004), (ver Definições Filogenéticas, Anexo VII) apresentam maior diversidade, com formas de água doce e de ambientes estuarinos (Gaffney et al. 2011) e provavelmente marinhos, incluindo várias espécies viventes e extintas. O grupo coronal é definido com base nos três gêneros com espécies viventes: *Podocnemis* (com seis espécies) e *Peltocephalus* (com uma espécie), da América do Sul, e *Erymnochelys* (com uma

espécie), de Madagascar (Gaffney et al. 2011). A linhagem estemática, *Podocnemoidae* também abarca um dos mais antigos registros de *Pleurodira*, *Brasilemys josai* (Fig. 6), da Formação Romualdo, Chapada do Araripe.

Figura 6. Registros mais antigos de *Pan-Pelomedusoides*. Crânio em vista ventral (A) e casco em vista dorsal (B) de *Atolchelys lepida* do Barremiano da Formação Morro do Chaves, nordeste do Brasil; crânio em vistas dorsal (C) e lateral esquerda (D) de *Laganemys tenerensis* do Aptiano-Albiano da Fm. Elrhaz, Niger; casco em vista ventral de *Araripemys barretoii* (E), do Aptiano-Albiano das formações Crato e Romualdo, nordeste do Brasil; crânio de *Euraxemys essweini* em vista dorsal (F) e lateral direita (G) e crânio e casco de *Cearachelys placidoi* (H) do Aptiano da Fm. Crato, nordeste do Brasil.

Recentemente, a Formação Morro do Chaves, Barremiano (Eocretáceo) do Alagoas, Brasil, forneceu os mais antigos registro de *Pleurodira* (Fig. 6): um plastrão atribuído a *Pelomedusoides* (Ferreira & Langer 2014) e *Atolchelys lepida* Romano et al. 2014, um *stem Pan-Podocnemidae*, que estendem os limites mínimos de divergência entre as principais linhagens de *Pleurodira* (ver Resultados e Discussão).

Bothremydidae Baur 1891 corresponde a uma grande irradiação de *Pan-Podocnemidae* do Eocretáceo ao Paleógeno (Gaffney et al. 2006). A grande diversidade desta linhagem parece estar relacionada ao eficiente mecanismo mastigatório do grupo, similar ao do criptódido *Malaclemys* (Gaffney et al. 2006), e à irradiação do grupo em ambientes marinhos (Lapparent de Broin & Werner 1998). Além disso, o *Bothremydidae* *Cearachelys placidoi* Gaffney et al. 2001, da Formação Romualdo,

juntamente com *Araripemys barretoii*, *Euraxemys essweini* e *Brasilemys josai*, também corresponde a um dos mais antigos registros de *Pleurodira*. Estes quatro táxons, bem como *Laganemys tenerensis* e *Atolchelys lepida*, revelam uma grande diversidade de *Pleurodira* já durante o Eocretáceo, com a irradiação de quatro linhagens distintas: *Araripemydidae*, *Euraxemydidae*, *Bothremydidae* e *Podocnemoidae*.

O grupo coronal *Podocnemidae* tem registros desde o Paleoceno até o presente (Gaffney et al. 2011), sendo *Cerrejonemys wayuunaiki* (Cadena et al. 2010) e *Carbonemys coffrini* (Cadena et al. 2012b) seus registros mais antigos. As relações filogenéticas entre as espécies viventes do grupo coronal não são consensuais. Já foram recuperados os agrupamentos *Peltocephalus* + [*Podocnemis* + *Erymnochelys*] (Seddon et al. 1997), *Podocnemis* + [*Peltocephalus* + *Erymnochelys*] (Noonam 2000; França & Langer 2006; Cadena et al. 2010; Gaffney et al. 2011) e *Erymnochelys* + [*Peltocephalus* + *Podocnemis*] (de la Fuente 2003; Romano & Azevedo 2006).

1.III. JUSTIFICATIVA DO ESTUDO

Nos últimos anos tem crescido o número de trabalhos sobre os *Pleurodira* (Gaffney et al. 2006), mas a maioria destes se trata de descrições de novos espécimes e/ou análises filogenéticas de algum de seus subgrupos (*e.g.* Lapparent de Broin 2000; de la Fuente & Iturralde-Vinent 2001; de la Fuente 2003; França & Langer 2005; Cadena et al. 2010; 2012a; 2012b; de la Fuente et al. 2011; Gaffney & Krause 2011; Pérez-Garcia & Lapparent de Broin 2013; Sereno & ElShafie 2013; Romano et al. 2014), e poucos trabalhos se propõem a uma análise mais ampla e detalhada (*e.g.* Gaffney et al. 2006; 2011). Assim, muitas questões sobre a história evolutiva, biogeografia e morfologia do grupo permanecem em aberto.

Ao mesmo tempo, apesar de existirem muitas descrições de espécimes constituídos apenas de materiais pós-cranianos (*e.g.* Lapparent de Broin et al. 1993;

Lapparent de Broin & Murelaga 1999; Lapparent de Broin & de la Fuente 2001; Carvalho et al. 2002; França & Langer 2005; Bocquentin & Melo 2006; Pérez-Garcia & Lapparent de Broin 2013), as análises filogenéticas de *Pleurodira* são baseadas majoritariamente em caracteres cranianos (e.g. Meylan 1996; Gaffney et al. 2006; 2011; Meylan et al. 2009; Cadena et al. 2010; 2012b), com apenas 25%, em média, dos caracteres propostos relacionados à anatomia pós-craniana. Estudos recentes (Burroughs 2013; Joyce & Sterli 2012) demonstram que não há nenhuma razão para se dar preferência a caracteres cranianos ou pós-cranianos, e que uma base de dados combinada, geralmente, recupera clados com maior acurácia. Desta forma, faz-se necessário um maior esforço para a proposição de caracteres referentes ao pós-crânio de *Pleurodira*.

Um segundo ponto relevante é a inexistência de análises filogenéticas morfológicas mais amplas de *Pleurodira*, incluindo táxons de todas as linhagens do grupo. Existem hipóteses filogenéticas com base molecular incluindo tanto *Chelidae* quanto *Pelomedusoides* (Shaffer et al. 1997; Georges et al. 1998; Fujita et al. 2004), mas se fazem necessárias análises ainda mais amplas, incluindo táxons extintos, que permitam outros tipos de inferências sobre a evolução do grupo, como análises paleobiogeográficas e reconstruções de caracteres compartilhados e estados ancestrais. Além disso, uma maior amostragem taxonômica, especialmente de fósseis, pode gerar resultados mais bem suportados e condizentes com a distribuição estratigráfica do grupo, bem como uma melhor compreensão da evolução de sua morfologia (Gauthier et al. 1988; Donoghue et al. 1989).

Nesta dissertação descrevemos um espécime proveniente do Mioceno da Venezuela que representa uma nova espécie de *Podocnemidae* e apresentamos uma nova matriz de dados morfológicos para *Pleurodira*, construída a partir de caracteres

previamente propostos por outros autores (Gaffney 1977; de la Fuente 2003; Bona & de la Fuente 2005; França & Langer 2006; Gaffney et al. 2006; 2011; Thomson & Georges 2009; Cadena et al. 2012b; Dumont Júnior 2013; Dumont Júnior et al. *in press*) e de caracteres novos, elaborados com base na análise comparativa dos espécimes estudados, dando especial atenção às estruturas pós-cranianas. Estes novos dados permitiram a inferência de uma hipótese filogenética, que servirá de base para estudos mais amplos de *Pleurodira* e sobre a paleoecologia de algumas de suas linhagens.

2. OBJETIVOS E ESTRUTURA DA DISSERTAÇÃO

Esta dissertação tem como objetivo geral ampliar o conhecimento sobre a história evolutiva dos *Pleurodira*. Para tanto, dois objetivos específicos foram cumpridos:

- (1) Descrever a osteologia craniana de uma nova espécie de *Podocnemidae*, com importantes implicações para a paleoecologia do grupo;
- (2) Construir uma ampla matriz de caracteres morfológicos e realizar uma análise filogenética de *Pleurodira* com grande amostragem taxonômica, incluindo táxons vivos e extintos de todas as linhagens do grupo.

Para tanto, o restante desta dissertação compreende duas partes principais: a descrição comparativa de um crânio proveniente do Mioceno da Venezuela, atribuído a uma nova espécie do gênero *Bairdemys*, seguido da descrição e interpretação dos resultados da análise filogenética de *Pleurodira*.

3. DESCRIÇÃO DE UMA NOVA ESPÉCIE DE *BAIRDEMYS*

3.1. INTRODUÇÃO

O gênero *Bairdemys* compreende seis espécies: *Bairdemys venezuelensis* (Wood & Díaz de Gamero 1971) e *B. hartsteini*, descritos por Gaffney & Wood (2002); *B. winklerei* e *B. sanchezi*, descritos por Gaffney et al. (2008); e *B. healeyorum* e “*B.*”

miocenica, propostos por Weems & Knight (2013). *Bairdemys* está incluído em *Stereogenyina* (Gaffney et al. 2011), clado de *Podocnemidae* que abrange outras seis espécies: *Stereogenys cromeri* Andrews, 1901 e *Shweboemys pilgrimi* Swinton, 1939, além de *Cordichelys antiqua*, *Latentemys plowdeni*, *Brontochelys gaffneyi* e *Lemurchelys diasphax*, todos propostos por Gaffney et al. (2011).

A primeira espécie do gênero foi descrita como *Podocnemis venezuelensis* por Wood & Díaz de Gamero (1971). Os autores se basearam em uma carapaça completa do Mioceno tardio da Formação Urumaco, Venezuela, mas com muitas deformações tafonômicas. Gaffney & Wood (2002) descrevem um crânio proveniente do Mioceno médio da Formação Cibao, em Porto Rico, erigindo o gênero *Bairdemys* e *B. hartsteini* como a espécie tipo deste gênero. Neste mesmo trabalho, analisando outros materiais provenientes da mesma localidade de *Podocnemis venezuelensis*, os autores realocaram esta espécie ao gênero *Bairdemys*. Posteriormente, Sánchez-Villagra & Winkler (2006) descrevem outros quatro crânios e uma mandíbula da Formação Urumaco, além de três outros crânios provenientes do Mioceno inicial da Formação Castillo, Venezuela, e sugerem que todos os espécimes da Formação Urumaco, inclusive os descritos por Gaffney & Wood (2002) como *B. venezuelensis*, seriam pertencentes a uma mesma espécie de *Bairdemys*, apenas com variações intraespecíficas ou deformações de preservação. Gaffney et al. (2008) revisam os novos crânios provenientes da Fm. Urumaco reportados por Sánchez-Villagra & Winkler (2006) e definem mais duas espécies, *B. winkleria* e *B. sanchezi*. Os autores afirmam que, apesar de não serem numerosas, existem características que diferenciam estas espécies. Posteriormente, Weems & Knight (2013) descrevem uma nova espécie, *B. healeyorum*, baseada em um esqueleto pós-craniano quase completo, uma mandíbula e alguns fragmentos cranianos, provenientes do Oligoceno tardio da Formação Chandler Bridge, EUA. Estes autores

também realocam “*Taphrosphys*” *miocenica*, do Mioceno médio da Formação Calvert, EUA, baseada em uma porção cranial de plastrão, no gênero *Bairdemys*.

Os *Stereogenyina* tem um extenso registro fóssil. Os dois registros mais antigos, *Cordichelys antiqua* (Andrews 1903) e *Stereogenys cromeri* Andrews 1901, datam do Eoceno tardio da Formação Birket el-Qurun, no Egito, e o mais recente (*Shweboemys pilgrimi* Swinton 1939), data do Plio-Pleistoceno da Formação Irrawaddy, em Mianmar. A distribuição paleogeográfica deste clado também é extensa, com registros no sul e sudeste asiático (*Brontochelys gaffneyi* e *Shweboemys pilgrimi*, respectivamente), no norte da África (*Cordichelys antiqua*, *Latentemys plowdeni*, *Lemurchelys diasphax* e *Stereogenys cromeri*) e no Caribe e América do Norte (todas as espécies de *Bairdemys*).

Bairdemys também apresenta um extenso registro cronológico, do Oligoceno da Formação Chandler Bridge, EUA, com *B. healeyorum*, até o Mioceno tardio da Formação Urumaco, Venezuela, com *B. venezuelensis*, *B. winkleria* e *B. sanchezi*. Alguns autores sugerem que as espécies de *Bairdemys* podem ter ocupado ambientes de águas salobras. Winkler & Sánchez-Villagra (2006), analisando ovos provenientes da Fm. Urumaco e atribuídos a *B. venezuelensis*, concluem que o ambiente onde estes ovos foram depositados seria uma praia voltada para água salgada, sugerindo que estes podocnemídeos seriam marinhos, retornando à praia para depositar seus ovos. Weems & Knight (2013), com base na morfologia do propódio de *B. healeyorum*, inferem que estes animais teriam membros em formato de nadadeiras, semelhantes aos encontrados em tartarugas-marinhas viventes (*Chelonioidea sensu* Joyce et al. 2004), devendo ocupar ambientes marinhos costeiros e, possivelmente, de mar aberto.

Um crânio quase completo, coletado em rochas do Mioceno médio da Formação Capadare, Venezuela, por pesquisadores do Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), é identificado como *Bairdemys* sp. nov. pela presença do escudo

dérmico η sobre o pós-orbital, quadratojugal e parietal (vide pg. 22) e pela abertura conjunta dos *foramina nervi hypoglossi* em formato de fenda e consideravelmente menor que a do *foramen jugulare posterius*, é descrito a seguir. Este novo material foi incluído em uma análise filogenética de *Pleurodira* (ver seção 5. Resultados e Discussão), como base para uma revisão taxonômica do gênero *Bairdemys*. O excelente estado de preservação do novo espécime contribui com informações detalhadas acerca da osteologia destes pleuródiros e sua nova localidade de ocorrência pode ajudar a compreender aspectos da evolução e a paleobiogeografia do gênero.

3.II. PALEONTOLOGIA SISTEMÁTICA

Pleurodira Cope, 1864

Pelomedusoides Cope, 1868

Podocnemidae Cope, 1868

Stereogenyina Gaffney et al., 2011

Bairdemys Gaffney & Wood, 2002

Bairdemys sp. nov.

3.II.A. MATERIAL REFERIDO: MBLUZ-P-5137 (MBLUZ: Museo de Biología de la Universidad del Zulia, Maracaibo), crânio quase completo, faltando apenas a porção pré-orbital, parte do teto e da parede lateral da *fossa temporalis* direita.

3.II.B. LOCALIDADE: Caverna do Zumbador (10° 51' 26'' N; 68° 36' 41'' O), localizada a 15,5 Km ao sudoeste da cidade de Yaracal, Cerro Misión (Fig. 7), estado de Falcón, Venezuela.

Figura 7. Mapas (A) da América do Sul indicando a Venezuela em preto e (B) da Venezuela indicando (estrela preta) a área cárstica de Cerro Misión, no noroeste do país, aonde está localizada a Formação Capadare.

3.II.C. GEOLOGIA: A Formação Capadare é uma sequência espessa de bancos de carbonato maciços depositados em águas rasas (Lorente, 1978), aflorando no noroeste da Venezuela. Esta resultou de desenvolvimentos carbonáticos isolados, sem influência costeira ou continental, em condições de completo mar aberto, com águas claras e bem oxigenadas, níveis normais de salinidade e energia moderada em um clima tropical (Lorente, 1978; Díaz de Gamero, 1985). Basendo-se nas assembléias de foraminíferos encontradas, a Fm. Capadare foi datada como Mioceno médio, zona de *Globorotalia fohsi* - *Globorotalia sjakensis* (Renz, 1948; Lorente, 1978; Díaz de Gamero, 1985). É comum o desenvolvimento de sistemas cársticos em rochas da Fm. Capadare, como a Caverna do Zumbador. Nela foram encontrados moluscos, ostrácodos, equinóides (Lorente 1978) e os primeiros registros de vertebrados para a Fm. Capadare, que consiste em vestígios de Pelagornithidae (Aves: Odontopterygiformes) indeterminados (Rincón & Stucchi, 2003). Espécimes da fauna pleistocênica também foram encontradas na Caverna do Zumbador (Rincón, 2003; Rincón & White, 2007).

3.II.D. DIAGNÓSE: Diagnosticado como *Pleurodira* pelo *processus trochlearis pterygoidei*; como *Podocnemidae* pelo *cavum pterygoidei* completo; como

Stereogenyini (*sensu* Gaffney et al. 2011) pelo processo dorsal do palatino que contata o frontal na parede lateral da cavidade craniana e pelos *foramina nervi hypoglossi* combinados em uma única abertura na superfície occipital; como *Stereogenyina* pela presença de um palato secundário formado pelo maxilar e palatino e dividido medialmente por uma fenda; e como *Bairdemys* por um palato secundário com bordas mediais curvas (ao contrário das bordas paralelas de *Stereogenys*), pela tuba de eustáquio separada do restante da *fenestra postotica* por um processo ósseo e por um *antrum postoticum* extremamente reduzido, com uma abertura em formato de fenda. Diferenciado de outras espécies de *Bairdemys* pela presença do escudo dérmico η sobre o pós-orbital, quadratojugal e parietal e pela abertura conjunta dos *foramina nervi hypoglossi* em formato de fenda e consideravelmente menor que a do *foramen jugulare posterius*.

3.III. DESCRIÇÃO

Crânio – O holótipo e único espécime atribuído à nova espécie, MBLUZ-P-5137 (Fig. 8 e 9), tem um estado de preservação excelente, com quase nenhuma deformação tafonômica e está praticamente completo, especialmente do lado esquerdo, permitindo uma descrição detalhada de todas as estruturas cranianas. Além disso, o teto e a parede lateral da fossa temporal direita, bem como os ossos mais rostrais, como o pré-frontal e o pré-maxilar, estão ausentes e não há sinal de um vomer.

O formato geral do crânio é mais similar ao de *Bairdemys venezuelensis*, caracterizado por um contorno arredondado, quase oval, em vista dorsal, sendo relativamente alto em vista lateral. A emarginação temporal é pouco desenvolvida e mais rasa que em *B. hartsteini* e *B. sanchezi*. A emarginação lateral tem um grau de desenvolvimento similar ao de outras *Bairdemys*, não atingindo o nível superior do

cavum tympanii. Como em outras *Bairdemys*, as orbitas são orientadas lateralmente e a superfície dos ossos cranianos é lisa, sem ornamentação.

Figura 8. Crânio de MBLUZ-P-5137 *Bairdemys* sp. nov. em vistas (A) dorsal, (B) ventral, (C) rostral, (D) caudal, (E) lateral esquerda e (F) direita.

Escudos cranianos – Os sulcos dos escudos cranianos estão bem definidos em MBLUZ-P-5137, todos os quais puderam ser identificados. Em comparação com os

Meiolaniformes, os escudos dos quais foram descritos e sistematizados por Simpson (1938) e Gaffney (1996), e modificados por Sterli & de la Fuente (2011, 2013), MBLUZ-P-5137, assim como todos os pelomedusóides com os sulcos preservados, tem uma grande redução no número de escudos. Em *Mongolochelys efremovi*, um meiolaniforme, existem 14 tipos de escudos cranianos (Sterli & de la Fuente 2013), enquanto que nos pelomedusóides estes apresentam-se reduzidos a um número de 6 a 8, dificultando a tarefa de estabelecer homologias entre os escudos destes dois grupos. Portanto, preferimos criar um novo sistema para enumerar os escudos cranianos de Pelomedusoides. Posteriormente, este sistema deve ser revisado, juntamente com aquele proposto para os Meiolaniformes com o objetivo de unificá-los. Para tanto, no entanto, será necessário mais dados comparativos, especialmente sobre táxons de criptódios e pan-pleuródios, ainda escassos na literatura. O sistema aqui proposto identifica os escudos com letras gregas minúsculas. Possíveis homólogos com o sistema proposto para os Meiolaniformes (a partir daqui chamado de SF13) serão mencionados ao longo da descrição.

Os escudos ζ, ε, κ, δ e η (Fig. 10) são pareados em MBLUZ-P-5137 e em todos os *Pelomedusoides*. Pode haver variação nos escudos ε entre as diferentes espécies de pelomedusóides, sendo este subdividido em dois componentes, por exemplo, em *Pelomedusa subrufa*, *Erymnochelys madagascariensis* e *Podocnemis vogli*, ou ausente, por exemplo, em *Podocnemis sextuberculata* e *Peiropemys mezzalirai*. Os escudos φ, χ e α são ímpares em MBLUZ-P-5137, como na maioria dos demais *Pelomedusoides*, e.g. *Peltocephalus dumerilianus*. Em algumas espécies, e.g. *Pelomedusa subrufa*, *Podocnemis unifilis* e *Neochelys fajumensis*, o escudo φ pode estar subdividido de forma pareada. Já em *Pelomedusa subrufa* e *Cordichelys antiqua*, o escudo α não está presente. O escudo ζ forma a porção mais ventral da margem rostral do crânio, cobrindo

o pré-maxilar, maxilar e parte do jugal. Ele contata os escudos ϕ , dorsalmente (caudalmente à órbita), e ε caudodorsalmente. Este escudo é, possivelmente, homólogo aos escudos J e I de SF13. Um grande e único escudo ϕ cobre o pré-frontal, frontal, partes do pós-orbital e jugal e contata os escudos ε lateroventralmente, η caudolateralmente e χ caudomedialmente. Sugerimos que o escudo ϕ de *Pelomedusoides* possa representar a fusão total ou parcial dos escudos F, Z e Y de SF13. O escudo ε cobre partes do jugal, pós-orbital e quadratojugal na região lateral do crânio. Diferentemente da condição em *Peltocephalus dumerilianus*, *Erymnochelys madagascariensis* e *Podocnemis vogli*, o escudo ε de MBLUZ-P-5137 não atinge a margem orbital. Esta condição é compartilhada com *Bairdemys hartsteini* e pode representar uma sinapomorfia de *Bairdemys*. Tal escudo contata os escudos η medialmente, κ caudolateralmente e δ caudalmente, e sugerimos que seu correspondente em SF13 seja o escudo E. Sobre partes do pós-orbital, quadratojugal e parietal de MBLUZ-P-5137 ocorre um escudo subcircular pareado, η , não encontrado em nenhum outro pelomedusóide analisado. Aqui identificado como homólogo ao escudo H em SF13. Ele contata os escudos χ medialmente, ε lateralmente e δ caudalmente. O escudo κ é relativamente grande e cobre o quadrado, esquamosal, partes do quadratojugal e contata o escudo δ medialmente. Nesta região ocorrem dois escudos em Meiolaniformes, K e C (SF13), e sugerimos que ambos estejam fusionados em κ . Devido à presença do escudo η , o escudo δ é reduzido em MBLUZ-P-5137 se comparado com outros pelomedusóides, e.g. *Peltocephalus dumerilianus*. Ele contata os escudos χ , medialmente, e α caudomedialmente. O escudo χ (por vezes referido na literatura como escudo "interparietal") tem suas margens laterais paralelas e cobre metade dos parietais e uma pequena porção dos frontais, contatando o escudo α caudalmente. O escudo α também não é pareado; cobre uma pequena porção caudal dos

parietais e o supraoccipital. Sugerimos que os escudos δ , χ e α sejam homólogos ao D, X e A de SF13, respectivamente.

Figura 9. Reconstrução de MBLUZ-P-5137 *Bairdemys* sp. nov. Crânio em vistas (A) dorsal, (B) ventral, (C) rostral, (D) caudal, (E) lateral esquerda e (F) direita.

Figura 10. Escudos cranianos de MBLUZ-P-5137 em vista dorsal (A) e lateral esquerda (B). Cada escudo é identificado por uma letra minúscula do alfabeto grego. As cores fazem referências aos escudos possivelmente homólogos de Meiolaniformes, descritos em Sterli & de la Fuente (2010).

Frontal – O frontal esquerdo está completamente preservado, faltando apenas sua borda rostromedial, mas o elemento esquerdo apresenta apenas sua porção mais caudomedial. Esse osso forma a porção caudomedial da margem orbital, e sutura-se com o pós-orbital caudolateralmente, o parietal caudalmente e sua contraparte medialmente. O contorno curvo da região do pré-frontal e frontal, característico de *Bairdemys* (Gaffney & Wood, 2002), não pode ser observado em MBLUZ-P-5137, provavelmente por ocorrer rostralmente à porção preservada. O frontal é um osso bastante espesso em todas as espécies de *Bairdemys*. O também espesso processo parassagital contata o *processus inferior parietalis* e o processo ascendente do palatino (Fig. 8C e 9C), separando o *sulcus olfactorius* da *fossa orbitalis*.

Parietal – O parietal esquerdo está inteiramente preservado, mas o direito está incompleto em sua borda lateral. Como em todos os demais *Podocnemidae*, o parietal é composto de uma placa horizontal e um processo descendente, o *processus inferior parietalis* (Gaffney & Wood 2002). Em vista dorsal, a placa horizontal contata o frontal

rostralmente, o pós-orbital rostrolateralmente, o quadratojugal lateralmente, o supraoccipital caudomedialmente e o outro parietal medialmente.

O *processus inferior parietalis* é uma estrutura bastante espessa, como em *Stereogenys*, *Shweboemys* e outras espécies de *Bairdemys* (Gaffney & Wood 2002). Ele forma o teto e a parede lateral do *cavum cranii* e, com o pós-orbital, a superfície caudal do *septum orbitotemporale*. Caudomedialmente, o processo contata os processos medial e lateral ascendente do pterigóide compondo o teto do *sulcus palatinopterygoideus* (Fig. 8F e 9F). Caudalmente a este sulco, o parietal forma a margem dorsal do *foramen nervi trigemini* (Fig. 8F e 9F).

Jugal – O jugal direito não está preservado, mas o esquerdo (de formato sub-retangular) está em perfeito estado. Como em todos os *Pelomedusoides*, o jugal forma a margem caudolateral da margem orbital, entre o maxilar e o pós-orbital (Gaffney & Wood 2002). A borda semi-circular dorsal da emarginação da face de MBLUZ-P-5137 é formada pelo jugal rostralmente e pelo quadratojugal caudalmente. O contato entre estes dois ossos forma uma linha quase vertical. O contato jugal-maxilar é praticamente horizontal, similar ao de *B. hartsteini* e *B. winkleria*, e diferente do contato quase vertical em *B. sanchezi* e *B. venezuelensis*. Como na maior parte dos *Stereogenyina*, o jugal de MBLUZ-P-5137 não forma parte da superfície trituradora e no *septum orbitotemporale* contata o pós-orbital dorsomedialmente, o pterigoide medialmente e o palatino ventralmente, diferindo apenas de *Stereogenys* e *Shweboemys*, nos quais o palatino impede o contato jugal-pterigoide (Gaffney et al. 2011).

Quadratojugal – O elemento esquerdo está perfeitamente preservado, estando o direito ausente. O quadratojugal de MBLUZ-P-5137 contata o jugal rostralmente, o pós-orbital rostromedialmente, o parietal medialmente, o quadrado lateralmente e o (por um estreito processo) esquamosal caudalmente. Esta conformação é compartilhada com todos os

Pelomedusoides, exceto *Podocnemis*, nos quais não há contato quadratojugal-pós-orbital, devido à redução deste último (Gaffney & Wood 2002). Como em todos os pleuródiros com quadratojugal, a sutura deste osso com o quadrado é curva, acompanhando a margem do *cavum tympani*.

Esquamosal – Ambos os esquamosais estão preservados, mas o direito apresenta a superfície dorsal fraturada. Este osso contata o quadratogual rostrodorsalmente na margem lateral da emarginação temporal, o opistótico medialmente e o quadrado rostralmente, por uma longa sutura. Um processo dorsal forma a porção caudolateral da parede da *fossa temporalis superior*. Como em todos os testudinos, o esquamosal circunda um espaço vazio caudodorsalmente ao *cavum tympani*, o *antrum postoticum* (Gaffney 1979). Em MBLUZ-P-5137, como em outras espécies de *Bairdemys*, em *Lemurchelys* e *Stereogenys* a abertura do *antrum postoticum* (Fig. 8E e 9E) dentro do *cavum tympani* é bastante reduzida e em formato de fenda.

O esquamosal de *Bairdemys* é mais alongado caudalmente que o de outras espécies de *Stereogenyina*. Em MBLUZ-P-5137 seu contorno em vista dorsal é mais similar ao de *B. hartsteini* do que de outras *Bairdemys*, sendo arredondado em sua margem caudal e não tão pontiagudo como em *B. winklerea*. As superfícies mediodorsal e lateroventral desta expansão caudal servem como sítios de ancoramento do *Musculus* (*M.*) *adductor mandibulae* e do *M. depressor mandibulae*, respectivamente, sendo ambos mais desenvolvidos em MBLUZ-P-5137 do que em qualquer outro *Stereogenyina* conhecido. Esta condição pode indicar uma maior potência de mordida em comparação com outros membros do grupo.

Pós-orbital – O pós-orbital direito está ausente, mas o esquerdo encontra-se em perfeito estado de preservação. Este osso é composto por uma placa dorsal horizontal, bastante espessa nas espécies de *Bairdemys*, e um processo vertical ventral que forma a maior

parte do *septum orbito-temporale* (Fig. 8C e 9C). A placa horizontal forma a parte caudal da margem orbital e contata o frontal medialmente, o parietal caudomedialmente, o quadratojugal caudolateralmente e o jugal lateralmente. O processo ventral do pós-orbital em MBLUZ-P-5137 contata o palatino ventralmente em sua porção rostral. Já sua porção caudal contata apenas o pterigóide e o jugal ventralmente, como em todas as espécies de *Bairdemys*, bem como em *Lemurchelys diasphax* e *Latentemys plowdeni* (Gaffney et al. 2011).

Maxilar – Somente a porção caudal do maxilar direito está preservada, não sendo possível observar a região da fenda mediana (Fig. 8B e 9B) do palato secundário em MBLUZ-P-5137. Este osso contata o palatino caudomedialmente e o jugal caudodorsalmente. A região do contato com o pré-maxilar e pré-frontal não está preservada. O processo dorsal que contata o frontal em *B. venezuelensis* e *B. hartsteini* (Gaffney & Wood 2002), é substituído por um processo do palatino. O maxilar de MBLUZ-P-5137 tem sua contribuição ao assoalho orbital reduzida em comparação com a de outras espécies de *Bairdemys*, mas forma a porção rostrolateral do mesmo, onde contata o jugal caudalmente e o palatino medialmente, como em *Brontochelys gaffneyi* (Gaffney et al., 2011) e *Podocnemis expansa*. Na superfície trituradora, a sutura com o palatino se estende obliquamente, terminando pouco caudalmente à crista labial. Esta condição difere da de *Bairdemys hartsteini*, na qual a sutura termina mais medialmente. Em comparação com outros táxons de *Stereogenyina*, a crista labial de *Bairdemys* é alta e fina, como em *Cordichelys antiqua*, e diferentemente da crista baixa e espessa de *Stereogenys* e *Shweboemys*.

Palatino – Estão preservados a maior parte do palatino esquerdo e apenas a porção caudal do direito. Como em outros *Stereogenyina*, o palatino de MBLUZ-P-5137 é um osso bastante complexo (Gaffney & Wood 2002). Ele apresenta duas placas horizontais,

formando as porções caudais dos palatos primário e secundário, e duas placas verticais bastante espessas, uma separando a *fossa orbitalis* do *sulcus palatinuspterygoideus* e outra constituindo a parede rostromedial do *sulcus palatinopterygoideus* e a parece rostrolateral do *cavum cranii* (Fig. 8F e 9F). As porções horizontais do palatino suturam-se com o maxilar rostralmente e o pterigoide caudalmente.

O palatino forma a porção caudal da fenda mediana e da superfície trituradora. Em MBLUZ-P-5137 a superfície trituradora se estende até perto do contato palatino-pterigoide, mas não o atinge, como também visto em *Stereogenys cromeri*, *Shweboemys pilgrimi*, *Brontochelys gaffneyi* e *Lemurchelys diasphax*. Próximo a este contato, existe uma pequena perfuração que identificamos como o *foramen palatinum posterius* (Fig. 8B e 9B). Este foramen é geralmente reduzido, ou mesmo ausente, nos *Stereogenyina*. O palatino forma a maior parte do assoalho da *fossa orbitalis*, onde contata o maxilar rostrolateralmente, o jugal caudolateralmente e o pós-orbital caudalmente. A placa horizontal também forma a região rostral do assoalho do *sulcus palatinopterygoideus*.

O palato secundário, característica única dentre os *Pleurodira*, compartilhada pelos *Stereogenynina*, é bem desenvolvido em MBLUZ-P-5137, embora este seja menos extenso que em *Lemurchelys*, *Stereogenys* e *Shweboemys* (Gaffney et al 2011). Como em todas as espécies de *Bairdemys*, em *Cordichelys antiqua* e *Latentemys plowdeni*, a fenda mediana do palato secundário não tem margens paralelas como em *Stereogenys*, *Shweboemys*, *Lemurchelys* e *Brontochelys*.

A placa vertical lateral é um processo dorsal, medial ao jugal e rostral ao processo ascendente medial do pterigóide que, como em todas *Bairdemys*, contata o processo parassagital ventral do frontal separando a *fossa orbitalis* do *sulcus palatinopterygoideus*. Como em todos os *Stereogenyina* este processo é bem desenvolvido e se torna mais espesso rostralmente. A placa vertical medial contata o

pterigóide caudalmente e o parietal dorsalmente, formando a parede que separa o *cavum cranii* do *sulcus palatinoptyergoideus*.

Quadrado – O elemento direito esté fraturado em sua porção rostral, mas o esquerdo encontra-se perfeitamente preservado. O quadrado constitui todo o *cavum tympani* que encerra a *incisura columellae auris* e a abertura do *antrum postoticum* (Fig. 8E e 9E). Como em todas as espécies de *Bairdemys* conhecidas a fossa pré-columelar não está presente em MBLUZ-P-5137 (Gaffney & Wood, 2002; Gaffney et al 2008), condição também encontrada em *Podocnemis expansa*. A *incisura columellae auris* está completamente cercada por osso e encerra o *stapes* e a Tuba de Eustáquio (Fig. 8E e 9E), como em todos os *Podocnemidae* (Gaffney et al 2011). Em MBLUZ-P-5137 o osso circundante à incisura forma uma barra bastante espessa caudalmente, condição compartilhada por todos os táxons de *Stereogenyina* que tem tal estrutura preservada (Gaffney & Wood 2002). Ademais, a *fenestra postotica* é separada da Tuba de Eustáquio (Fig. 8D e 9D) como em todas as espécies de *Bairdemys*. Nas superfícies rostral e dorsal do quadrado de *B. venezuelensis* e *B. hartsteini*, que formam respectivamente a parede caudal da *fossa temporalis inferior* e o assoalho da *fossa temporalis superior*, existe uma crista, típica destas espécies, na mesma região onde os criptódios apresentam o *processus trochlearis oticum* (Gaffney & Wood 2002). Em MBLUZ-P-5137 é possível observar claramente tal estrutura e, devido, talvez, ao excelente estado de preservação do espécime, é possível identificar uma segunda crista, paralela à primeira, constituindo um sulco relativamente raso.

Na parede e assoalho da fossa temporalis, o quadrado contata o pterigóide rostroventralmente, o proótico rostrodorsalmente, o opistótico caudomedialmente e o esquamosal caudal e caudolateralmente. Com o proótico, o quadrado constitui a margem do *foramen stapedio-temporale*, que se abre rostrodorsalmente, como em

outros podocnemídeos. Na superfície ventral, o quadrado de MBLUZ-P-5137 contata o basioccipital caudomedialmente, o basisfenóide medialmente e o ramo quadrado do pterigóide rostralmente, próximo ao *condylus mandibularis*. De margem rostral côncava, o côndilo é similar ao de outras *Bairdemys*, diferindo de *Stereogenys cromeri* e *Lemurchelys diasphax*, nos quais esta margem é reta (Gaffney et al. 2011). A posição do côndilo de MBLUZ-P-5137 é mais similar à de *B. venezuelensis* que de outras *Bairdemys*, posicionando-se na mesma linha do contato basisfenóide-basioccipital, como em *Cordichelys antiqua* e *Stereogenys cromeri*. O quadrado forma a porção caudal do teto do *cavum pterygoidei* (Fig. 8B e 9B), estrutura também formada pelo basisfenóide e pterigóide. Na superfície lateral, ao redor do *cavum tympani*, o quadrado contata o quadratojugal rostralmente e o esquamosal caudalmente. Na superfície caudal, ele contata o esquamosal dorsolateralmente, o opistótico dorsomedialmente, o exoccipital medialmente e o basioccipital ventromedialmente. O quadrado de MBLUZ-P-5137 forma as margens lateral e ventral da *fenestra postotica*.

Pterigóide – Ambos os pterigóides estão perfeitamente preservados. Assim como o palatino e o quadrado, o pterigóide é um osso bastante complexo em *Pleurodira*. Ele se compõe de uma placa horizontal ventral que, como em todas as outras *Bairdemys*, contata rostralmente o palatino, caudolateralmente o quadrado e caudalmente o basisfenóide. Lateralmente, o pterigóide desenvolve (em um ângulo reto à placa horizontal) o *processus throchlearis pterygoidei* (Fig. 8B e F e 9B e F), estrutura característica de *Pleurodira* (Gaffney 1979). Na base caudal deste processo ocorre a aba do pterigóide, estrutura presente em todos os *Pelomedusoides*, que recobre em partes o *cavum pterygoideum* nos *Podocnemidae*. Por ser uma fina lâmina de osso, a aba do pterigóide é de difícil preservação. Em MBLUZ-P-5137, somente a aba esquerda está

relativamente bem preservada, com poucas fraturas, e seu formato e extensão são similares ao das outras espécies de *Bairdemys*.

Rostralmente e medialmente ao *processus trochlearis pterygoidei* ocorrem dois processos dorsais. O processo rostral contata o jugal rostralmente, o pós-orbital rostrodorsalmente e o parietal dorsalmente. O processo dorsal medial, desenvolve-se paralelamente os *processus trochlearis pterygoidei* constituindo a porção caudoventral do *sulcus palatinopterygoideus*. Este processo dorsal contata o parietal rostrodorsalmente e o pró-ótico caudodorsalmente, com os quais constitui o *foramen nervi-trigemini*, que se abre lateralmente ao *cavum cranii* (Fig. 8F e 9F).

Ventralmente, na margem caudal do pterigóide, ocorre o *cavum pterygoideum*, estrutura que surge em *Podocnemoidae*. Em MBLUZ-P-5137, assim como em outras espécies de *Bairdemys*, *Cordichelys antiqua* e *Stereogenys cromeri*, esta estrutura é formada majoritariamente pelo pterigóide e quadrado, com pequena contribuição caudolateral do basisfenóide. A extensão do contato medial entre os pterigóides em MBLUZ-P-5137 é semelhante à de *B. venezuelensis* e mais curta que em *B. sanchezi*. Em *B. hartsteini* e *B. winklerea* esta região não tem as suturas preservadas.

Supraoccipital – O supraoccipital está perfeitamente preservado em MBLUZ-P-5137, incluindo toda a extensão da *crista supraoccipitalis* (Fig. 8 e 9). Os contatos deste osso são similares em todos os *Pelomedusoides*: rostrodorsalmente contata os parietais; ventrolateralmente o pró-ótico; caudal e ventrolateralmente o opistótico; e caudoventralmente o exoccipital, por uma estreita sutura. O supraoccipital constitui também a margem dorsal do *foramen magnum*. Caudalmente, o supraoccipital de MBLUZ-P-5137 apresenta placas horizontais bem desenvolvidas que se estendem lateralmente na *crista supraoccipitalis*, característica comum em *Stereogenyina* (Gaffney et al., 2011). Em *Bairdemys* estas placas são ainda mais desenvolvidas e em

MBLUZ-P-5137, assim como em *B. venezuelensis* e *B. winklerea* (nas outras espécies essa região não está preservada) elas formam uma estrutura arredondada, duas vezes mais larga que alta. Adicionalmente, a extensão caudal da *crista occipitalis* em MBLUZ-P-5137 é menor que em *B. venezuelensis* e *B. winklerea*, não atingindo a linha caudal dos esquamosais.

Exoccipital – Ambos exoccipitais estão perfeitamente preservados, mas seus contatos são de difícil observação. O exoccipital constitui toda a margem lateral e ventral do *foramen magnum* e sutura-se com o supraoccipital dorsalmente. Forma também as porções dorsolaterais do *condylus occipitalis* tripatido, onde contata o basioccipital ventralmente. Ademais, contata o opistótico dorsolateralmente, o basioccipital em toda sua margem ventral e sua contraparte na base do *foramen magnum*. O *foramen jugulare posterius* (Fig. 8F e 9F) é formado majoritariamente pelo exoccipital, com pequenas contribuições do basioccipital ventralmente e do opistótico lateralmente. Dorsalmente a este forâmen existe uma cobertura (composta principalmente pelo opistótico), que forma uma calha que se estende lateralmente ao forâmen (Gaffney et al. 2008), como em *B. venezuelensis* e *B. sanchezi*. Em MBLUZ-P-5137, assim como em todos os outros "Stereogenyini" (*Stereogenyina* + *Mogharemys blanchenhorni*, *sensu* Gaffney et al. 2011), os dois *foramina nervi-hypoglossi* estão reunidos em uma única abertura orientada caudolateralmente e localizada entre o *condylus occipitalis* e o *foramen jugulare posterius*. É possível observar a existência de dois forâmens, que se unem distalmente em uma única abertura (Gaffney et al. 2011). Em outros *Pelomedusoides*, como *Pelomedusa subrufa* e *Podocnemis expansa* (Fig. 11B e C), existem dois ou três forâmens completamente separados. Em MBLUZ-P-5137 a abertura conjunta dos *foramina nervi-hypoglossi* é consideravelmente menor que a do *foramen jugulare*

posterius e apresenta formato de fenda (Fig. 11A), características autapomórficas desta nova espécie.

Figura 11. Crânios de *Podocnemis expansa* (A) e MBLUZ-P-5137 (B) em vista occipital oblíqua. Notar a quantidade as duas aberturas dos *foramina nervi hypoglossi* em *P. expansa* e a abertura conjunta em MBLUZ-P-5137, bem como o tamanho reduzido da abertura de MBLUZ-P-5137 em relação ao *foramen jugulare posterius*.

Basioccipital – O basioccipital de MBLUZ-P-5137 encontra-se perfeitamente preservado e contata o basisfenóide rostroventralmente, o quadrado ventrolateralmente, o opistótico dorsolateralmente e o exoccipital caudodorsalmente. O basioccipital constitui a porção ventral do *condylus occipitalis* tripartido, porções do *foramen jugulare posterius* e do *foramen jugulare anterius*, além de formar parte do assoalho do *cavum labyrinthicum*. O contato entre o basioccipital e o basisfenóide é convexo rostralmente, como em outras espécies de *Bairdemys* (Gaffney & Wood 2002) e *Stereogenyina*, exceto por *Latentemys plowdeni*, que tem contato anguloso (Gaffney *et al.* 2011).

Pró-ótico – Ambos os pró-óticos estão perfeitamente preservados. Este osso contata rostrodorsalmente o parietal, caudodorsalmente o supraoccipital, caudalmente o opistótico, lateralmente o quadrado e rostroventralmente o pterigóide. Lateralmente, forma a borda medial do *foramen stapedio-temporale*, que em MBLUZ-P-5137 é posicionado mais rostralmente que em *Podocnemis* (Gaffney & Wood, 2002), assim como em outros *Stereogenyina*. Em sua borda rostral, entre os contatos com o pterigóide e o parietal, constitui a borda caudal do *foramen nervi trigemini*.

Opistótico – Os opistóticos de MBLUZ-P-5137 encontram-se totalmente preservados. Rostrodorsalmente contatam o pró-ótico, dorsomedialmente o supraoccipital, rostrolateralmente o quadrado e caudomedialmente o exoccipital. Em sua margem caudolateral, o processo paraoccipitalis sutura-se com o esquamosal dorsalmente, e ventralmente a este processo, o opistótico contata o basioccipital ventralmente. O opistótico encerra a cavidade hemisférica do *recessus labyrinthicus opisthoticus* (Gaffney 1979), constitui as paredes caudal e dorsal do *cavum labyrinthicum* e a borda rostral do *foramen jugulare anterius*. Forma ainda o teto do *cavum acustico-jugulare*, a margem dorsomedial da *fenestra postotica* e a margem dorsolateral do *foramen jugulare posterius*, como em outras espécies de *Bairdemys* (Gaffney & Wood 2002; Gaffney et al. 2008). Lateralmente a este último forâmen existe uma calha que se estende lateralmente em direção à *fenestra postotica*. Em MBLUZ-P-5137, assim como em *B. venezuelensis* e *B. sanchezi*, esta calha é profunda, diferindo da calha mais suave de outros *Stereogenyina* (Gaffney et al. 2008).

Basisfenóide – O basisfenóide de MBLUZ-P-5137 está completamente preservado, sendo sub-triangular e de extremidade rostral arredondada. Este formato rostral assemelha-se ao de *B. venezuelensis*, diferindo da extremidade bastante angular de *B. hartsteini* e *B. sanchezi* (Gaffney et al., 2008). As bordas laterais são retilíneas, diferentemente das bordas curvas do basisfenóide de *B. sanchezi*. Este osso contata o pterigóide rostralmente, o quadrado lateralmente e o basioccipital caudalmente. O basisfenóide forma uma porção da superfície medial pequena do *cavum pterygoideum*, onde está localizado o *foramen arterius canalis carotici interni*, que se abre lateralmente.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.I. AMOSTRAGEM TAXONÔMICA E DEFINIÇÃO DOS GRUPOS INTERNO E EXTERNO

Foram analisados diretamente espécimes de espécies viventes e extintas de *Pan-Pleurodira*, depositados em diversas coleções científicas brasileiras, venezuelanas e argentinas. Com o intuito de se identificar variações intraespecíficas, quando existentes, o máximo de espécimes possível foi analisado, principalmente de espécies viventes. Assim, 122 espécimes de 20 espécies viventes e 86 espécimes de 25 táxons extintos e mais cinco espécimes fósseis não atribuídos a nenhuma espécie foram analisados. A definição dos grupos interno e externo se deu com base na hipótese a ser testada (monofilia e relações entre os grupos de *Pleurodira*), bem como pela amostragem taxonômica de análises prévias. Desta forma, no total foram codificadas 83 espécies, entre viventes e extintas, sendo 81 *Pleurodira*, 1 *Pan-Pleurodira* não *Pleurodira* e 1 *Testudinata* não *Testudines*. Além das análises diretas de espécimes, fotos de materiais complementares foram obtidas com alguns colaboradores (ver Agradecimentos), com o intuito de melhorar a codificação destes táxons. Para os táxons que não foram analisados presencialmente e dos quais não foram obtidas fotografias, as fontes de informação utilizadas foram descrições de outros autores e codificação nas matrizes utilizadas. No Anexo I estão listados todas as espécies utilizadas nesta análise e as fontes de informação para cada táxon codificado.

4.II. ANÁLISE FILOGENÉTICA

Os caracteres propostos nas principais análises filogenéticas de sub-grupos de *Pleurodira* (Gaffney 1977; de la Fuente 2003; Bona & de la Fuente 2005; França & Langer 2006; Gaffney et al. 2006; 2011; Thomson & Georges 2009; Cadena et al. 2012b; Dumont Júnior 2013; Dumont Júnior et al. *in press*) foram compilados em uma

única matriz. Foram também consideradas modificações propostas por outros autores nas matrizes originais (Gaffney et al. 2009; Gaffney & Krause 2011; Cadena et al. 2013; Romano et al. 2014). Os caracteres foram revisados, em busca de redundância, *i.e.* caracteres que tratam de uma mesma variação morfológica ou que são dependentes, tendo sido reunidos e/ou redefinidos. Estados autapomórficos ou não informativos em caracteres não-binários foram excluídos do enunciado dos caracteres, e no caso de caracteres binários estes foram retirados da matriz. Posteriormente, a partir da análise comparativa dos materiais estudados (ver seção “Amostragem Taxonômica e definição dos Grupos Interno e Externo” e Anexo I), novos caracteres foram propostos, tanto para o esqueleto craniano quanto pós-craniano. A matriz resultante inclui a grande maioria dos caracteres já propostos para *Pleurodira*.

A matriz táxon-carácter foi construída no programa *Mesquite* v. 3.01 (Maddison & Maddison 2014) com 83 táxons e 226 caracteres morfológicos (Anexo II). Para o grupo interno foram codificados 81 táxons de *Pleurodira*, tendo *Notoemys laticentralis* (um *Pan-Pleurodira* não *Pleurodira*) e *Proganochelys quenstendti* (um *Testudinata* não *Testudines*) como grupo externo. Alguns dos caracteres foram ordenados (Anexo III) e nenhum foi pesado. A matriz resultante foi submetida a análises de parcimônia no programa TNT v. 1.1 (Goloboff et al. 2008), utilizando algoritmos de busca heurística, com 5000 réplicas com adição randômica de táxons (*random seed* 0) e *Tree Bisection and Reconnection* (TBR), com *hold* de 20 árvores por réplica. A partir das árvores mais parcimoniosas (MPTs) obtidas, foi gerada uma árvore de consenso estrito (Fig. 12) e a otimização das sinapomorfias comuns a todas as árvores foi definida por meio de rotinas implementadas no programa (Anexo V). Para a descrição da topologia obtida foram calculados os índices de decaimento de Bremer (1994), as proporções de *bootstrap* (frequências relativas [GC] e frequências absolutas; Felsenstein 1985;

Goloboff et al. 2008) e *jackknife* (frequências relativas [GC] e frequências absolutas; Farris et al. 1996; Goloboff et al. 2008), com 1000 réplicas, todos implementados no TNT, e os índices de consistência (CI; Kluge & Farris 1969) e retenção (RI; Farris 1989) para cada caracter e para as MPTs, utilizando-se o script "*statsall.run*", desenvolvido por Peterson L. Lopes (Universidade de São Paulo) para o TNT. Os resultados encontram-se resumidos no Anexo VI. Para identificar os táxons instáveis entre as MPTs foi utilizado o script "IterPCR" (Pol & Escapa 2009). Os táxons identificados são apresentados nas figuras 13, 16 e 17.

Finalmente, foram compilados dados de proveniência estratigráfica da literatura, a partir das descrições originais de cada material/táxon e de outras fontes bibliográficas. Estes dados foram utilizados para a construção de uma árvore filogenética calibrada à escala do tempo geológico (Anexo VIII) para inferências sobre os limites mínimos de divergência das principais linhagens de *Pleurodira*, seguindo os protocolos de Parham et al. (2012) e Joyce et al. (2013).

4.III. NOMENCLATURA

A nomenclatura utilizada nesta dissertação segue, de forma geral, os princípios teóricos da nomenclatura filogenética, desenvolvidos inicialmente em uma série de artigos de de Queiroz & Gauthier (1990; 1992; 1994) e aperfeiçoados posteriormente por diversos autores (*e.g.* de Queiroz 1992; Lee 1999; Langer 2001; Sereno 2005). A base teórica foi discutida em encontros científicos periódicos e sistematizada em um código de regras para governar a nomenclatura filogenética, o *PhyloCode*, atualmente em sua 4ª versão *online* (Cantino & de Queiroz 2010).

Apesar disso, poucos clados de *Pleurodira* já foram formalizados com definições filogenéticas (*e.g.* *Chelidae*, *Pelomedusoides*, *Podocnemidea*). Por isso, a maioria dos grupos abordados em trabalhos de outros autores apresenta nomes definidos

e formalizados apenas no contexto do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN). Além das críticas já desenvolvidas pelos defensores do *PhyloCode* sobre o ICZN, a necessidade de se utilizar *rankings* hierárquicos neste último código resulta em uma longa lista de nomes para clados muitas vezes pouco significativos do ponto de vista evolutivo. Por exemplo, no trabalho de Gaffney et al. (2011) sobre a “Família” Podocnemididae (= *Podocnemidae*), os autores apresentam 13 nomes supraespecíficos em sua classificação que inclui 31 espécies. Alternativamente, o código de regras do *PhyloCode* (Cantino & de Queiroz 2010) sugere que a decisão de nomear ou não um clado deve seguir alguns critérios a serem definidos pelos autores, mas que levem em consideração, não exclusivamente, o suporte do clado, sua distinção fenotípica, reconhecimento histórico, entre outros.

Com o intuito de adequar a classificação de *Pleurodira* à nomenclatura filogenética, foram dadas definições filogenéticas para os principais clados desta linhagem, seguindo as regras do *PhyloCode* (Cantino & de Queiroz 2010), quando estas definições eram inexistentes na literatura pertinente (e.g. Joyce et al. 2004; França & Langer 2006). Seguindo as recomendações do código, foram mantidos os nomes propostos por outros autores no contexto do ICZN (e.g. Broin 1988; Gaffney et al. 2006; 2011) e frequentemente utilizados na literatura, sempre que fossem consistentes com os clados recuperados nesta análise, geralmente clados coronais (*crown-groups*), dando-lhe apenas uma definição filogenética.

Alguns termos específicos da Nomenclatura Filogenética são empregados nas definições dos nomes de clados. Apenas “clados”, i.e. um ancestral e todos os seus descendentes, são nomeados neste sistema. Os nomes de espécie seguem as regras do ICZN. Existem cinco tipos de clados (Cantino & de Queiroz 2010) que diferem na forma como estes são definidos, bem como sua inclusividade, são eles: clado de base

nodal (“*node-based clad*”), originado de um nó em particular de uma árvore filogenética, no qual este nó representa uma linhagem em um momento de cladogênese; de base estemática (“*branch-based node*”, chamado anteriormente de “*stem-based*”), originado de um ramo (inter-nó) em particular de uma árvore filogenética, no qual o ramo representa uma linhagem entre dois eventos cladogenéticos; de base apomórfica (“*apomorphy-based clad*”), originado de um ancestral no qual um caráter derivado (apomórfico) específico surge, e todos seus descendentes; clado coronal (“*crown clad*”) é um clado de base nodal originado do ancestral comum mais recente de duas ou mais espécies viventes; clado total (“*total clad*”) é um clado estemático composto de um clado coronal e todas as espécies que compartilham um ancestral comum mais recente com esse clado coronal do que com qualquer outra espécie que não pertence a este. Os clados totais ou estemáticos são preferencialmente nomeados utilizando-se o prefixo “*Pan-*”, seguindo o Art. 10.3 (Cantino & de Queiroz 2010).

Algumas vezes, nomes não definidos filogeneticamente, mas apenas no contexto do ICZN, foram referidos durante o texto. Neste caso, estes nomes podem ser facilmente diferenciados por sua grafia. Os nomes definidos apenas no contexto do ICZN aparecem em grafia normal, *e.g.* Bothremydini, Cearachelyini, enquanto que os definidos no contexto do *PhyloCode* aparecem em itálico, *e.g.* *Pleurodira*, *Pan-Podocnemidae*. No Anexo VII encontram-se todas as definições filogenéticas para os nomes de clados supraespecíficos utilizados nesta dissertação.

Figura 12. Hipótese filogenética baseada na árvore de consenso estrito das 18 MPTs (Anexo IV) obtidas com base na matriz de dados desta dissertação, com 83 táxons e 226 caracteres morfológicos. Cada nó é identificado com um número à sua esquerda e alguns clados são identificados por seus nomes (definidos no Anexo VII). Os círculos vermelhos indicam nomes de base nodal e as setas vermelhas de base estemática.

5. RESULTADOS E DISCUSSÃO

A análise de parcimônia resultou em 18 árvores mais parcimoniosas com 1002 passos, índices de consistência (CI) de 0.31 e de retenção (RI) de 0.74. O consenso estrito das MPTs está representado na Figura 12. Os índices de suporte de *bootstrap*, *jackknife* e decaimento de Bremer estão apresentados no Anexo VI, assim como a lista de sinapomorfias dos clados recuperados em todas as árvores (Anexo V).

Esta se trata da primeira análise filogenética com dados morfológicos exclusiva de *Pleurodira*, incluindo táxons vivos e fósseis. Por isso, é difícil comparar o resultado geral de uma única vez, sendo necessário realizar comparações entre os clados obtidos nesta dissertação e estudos prévios menos inclusivos de clados específicos.

De um modo geral, as principais linhagens de *Pleurodira* foram recuperadas. As relações entre as três linhagens com representantes vivos, *Chelidae*, *Pelomedusidae* e *Podocnemidae*, são relativamente consensuais (Iverson et al. 2007), tanto em estudos moleculares (Georges et al. 1998; Fujita et al. 2004; Krez et al. 2005) quanto morfológicos (e.g. Gaffney 1988; Gaffney & Meylan 1988; Gaffney et al. 1991; Meylan 1996; Joyce 2007), sendo *Pelomedusidae* e *Podocnemidae* mais proximamente relacionados, constituindo o clado coronal *Pelomedusoides*. Além destas, as linhagens extintas *Araripemydidae* (Price 1973; Sereno & ElShafie 2013), *Euraxemydidae* (Gaffney et al. 2006) e *Bothremydidae* (Hay 1908; Gaffney 1975) também foram recuperadas como monofiléticas. Para analisar os resultados detalhadamente, as comparações serão divididas em sub-tópicos, uma vez que para cada uma das linhagens existe uma bibliografia distinta.

- *Chelidae*

De forma geral, os resultados diferem da maioria das análises com dados moleculares (Seddon et al. 1997; Shaffer et al. 1997; Georges et al. 1998) uma vez que não se

recuperou clado contendo apenas quelídeos australianos, aqui representados por *Elseya dentata*, *Emydura macquarii* e *Chelodina oblonga*. *Emydura macquarii* e *Elseya dentata* constituem grupos-irmão sucessivos de *Chelinae* (nó 88), que inclui o restante dos quelídeos nesta análise. Dentro de *Chelinae*, um clado contendo os quelíneos de pescoço longo é recuperado, suportado por sete sinapomorfias (nó 87, *Pan-Hydromedusinae*). Já o clado com quelíneos de pescoço curto (nó 93). Este clado agrupa *Platemys platicephala* + (*Mesoclemmys nasuta* + (*Phrynops Geoffroyanus* + *Phrynops hilarii*)) e é suportado por duas sinapomorfias: *foramen posterius canalis carotici interni* posicionado na margem da *fenestra postotica* (car. 97, Anexo V) e cicatriz isquiádica longe das bordas lateral e caudal do xifiplastrão (car. 224, Anexo V). Em algumas árvores, *Acanthochelys macrocephala* aparece como grupo-irmão deste agrupamento (nó 93), unidos pelo contorno sub-retangular ou sub-oval do côndilo da 8ª vértebra cervical (car. 153, Anexo V) e pelo esteio inguinal em contato com a 8ª periferal (car. 186, Anexo V). Com esta composição (Fig. 13A), este clado não foi recuperado em nenhuma análise filogenética anterior. Este inclui quelíneos sulamericanos de pescoço curto (Dijk et al. 2014), como já sugerido por outros autores (e.g. "Phrynops-group" de Lapparent de Broin & de la Fuente 2001). Em outras MPTs *A. macrocephala* aparece como grupo-irmão do restante dos *Chelinae* (Fig. 13A) que são agrupados apenas por uma sinapomorfia: *foramen canalis carotici interni* posicionado fora do basisfenóide (car. 96, Anexo V).

O outro clado recuperado, o dos quelíneos de pescoço longo, *Pan-Hydromedusinae* (Fig. 13), contém os táxons vivos *Chelus fimbriatus*, *Hydromedusa tectifera*, *H. maximiliani* e *Chelodina oblonga*, bem como todos táxons fósseis desta análise, i.e. *Bonapartemys bajorrealis*, *Prochelidella cerrobarcinae*, *Yaminuechelys gasparinii* e *Y. maior*. Este clado é também recuperado em outras análises com dados

morfológicos, *e.g.* Gaffney (1977) e Bona & de la Fuente (2005), com *Chelodina* e *Hydromedusa* mais proximamente relacionados entre si que com *Chelus*. O suporte para este agrupamento é alto, com sete sinapomorfias (Anexo V). Em relação aos quelídeos fósseis incluídos nesta análise, a posição de *Yaminuechelys* em algumas árvores é distinta daquela da única outra análise que inclui este táxon (Bona & de la Fuente 2005). Na análise de Bona & de la Fuente (2005) *Yaminuechelys* encontra-se mais proximamente relacionado a *Hydromedusa* que a *Chelodina*, com o suporte de três sinapomorfias: uma *apertura narium interna* ampliada pela redução dos palatinos, um longo contato supraoccipital-esquamosal e o côndilo da 8ª vértebra cervical mais largo que alto (caracteres 11, 12 e 22 daquela análise). Aqui, este táxon aparece alternativamente mais próximo de *Hydromedusa* (em 12 MPTs) ou de *Chelodina* (em 6 MPTs). A maior proximidade com *Chelodina* é suportada por quatro sinapomorfias: nasais não suturados, separados por um processo rostral do frontal (car. 4); parietal não contatando o esquamosal (car. 24); 1ª placa costal menor ou até duas vezes o tamanho da 2ª costal (car. 173); e escudo umeral mais longo ou do mesmo comprimento que o escudo peitoral (car. 218). A maior proximidade com *Hydromedusa* também é suportada por 4 sinapomorfias: as três sinapomorfias da análise de Bona & de la Fuente (2005; caracteres 70, 105 e 152 aqui), mais o comprimento na linha média do escudo abdominal menor que do escudo anal (car. 219, Anexo V).

Esta é a primeira análise filogenética a incluir *Bonapartemys bajobarrealis*, do Turoniano-Campaniano da Argentina, e *Prochelidella cerrobarcinae*, do Aptiano-Albiano também da Argentina, ambos conhecidos apenas por materiais pós-cranianos. *B. bajobarrealis* é recuperado como grupo-irmão de *Yaminuechelys* suportado por quatro sinapomorfias: placa nugal retraída, caudal à linha rostral da carapaça (car. 163); oito placas neurais (car. 167); placas periferais craniais menores ou de tamanho igual às

caudais (car. 178); e contorno lateral côncavo do lobo posterior do plastrão (car. 206). *P. cerrobarcinae* é agrupado com *Chelus fimbriata* em todas as árvores pela presença de 8 placa neurais (car. 167) e pelo 5º escudo vertebral alcançando a placa neural mais caudal (car. 196). Lapparent de Broin & de la Fuente (2001) sugerem que *Bonapartemys bajobarrealis* e *Prochelidella argentinae* seriam membros do "*Phrynops-group*" (aqui representado pelo nó 93), mas não incluem estes táxons em uma análise filogenética, baseando sua hipótese em características bastante variáveis entre os *Pleurodira*, como ornamentações na superfície externa dos ossos do casco. Os mesmos autores ainda sugerem que *P. argentinae* seria mais proximamente relacionada a *Acanthochelys* e que *B. bajobarrealis* poderia ser alternativamente um *Chelidae* basal. Para de la Fuente et al. (2011), *P. cerrobarcinae* e as outras duas espécies de *Prochelidella* (*P. argentinae* e *P. portezuelae*) possuem características plesiomórficas que os distinguem de *Acanthochelys*, mas não hipotetizam afinidades mais específicas para o gênero.

Apesar desta análise ser baseada na maior matriz de dados morfológicos já construída para *Pleurodira*, as relações de *Chelidae* permanecem fracamente suportadas, com arranjos alternativos sendo tão prováveis quanto os aqui apresentados. A posição de *Elseya dentata* e *Emydura macquarii*, que sempre aparecem formando um clado em outras análises (e.g. Gaffney 1977; Seddon et al. 1997; Georges et al. 1998) pode ser derivada da reduzida amostragem de quelídeos australianos (apenas três, dos oito gêneros reconhecidos), que não foram incluídos nesta análise por não existirem descrições osteológicas detalhadas nem terem sido incluídos nas análises filogenéticas prévias utilizadas aqui. Já o posicionamento mais apical dos táxons fósseis, *B. bajobarrealis*, *P. cerrobarcinae*, *Y. gasparinii* e *Y. maior* também pode ser reflexo de baixa amostragem taxonômica, pois estes táxons apresentam caracteres

tradicionalmente considerados plesiomórficos a *Chelidae*, e.g. presença de mesoplastrão, série neural não reduzida e fontanelas no plastrão (apenas em *Yaminuechelys*). Além disso, *B. bajobarrealis* e *P. cerrobarcinae* apresentam uma grande quantidade de entradas faltantes (*missing data*), 72,2% e 78,3%, respectivamente (Anexo II). Assim, é possível que a inclusão de outros *Chelidae* fósseis, e.g. *Lomalatachelys neuquina*, *Prochelidella argentinae*, *P. portezuelae*, *Palaeophrynops patagonicus* e *Salamanchelys paleocena*, excluídos desta análise devido ao estado muito fragmentário destes materiais (o que resulta em poucos caracteres passíveis de codificação), bem como uma maior amostragem taxonômica de quelídeos australianos e a inclusão de mais caracteres morfológicos possam iluminar as relações do grupo.

Figura 13. Diferentes hipóteses filogenéticas para as relações de *Chelidae*. **A**, hipótese resultante do consenso estrito das 18 MPTs obtidas na análise dos dados desta dissertação; **B**, topologia obtida com base de dados moleculares por Georges et al. (1998); **C**, topologia obtida com base de dados morfológicos por Bona & de la Fuente (2005); **D**,

topologia obtida com base de dados morfológicos por Gaffney (1977); **E**, topologia obtida com base de dados moleculares por Seddon et al. (1997). Os táxons em vermelho possuem posições ambíguas e as linhas tracejadas mostram seus posicionamentos alternativos.

- *Pelomedusidae*, *Araripemydidae* e *Euraxemydidae*

Essa análise recuperou o clado *Pelomedusidae*, composto por *Pelomedusa subrufa* e *Pelusios castanoides* (Fig. 14, nó 98). Recuperado em todas as análises em que estes dois táxons são incluídos (Gaffney & Meylan 1988; Iverson et al. 2007; Fritz et al. 2010; 2012), *Pelomedusidae* é bem suportado (suporte de Bremer = 8; *bootstrap* GC = 93; Anexo V), apresentando dez sinapomorfias, entre elas o parietal reduzido, não cobrindo a *fossa temporalis superior* (car. 19, Anexo V), vomer ausente (car. 63) e esteio axilar que não contata as placas costais, apenas as periferais (car. 182).

Os clados *Araripemydidae* (nó 101) e *Euraxemydidae* (nó 103) também foram recuperados com medidas de suporte altas (índice de Bremer = 5 e 4, respectivamente; índice de Bootstrap GC = 91 e 56, respectivamente; Anexo VI). *Araripemydidae* é suportado por quinze sinapomorfias (Anexo V), entre elas um crânio bastante comprimido (car. 1) com órbitas dorsalizadas (car. 10) e um longo *rostrum basisphenoidale* (car. 125), agrupando *Araripemys barretoii* e *Laganemys tenerensis* (Serenio & ElShafie 2013). *Euraxemydidae* é suportado por sete sinapomorfias (Anexo V), entre elas o proótico parcialmente coberto em vista ventral (car. 116) e o *processus interfenestralis* coberto em vista ventral (car. 119), agrupando *Euraxemys essweini* e *Dirqadim schaefferi* (Gaffney et al. 2006).

Embora estes três clados sejam constantemente recuperados e bem suportados na literatura, a relação entre eles é controversa (Fig. 14; Gaffney et al. 2006; 2011; Romano et al. 2014), principalmente em relação à posição de *Araripemydidae*. Em Gaffney et al. 2006, *Araripemydidae*, *Pelomedusidae* e o restante dos *Pelomedusoides* formam uma politomia, mas em uma análise exploratória, os autores excluem dois caracteres de sua matriz (31 e 110) e resolvem essa politomia, posicionando

Araripemydidae como grupo-irmão de *Pelomedusoides* (Fig. 14B). Na análise de Gaffney et al. (2011), apesar de não constituírem parte do grupo interno, *Araripemydidae* e *Pelomedusidae* formam clado-irmão do restante dos *Pelomedusoides* (Fig. 14D). Já na análise mais recente de Romano et al. (2014), *Araripemydidae* é recuperado mais proximamente relacionado ao restante dos *Pelomedusoides* que aos *Pelomedusidae* (Fig. 14E). Os caracteres que sustentam *Pelomedusidae* mais próximo dos outros *Pelomedusoides* que de *Araripemydidae* em Gaffney et al. (2006) são a placa nugal não retraída, na mesma linha rostral da carapaça, e o mesoplastrão arredondado e lateral. Já no arranjo de Gaffney et al. (2011), com *Araripemydidae* agrupado com *Pelomedusidae*, é sustentado por duas sinapomorfias: pré-maxilar atingindo a *apertura narium interna* e vômer ausente. Na análise de Romano et al. (2014) a maior proximidade entre *Araripemydidae* com os outros *Pelomedusoides* do que com *Pelomedusidae* é suportada por apenas uma sinapomorfia: algumas pós-zigapófises fusionadas nas vértebras cervicais (car. 125).

Figura 14. Diferentes hipóteses para as relações de *Pelomedusoides*. **A**, hipótese resultante da análise dos dados desta dissertação; **B**, topologia obtida por uma análise exploratória de Gaffney et al. (2006); **C**, topologia obtida por Gaffney et al. (2011); **D**, topologia obtida por Romano et al. (2014).

Na presente análise foi recuperado um clado agrupando *Araripemydidae* e *Euraxemydidae*, que constitui o grupo-irmão de *Pelomedusoides*, incluindo *Pelomedusidae* (Fig. 12, nós 99 e 98, respectivamente; Fig. 14A). Este clado, que já foi recuperado na análise de Meylan (1996), é suportado por três sinapomorfias (Anexo V): *foramen jugulare posterius* parcialmente aberto (car. 109), sínfise dos dentários suturada (car. 135) e comprimento da linha média do escudo abdominal menor que o do anal (car. 219). Nas outras análises, *Euraxemydidae* aparece mais proximamente relacionado a *Pan-Podocnemidae* (Fig. 14B-D) compartilhando a participação do pterigóide na margem do *foramen posterius canalis carotici interni* (car. 75 de Gaffney et al. 2006). Ao contrário, na presente análise *Pelomedusidae* aparece mais proximamente relacionado aos *Pan-Podocnemidae* pelo compartilhamento dos seguintes caracteres: parietal cobrindo pequena porção da *fossa temporalis superior* (car. 19; caracter ordenado, estado 2 para o nó 99 e estado 3 para *Pelomedusidae*, nó 98); tuba de Eustáquio e *stapes* encerrados por osso em uma mesma abertura (car. 79); ausência do *foramen caroticum laterale* (car. 94); orientação ventrolateral das pós-zigapófises da 8ª vértebra cervical (car. 159); série neural se estendendo até a 7ª placa costal (car. 168). Este arranjo peculiar, com *Euraxemydidae* fora de *Pelomedusoides*, também foi obtido por Cadena et al. (2012b), embora o clado *Araripemydidae* + *Euraxemydidae* não tenha sido recuperado. Apesar das várias sinapomorfias, o suporte para o clado *Araripemydidae* + *Euraxemydidae* é baixo, com índice de Bremer = 1 (Anexo VI). Assim, o arranjo aqui sugerido parece tão provável quanto os das outras análises, mas sustentado por sinapomorfias aparentemente mais robustas (Anexo V).

- *Pan-Podocnemidae* basais

Dois táxons foram recuperados como *Pan-Podocnemidae* não *Podocnemoidea*: *Sokatra antitra* e *Atolchelys lepida*. O primeiro foi incluído em duas análises (Gaffney & Krause

2011 e Romano et al. 2014, que utilizam os mesmos caracteres mas uma amostragem taxonômica distinta) e o último em apenas em uma (Romano et al. 2014), limitando as comparações com outras bases de dados. *Sokratra antitra* é recuperado nestas duas análises como grupo-irmão do clado *Euraxemydidae* + *Pan-Podocnemidae*, ou seja, arranjo similar ao encontrado nesta análise, diferindo apenas na posição de *Euraxemydidae* (Fig. 14). Na presente análise, estas relações são suportadas por três sinapomorfias: contato estreito entre o exoccipital e o quadrado (car. 111); aproximadamente metade do proótico coberto pelo quadrado e basisfenóide em vista ventral (car. 116); e *processus interfenestralis* coberto em vista ventral (car. 119). Desta forma, as relações encontradas aqui sugerem que a cobertura parcial do proótico e total do *processus interfenestralis* em vista ventral teria ocorrido duas vezes independentemente, uma em *Euraxemydidae* e outra em *Pan-Podocnemidae* (Anexo V).

Atolchelys lepida é recuperado na análise de Romano et al. (2014) como um *Bothremydidae* basal, mas não há nenhuma sinapomorfia comum a todas as MPTs encontradas em tal estudo, apenas algumas características que são otimizadas como tal em algumas árvores (ver material suplementar de Romano et al. 2014, nó 63). Na presente análise, *A. lepida* é posicionado como um *Pan-Podocnemidae*, grupo-irmão de *Podocnemoidea* (nó 105, Fig. 12), posição sustentada pelas seguintes sinapomorfias: *processus trochlearis pterygoidei* em ângulo reto (car. 90); aba do pterigóide com desenvolvimento moderado, não atingindo o ramo quadrado do pterigóide (car. 92); e posição do *foramen posterius canalis carotici interni* ou restrito ao pterigóide ou em sua margem (car. 98). O clado *Podocnemoidea* (nó 111), sem *A. lepida*, é suportado por cinco sinapomorfias: formato triangular da superfície trituradora (car. 55); participação moderada do palatino na superfície trituradora, mas menor que a do maxilar (car. 72); contato quadrado-basioccipital presente (car. 89); todo o proótico coberto ventralmente

pelo quadrado, basisfenóide e pterigóide (car. 116); e *rostrum basisphenoidale* não visível em vista ventral (car. 126). Em comparação com a análise de Romano et al. (2014), as relações encontradas aqui apresentam maior suporte para a posição de *Atolchelys lepida*.

Figura 15. Diferentes hipóteses filogenéticas para *Bothremyidae*. **A**, hipótese resultante da análise dos dados desta dissertação; **B**, topologia obtida por Romano et al. (2014); **C**, topologia obtida por Gaffney et al. (2006).

- *Bothremyidae*

O clado *Bothremyidae* é suportado por três caracteres: parietais em formato de pentágono, com margens laterais divergentes (car. 20); depressão distinta e estreita na linha mediana do pré-maxilar em vista ventral (car. 43); e contato quadrado-exoccipital extenso (car. 111). São reconhecidas quatro linhagens, definidas por Gaffney et al. (2006): Kurmademydini, Cearachelyini, Bothremydini e Taphrosphyini. Esta última é recuperada em todas as análises subsequentes de outros autores (Gaffney et al. 2009; Cadena et al. 2012a; Romano et al. 2014) e também na presente análise (nó 123, Fig.

12). Aqui, Taphrosphyni não apresenta suporte muito alto (Bremer = 1, Anexo VI), mas são identificadas seis sinapomorfias para o clado, entre elas uma superfície trituradora estreita (car. 54) e uma pequena ou nenhuma exposição do maxilar no assoalho da órbita (car. 60). As relações internas encontradas na presente análise diferem das anteriores, na posição de *Labrostochelys galkini*, que aparece como o Taphrosphyni mais basal, e nas relações de *Azzabaremys moragjonesi* e *Acleistochelys maliensis*, que formam grupo-irmão nas análises de outros autores (Gaffney et al. 2006; 2009; Cadena et al. 2012a; Romano et al. 2014), e são aqui recuperados como grupos-irmão sucessivos do clado (*Ummulisani rutgersensis* + *Phosphatochelys tedfordi*) + (*Taphrosphys sulcatus* + *Taphrosphys ippolitoi*), sendo *Azzabaremys* mais proximamente relacionado a esse (nó 126). Na análise de Gaffney et al. (2006), a posição de *Labrostochelys galkini* mais próxima ao clado (*Ummulisani rutgersensis* + *Phosphatochelys tedfordi*) + (*Taphrosphys sulcatus* + *Taphrosphys ippolitoi*) é suportada por seis sinapomorfias, entre elas o jugal estreito dorsoventralmente (car. 21 daquela análise) e um tubérculo lateral no esquamosal (car. 26 daquela análise). Na presente análise, cinco sinapomorfias unem os outros táxons de Taphrosphyni exceto *L. galkini* (nó 122): margem dorsal da *apertura narium externa* retilínea ou convexa (car. 3), pré-maxilar não sobressalente rostralmente em vista lateral (car. 42), depressão estreita em vista ventral na linha mediana do pré-maxilar (car. 43), crista labial do maxilar alta (car. 52) e palato dorsalmente arqueado (car. 71). Além da recodificação e adição de mais caracteres, a não inclusão de alguns táxons presentes nas outras análises, e.g. *Arenila krebsi*, *Rhothonemys brinkmani* e *Taphrosphys congolensis* (uma vez que *Bothremydidae* não é o foco principal desta análise), pode ter causado estas diferenças, assim, será incluí-los em análises posteriores.

As análises de Gaffney et al. (2006; 2009) e de Cadena et al. (2012a) recuperam o mesmo arranjo para Bothremydini (Fig. 15). Na presente análise, este clado não é recuperado de modo tão inclusivo, exceto pelo agrupamento *Bothremys*+*Chedighaii* (nó 117). Todos os demais Bothremydini incluídos formaram grupos-irmão sucessivos da dicotomia (*Bothremys-Chedighaii*) + Taphrosphyni (nó 118, Fig. 12), sustentada pelo *processus trochlearis pterygoidei* oblíquo (car. 90) e contato basisfenóide-quadrado bastante estreito (car. 127). Incertezas nas relações deste agrupamento já haviam sido levantadas na análise de Romano et al. (2014), na qual Taphrosphyni, Foxemydina (*Foxemys* + *Polysternon*, *sensu* Cadena et al. 2012a) e um clado formado pelo restante dos Bothremydini aparecem em politomia. Assim como para Taphrosphyni, nem todos os táxons das análises anteriores foram inseridos na presente análise, *e.g.* *Zolhahfah bella*, *Bothremys cooki* e *Bothremys arabicus*, o que, associado à inclusão e reavaliação de caracteres, pode ter gerado o arranjo diferente para Bothremydini. Da mesma forma, a não inclusão de todos os táxons de *Bothremys* pode ter gerado o arranjo parafilético (nó 117 e 119) do gênero.

O clado Cearachelyni (nó 106) foi recuperado, assim como nas outras análises exceto a de Romano et al. (2014), que mostra um arranjo parafilético (Fig. 15B). Já os táxons do clado Kurmademydini aparecem em um arranjo alternativo, com *Sankuchemys sethnai*, *Kurmademys kallamedensis* e *Kinkonychelys rogersi* formando grupos-irmãos sucessivos do restante dos Bothremydidae (Fig. 15A). A análise de Romano et al. (2014) também havia levantado incertezas quanto às relações deste agrupamento, com *S. sethnai* e *K. rogersi* + *K. kallamensis* aparecendo em uma politomia com *Atolchelys lepida* e o clado formado pelo restante dos Bothremydidae (Fig. 15B).

- *Podocnemoidae* e *Podocnemidae*

As relações recuperadas para *Podocnemoidae* são bastante variáveis entre as várias análises prévias (de la Fuente 2003; França & Langer 2006; Gaffney et al. 2011; Cadena et al. 2012b; Dumont Junior et al. *in press*). Aqui, *Brasilemys josai* aparece como o táxon mais basal do grupo (Fig. 12 e Fig. 16A), assim como nas análises de de la Fuente (2003), Gaffney et al. (2011) e Dumont Junior et al. (*in press*). Alternativamente, França & Langer (2006), encontram *B. josai* como grupo-irmão da dicotomia *Podocnemoidae* + *Bothremydidae*, enquanto Cadena et al. (2012b) o encontram em politomia com *Hamadachelys escuilliei*, *Portezueloemys patagonica* e o restante dos *Podocnemoidae* (Fig. 16D). Nesta dissertação, apenas um carácter suporta o agrupamento de todos os *Podocnemoidae* exceto *B. josai* (nó 129), o contato extenso entre a 1ª placa periferal e a 1ª costal (car. 174, Anexo V). Já o agrupamento dos outros *Podocnemoidae*, excluindo *Hamadachelys escuilliei* e *Cambaremys langertoni* (nó 131), que aparecem em politomia (Fig. 16A), é suportado por três sinapomorfias: limite caudal da emarginação temporal rostral ao plano do côndilo occipital (car. 18); côndilo mandibular bastante mais largo que longo (car. 86); e aba do pterigóide bem desenvolvida, cobrindo e formando o *cavum pterygoidei* completo (car. 92). Todas estas sinapomorfias, contudo, são relativas a estruturas cranianas, que não estão preservadas em *Cambaremys langertoni* (França & Langer 2006). Assim, o posicionamento volátil deste táxon (Fig. 16A e B), deve ser resultado da falta de informação disponível.

Bauruemys elegans e *Portezueloemys patagonica* formam um clado na presente análise (nó 130, Fig. 12), relação nunca recuperada em outras análises que incluem estes táxons (França & Langer 2006; Gaffney et al. 2011; Cadena et al. 2012b; Dumont Junior et al. *in press*). Porém, o suporte deste agrupamento é muito baixo (*bootstrap* GC = 10%; Anexo VI), e apenas uma sinapomorfia mantém a relação: série de seis placas neurais (car. 167). Na análise de Gaffney et al. (2011), *Bauruemys elegans* é

posicionando mais proximamente ao restante *Pan-Podocnemidae* que *Portezueloemys patagônica* pelo compartilhamento de três sinapomorfias: *cavum pterygoidei* completo (car. 35 daquela análise); pequena abertura cranial do *cavum pterygoidei* (car. 36 daquela análise); e aba do pterigóide cobrindo parcialmente o *cavum pterygoidei* (car. 37 daquela análise). O agrupamento encontrado pelas análises de Gaffney et al. (2011) e Dumont Junior et al. (*in press*), *Peiopemys mezzalirai* + (*Pricemys caiera* + *Lapparentemys vilavilensis*) é também recuperado nesta análise (nó 132), mas sustentado por apenas uma sinapomorfia: emarginação da face alcançando o nível da margem dorsal do *cavum tympani* (car. 15).

Figura 16. Diferentes hipóteses filogenéticas para *Podocnemoidae*. **A**, hipótese resultante da árvore de consenso estrito das 18 MPTs encontradas na análise dos dados desta dissertação; **B**, topologia obtida por França & Langer (2006); **C**, topologia obtida por Gaffney et al. (2011); **D**, topologia obtida por Cadena et al. (2012b). Os táxons em vermelho apresentam posições ambíguas e a linha tracejada mostra seus posicionamentos alternativos.

De modo geral, as relações de *Podocnemidae* (nó 137, Fig. 12) se assemelham às apresentadas em análises anteriores (França & Langer 2006; Gaffney et al. 2011; Cadena et al. 2012b; Dumont Junior et al. *in press*), com *Peltocephalus* e *Erymnochelys* mais proximamente relacionados entre si do que com *Podocnemis*, e um grande clado *Stereogenyina*, mais proximamente relacionado a *Peltocephalus* + *Erymnochelys* do que a *Podocnemis* (nó 149). Apesar destas semelhanças, alguns táxons apresentam importantes diferenças de posicionamento. Entre estes, *Caninemys tridentata*, usualmente recuperado mais proximamente relacionado à dicotomia *Peltocephalus* +

Erymnochelys (Gaffney et al. 2011; Cadena et al. 2012b; Dumont Junior et al. *in press*), aparece como grupo-irmão do clado *Cerrejonemys* + *Podocnemis* (nós 136 e 135). Esta posição alternativa é sustentada pelo formato do côndilo mandibular, em formato de "feijão" ("*kidney bean shape*"), um pouco mais largo que longo (car. 86). Outra diferença importante é o agrupamento de *Carbonemys cofrinii* e *Dacquemys palaeomorpha* (nó 140), sustentado por duas sinapomorfias: pré-maxilar sem depressão na linha mediana (car. 43) e *foramen palatinum posterius* ausente (car. 69). Na análise de Cadena et al. (2012b), a única que inclui *Carbonemys cofrinii*, este táxon aparece em uma politomia juntamente com *Dacquemys palaeomorpha* e *Stereogenyina* (Fig. 17C) não contradizendo a relação aqui encontrada. Contudo, o espécime ainda não descrito UCMF 42008, do Mioceno inicial da Formação Lothidok, no Quênia, não foi incluído na presente análise, e na de Gaffney et al. (2011) este aparece como grupo-irmão de *D. palaeomorpha* (Fig. 17B). Assim, a inclusão deste material pode alterar as relações filogenéticas nesta parte do cladograma.

As relações entre *Peltocephalus dumerilianus*, *Erymnochelys madagascariensis*, *Turkanemys patersoni*, *Neochelys fajumensis* e *Papoulemys laurenti* recuperadas aqui diferem das de outras análises. Gaffney et al. (2011) e Cadena et al. (2012b) mostram *P. dumerilianus* e *E. madagascariensis* como grupos-irmão, sustentado pela emarginação da face suave ou quase ausente (car. 11, de Gaffney et al. 2011). Em Gaffney et al. (2011) este clado é irmão daquele politômico composto por *P. laurenti*, *N. fajumensis* e (*Mogharemys blackenhorni* + *Stereogenyina*), que se sustenta pela ausência de uma plataforma occipital (car. 46 da matriz de Gaffney et al. 2011), sendo *Turkanemys patersoni* (não incluído em Cadena et al. 2012b) basal a todos eles. Na topologia de Dumont Júnior et al. (*in press*), *P. laurenti* e *N. fajumensis* são recuperados na mesma posição que nas outras análises, mas *P. dumerilianus*, *Kenyemys williamsi* (não incluído

nesta análise devido às poucas informações disponíveis), *E. madagascariensis* e *T. patersoni* aparecem agrupados por três sinapomorfias (cars. 49, 56 e 99 daquela matriz), e estes dois últimos táxons estão mais próximos entre si, compartilhando quatro sinapomorfias (cars. 90, 95, 103 e 104 daquela matriz). Na presente análise, o agrupamento *Erymnochelys madagascariensis* + *Turkanemys patersoni* foi recuperado (nó 142), sustentado pela posição do esteio axilar, atingindo a 2ª periferal (car. 184, Anexo V). Este agrupamento, juntamente com *Peltocephalus dumerilianus*, *Neochelys fajumensis* e *Papoulemys laurenti* aparecem em uma politomia (nó 143) com o clado *Pan-Stereogenyina*. A politomia é dada pelas posições alternativas que *P. dumerilianus* assume (Fig. 17A): basal ao restante destes táxons em 12 MPTs ou apical a todos eles e mais proximamente relacionada a *Pan-Stereogenyina* nas outras seis MPTs (Anexo IV).

Figura 17. Diferentes hipóteses filogenéticas para *Podocnemidae*. **A**, hipótese resultante da árvore de consenso estrito de 18 MPTs obtida na análise dos dados desta dissertação; **B**, topologia obtida por Gaffney et al. (2011); **C**,

topologia obtida por Cadena et al. (2012b); **D**, topologia de Dumont Júnior et al. (*in press*). Os táxons em vermelho apresentam posições ambíguas e as linhas tracejadas mostram seus posicionamentos alternativos.

Estes diferentes arranjos tem implicações importantes para a compreensão dos eventos cladogenéticos e da paleobiogeografia do grupo. Com *E. madagascariensis* (de Madagascar) e *P. dumerilianus* (da América do Sul) mais proximamente relacionados (Gaffney et al. 2011), a idade mínima de divergência entre estes táxons é dada pelo registro fóssil de *Erymnochelys madagascariensis* (Anexo VIII), que ocorre no Mioceno Tardio da África. Na presente análise, independente da posição basal ou apical de *P. dumerilianus*, a idade mínima de divergência entre estes táxons é dada pela proveniência de *Papoulemys laurenti*, do Eoceno da Europa (Anexo VIII). O arranjo aqui recuperado sugere uma distribuição geográfica mais ampla à época da cladogênese e um maior tempo de divergência entre estes táxons, indicando um cenário mais coerente com a distribuição atual dos mesmos. Apesar de reduzida se comparada às idades geradas por análises de relógio molecular (Vargas-Ramírez et al. 2008), que encontram a divergência entre *Peltocephalus* + (*Erymnochelys* + *Podocnemis*) durante o Cretáceo Tardio, ainda existe uma extensa linhagem fantasma nessa região da topologia (Anexo VIII).

As relações do gênero *Podocnemis* aparecem mal resolvidas na presente análise (nó 138). Os caracteres morfológicos desta análise suportam diferentes arranjos entre as seis espécies de *Podocnemis*, uma vez que estas espécies são muito similares em sua morfologia, tanto pós-craniana quanto craniana (Gaffney et al. 2011). Assim, as relações encontradas em estudos moleculares para este gênero parecem ser mais confiáveis (*e.g.* Vargas-Ramírez et al. 2008).

- *Pan-Stereogenyina*

As relações de *Pan-Stereogenyina* recuperadas nesta análise confirmam a monofilia de *Bairdemys* (nó 155, Fig. 12) bem como de *Stereogenyita sensu* Gaffney et al. 2011 (nó

145). Para este último clado, as relações encontradas são as mesmas de outras análises (Gaffney et al. 2011; Dumont Júnior et al. *in press*), com *Brontochelys gaffneyi* + (*Lemurchelys diasphax* + (*Shweboemys pilgrimi* + *Stereogenys cromeri*)), clado suportado pelo compartilhamento da região pré-orbital do crânio bastante larga (car. 5) e da crista labial baixa (car. 52). A monofilia de *Bairdemys* é suportada pela projeção caudal do esquamosal (car. 34), pela aba vertical do esquamosal (car. 35) e por uma profunda convexidade da superfície trituradora (car. 57). As relações aparecem bem resolvidas, com *B. venezuelensis* e MBLUZ-P-5137 mais proximamente relacionados, compartilhando palatino moderadamente desenvolvido caudalmente, reduzindo o contato entre os pterigoides (car. 75) e posição do côndilo mandibular na mesma linha da sutura basisfenóide-basioccipital (car. 85), seguidos por *B. sanchezi*, *B. hartsteini* e *B. winklerea*, que formam grupos-irmão sucessivos (nós 153, 154 e 155, respectivamente, ver sinapomorfias no Anexo V). Este arranjo difere do encontrado por Gaffney et al. (2011) e Dumont Júnior et al. (*in press*), no qual *B. venezuelensis* e *B. hartsteini* aparecem mais proximamente relacionadas, com *B. sanchezi* como grupo-irmão (Fig. 17B e D), e também do encontrado por Cadena et al. (2012b) no qual *B. venezuelensis*, *B. hartsteini* e *B. winklerea*, aparecem em uma politomia, com *B. sanchezi* como grupo-irmão (Fig. 17C).

O táxon descrito por Weems & Knight (2013) como *Bairdemys healeyorum*, foi incluído aqui pela primeira vez em uma análise filogenética. Contudo, o táxon foi recuperado fora do gênero, como grupo-irmão da dicotomia *Stereogenyita* + *Bairdemys* (nó 146, Fig. 12). Assim, um novo nome genérico deve ser proposto para “*Bairdemys*” *healeyorum* em uma publicação subsequente, uma vez que esse não é o escopo desta dissertação. Os táxons *Latentemys plowdeni* (nó 148) e *Cordichelys antiqua* (nó 149), recuperadas por Gaffney et al. (2011) como *Bairdemydita sensu* Gaffney et al. 2011, *i.e.*

mais proximamente relacionados a *Bairdemys* que a *Stereogenys cromeri* (Fig. 17B), formam na presente análise grupos-irmão sucessivos da dicotomia “*Bairdemys healeyorum*” + (Stereogenyita + *Bairdemys*) (nó 147), clado este sustentado pelo côndilo mandibular em “formato de feijão” (car. 86). Este novo arranjo implica no surgimento de um palato secundário com margens mediais paralelas, característico de Stereogenyita, como uma modificação das margens mediais curvas, presentes em *Cordichelys antiqua*, *Latentemys plowdeni* e *Bairdemys*. O outro táxon descrito por Weems & Knight (2013), *Bairdemys miocenica*, não foi incluído nesta análise devido a seu estado muito fragmentário. Contudo, por este mesmo motivo, consideramos a atribuição deste espécime a *Bairdemys* pouco sustentada, uma vez que a maior parte dos táxons de *Stereogenyina* não tem plastrão preservado (Gaffney et al. 2011), podendo as características listadas pelos autores como evidência de uma relação mais próxima com *Bairdemys* serem, na verdade, mais amplamente distribuídas na linhagem e não exclusivas deste gênero. Assim, consideramos “*Bairdemys*” *miocenica* um *Stereogenyina incertae sedis*.

O novo táxon aqui descrito pode seguramente ser considerado a sétima espécie descrita para *Bairdemys*, como evidenciado pelo seu posicionamento nas análises filogenéticas e pelas sinapomorfias compartilhadas com as outras espécies do gênero (Fig. 12; nó 155, Anexo V). Contrariamente ao sugerido por Sánchez-Villagra & Winkler (2006) para os espécimes de *Bairdemys venezuelensis* e aqueles descritos por Gaffney et al. (2008) como *B. sanchezi* e *B. winklerae*, nos parece que as características diagnósticas de cada espécie de *Bairdemys* não podem, por enquanto, ser explicadas com base em variações ontogenéticas ou dimorfismo sexual. Desta forma, adotando uma abordagem mais conservadora, preferindo considerar as quatro espécies como válidas, uma vez que estas podem ser diferenciadas por caracteres morfológicos. Com a

descrição de *B. healeyorum* (Weems & Knight 2013) e da nova espécie deste trabalho, o clado *Stereogenyina* passa a ter doze espécies, além de dois espécimes do Mioceno precoce da Formação Castillo não atribuídos a nenhuma espécie (AMNH 30000 e MBLUZ-P-5045, Sánchez-Villagra et al., 2000; 2004; Sánchez-Villagra & Winkler 2006) e de "*Bairdemys*" *miocenica* (Weems & Knight 2013), configurando-se como uma das linhagens mais diversas e bem sucedidas de *Pelomedusoides*.

Figura 18. Morfologia do palato secundário em vista ventral dos *Stereogenyina* (A) MBLUZ-P-5137, *Bairdemys* sp. nov., (B) *B. venezuelensis*, (C) *B. hartsteini*, (D) *B. sanchezi* e (E), *B. winklerae*, e do Caretteni (F) *Caretta caretta*.

- Paleoecologia de *Stereogenyina*

Além da grande diversidade taxonômica, os *Stereogenyina* podem ter apresentado adaptações ecológicas sem precedentes entre os *Podocnemidae*. Algumas das espécies deste clado são encontradas em rochas cuja deposição se deu em ambientes costeiros, *e.g.* *Bairdemys venezuelensis*, *B. sanchezi*, *B. winklerae*, *B. healeyorum*, *Lemurchelys diasphax* e *Latentemys plowdeni* e outras cujo ambiente deposicional permanece ambíguo, podendo corresponder a ambientes costeiros ou de mar aberto, *e.g.* *Cordichelys antiqua*, *Stereogenys cromeri* e *B. hartsteini*. A Formação Capadare (Fig. 7), onde foi encontrado o espécime MBLUZ-P-5137 (Fig. 8 e 9), tem seu ambiente

deposicional interpretado como de mar aberto, sem qualquer influência costeira ou continental (Lorente, 1978; Díaz de Gamero, 1985). Ao mesmo tempo, não existem registros de fósseis definitivamente alóctones na Fm. Capadare, sendo mais parcimonioso assumir, neste caso, que o espécime MBLUZ-P-5137 também constitui um registro autóctone desta formação.

Além do ambiente deposicional, existem também evidências morfológicas que indicam adaptações dos *Stereogenyina* a ambientes marinhos. Winkler & Sánchez-Villagra (2006) analisaram ovos provenientes da Fm. Urumaco, tentativamente associados a *Bairdemys venezuelensis*, e concluíram que as fêmeas deste táxon depositavam seus ovos em praias voltadas para ambientes marinhos ou de água salobra. Sendo essa, de acordo com os autores, a primeira evidência direta de que *B. venezuelensis* habitava ambientes marinhos ou costeiros. A morfologia dos elementos apendiculares proximais também sugere hábitos marinhos para *Bairdemys* (Weems & Knight 2013). A cabeça alongada do úmero, com seu eixo maior quase paralelo ao eixo principal do osso, é condição também encontrada em tartarugas-marinhas (*Cheloniidae sensu* Joyce et al. 2004). Tal conformação indica movimentos restritos em um plano quase exclusivamente vertical, sugerindo que o membro anterior destas tartarugas seria, do ponto de vista funcional, uma nadadeira (Weems & Knight 2013). Adicionalmente, Lapparent de Broin & Werner (1998), analisando a morfologia de crânios e mandíbulas de bothremidídeos do Maastrichtiano da Formação Dakhla, Egito, afirmam que a região maxilar bastante desenvolvida destas tartarugas sugere uma dieta durófaga, composta de organismos com partes rígidas, como amonitas, ostras e artrópodes, característicos daquela formação (Lapparent de Broin & Werner 1998). A análise da região maxilar das espécies de *Stereogenyina* sugere o mesmo, uma vez que os ossos que constituem o palato secundário são bastante espessos (Fig. 18A), e a formação desta estrutura

representa um aumento na superfície trituradora destes animais. O palato secundário associado ao crânio relativamente alto são considerados evidências de durofagia (Claude et al. 2004; Parham & Pyenson 2010). Ao mesmo tempo, fósseis de moluscos e artrópodes são comuns nas localidades onde são encontrados estes táxons (e.g. Formação Urumaco, Sánchez-Villagra & Aguilera 2006; Formação Moghra, Hassan et al. 2012; e Formação Capadare, Lorente 1978).

Figura 19. Glândulas de sal em *Testudines*. (A) Posição das glândulas de sal (HG) em *Pseudemys scripta* e *Testudo graeca* (figura modificada de Baccari et al. 1992); (B) crânio de MBLUZ-P-5137, *Bairdemys* sp. nov. em vista rostral, a posição da bolsa caudal na *fossa orbitalis* está indicada pela seta; (C) distribuição do caracter “bolsa caudal da *fossa orbitalis*”, à esquerda, e dos ambientes inferidos para cada táxon de *Stereogenyina*, à direita. **Abreviações:** C, córnea, HG, glândula harderiana (com células que secretam sal), LG, glândula lacrimal, N, membrana nictante, NG, glândula nasal, NS, saco nasal, R, retina e S, esclera.

Tartarugas que invadiram ambientes de água salgada, *e.g.* a linhagem *Chelonioidea* (*sensu* Joyce et al. 2004), possuem glândulas de sal, que servem como órgão osmo-regulador, uma vez que os rins de répteis não são capazes de secretar sal (Schmidt-Nielsen & Fange 1958). Este tipo de glândula ocorre em todos os répteis que invadiram ambientes marinhos, tais como em aves, crocodilos e algumas serpentes, além das tartarugas, tendo surgido diversas vezes independentemente (Schmidt-Nielsen & Fange 1958; Babonis & Brischoux 2012). Estes surgimentos independentes são inferidos com base em diversas características, entre elas a posição das glândulas, que varia entre estes grupos e, em tartarugas, ocorre caudalmente aos globos oculares (Babonis & Brischoux 2012; Fig. 19A). Nos *Chelonioidea*, a glândula de sal pode ser identificada em fósseis, por um alargamento do *foramen interorbitale* e consequente redução do *processus inferior parietalis* (Hirayama 1998). Se os *Stereogenyina* invadiram ambientes marinhos, como sugerido pelas evidências anteriormente citadas, eles devem ter possuído também glândulas de sal para superar a barreira osmótica. Aqui, sugerimos que estas tartarugas teriam possuído este tipo de glândula pós-orbital e que esta estrutura pode ser identificada nos fósseis por um provável correlato osteológico, a “bolsa pós-orbital”, presente em todos os *Stereogenyina* (Fig. 19B) e primeiramente identificada por Gaffney et al. (2011; “*fossa orbitalis posterior pocket in septum orbitotemporale*”, carácter 27), que sugere que esta fossa poderia conter conexões com o globo ocular ou glândulas orbitais. Uma expansão similar no *septum orbitotemporale* pode ser encontrada também em *Bothremydidae* (Gaffney et al. 2006; carácter 27, “*fossa orbitalis posterior enlargement*”), o que reforça a hipótese de que estas estruturas abrigariam glândulas de sal, uma vez que a invasão de ambientes marinhos foi comum em bothremidídeos (Lapparent de Broin & Werner 1998).

Figura 20. Distribuição temporal de irradiações tartarugas marinhas, do Eoceno até o presente. Relações filogenéticas (A) e diversidade ao longo do tempo (B) de *Stereogenyina* e de *Caretini* (D e C, respectivamente). As barras representam o registro fóssil conhecido do táxon, as barras tracejadas possíveis registros ou datações incertas e a largura das manchas negras (B e C) representam a diversidade de cada grupo.

Frente ao grande número de evidências disponíveis, tanto morfológicas quanto geológicas, podemos inferir que os *Stereogenyina* eram podocnemídeos adaptados a uma dieta durófaga e que ocupavam uma grande diversidade de nichos, de água doce a salgada, incluindo ambientes fluviais (e.g. *Shweboemys pilgrimi*), costeiros (e.g. *Bairdemys venezuelensis*) e de mar aberto (e.g. MBLUZ-P-5137). Entre as tartarugas viventes, alguns *Chelonioidea* altamente especializados, os *Caretini* (Parham & Fastovsky 1997), e.g. *Caretta caretta*, ocupam nicho durófago nos mares (Parham & Pyenson 2010) e tem seu registro mais antigo datado do Mioceno médio (Dodd & Morgan 1992). O registro mais tardio de *Stereogenyina* procede da Formação Irrawaddy, uma unidade de origem fluvial do Plio-Pleistoceno de Mianmar, com *Shweboemys pilgrimi*. Entretanto, os registros mais tardios de *Stereogenyina* marinhos

são do Mioceno Tardio da Formação Urumaco (Fig. 20A). Apesar dos registros serem esparsos, esta distribuição temporal sugere uma possível correlação entre o declínio e extinção dos *Stereogenyina* durante o fim do Neógeno (Fig. 20A e B) com o surgimento e irradiação dos *Carettini* (Fig. 20C e D).

6. CONCLUSÕES

A análise desta dissertação apresentou novas hipóteses para as relações filogenéticas de *Pleurodira*. Contudo, é importante fazer algumas considerações sobre a topologia encontrada. As relações recuperadas para *Chelidae* corroboram a falta de suporte morfológico para a hipótese de monofilia dos quelídeos australianos, sugerida por análises com dados moleculares (Fig. 13). O mais provável é que a grande lacuna de quelídeos no registro fóssil, cujo táxon reconhecido mais recente, excluindo-se os viventes, é *Yaminuechelys maior*, do Paleoceno, e o longo tempo de separação entre as principais linhagens de táxons viventes, cuja divergência deve ter ocorrido provavelmente no Cretáceo Inicial (Anexo VIII e Joyce et al. 2013), esteja perturbando as relações encontradas.

Igualmente, os vários posicionamentos alternativos encontrados para *Araripemydidae* (Fig. 14) devem estar relacionados à da grande quantidade de modificações no esqueleto dos táxons deste clado (quinze sinapomorfias encontradas nesta análise, nó 101, Anexo V). Já a posição de *Euraxemydidae*, apesar de não ortodoxa, é bem suportada pela distribuição de alguns caracteres relacionados à região ótica (*e.g.* *incisura columellae auris* aberta, car. 79) e ventrocaudal do crânio (*e.g.* proótico exposto em vista ventral, car. 116), que são plesiomórficos para *Pan-Podocnemidae*.

O posicionamento alternativo de *Atolchelys lepida* e outros táxons, como *Cordichelys antiqua* e *Labrostocheilus galkini*, podem ser resultado de entradas faltantes

devido ao modo de codificação destes táxons (Anexo II). Não obstante, no caso de *A. lepida*, um posicionamento basal a *Bothremydidae* é corroborado pela proveniência estratigráfica mais antiga deste táxon. Contudo, a descrição detalhada do holótipo, bem como a análise direta deste e dos materiais de outros táxons, pode complementar a codificação da matriz desta dissertação, alterando seu posicionamento. De forma similar, a inclusão de táxons presentes em outras análises, *e.g.* *Zolhafah bella*, *Bothremys cooki*, pode gerar resultados diferentes e mais acurados (Wiens 2003; Joyce & Sterli 2012) para a hipótese filogenética de *Pleurodira* aqui apresentada.

As relações entre os *Podocnemoidae* não *Podocnemidae* (táxons entre os nós 128 e 137) permanecem pouco resolvidas (Fig. 16), com pouco suporte para os agrupamentos encontrados nesta (Anexo VI) e em outras análises (de la Fuente 2003; França & Langer 2006; Gaffney et al. 2011; Cadena et al. 2012b). Existem poucas modificações morfológicas entre estes táxons, tornando difícil a identificação de características que possam agrupá-los. Contudo, algumas relações parecem mais seguras, como o posicionamento basal de *Brasilemys josai* em relação aos demais (contra França & Langer 2006) e o agrupamento de *Peiropemys*, *Pricemys* e *Lapparentemys* (nó 132, Fig. 12). Contudo, estas relações apresentam pouco suporte e podem ser alteradas com a inclusão de mais caracteres ou táxons.

De forma geral, as relações entre as grandes linhagens de *Pleurodira* são mais estáveis e bem suportadas, o que não ocorre em níveis menos inclusivos da filogenia do grupo. Apesar do extenso registro fóssil de *Pleurodira*, existe ainda uma grande quantidade de lacunas (Anexo VIII) que, muito provavelmente, afetam as relações filogenéticas entre os táxons do grupo. Entre elas, a mais gritante ocorre para *Chelidae*, cujo registro fóssil é limitado a alguns táxons do Cretáceo e início do Paleoceno e permanece restrito até o surgimento das espécies viventes, e de *Pelomedusidae*, cujo

surgimento deve ter ocorrido durante o Cretáceo Inicial (Anexo VIII e Joyce et al. 2013), mas não se conhece nenhum registro fóssil até o final do Mioceno, quando são encontrados registros dos gêneros viventes. Lacunas menores, porém importantes, ocorrem também para *Bothremydidae*, sem registros conhecidos entre o Turoniano e Santoniano (c. de 20 milhões de anos), e *Podocnemoidae*, sem registros conhecidos entre o Coniaciano e o Maastrichtiano (c. de 28 milhões de anos). Desta forma, apesar do rico registro fossilífero, novos achados são necessários para um melhor conhecimento da história evolutiva de *Pleurodira*.

A nova espécie de *Bairdemys* aqui descrita com base no espécime MBLUZ-P-5137 (Fig. 8 e 9) complementa o conhecimento taxonômico, morfológico e paleoecológico da linhagem *Stereogenyina*. A adição do novo táxon em análises filogenéticas do grupo (Figs. 12) implica no aumento na resolução das relações e na maior proximidade a *B. venezuelensis* do que com as outras espécies de *Bairdemys*. A alteração na posição de *Cordichelys antiqua* e *Latentemys plowdeni* em relação às outras análises, apesar de inédita, não é inexplicável, podendo algumas características antes consideradas exclusivas de *Bairdemys* (*sensu* Gaffney et al. 2011) serem mais amplamente distribuídas neste clado, como a separação da Tuba de Eustáquio da *fenestra postotica* (car. 88).

Adicionalmente, é sugerido aqui que a linhagem dos *Stereogenyina* corresponderia em parte a uma irradiação marinha de *Podocnemidae*. Esta proposta configura-se como uma extensão de hipóteses prévias sobre exploração de ambientes de água salgada por *Bairdemys* (*i.e.* *B. venezuelensis*, Winkler & Sánchez-Villagra 2006, e “*B.* *healeyorum*”, Weems & Knight 2013). Junto às evidências apresentadas nestes trabalhos incluímos novas, como: o ambiente deposicional da Fm. Capadare (Lorente, 1978; Díaz de Gamero, 1985), de onde provém MBLUZ-P-5137; a morfologia do

palato dos *Stereogenyina*, similar às adaptações à durofargia de Carettini (Parham & Pyenson 2010); e a identificação de uma estrutura osteológica (identificada originalmente por Gaffney et al. 2011) que pode indicar a presença de glândulas de sal nestes podocnemídeos. Associado a esta hipótese, sugerimos também que o declínio na diversidade de *Stereogenyina* durante o Mioceno tardio, e sua consequente extinção, poderiam estar correlacionados à competição com os Carettini (Fig. 21), que surgem durante o Mioceno médio e ocupam até os dias de hoje (Parham & Pyenson 2010) o nicho aqui hipotetizado para *Stereogenyina*.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andrews CW. 1901.** Preliminary note on some recently discovered extinct vertebrates from Egypt (Part II). *Geological Magazine (n. ser.)*. **IV(8), parte II (448)**: 436-444.
- Andrews CW. 1903.** On some pleurodiran chelonians from the Eocene of the Fayum, Egypt. *Annals and Magazine of Natural History Series*. **(7)11**: 115-122.
- Anquetin J. 2012.** Reassessment of the phylogenetic interrelationships of basal turtles (Testudinata). *Journal of Systematic Palaeontology*. **10(1)**: 3 – 45.
- Anquetin J, Barrett PM, Jones MEH, Moore-Fay S, Evans SE. 2009.** A new stem turtle from the Middle Jurassic of Scotland: new insights into the evolution and palaeoecology of basal turtles. *Proceedings of the Royal Society* **276**:879 – 886.
- Babonis LS, Brischoux F. 2012.** Perspectives on the convergent evolution of tetrapod salt glands. *Integrative and Comparative Biology* 1 – 12.
- Baccari GC, Matteo LD, Minucci S. 1992.** The orbital glands of the chelonians *Pseudemys scripta* and *Testudo graeca*: comparative histological, histochemical and ultrastructural investigations. *J. Anat.* **180**:1 – 13.
- Batsch AJGC. 1788.** *Versuch einer Anleitung, zur Kenntniß und Geschichte der Thiere und Mineralien*. Jena, Akademische Buchhandlung. **528 pp.**
- Baur G. 1887.** Osteologische Notizen über Reptilien (Fortsetzung II). *Zoologischer Anzeiger*. **10**: 241 – 268.
- Baur G. 1891.** The very peculiar tortoise, *Carettochelys* Ramsay, from New Guinea. *Science*. **17**: 190.

- Benton MJ, Clark JM. 1988.** Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. In: Benton, MJ, eds. *The phylogeny and classification of the Tetrapods, volume 1*. Oxford: Clarendon Press.
- Bocquentin J, Melo J. 2006.** *Stupendemys souzai* sp. Nov. (Pleurodira, Podocnemididae) from the Miocene-Pliocene of the Solimões Formation, Brazil. *Rev. bras. Paleontol.* **9(2)**:187 – 192.
- Bona P. 2006.** Paleocene (Danian) chelid turtles from Patagonia, Argentina: taxonomic and biogeographic implications. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*. **241**: 303-323.
- Bona P, de la Fuente MS. 2005.** Phylogenetic and paleobiogeographic implications of *Yaminuechelys maior* (Staesche, 1929) new comb., a large long-necked chelid turtle from the early Paleocene of Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* **25(3)**:569 – 582.
- Bonnaterre PJ. 1789.** *Tableau encyclopédique et méthodique des trois règnes de la nature. Erpétologie*. Paris: Panckoucke. **72 pp.**
- Bremer K. 1994.** Branch support and tree stability. *Cladistics*. **10**: 295-304.
- 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 Palaeocheloniologica*. **2**: 103-142.
- Burroughs, RW. 2013.** *Fossils, Phylogeny, and Anatomical Regions: Insights Exemplified Through Turtles*. University of Texas, Dissertação de Mestrado. **313p.**

- Cadena EA, Bloch JI, Jaramillo CA. 2010.** New Podocnemidid turtle (Testudines: Pleurodira) from the middle-upper Paleocene of South America. *Journal of Vertebrate Paleontology* **30(2)**:367 – 382.
- Cadena EA, Bloch JI, Jaramillo CA. 2012a.** New Bothremydid turtle (Testudines, Pleurodira) from the Paleocene of Northeastern Colombia. *Journal of Paleontology* **86(4)**:688-698.
- Cadena EA, Ksepka DT, Jaramillo CA, Bloch JI. 2012b.** New pelomedusoid turtles from the late Palaeocene Cerrejón Formation of Colombia and their implications for phylogeny and body size evolution. *Journal of Systematic Palaeontology* **10(2)**:313 – 331.
- Cadena EA, Ksepka DT, Norell MA. 2013.** New material of *Mongolemys elegans* Khosatzky and Mlynarski, 1971 (Testudines: Lindholmemydidae), from the Late Cretaceous of Mongolia with comments on bone histology and phylogeny. *American Museum Novitates* **3766**:1 – 27.
- Cadena Rueda EA, Gaffney ES. 2005.** *Notoemys zapatocaensis*, a new side-necked turtle (Pleurodira: Platycheilyidae) from the Early Cretaceous of Colombia. *American Museum Novitates*. **3470**: 1 – 19.
- Cantino PD, de Queiroz K. 2010.** International code of phylogenetic nomenclature, ver. 4c.
- Carvalho P, Bocquentin J, Lapparent de Broin F. 2002.** A new species of *Podocnemis* (Pleurodira, Podocnemididae) from the Neogene of the Solimões Formation, Acre, Brazil. *Geobios* **35**:677 – 686.
- Cattoi N, Freiberg MA. 1961.** Nuevo hallazgo de chelonia extinguidos en la Republica Argentina. *Physis*. **22(63)**: 202 pp.

- Claude J, Pritchard P, Tong H, Paradis E, Auffray J-C. 2004.** Ecological correlates and evolutionary divergence in the skull of turtles: a geometric morphometric assessment. *Systematic Biology*. **53(6)**: 933 – 948.
- Cope ED. 1864.** On the limits and relations of the Raniformes. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. **1864**: 181 – 183.
- Cope ED. 1865.** Third contribution to the herpetology of tropical America. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. **1865**: 185 – 198.
- Cope ED. 1868.** On the origin of genera. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. **1868**: 242 – 300.
- de la Fuente M. 2003.** Two new Pleurodiran turtles from the Portezuelo formation (upper Cretaceous) of northern Patagonia, Argentina. *J. Paleont.* **77(3)**:559 -575.
- de la Fuente MS, Calvo J, González Riga BJ. 2007.** A new Cretaceous chelid turtle from Northern Neuquén Basin, Neuquén Province, Argentina. *Ameghiniana*. **44**: 485 – 492.
- de la Fuente MS, Iturralde-Vinent M. 2001.** A new Pleurodiran turtle from the Jagua formation (Oxfordian) of western Cuba. *J. Paleont.* **75(4)**:860 -869.
- de La Fuente M, Lapparent de Broin F, Bianco TM. 2001.** The oldest and first nearly complete skeleton of a chelid, of the *Hydromedusa* sub-group (Chelidae, Pleurodira), from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Bull. Soc. Geol. France* **172(2)**:237 – 244.
- de la Fuente M, Umazano AM, Sterli J, Calballido JL. 2011.** New chelid turtles of the lower section of the Cerro Barcino formation (Aptian-Albian?), Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research* **32**:527 -537.

- de Queiroz K. 1992.** Phylogenetic definitions and taxonomic philosophy. *Biology and Philosophy*. **7**: 295 – 313.
- de Queiroz K, Gauthier J. 1990.** Phylogeny as a central principle in taxonomy: phylogenetic definitions of taxon names. *Systematic Zoology*. **39(4)**: 307 – 322.
- de Queiroz K, Gauthier J. 1992.** Phylogenetic taxonomy. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **23**: 449 – 480.
- de Queiroz K, Gauthier J. 1994.** Toward a phylogenetic system of biological nomenclature. *Trends in Ecology and Evolution*. **9(1)**: 27 – 31.
- Díaz de Gamero ML. 1985.** Estratigrafia de Falcón Nororiental. *VI Congreso Geológico de Venezuela. Memoria I*: 454 – 502.
- Dijk PP, Iverson JB, Rhodin AGJ, Shaffer HB, Bour R (Turtle Taxonomy Working Group). 2014.** Turtles of the World, 7th Edition: Annotated checklist of taxonomy, synonymy, distribution with maps, and conservation status. *Chelonian Research Monographs*. **5(7)**: 329 – 479.
- Dodd CK, Morgan GS. 1992.** Fossil sea turtles from the early Pliocene Bone Valley Formation, Central Florida. *Journal of Herpetology*. **26**: 1 – 8.
- Donoghue MJ, Doyle JA, Gauthier J, Kluge AG, Rowe T. 1989.** The importance of fóssil in phylogeny reconstruction. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **20**:431 -460.
- Dumeril AMC, Bibron G. 1835.** *Erpétologie générale ou histoire naturelle complete des reptiles*. Paris: Roret. 680 pp.
- Dumont Júnior MV. 2013.** Um novo podocnemídeo fóssil de grande porte da Formação Solimões (Mioceno-Plioceno), Acre, Brasil e as relações filogenéticas

entre os Podocnemidae. Universidade de Brasília, Dissertação de Mestrado. 67 pp.

Dumont Júnior MV, Santucci RM, Martinho CT, Silva EG. *in press*. A new large podocnemid turtle from the Upper Miocene Solimões Formation, Acre, Brazil and the phylogenetic relationships within Podocnemidae. *Journal of Systematic Paleontology*.

Farris JS. 1989. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics*. **5(4)**: 417 – 419.

Farris JS, Albert VA, Källersjö M, Lipscomb D, Kluge AG. 1996. Parsimony jackknifing outperforms neighbor-joining. *Cladistics*. **12**: 99 – 124.

Felsenstein J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution*. **39(4)**: 783 – 791.

Ferreira GS, Langer MC. 2014. A pelomedusoid (Testudines, Pleurodira) plastron from the Lower Cretaceous of Alagoas, Brazil. *Cretaceous Research*. **43**: 267 – 271.

Fraas E. 1913. *Proterochersis*, eine pleurodire Schildkröte aus dem Keuper. *Jahreshefte des Vereins für Vaterländische Naturkunde in Württemberg, Stuttgart*. **60**: 401 – 424.

França MAG, Langer MC. 2005. A new freshwater turtle (Reptilia, Pleurodira, Podocnemidae) from the Upper Cretaceous (Maastrichtian) of Minas Gerais, Brazil. *Geodiversitas* **27(3)**:391-411.

França MAG, Langer MC. 2006. Phylogenetic relationships of the Bauru group turtles (Late Cretaceous of South-central Brazil). *Rev. bras. Paleontol.* **9(3)**:1 – 9.

- Fritz U, Branch WR, Hofmeyr MD, Maran J, Prokop H, Schleicher A, Šíroký P, Stuckas H, Vargas-Ramírez M, Vences M, Hundsdörfer AK. 2010.** Molecular phylogeny of African hinged and helmeted terrapins (Testudines: Pelomedusidae: *Pelusios* and *Pelomedusa*). *Zoologica Scripta*. **40(2)**: 115 – 125.
- Fritz U, Vargas-Ramírez M, Šíroký P. 2012.** Phylogenetic position of *Pelusios williamsi* and a critique of current GenBank procedures (Reptilia: Testudines: Pelomedusidae). *Amphibia-Reptilia*. **33**: 150 – 154.
- Fujita MK, Engstrom TN, Starkey DE, Shaffer HB. 2004.** Turtle phylogeny: insights from a novel nuclear intron. *Molecular Phylogenetic and Evolution* **31**:1031 – 1040.
- Gaffney ES. 1975.** A revision of the side-necked turtle *Taphrosphys sulcatus* (Leidy) from the Cretaceous of New Jersey. *American Museum Novitates* **2571**:1 – 24.
- Gaffney ES. 1977.** The side-necked turtle family Chelidae: A theory of relationships using shared derived characters. *American Museum Novitates* **2620**:1 – 28.
- Gaffney ES. 1979.** Comparative cranial morphology of recent and fossil turtles. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. **164(2)**: 65 – 376.
- Gaffney ES. 1984.** Historical analysis of theories of chelonian relationship. *Systematic Zoology*. **33(3)**: 283 – 301.
- Gaffney ES. 1988.** A cladogram of the pleurodiran turtles. *Acta Zool. Cracov*. **31(15)**:487 – 492.
- Gaffney ES. 1996.** The postcranial morphology of *Meiolania platyceps* and a review of the Meiolaniidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **229**:1 – 165.

- Gaffney ES, Campos DA, Hirayama R. 2001.** *Cearachelys*, a new side-necked turtle (Pelomedusoides: Bothremydidae) from the Early Cretaceous of Brazil. *American Museum Novitates*. **3319**: 1 – 20.
- Gaffney ES, Krause DW. 2011.** *Sokatra*, a new side-necked turtle (Late Cretaceous, Madagascar) and the diversification of the main groups of Pelomedusoides. *American Museum Novitates* **3728**:1-28.
- Gaffney ES, Krause DW, Zalmout YS. 2009.** *Kinkonychelys*, a new side-necked turtle (Pelomedusoides: Bothremydidae) from the Late Cretaceous of Madagascar. *American Museum Novitates* **3662**: 1 – 25.
- Gaffney ES, Meylan PA. 1988.** A phylogeny of turtles. In. Benton MJ, ed. *The phylogeny and classification of tetrapods. Vol. 1, Amphibians, reptiles, birds.* Systematics Association Special Volume. **35A**: 157 – 219.
- Gaffney ES, Meylan PA, Wood RC, Simons E, Campos DA. 2011.** Evolution of the side-necked turtles: the Family Podocnemididae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **350**:1 – 237.
- Gaffney ES, Meylan PA, Wyss AR. 1991.** A computer assisted analysis of the relationships of the higher categories of turtles. *Cladistics* **7**:313 – 335.
- Gaffney ES, Scheyer TM, Johnson KG, Bocquentin J, Aguilera OA. 2008.** Two new species of the side-necked turtle genus, *Bairdemys* (Pleurodira, Podocnemididae), from the Miocene of Venezuela. *Paläontologische Zeitschrift* **82**(2):209 – 229.
- Gaffney ES, Tong H, Meylan PA. 2006.** Evolution of the side-necked turtles: the families Bothremydidae, Euraxemydidae, and Araripemydidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **300**:1- 700.

Gaffney ES, Wood RC. 2002. *Bairdemys*, a new side-necked turtle (Pelomedusoides: Podocnemididae) from the Miocene of Caribbean. *American Museum Novitates* **3359**:1 – 28.

Gauthier J, de Queiroz K. 2001. Feathered dinosaurs, flying dinosaurs, crown dinosaurs and the name “*Aves*”. In: Gauthier J, Gall LF, eds. *New perspectives on the origin and early evolution of birds: proceedings of the International Symposium in Honor of John H. Ostrom*. New Haven, Peabody Museum of Natural History. **7 – 41**.

Gauthier J, Kluge AG, Rowe T. 1988. Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics* **4**:105 – 209.

Georges A, Birrell J, Saint KM, McCord W, Donnellan SC. 1998. A phylogeny for side-necked turtles (Chelonia: Pleurodira) based on mitochondrial and nuclear gene sequence variation. *Biological Journal of the Linnean Society* **67**: 213 – 246.

Goloboff PA, Farris JS, Nixon KC. 2008. TNT, a free-program for phylogenetic analysis. *Cladistics* **24**:774 – 786.

Gray JE. 1831. *Synopsis Reptilium, Pt. 1, Cataphracta. Tortoises, Crocodiles, Enaliosaurians*. Londres, Treuttel, Wurtz. **85 pp**.

Haeckel E. 1866. *Generelle morphologie der Organismen, Volume 2*. Berlim, Verlag Georg Reimer. **462 pp**.

Hassan SM, Steel RJ, El Barbooky A, Hamdan M, Olariu C, Helper MA. 2012. Stacked, Lower Miocene tide-dominated estuary deposits in a transgressive succession, Western Desert, Egypt. *Sedimentary Geology*. **282**: 241 – 255.

Hay OP. 1908. *The fossil turtles of North America*. Washington D.C., Carnegie Institution of Washington. **568 pp.**

Hirayama R. 1998. Oldest known sea turtle. *Nature* **392**: 705 – 708.

Iverson JB, Brown RM, Akre TS, Near TJ, Le M, Thomson RC, Starkey DE. 2007.

In search of the Tree of Life for Turtles. In: Shaffer HB, FitzSimmons NN, Georges A, Rhodin AGJ, eds. *Defining Turtle Diversity: Proceedings of a Workshop on Genetics, Ethics, and Taxonomy of Freshwater Turtles and Tortoises*. Chelonian Research Monographs. **4**: 85 – 106.

Joyce WG. 2007. Phylogenetic relationships of Mesozoic turtles. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* **48(1)**:3- 102.

Joyce WG, Parham JF, Gauthier JA. 2004. Developing a protocol for the conversion of rank-based taxon names to phylogenetically defined clade names, as exemplified by turtles. *Journal of Paleontology* **78(5)**:989 – 1013.

Joyce WG, Parham JF, Lyson TR, Warnock RCM, Donoghue PCJ. 2013. A divergence dating analysis of turtles using fossil calibrations: an example of best practices. *Journal of Paleontology* **87(4)**: 612 – 634.

Joyce WG, Sterli J. 2012. Congruence, non-homology, and the phylogeny of basal turtles. *Acta Zoologica (Stockholm)* **93(2)**:149 – 159.

Klein IT. 1760. *Klassifikation und kurze Geschichte der Vierfüßigen Thiere*. Lübeck, Alemanha, Jonas Schmidt. **381 pp.**

Kluge AG, Farris JS. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology*. **18**: 1 – 32.

- Krenz JG, NaylorGJP, Shaffer HB, Janzen FJ. 2005.** Molecular phylogenetics and evolution of turtles. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. **37**: 178 – 191.
- Langer MC. 2001.** Linnaeus and the Phylocode: where are the differences? *Taxon*. **50**: 1091 – 1096.
- Lapparent de Broin F. 2000.** The oldest pre-Podocnemidid turtle (Chelonii, Pleurodira), from the Early Cretaceous, Ceará State, Brasil, and its environment. *Threeballs del Museu de Geologia de Barcelona*. **9**: 43 – 95.
- Lapparent de Broin F, Bocquentin J, Negri FR. 1993.** Gigantic turtles (Pleurodira, Podocnemididae) from the Late Miocene-Early Pliocene of southwestern Amazon. *Bulletin de l'Institut Français d'Études Andines*. **22(3)**: 657 – 670.
- Lapparent de Broin F, de la Fuente MS. 2001.** Oldest world Chelidae (Chelonii, Pleurodira), from the Cretaceous of Patagonia. *Comptes Rendues de l'Academie des Sciences de Paris, Sciences de la Terre et des Planetes*. **333**: 463 – 470.
- Lapparent de Broin F, Murelaga X. 1999.** Turtle from the Upper Cretaceous of Lano (Iberian Peninsula). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava*. **Volume 14, Numero Especial 1**: 135 – 212.
- Lapparent de Broin F, Murelaga X, Codre V. 2004.** Presence of Dortokidae (Chelonii, Pleurodira) in the earliest Tertiary of the Jibou formation, Romania: paleobiogeographical implications. *Acta Palaeontologica Romaniaae*. **4**: 203 – 215.
- Lapparent de Broin F, Werner C. 1998.** New Late Cretaceous turtles from the Western Desert, Egypt. *Annales de Paléontologie*. **84(2)**: 131 – 214.
- Latreille PA. 1800.** *Histoire naturelle des salamandres de France*. Paris, Villier. **58 pp**.

- Lee MSY. 1995.** Historical burden in systematics and the interrelationships of ‘parareptiles’. *Biological Reviews*. **70**: 459 – 547.
- Lee MSY. 1999.** Stability of higher taxa in phylogenetic nomenclature – some comments on Moore (1998). *Zoologica Scripta*. **28**: 361 – 366.
- Li C, Wu X-X, Rieppel O, Wang L-T, Zhao L-J. 2008.** An ancestral turtle from the Late Triassic of southwestern China. *Nature*. **456**: 497 – 501.
- Linnaeus C. 1758.** *Systema Naturae, Volume 1 (12^a Ed.)*. Holmia, Laurentius Salvius. **824 pp.**
- Lorente MA. 1978.** *La Caliza de Capadare y sus relaciones con la cuenca de Agua Salada, estado Falcón*. Caracas, Universidad Central de Caracas, Tese de Engenharia. **161 pp.**
- Lyson TR, Bever GS, Scheyer TM, Hsiang AY, Gauthier JA. 2013.** Evolutionary origin of the turtle shell. *Current Biology*. **23(12)**: 1113 – 1119.
- Maddison WP, Maddison DR. 2014.** Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Versão 3.01. <http://mesquiteproject.org>.
- Meylan PA. 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.
- Meylan PA, Gaffney ES, Campos DA. 2009.** *Caninemys*, a new side-necked turtle (Pelomedusoides: Podocnemididae) from the Miocene of Brazil. *American Museum Novitates*. **3639**: 1 – 26.

- Noonam BP. 2000. Does the phylogeny of pelomedusoid turtles reflect vicariance due to continental drift? *Journal of Biogeography*. **27**: 1245 – 1249.
- Parham JF, Donoghue PCJ, Bell CJ et al. (22 co-autores). 2012. Best practices for using paleontological data for molecular divergence dating analyses. *Systematic Biology*. **61**: 346 – 359.
- Parham JF, Fastovsky DE. 1997. The phylogeny of cheloniid sea turtles revisited. *Chelonian Conservation and Biology*. **2**: 548 – 554.
- Parham JF, Pyenson ND. 2010. New sea turtle from the Miocene of Peru and the iterative evolution of feeding ecomorphologies since the Cretaceous. *Journal of Paleontology*. **84**(2): 231 – 247.
- Pérez-García A, Gasulla JM, Ortega F. 2014. *Eodortoka morellana* gen. et sp. nov., the first pan-pleurodiran turtle (Dortokidae) defined in the Lower Cretaceous of Europe. *Cretaceous Research*. **48**: 130 – 138.
- Pérez-García A, Lapparent de Broin, F. 2013. A new species of *Neochelys* (Chelonii, Podocnemididae) from the Ypresian (Early Eocene) of the South of France. *Comptes Rendues Palevol*. **12**(5): 269 – 277.
- Pol D, Escapa IH. 2009. Unstable taxa in cladistics analysis: identification and the assessment of relevant characters. *Cladistics*. **25**(5): 515 – 527.
- Price LI. 1973. Os quelônios da formação Bauru, Cretáceo terrestre do Brasil meridional. *Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia, Departamento Nacional de Produção Mineral*. **147**: 1 – 34.
- Renz HH. 1948. Stratigraphy and fauna of the Agua Salada Group, State of Falcón, Venezuela. *Geological Society of America Memoir*. **32**: 1 – 219.

- Rincón AD. 2003.** Los mamíferos fósiles del Pleistoceno de la Cueva del Zumbador (Fa. 116), Estado Falcón, Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología*. **37**: 18 – 26.
- Rincón AD, Stucchi M. 2003.** Primer registro de la familia Pelagornithidae (Aves: Pelecaniformes) para Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología*. **37**: 27 – 30.
- Rincón AD, White RS. 2007.** Los Xenarthra Cingulata del Pleistoceno Tardío (Lujanense) de Cerro Misión, Estado Falcón, Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología*. **41**: 2 – 12.
- Romano PS, Azevedo SAK. 2006.** Are extant podocnemidid turtles relicts of a widespread Cretaceous ancestor? *South American Journal of Herpetology*. **1(3)**: 175 – 184.
- Romano PS, Gallo V, Ramos RRC, Antonioli L. 2014.** *Atolchelys lepida*, a new side-necked turtle from the Early Cretaceous of Brazil and the age of crown Pleurodira. *Biology Letters*. **10(7)**: 20140290.
- Ross W, Macartney J. 1802.** *Lectures on Comparative Anatomy, translated from the French of G. Cuvier, Volume 1*. Londres, Oriental Press. **710 pp**.
- Rowe T. 1988.** Definition, diagnosis, and the origin of Mammalia. *Journal of Vertebrate Paleontology*. **8**: 241 – 264.
- Sánchez-Villagra MR, Aguilera OA. 2006.** Neogene vertebrates from Urumaco, Falcón State, Venezuela: diversity and significance. *Journal of Systematic Palaeontology*. **4(3)**: 213 – 220.

Sánchez-Villagra MR, Asher RJ, Rincón AD, Carlini AA, Meylan P, Purdy RW.

2004. New faunal reports for the Cerro La Cruz locality (lower Miocene), north-western Venezuela. *Special Papers in Palaeontology*. **71**: 105 – 112.

Sánchez-Villagra MR, Burnham RJ, Campbell DC, Feldmann RM, Gaffney ES,

Kay RF, Lozsán R, Purdy R, Thewissen JGM. 2000. A new near-shore marine fauna and flora from the Early Neogene of Northwestern Venezuela. *Journal of Paleontology*. **74(5)**: 957 – 968.

Sánchez-Villagra MR, Winkler JD. 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.

Schmidt-Nielsen K, Fange R. 1958. Salt glands in marine reptiles. *Nature*. **182(4638)**:

783 – 785.

Schneider JG. 1783. *Allgemeine Naturgeschichte der Schildkröten, nebst einem*

systematischen Verzeichnisse der einzelnen Arten und zwey Kupfern. Leipzig, Johann Gottfried Müllersche Buchhandlung. **364 pp**.

Schweigger AF. 1812. Prodomus monographiae Cheloniorum, Pt. 1. *Königsberger*

Archiv für Naturwissenschaft und Mathematik. **1812**: 271 – 458.

Seddon JM, Georges A, Baverstock PR, McCord W. 1997. Phylogenetic

relationships of chelid turtles (Pleurodira: Chelidae) based on mitochondrial 12S rRNA gene sequence variation. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. **7(1)**: 55 – 61.

- Seeley HG. 1892.** On a new reptile from Welte Vreden (Beaufort West), *Eunotosaurus africanus* (Seeley). *Quarterly Journal of the Geological Society*. **48(1-4)**: 583 – 585.
- Sereno PC. 2005.** The logical basis of phylogenetic taxonomy. *Systematic Biology*. **54**: 595 – 618.
- Sereno PC, ElShafie SJ. 2013.** A new long-necked turtle, *Laganemys tenerensis* (Pleurodira: Araripemydidae), from the Elrhaz formation (Aptian – Albian) of Niger. In: Brinkman D, Holroyd P, Gardner J, eds. *Morphology and evolution of turtles*. Dordrecht, Holanda, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology Series. **215 – 250**.
- Shaffer HB. 2009.** Turtles (Testudines). In: Hedges SB, Kumar S, eds. *The Timetree of Life*. Oxford, University Press. **398 – 401**.
- Shaffer HB, Meylan P, McKnight ML. 1997.** Tests of turtle phylogeny: molecular, morphological, and paleontological approaches. *Systematic Biology*. **46(2)**: 235 – 268.
- Shaw G. 1794.** *Zoology of New Holland*. Londres, Sowerby. **33 pp**.
- Simpson GG. 1938.** *Crossochelys*, Eocene horned turtle from Patagonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. **74**: 221 – 254.
- Smith ET. 2010.** Early Cretaceous chelids from Lightning Ridge, New South Wales. *Alcheringa*. **34(3)**: 375 – 384.
- Staesche K. 1929.** Schildkrötenreste aus der oberen Kreide Patagoniens. *Paläontographica*. **72**: 103 – 112.

- Sterli J. 2010.** Phylogenetic relationships among extinct and extant turtles: the position of Pleurodira and the effect of the fossil on rooting crown group turtles. *Contributions to Zoology*. **79**: 93 – 106.
- Sterli J, de la Fuente MS. 2010.** Anatomy of *Condorchelys antiqua* Sterli, 2008, and the origin of the modern jaw closure mechanism in turtles. *Journal of Vertebrate Paleontology*. **30(2)**: 351 – 366.
- Sterli J, de la Fuente MS. 2011.** Re-description and evolutionary remarks on the Patagonian horned turtle *Niolamia argentina* Ameghino, 1899 (Testudinata; Meiolaniidae). *Journal of Vertebrate Paleontology*. **31(6)**: 1210 – 1229.
- Sterli J, de la Fuente MS. 2013.** New evidence from the Palaeocene of Patagonia (Argentina) on the evolution and palaeo-biogeography of Meiolaniformes (Testudinata, new taxon name). *Journal of Systematic Palaeontology*. **11(7)**: 835 – 852.
- Swinton WE. 1939.** A new fresh-water tortoise from Burma. *Records of the Geological Survey of India*. **74(4)**: 548 – 551.
- Thomson S, Georges A. 2009.** *Myuchelys* gen. nov. – a new genus for *Elseya latisternum* and related forms of Australian freshwater turtle (Testudines: Pleurodira: Chelidae). *Zootaxa*. **2053**: 32 – 42.
- Vargas-Ramírez M, Castaño-Mora OV, Fritz U. 2008.** Molecular phylogeny and divergence times of ancient South American and Malagasy river turtles (Testudines: Pleurodira: Podocnemididae). *Organisms, Diversity & Evolution*. **8**: 388 – 398.
- Wagner A. 1853.** Beschreibung einer fossilen Schildkröte und etlicher anderer Reptilien-Überreste aus den lithographischen Schieferen und dem grünen

Sandsteine von Kehlheim. *Abhandlungen der Königlichen Bayerischen Akademie der Wissenschaften*. **7(1)**: 241 – 264.

Weems RE, Knight JL. 2013. A new species of *Bairdemys* (Pelomedusoides: Podocnemididae) from the Oligocene (Early Chattian) Chandler Bridge Formation of South Carolina, USA, and its paleobiogeographic implications for the genus. In: Brinkman D, Holroyd P, Gardner J, eds. *Morphology and evolution of turtles*. Dordrecht, Holanda, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology Series. **289 – 303**.

Wermuth H. 1953. Systematik der rezenten Krokodile. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum Berlin*. **29**: 429 – 514.

Werneburg I, Wilson LAB, Parr WCH, Joyce WG. 2014. Evolution of neck vertebral shape and neck retraction at the transition to modern turtles: an integrated geometric morphometric approach. *Systematic Biology*. **2014**: syu072v1-syu072.

Wiens JJ. 2003. Missing data, incomplete taxa, and phylogenetic accuracy. *Systematic Biology*. **52**: 528 – 538.

Winkler JD, Sánchez-Villagra MR. 2006. A nesting site and egg morphology of a Miocene turtle from Urumaco, Venezuela: evidence of marine adaptations in Pelomedusoides. *Palaeontology*. **49(3)**: 641 – 646.

Wood RC, Díaz de Gamero ML. 1971. *Podocnemis venezuelensis*, a new fossil pelomedusid (Testudines, Pleurodira) from the Pliocene of Venezuela and a review of the history of *Podocnemis* in South America. *Breviora*. **376**: 1 – 23.

ANEXO I

LISTA DOS TÁXONS INCLUÍDOS NAS ANÁLISES DESTA
DISSERTAÇÃO E SUAS RESPECTIVAS FONTES DE DADOS.

Legenda:										
Clados		<i>Euraxemydidae</i>		<i>Araripemydidae</i>		<i>Pelomedusidae</i>		<i>Bothremydidae</i>		<i>Podocnemidae</i>
Fonte de dados		Presencial		Fotografias		Literatura apenas				

Táxon	Base de Dados			
	Coleções		Coleções	
<i>Proganochelys quenstedti</i>
<i>Notoemys laticentralis</i>		MACN/MOZ		
<i>Emydura macquarii</i>				BMNH/QM
<i>Elseya dentata</i>				QM
<i>Acanthochelys macrocephala</i>				MNHN
<i>Platemys platicephala</i>		MPEG		FMNH/MNHN
<i>Mesoclemmys nasuta</i>				BMNH
<i>Phrynops geoffroanus</i>		MPEG/MZUFV		
<i>Phrynops hilarii</i>		MACN/MLP		FMNH/USNM
<i>Chelus fimbriata</i>		INPA/MCT/MN/MPEG		AMNH/FMNH/MNHN/USNM
<i>Prochelidella cerrobatcinae</i>		MPEF		
<i>Hydromedusa maximilliani</i>		MCT/MN		
<i>Hydromedusa tectifera</i>		MACN/MCT/MLP		AMNH
<i>Chelodina oblonga</i>				CRI
<i>Bonapartemys bajobarrealis</i>		MACN		MACN
<i>Yaminuechelys gasparinii</i>		MPA		
<i>Yaminuechelys maior</i>		MPEF		
<i>Dirqadim schaefferi</i>
<i>Euraxemys essweini</i>				FR
<i>Laganemys tenerensis</i>
<i>Araripemys barretoy</i>		MCT		AMNH/BSP/FR
<i>Pelomedusa subrufa</i>		MCT		AMNH/BMNH/FMNH/SMF/USNM
<i>Pelusios castanoides</i>				BMNH
<i>Sokatra antitra</i>
<i>Atolchelys lepida</i>
<i>Sankuchemys sethnai</i>
<i>Kurmademys kallamedensis</i>
<i>Kinkonychelys rogersi</i>
<i>Cearachelys placidoi</i>				BSP
<i>Galianemys whitei</i>
<i>Galianemys emringeri</i>				AMNH
<i>Polystemon provinciale</i>
<i>Foxemys mechinorum</i>

Táxon	Base de Dados	
	Coleções	Coleções
<i>Rosasia soutoi</i>		
<i>Araiochelys hirayamen</i>		
<i>Bothremys maghrebiana</i>		AMNH
<i>Bothremys kellyi</i>		AMNH
<i>Chedighaii barberi</i>		
<i>Chedighaii hutchisoni</i>		
<i>Labrostocheles galkini</i>		
<i>Nigeremys gigantea</i>		
<i>Acleistocheles maliensis</i>		
<i>Azzabbaremys moragjonesi</i>		
<i>Ummulisani rutgersensis</i>		
<i>Phosphatocheles tedfordi</i>		
<i>Taphrosphys ippolitoi</i>		
<i>Taphrosphys sulcatus</i>		YPM
<i>Brasilemys josai</i>		
<i>Cambaremys langertoni</i>		
<i>Hamadachelys escuilliei</i>		
<i>Bauruemys elegans</i>	MCT/MN	
<i>Portezueloemys patagonica</i>	MCF	
<i>Piropemys mezzalirai</i>		
<i>Pricemys caiera</i>	MCT	
<i>Lapparentemys vilavilensis</i>		AMNH
<i>Caninemys tridentata</i>	MCT	
<i>Cerrejonemys wayuunaiki</i>		
<i>Podocnemis erythrocephala</i>	INPA	
<i>Podocnemis vogli</i>		
<i>Podocnemis sextuberculata</i>	INPA/MCT/MPEG	
<i>Podocnemis expansa</i>	INPA/MCT/MPEG	AMNH/BMNH/MCZ/NHNMW/SMF/USNM/ZMB
<i>Podocnemis unifilis</i>	INPA/MPEG	
<i>Podocnemis lewyana</i>		MNHN/USNM
<i>Carbonemys cofrinii</i>		
<i>Dacquemys paleomorpha</i>		
<i>Papoulemys laurenti</i>		
<i>Neochelys fajumensis</i>		
<i>Peltocephalus dumerilianus</i>	INPA/MPEG	AMNH/MCZ/SMF/ZMB
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>		BSZ/CRI/MNHN/SMF/ZMB

Táxon	Base de Dados			
	Coleções		Coleções	
<i>Turkanemys pattersoni</i>				
<i>Mogharemys blackenhorni</i>				
<i>Cordichelys antiqua</i>			YPM	
<i>Latentemys plowdeni</i>				
<i>Bairdemys healeyorum</i>				
<i>Brontochelys gaffneyi</i>				
<i>Lemuchelys diasphax</i>				
<i>Stereogenys cromeri</i>				
<i>Shweboemys pilgrimi</i>				
<i>Bairdemys winklerae</i>			AMU-CURS	
<i>Bairdemys hartsteini</i>			AMNH	
<i>Bairdemys sanchezi</i>			AMU-CURS	
<i>Bairdemys venezuelensis</i>	MCNC/UCV			
MBLUZ-P-5137	IVIC			

ANEXO II

MATRIZ TÁXON-CARACTER DE DADOS MORFOLÓGICOS,
COM 83 TÁXONS E 226 CARACTERES, CONTRUÍDA E
UTILIZADA NESTA DISSERTAÇÃO.

ANEXO III

LISTA DOS 226 CARACTERES MORFOLÓGICOS UTILIZADOS NAS ANÁLISES DESTA DISSERTAÇÃO.

CITAÇÕES DAS FONTES SÃO ABREVIADAS COMO: ('**B**') BONA & DE LA FUENTE 2005, ('**C**')
CADENA ET AL. 2012B, ('**D**') DUMONT JÚNIOR 2013, ('**F**') DE LA FUENTE 2003, ('**Ga**')
GAFFNEY 1977, ('**Gb**') GAFFNEY ET AL. 2006, ('**Gc**') GAFFNEY ET AL. 2011, ('**M**') MEYLAN
ET AL. 2009, ('**T**') THOMSON & GEORGES 2009

Car. 1: Crânio em vista lateral [CI = 0.34; RI = 0.67]:

0, crânio alto (*Podocnemis expansa*);

1, crânio comprimido (*Euraxemys essweini*); 2, crânio extremamente comprimido (*Hydromedusa tectifera*);

B03, Ga09

Car. 2: NA, Nasal [CI = 0.50; RI = 0.91]:

0, presente (*Emydura macquarii*);

1, ausente (*Pelusios castanoides*);

F02, Ga01, Gb01, Gc01

Car. 3: Margem dorsal da *apertura narium externa* [CI = 0.25; RI = 0.50]:

0, retilínea ou margem convexa, de modo geral (*Pelomedusa subrufa*);

1, processo estreito mediano, dividindo as narinas, ao menos parcialmente (*Bothremys maghrebiana*);

C05, Gb06

Car. 4: NA, suturam-se na linha mediana em vista dorsal [CI = 1; RI = 1]:

0, nasais suturados (*Elseya dentata*);

1, nasais não suturados, completamente separados por um processo do frontal (*Chelodina oblonga*);

B04, Ga02

Car. 5: PF, região pré-orbital do crânio [CI = 0.20; RI = 0.69]:

0, estreita, como em *Podocnemis expansa*;

1, bastante larga, como em *Bothremys maghrebiana*;

C08, Gb05

Car. 6: PF, pré-frontais suturam-se na linha mediana em vista dorsal [CI = 0.34; RI = 0.78]:

0, não (*Proganochelys quenstendti*),

1, sim (*Pelusios castanoides*);

Gb04

Car. 7: PF, contato pré-frontal-palatino [CI = 0.34; RI = 0.60]:

0, sem contato (*Galianemys emringeri*);

1, contato presente na parede rostral da *fossa orbitalis* (*Bothremys maghrebiana*);

C08, Gb07

Car. 8: PF, contato pré-frontal-parietal [CI = 1; RI = 1]:

0, sem contato (*Galianemys emringeri*);

1, contato presente (*Phosphatochelys tedfordi*);

Gb10

Car. 9: FR, sulco interorbital [CI = 0.50; RI = 0.84]:

0, superfície suave, sem sulco (*Peltocephalus dumerilianus*);

1, sulco presente (*Podocnemis expansa*);

C07, Gc03

Car. 10: FR, posição das órbitas [CI = 0.17; RI = 0.73]:

0, voltadas lateralmente ou rostrolateralmente (*Bairdemys hartsteini*);

1, voltadas dorsolateralmente (*Podocnemis expansa*);

2, voltadas dorsalmente (*Hydromedusa tectifera*);

Gb11, Gc02

Car. 11: FR, processo cranial do frontal [CI = 1; RI = 1]:

0, processo inexistente, margem cranial suave (*Podocnemis expansa*);

1, processo se lançando rostralmente (*Elseyadentata*);

T10

Car. 12: FR, região de contato entre pré-frontal e frontal [CI = 0.50; RI = 0.75]:

0, plana ou levemente convexa (*Podocnemis expansa*);
1, fortemente convexa dorsalmente (*Bairdemys hartsteini*);
Gc04

Car. 13: FR, *foramen interorbitale* [CI = 0.5; RI = 0.75]:

0, alto (*Galianemys emringeri*);
1, baixo (*Bothremys maghrebian*);
Gb12

Car. 14: QJ, Quadratojugal [CI = 1; RI = 1]:

0, ausente (*Elseya dentata*);
1, presente (*Podocnemis expansa*);
B02, C02, F04

Car. 15: Emarginação da face, extensão em vista lateral [CI = 0.34; RI = 0.87]:

0, sem emarginação ou face lateral levemente emarginada (*Peltocephalus dumerilianus*);
1, emarginação alcança o nível da margem ventral da órbita (*Hamadachelys escuilliei*);
2, emarginação alcança o nível da margem dorsal do *cavum tympani* (*Lapparentemys villavilensis*);
3, emarginação se estende dorsalmente ao nível da órbita (*Elseya dentata*);

[Ordenado]

B01, B08, Ga10, Gc11

Car. 16: QJ, contato quadratojugal-parietal [CI = 0.20; RI = 0.78]:

0, contato existente (*Euraxemys essweini*);
1 contato inexistente (*Pelusios castanoides*);
Novo caracter

Car. 17: QJ, extensão do contato quadratojugal-parietal [CI = 0.34; RI = 0.86]:

0, contato curto (*Euraxemys essweini*),
1, contato longo (*Podocnemis expansa*);
C04, F05, Gb13, Gc05

Car. 18: Emarginação temporal, extensão em vista dorsal [CI = 0.29; RI = 0.75]:

0, sem emarginação ou limite caudal da emarginação no mesmo plano do côndilo occipital (*Dacquemys palaeomorpha*);
1, limite caudal da emarginação rostral ao plano do côndilo occipital (*Podocnemis expansa*);
2, limite caudal da emarginação rostral ao plano do côndilo occipital e à parede rostral da cápsula ótica, visível em vista dorsal (*Pelomedusa subrufa*);

[Ordenado]

B06, B07, Ga08, Gc04

Car. 19: PA, porção dorsal em relação à *fossa temporalis superior* [CI = 0.15; RI = 0.51]:

0, parietal cobre amplamente a *fossa temporalis superior* (*Podocnemis expansa*);
1, parietal cobre a área central da *fossa* (*Elseya dentata*);
2, parietal cobre pequena porção da *fossa* (*Phrynops geoffroanus*);
3, parietal não cobre a *fossa temporalis superior* (*Hydromedusa tectifera*);

[Ordenado]

Ga10, T15

Car. 20: PA, margens laterais dos parietais [CI = 0.60; RI = 0.84]:

0, paralelas ou subparalelas (*Euraxemys essweini*);
1, parietais em formato de pentágono, margens laterais divergentes (*Bothremys magrebian*);
2, margens afuniladas caudalmente (*Hydromedusa tectifera*);
3, reduzidas em sua porção medial, "cintura de vespa" (*Acantochelys macrocephala*);
B09, Ga11

Car. 21: PA, *sulcus palatinopterygoideus* [CI = 0.67; RI = 0.92]:

0, ausente (*Proganochelys quenstendti*); *
1, presente e alto (*Galianemys emringeri*);
2, presente e baixo devido à grossura do parietal e pós-orbital (*Bothremys cooki*);

Gb17

Car. 22: PA, participa da margem orbital [CI = 1; RI = 1]:

0, não (*Galianemys emringeri*);

1, sim (*Phosphatochelys tedfordi*);

Gb18

Car. 23: PA, margem lateral do parietal [CI = 1; RI = 1]:

0, não contata jugal (*Elseya dentata*);

1, contata jugal (*Podocnemis expansa*);

C10, F03, Gc10

Car. 24: PA, margem latero-caudal do parietal [CI = 0.20; RI = 0.67]:

0, contata esquamosal (*Elseya dentata*);

1, não contata esquamosal (*Pelusios castanoides*);

C03, Ga12, Gb15

Car. 25: PA, parietal contata pterigóide na base do *processus trochlearis pterygoidei* [CI = 0.34; RI = 0.34]:

0, não cantata (*Pelusios castanoides*);

1, cantata, processo ventral do parietal na parede lateral do sulcus palatinopterygoideus (*Bothremys maghrebian*);

Gb16

Car. 26: PA, parietal contata pterigóide no *septum orbitotemporale* [CI = 0.50; RI = 0.86]:

0, não contata (*Elseya dentata*);

1, contato amplo (*Brontochelys gaffneyi*);

2, contato estreito (*Podocnemis expansa*);

Gc06

Car. 27: PA, escudo interparietal (χ) [CI = 0.40; RI = 0.54]:

0, triângulo equilátero (*Pelomedusa subrufa*);

1, triângulo alongado (*Podocnemis expansa*);

2; lados paralelos (*Bairdemys hartsteini*);

3, amplo caudalmente (*Peltocephalus dumerilianus*);*

4, muito amplo rostralmente, terminando caudalmente em uma ponta aguda (*Podocnemis erythrocephala*);*

Gc08

Car. 28: PA, margem rostral do escudo interparietal (χ) [CI = 0.50; RI = 0]:

0, rostral à sutura frontal-parietal (*Podocnemis expansa*); *

1, caudal à sutura frontal-parietal (*Dacquemys palaeomorpha*);

C12

Car. 29: JU, extensão dorso-ventral [CI = 0.50; RI = 0]:

0, amplo (*Bothremys maghrebian*);

1, estreito (*Taphrosphys tedfordi*);

Gb21

Car. 30: JU, jugal em relação à margem da órbita [CI = 1; RI = 1]:

0, participa da margem da órbita (*Pelusios castanoides*);

1, parcialmente retraído da margem (*Cearachelys placidoi*);

2, amplamente retraído (*Galianemys emringeri*);

Gb20

Car. 31: JU, jugal contacts quadrate [CI = 0.34; RI = 0.67]:

0, não contata (*Bothremys maghrebian*);

1, contata (*Azzabbaremys moragjonesi*);

Gb22, Gc09

Car. 32: JU, jugal contata pterigoide [CI = 0.34; RI = 0.50]:

0, não (*Bothremys maghrebiana*);

1, sim (*Podocnemis expansa*);

Novo caracter

Car. 33: JU, exposição na superfície trituradora [CI = 0.25; RI = 0.25]:

0, nenhuma exposição (*Pelusios castanoides*);

1, pequena exposição (*Galianemys emringeri*);

2, grande exposição (*Bothremys maghrebiana*);

Gb23

Car. 34: SQ, projeção caudal [CI = 0.40; RI = 0.85]:

0, sem projeção caudal (*Podocnemis expansa*);

1, esquelomosal forma processo distinto, projetando caudalmente (*Bothremys maghrebiana*);

2, esquelomosal forma processo distinto, projetando caudodorsalmente (*Hydromedusa tectifera*);

Gb24

Car. 35: SQ, flange vertical caudoventral [CI = 0.34; RI = 0.78]:

0, flange ausente (*Galianemys emringeri*);

1, flange presente (*Labrotochelys galkini*);

Gb25, Gc12

Car. 36: SQ, superfície lateral 1 [CI = 0.50; RI = 0.75]:

0, superfície lisa (*Galianemys emringeri*);

1, tubérculo na superfície lateral (*Labrotochelys galkini*);

Gb26

Car. 37: SQ, superfície lateral 2 [CI = 1; RI = 1]:

0, superfície suave (*Podocnemis expansa*);

1, superfície côncava como em (*Elseya dentata*);

Novo caracter

Car. 38: PO, *septum orbitotemporale* [CI = 0.67; RI = 0.80]:

0, ausente (*Proganochelys quenstendti*);*

1, parede pós-orbital completa (*Podocnemis expansa*);

2, parede pós-orbital ao menos parcialmente aberta (*Phosphatochelys tedfordi*);

Gb28

Car. 39: PO tamanho [CI = 0.14; RI = 0.67]:

0, maior ou igual à órbita (*Peltocephalus dumerilianus*);

1, menos que a órbita (*Podocnemis expansa*);

F07, Ga07, Gb29, Gc13

Car. 40: PM, rostro [CI = 0.14; RI = 0.50]:

0, suave, curto, contorno convexo ou reto (*Phrynops geoffroanus*);

1, rostro comprimido lateralmente, contorno côncavo na região do contato pré-maxilar-maxilar (*Bairdemys winklerae*);

Gc15

Car. 41: PM, sulco dorsal [CI = 1; RI = 1]:

0, superfície suave, sem sulco (*Bothremys maghrebiana*);

1, sulco na superfície dorsal, paralelo à margem rostral (*Phosphatochelys tedfordi*);

Gb33

Car. 42: PM, pré-maxilar em vista lateral sobressai rostralmente além da margem dorsal da *apertura narium interna* [CI = 0.14; RI = 0.45]:

0, não ou levemente (*Galianemys emringeri*);

1, sim (*Bothremys maghrebiana*);

Gb30

Car. 43: PM, depressão na linha mediana em vista ventral [CI = 0.23; 0.78]:

0, ausente, superficial ou indistinguível (*Euraxemys essweini*);

1, presente, distinta e estreita (*Rosasia sotoi*);

2, presente, distinta e ampla (*Bothremys maghrebiana*);

Gb31

Car. 44: PM, escavação rostral em vista ventral [CI = 0.17; RI = 0.29]; :

0, não (*Podocnemis expansa*);

1, sim (*Peltocephalus dumerilianus*);

Novo caracter

Car. 45: PM, pré-maxilar atinge a *apertura narium interna* [CI = 0.10; RI = 0.62]:

0, não;

1, sim;

Gc14

Car. 46: PM, Cristas acessórias na superfície ventral do pré-maxilar [CI = 0.34; RI = 0.71]:

0, ausente (*Euraxemys essweini*);

1, presente (*Podocnemis expansa*);

C19

Car. 47: PM, *foramen prepalatinum* na sutura com maxilar [CI = 0.20; RI = 0.65]:

0, apenas no pré-maxilar (*Erymnochelys madagascariensis*);

1, na sutura pré-maxilar-maxilar (*Elseya dentata*);

2, ausente (*Pelomedusa subrufa*);

M14

Car. 48: PM, *foramen palatinum* em relação à crista labial da superfície trituradora [CI = 0.50; RI = 0.93]:

0, na superfície plana (*Elseya dentata*);

1, abaixo da superfície trituradora (*Podocnemis expansa*);

M15

Car. 49: MX, processo dorsal ao teto craniano [CI = 0.40; RI = 0.62]:

0, não desenvolvido, maxilar não contrai o pré-frontal, nem forma parte da margem rostródorsal da órbita (*Galianemys emringeri*);

1, desenvolvido rostródorsalmente contraindo o pré-frontal (*Bothremys maghrebiana*);

2, desenvolvido rostródorsalmente, formando parte da margem dorsal da órbita (*Hydromedusa tectifera*);

Gb41

Car. 50: MX, largura da barra órbito-nasal [CI = 0.29; RI = 0.84]:

0, bastante estreita, menos que metade do diâmetro da órbita (*Hydromedusa tectifera*);

1, aproximadamente igual ou ligeiramente menos que o diâmetro da órbita (*Cearachelys placidoi*);

2, maior que o diâmetro da órbita (*Bothremys maghrebiana*);

Gb40

Car. 51: MX, crista labial abaixo da órbita [CI = 0.34; RI = 0.67]:

0, rasa, igual ou menor que o diâmetro da órbita (*Galianemys emringeri*);

1, bastante profunda, maior que o diâmetro da órbita (*Bothremys maghrebiana*);

Gb37

Car. 52: MX, crista labial em vista ventral [CI = 0.14; RI = 0.75]:

0, alta (*Podocnemis expansa*);

1, baixa (*Bothremys cooki*);

Gc19

Car. 53: MX, crista lingual [CI = 0.12; RI = 0.73]:

0, ausente ou suave (*Euraxemys essweini*);

1, presente (*Peltocephalus dumerilianus*);

Novo caracter

Car. 54: MX, superfície trituradora [CI = 0.29; RI = 0.87]:

- 0, estreita (*Euraxemys essweini*);
 - 1, ampla (*Cearachelys placidoi*);
 - 2, muito ampla (*Bothremys maghrebiana*);
- Gb34

Car. 55: MX, formato da superfície trituradora [CI = 0.34; RI = 0.77]:

- 0, cristas lingual e labial paralelas (*Podocnemis expansa*);
 - 1, triangular, ampla caudalmente (*Lapparentemys vilavilensis*);
 - 2, triangular, muito ampla caudalmente (*Bothremys maghrebiana*);
- Novo caracter

Car. 56: MX, expansão medial da superfície trituradora [CI = 1; RI = 1]:

- 0, ausente;
 - 1, presente, formando uma crista maxilar mediana;
- C19, Gc16

Car. 57: MX, convexidade da superfície trituradora [CI = 0.50; RI = 0.67]:

- 0, ausente ou rasa;
 - 1, profunda;
- Gc18

Car. 58: MX, cristas acessórias [CI = 0.12; RI = 0.53]:

- 0, ausente (*Pelomedusa subrufa*);
 - 1, presente (*Elseya dentata*);
- Gb36, Gc20

Car. 59: MX, fossas na superfície trituradora [CI = 0.25; RI = 0.25]:

- 0, ausente (*Kurmademys kallamedensis*);
 - 1, presente (*Bothremys cooki*);
- Gb35

Car. 60: MX, exposição no assoalho da órbita [CI = 0.34; RI = 0.50]:

- 0, maxilar amplamente exposto (*Galianemys emringeri*);
 - 1, exposição estreita ou nenhuma exposição do maxilar (*Azzabbaremys moragjonesi*);
- Gb43

Car. 61: MX, contato maxilar-quadratojugal [CI = 0.50; RI = 0.87]:

- 0, nenhum contato (*Euraxemys essweini*);
 - 1, contato presente (*Galianemys emringeri*);
- Gb38

Car. 62: MX, contato maxilar-quadrado [CI = 0.34; RI = 0.71]:

- 0, nenhum contato (*Podocnemis expansa*);
 - 1, contato presente (*Taphrosphys sulcatus*);
- Gb39

Car. 63: VO, vômer [CI = 0.20; RI = 0.81]:

- 0, presente (*Phrynops geoffroanus*);
 - 1, ausente (*Pelomedusa subrufa*);
- C20, F08, Gb45, Gc22

Car. 64: VO, contato vômer-pré-maxilar [CI = 0.25; RI = 0.50]:

- 0, nenhum contato (*Phrynops geoffroanus*);
 - 1, contato presente (*Bauruemys elegans*);
- Novo caracter

Car. 65: VO, contato vômer-maxilar [CI = 0.25; RI = 0.25]:

- 0, presente (*Proganochelys quenstendti*);

1, ausente (*Azabbaremys morajonesi*);
Gb44

Car. 66: VO, contato vômer-pterigóide [CI = 0.34; RI = 0.71]:

0, contato presente (*Phrynops geoffroanus*);

1, nenhum contato (*Elseya dentata*);

Novo caracter

Car. 67: PAL, bolsa caudal na *fossa orbitalis* [CI = 0.34; RI = 0.92]:

0, ausente (*Podocnemis expansa*);

1, presente no *septum orbitotemporale* (*Bairdemys venezuelensis*);

Gb27, Gc27

Car. 68: PAL, *foramen palatinum posterius* [CI = 1; RI = 1]:

0, no assoalho da órbita (*Chelydra serpentina*);

1, caudal à órbita, no assoalho do *sulcus palatinoptyergoideus* (*Pelusios castanoides*);

Gb48

Car. 69: PAL, *foramen palatinum posterius* [CI = 0.18; RI = 0.59]:

0, presente, apenas no palatino (*Podocnemis expansa*);

1, presente, no palatino e no pterigóide (*Galianemys emringeri*);

2, ausente (*Dacquemys palaeomorpha*);

[Ordenado]

C27

Car. 70: PAL, *apertura narium interna* [CI = 0.50; RI = 0.50]:

0, pequena a moderada, margem caudal formada apenas pelo palatino (*Podocnemis expansa*);

1, grande devido à redução dos palatinos, margem caudal formada pelo palatino e pterigóide (*Hydromedusa tectifera*);

B11

Car. 71: PAL, palato arqueado dorsalmente [CI = 0.34; RI = 0.87]:

0, suave, não arqueado (*Galianemys emringeri*);

1, palate arqueado (*Peltocephalus dumerilianus*);

Gb49

Car. 72: PAL, extensão do palatino na superfície trituradora [CI = 0.50; RI = 0.95]:

0, pequena ou ausente;

1, moderada, mas menor que a extensão do maxilar;

2, grande, igual ou ligeiramente menor que a extensão do maxilar;

Gb50, Gc24

Car. 73: PAL, palato secundário [CI = 1; RI = 1]:

0, ausente (*Podocnemis expansa*);

1, presente (*Bairdemys venezuelensis*);

C28, Gc23

Car. 74: PAL, margens mediais da fenda palatal do palato secundário [CI = 0.50; RI = 0.67]:

0, curvas (*Bairdemys venezuelensis*);

1, paralelas (*Stereogenys cromeri*);

Gc17

Car. 75: PAL, desenvolvimento caudal [CI = 0.34; RI = 0.34]:

0, pouco desenvolvido;

1, desenvolvido, reduzindo o contato entre os pterigóides como em *Bairdemys venezuelensis*;

2, bastante desenvolvido, atingindo o basisfenóide como em *Stereogenys cromeri*;

Gc28

Car. 76: PAL, processo dorsal contata o frontal [CI = 1; RI = 1]:

0, não contata;

1, contata o frontal;
Gc26

Car. 77: PAL, processo dorsal contata o parietal no *septum orbitotemporale* [CI = 1; RI = 1]:
0, não contata;
1, contata o parietal;
Gc25

Car. 78: QU, *fossa precolumellaris* [CI = 0.15; RI = 0.58]:
0, muito pequena ou ausente (*Galianemys emringeri*);
1, presente, mas rasa (*Euraxemys essweini*);
2, profunda e bem definida (*Pelusios castanoides*);
C16, Gb56, Gc30

Car. 79: QU, *incisura columellae auris* [CI = 0.34; RI = 0.86]:
0, sem restrições ósseas (*Euraxemys essweini*);
1, Tuba de Eustáquio separada do *stapes* por barra óssea ou uma estreita fissura (*Foxemys mechinorum*);
2, Tuba de Eustáquio e *stapes* enclausurados por osso em uma mesma abertura (*Podocnemis expansa*);
C15, F24, Gb52, Gc32

Car. 80: QU, *stapes* contido em um canal ósseo [CI = 0.25; RI = 0.82]:
0, não (*Euraxemys essweini*);
1, sim (*Bothremys maghrebiana*);
Gb53

Car. 81: QU, *sulcus eustachii* [CI = 0.50; RI = 0.75]:
0, sem processo ventral (*Bothremys maghrebiana*);
1, com processo ventral (*Labrotochelys galkini*);
Gb54

Car. 82: QU, calha na crista da *incisura columellae auris* fechada [CI = 0.50; RI = 0.50]:
0, ausente (*Bothremys maghrebiana*);
1, presente (*Galianemys emringeri*);
Gb55

Car. 83: QU, entrada do *antrum postoticum* [CI = 0.37; RI = 0.86]:
0, grande a moderada;
1, pequena;
2, pequena e em formato de fenda;
3, ausente;
F22, Gb51, Gc29

Car. 84: QU, plataforma abaixo do *cavum tympani* [CI = 1; RI = 1]:
0, ausente (*Galianemys emringeri*);
1, porção ventral do *cavum tympani* distintamente profunda (*Bothremys maghrebiana*);
Gb57

Car. 85: QU, posição do *condylus mandibularis* [CI = 0.18; RI = 0.59]:
0, caudal ou na mesma linha da sutura basioccipital-basisfenóide (*Galianemys emringeri*);
1, rostral à sutura basioccipital-basisfenóide (*Pelusios castanoides*);
2, caudal ao *condylus occipitalis* (*Nigeremys gigantea*);
Gb60

Car. 86: QU, formato do *condylus mandibularis* [CI = 0.12; RI = 0.78]:
0, muito mais largo que longo, com margens rostral e caudal retilíneas ou côncavas;
1, ligeiramente mais largo que longo em formato de feijão, com margem rostral retilínea a côncava e margem caudal convexa;
C29

Car. 87: QU, porção ventral em vista lateral [CI = 0.50; RI = 0.92]:

0, suave, *condylus mandibularis* próximo ao *cavum tympani*;
1, projeção ventral, *condylus mandibularis* separado do *cavum tympani*;
C17, F18

Car. 88: QU, Tuba de Eustáquio separada da *fenestra postotica* [CI = 0.34; RI = 0.71]:

0, não;
1, sim;
Gc31

Car. 89: QU, contato quadrado-basioccipital [CI = 1; RI = 1]:

0, ausente;
1, presente;
C14, F13, Gb59, Gc33

Car. 90: PT, *processus trochlearis pterygoidei* [CI = 0.34; RI = 0.90]:

0, oblíquo (*Phrynops geoffroanus*);
1, em ângulo reto (*Podocnemis expansa*);
F20, Gb70, Gc38

Car. 91: PT, *fossa pterygoidea* [CI = 0.25; RI = 0.89]:

0, ausente como em *Euraxemys essweini*;
1, bem definida como em *Cearachelys placidoi*;
C26, F10, Gb68, Gb69, Gc35

Car. 92: PT, flange do pterigoide [CI = 0.60; RI = 0.96]:

0, ausente (*Proganochelys quenstendti*);
1, pequena (*Phrynops geoffroanus*);
2, moderada, não atinge o ramo quadrado do pterigóide (*Brasilemys josai*);
3, bastante desenvolvida, cobrindo a *fossa pterygoidea*, constituindo o *cavum pterygoidei* (*Podocnemis expansa*);
[Ordenado]
C25, F17, F21, F25, Gb71, Gc37

Car. 93: PT, abertura rostral do *cavum pterygoidei* [CI = 0.60; RI = 0.96]:

0, ausente, *cavum pterygoidei* ausente;
1, pequena abertura;
2, abertura moderada;
3, grande abertura com *foramen cavernosum* no teto;
[Ordenado]
Gc36

Car. 94: PT, *foramen caroticum laterale* [CI = 0.34; RI = 0.78]:

0, presente (*Emydura macquarii*);
1, ausente (*Pelusios castanoides*);
Gb76

Car. 95: PT, crista do *foramen nervi trigemini* (pterigóide + quadrado) [CI = 1; RI = 1]:

0, ausente (*Galianemys emringeri*);
1, crista se estendendo caudoventralmente *foramen nervi trigemini* ao *condylus mandibularis* (*Phosphatochelys tedfordi*);
Gb73

Car. 96: PT, posição do *foramen posterius canalis carotici interni* [CI = 0.15; RI = 0.45]:

0, restrito ao basisfenóide;
1, na margem do basisfenóide com outro osso;
2, fora do basisfenóide;
[Ordenado]
Novo caracter

Car. 97: posição do *foramen posterius canalis carotici interni* em relação à margem rostral da *fenestra postotica* [CI = 1; RI = 1]:

0, rostral à margem rostral da *fenestra postotica*;

1, na margem rostral da *fenestra postotica*;

Novo caracter

Car. 98: Posição do *foramen posterius canalis carotici interni* em relação ao pterigóide, ignorando sua relação com o basisfenóide [CI = 0.17; RI = 0.63]:

0, restrito ao pterigóide;

1, na margem do pterigóide com outro osso (quadrado ou proótico);

2, fora do pterigóide;

[Ordenado]

Novo caracter

Car. 99: EPT, epipterigóide [CI = 1; RI = 1]:

0, presente (*Proganochelys quenstendti*);

1, ausente (*Pelusios castanoides*);

Gb78

Car. 100: SO, exposição no teto craniano [CI = 0.17; RI = 0.64]:

0, supraoccipital não exposto no teto craniano;

1, pequena exposição do supraoccipital;

2, grande exposição do supraoccipital;

Gc39

Car. 101: SO, *crista supraoccipitalis* [CI = 0.34; RI = 0.89]:

0, não alongada caudalmente além do *foramen magnum* (*Pelusios castanoides*);

1, alongada caudalmente além do *foramen magnum* (*Podocnemis expansa*);

C11, Gb80, T03

Car. 102: SO, margem caudal da *crista supraoccipitalis* [CI = 1; RI = 1]:

0, margem lisa como em *Podocnemis expansa*;

1, margem ampla, “bulbosa” como em *Bairdemys venezuelensis*;

C11

Car. 103: SO, placa horizontal ao longo da margem ventral da *crista supraoccipitalis* [CI = 0.34; RI = 0.90]:

0, lisa ou placa horizontal bastante fina;

1, placa horizontal distinta;

Gc40

Car. 104: SO, margem lateral do supraoccipital na cápsula ótica [CI = 0.25; RI = 0.78]:

0, contata o proótico e o opistótico;

1, contata o quadrado (*Bothremys maghrebiana*);

Gb79

Car. 105: SO, margem lateral do supraoccipital no teto craniano [CI = 0.50; RI = 0.50]:

0, contata o esquamosal;

1, não contata o esquamosal;

Novo caracter

Car. 106: EX, processo ventral [CI = 0.34; RI = 0.34]:

0, ausente (*Pelusios castanoides*);

1, presente (*Euraxemys essweini*);

Gb86

Car. 107: EX, *Condylus occipitalis* [CI = 0.20; RI = 0.75]:

0, tripartido, composto pelo basioccipital e exoccipitais (*Euraxemys essweini*);

1, composto apenas pelos exoccipitais (*Pelusios castanoides*);

C13, Gb84, Gc41

Car. 108: EX, *foramina nervi hypoglossi* [CI = 0.11; RI = 0.50]:

0, separados;

1, combinado e rebaixados;

Gc43

Car. 109: EX, *foramen jugulare posterius* [CI = 0.34; RI = 0.60]:

0, não formado em osso (*Proganochelys quenstendii*);

1, completamente fechado (*Phrynops geoffroanus*);

2, parcialmente aberto (*Galianemys emringeri*);

Gb83, Gc42

Car. 110: EX, processo dorsal do exoccipital [CI = 1; RI = 1]:

0, não se suturam medialmente (*Podocnemis expansa*);

1, se suturam dorsalmente ao *foramen magnum* (*Acantochelys radiolata*);

B10, Ga17

Car. 111: EX, contato exoccipital-quadrado [CI = 0.34; RI = 0.89]:

0, nenhum contato;

1, contato estreito;

2, contato extenso;

C30, Gb85

Car. 112: BO, comprimento do basioccipital [CI = 0.50; RI = 0.90]:

0, longo, comprimento/largura $\Rightarrow$ 0.60 (*Pelusios castanoides*);

1, curto, $0.60 > \text{comprimento/largura} \Rightarrow 0.25$ (*Bothremys cooki*);

2, muito curto, $\text{comprimento/largura} < 0.25$ (*Shweboemys pilgrimi*);

C21, Gb87, Gc44

Car. 113: BO, largura dos *tubera* do basioccipital em vista occipital [CI = 0.29; RI = 0.81]:

0, *tubera* não identificável ou muito suaves (*Acantochelys radiolata*);

1, próximos à linha mediana (*Bauruemys elegans*);

2, mais distantes da linha mediana (*Podocnemis expansa*);

Gc45

Car. 114: BO, plataforma horizontal occipital [CI = 0.50; RI = 0.92]:

0, ausente;

1, presente;

Gc46

Car. 115: BO, margens laterais do basioccipital [CI = 0.17; RI = 0.84]:

0, não contatam o opistótico (*Galianemys emringeri*);

1, contatam o opistótico (*Pelomedusa subrufa*);

C24, Gb89

Car. 116: PR, exposição ventral, fora do *cavum pterygoidei* [CI = 0.67; RI = 0.97]:

0, maior parte do proótico exposto ventralmente (*Phrynops geoffroanus*);

1, aproximadamente metade coberto pelo quadrado e basioccipital (*Euraxemys essweini*);

2, aproximadamente todo coberto pelo quadrado, basioccipital e pterigoide (*Taphrosphys sulcatus*);

[Ordenado]

C32, F11, Gb94, Gc47

Car. 117: PR, *foramen stapediotemporale* [CI = 1; RI = 1]:

0, aberto dorsalmente (*Pelusios castanoides*);

1, aberto rostralmente (*Galianemys emringeri*);

F16, Gb92

Car. 118: PR, *foramen stapediotemporale/foramen nervi trigemini* [CI = 1; RI = 1]:

0, separados por quase todo o proótico (*Pelusios castanoides*);

1, separados por uma fina barra do proótico (*Bothremys maghrebiana*);

Gb93

Car. 119: OP, *processus interfenestralis* coberto ventralmente [CI = 0.34; RI = 0.86]:

0, visível ventralmente (*Emydura macquarii*);

1, coberto ventralmente por osso (*Podocnemis expansa*);

Gb99, Gc50

Car. 120: OP, *fenestra postotica* fechada medialmente [CI = 0.50; RI = 0.95]:

0, aberta (*Euraxemys essweini*);

1, fechada pelo contato opistótico-quadrado (*Taphrosphys sulcatus*);

Gb100, Gc51

Car. 121: OP, formato da *fenestra postotica* [CI = 1; RI = 1]:

0, aberta (*Euraxemys essweini*);

1, reduzida, fenda horizontal (*Galianemys emringeri*);

Gb101

Car. 122: OP, projeção ventral formando uma flange sobre o *foramen jugulare posterius* [CI = 1; RI = 1]:

0, não (*Podocnemis expansa*);

1, sim (*Bairdemys sanchezi*);

Novo caracter

Car. 123: OP, *processus paraoccipitalis* em vista ventral [CI = 0.25; RI = 0.90]:

0, projetando caudalmente além do esquamosal (*Euraxemys essweini*);

1, reduzido, rostral ao esquamosal (*Galianemys emringeri*);

C22, Gb102

Car. 124: OP, superfície caudal [CI = 1; RI = 1]:

0, margem suave (*Galianemys emringeri*);

1, flange horizontal fina presente na margem caudal (*Chedighaii hutchisoni*);

2, flange horizontal fina se estendendo da *fenestra postotica* medial ao contato lateral com o esquamosal (*Chelodina oblonga*);

Gb103

Car. 125: BS, contorno ventral [CI = 0.17; RI = 0.80]:

0, pentagonal (*Cearachelys placidoi*);

1, triangular (*Euraxemys essweini*);

2, em formato de "v" (*Nigeremys gigantea*);

Gb106

Car. 126: BS, margem rostral do basisfenóide [CI = 0.29; RI = 0.74]:

0, rostrum basisphenoidale bastante longo, visível em vista ventral e dividindo os pterigóides ao menos parcialmente (*Chelodina oblonga*);

1, *rostrum basisphenoidale* curto (*Acantochelys macrocephala*);

2, *rostrum basisphenoidale* não visível em vista ventral (*Peltocephalus dumerilianus*);

[Ordenado]

Novo caracter

Car. 127: BS, contato basisfenóide-quadrado [CI = 0.29; RI = 0.82]:

0, ausente (*Euraxemys essweini*);

1, presente, longo (*Galianemys emringeri*);

2, presente, estreito (*Azzabbaremys moragionesi*);

B13, C23, F12, Ga23, Gb104, Gc53

Car. 128: SP, esplenial [CI = 1; RI = 1]:

0, presente (*Proganochelys quenstendti*);

1, ausente (*Pelusios castanoides*);

F28, Gb113, Gc57

Car. 129: DEN, amplamente exposto na superfície lateral [CI = 1; RI = 1]:

0, sim, na região caudal da mandíbula (*Euraxemys essweini*);
1, não, coberto pelo surangular (*Bothremys cooki*);
Gb119

Car. 130: DEN, ângulo interno entre os ramos [CI = 0.34; RI = 0.75]:
0, agudo, entre 40° e 90°;
1, obtuso, maior que 90°;
C34

Car. 131: DEN, crista lingual [CI = 0.34; RI = 0.87]:
0, baixa (*Pelusios*);
1, alta (*Bothremys cooki*);
Gb114

Car. 132: DEN, contorno das cristas linguais [CI = 0.50; RI = 0.75]:
0, em formato de "U", (*Bothremys cooki*);
1, em formato de "V" (*Podocnemis unifilis*);
Gb116

Car. 133: DEN, cristas acessórias [CI = 0.34; RI = 0.71]:
0, ausentes;
1, presentes;
C35

Car. 134: DEN, fossas [CI = 1; RI = 1]:
0, ausentes (*Euraxemys essweini*);
1, presentes (*Bothremys cooki*);
Gb116

Car. 135: DEN, sínfise mandibular [CI = 0.34; RI = 0.86]:
0, fusionada (*Bothremys cooki*);
1, suturada (*Euraxemys essweini*);
B14, C33, Ga24, Gb117, Gc54

Car. 136: DEN, sínfise mandibular em formato de gancho [CI = 0.20; RI = 0.71]:
0, margem rostral suave, sem gancho (*Proganochelys quenstendti*);
1, margem rostral com gancho projetado (*Peltocephalus dumerilianus*);
Ga25, T22

Car. 137: DEN, superfície trituradora [CI = 0.75; RI = 0.94]:
0, estreita (*Euraxemys essweini*);
1, ampla como em *Podocnemis expansa*;
2, ampla caudalmente como em *Cearachelys placidoi*;
3, ampla rostralmente como em *Bairdemys venezuelensis*;
Novo caracter

Car. 138: SUR, *foramen nervi auriculotemporalis* [CI = 0.25; RI = 0.70]:
0, ausente (*Proganochelys quenstendti*);
1, presente (*Podocnemis expansa*);
Gb120

Car. 139: COR, ampla exposição lateral [CI = 0.34; RI = 0.71]:
0, não (*Euraxemys essweini*);
1, sim (*Bothremys cooki*);
Gb121

Car. 140: COR, coronóide participa da superfície trituradora [CI = 1; RI = 1]:
0, não participa ou participa muito pouco (*Bothremys maghrebiana*);
1, sim, porção caudolingual formada pelo coronóide (*Podocnemis expansa*);
2, sim, porção caudal formada pelo coronóide (*Stereogenys cromeri*);

Novo caracter

Car. 141: PRA, *fossa meckelii* abre rostralmente [CI = 0.50; RI = 0.92]:

0, fechada pelo longo contato pré-articular- angular e/ou pelo esplenial (*Euraxemys essweini*);

1, mais aberta, contato pré-articular-surangular curto (*Bothremys maghrebiana*);

Gb122

Car. 142: ART, *processus retroarticularis* [CI = 0.34; RI = 0.80]:

0, curto ou ausente (*Pelusios castanoides*);

1, longo, caudal (*Bothremys cooki*);

2, longo, caudoventral (*Podocnemis expansa*);

Gb123, Gc55

Car. 143: VT, articulações cervicais [CI = 1; RI = 1]

0, anficélicas, platicélicas (*Proganochelys quenstendti*);

1, articulações segundo a fórmula: (2) (3) (4) (5))6))7) (8) (*Phrynops geoffroanus*);

2, articulações segundo a fórmula: (2))3))4))5))6))7))8) (*Podocnemis expansa*);

B16, F46, Gb128, Gc59

Car. 144: VT, comprimento das vértebras cervicais [CI = 0.50; RI = 0.86]:

0, menores que as vértebras truncais (*Podocnemis expansa*);

1, mais longas que as vértebras truncais (*Chelodina oblonga*);

B15, Ga1(table 3)

Car. 145: VT, elementos do arco neural do atlas [CI = 1; RI = 1]:

0, suturados dorsalmente;

1, fusionados dorsalmente;

B26

Car. 146: VT, *intercentrum* do atlas [CI = 1; RI = 1]:

0, suturado ao *centrum* do atlas;

1, fusionado ao *centrum* do atlas;

B28

Car. 147: VT, contorno do arco neural do atlas em vista dorsal [CI = 0.67; RI = 0.80]:

0, margens laterais convexas ou subparalelas;

1, margens laterais convergindo cranialmente;

2, margens laterais constritas medialmente, "cintura de vespa";

B27

Car. 148: VT, orientação das pós-zigapófises do atlas [CI = 0.60; RI = 0.60]:

0, ventromedial;

1, dorsolateral;

2, ventral;

B25

Car. 149: VT, processo cranial do arco neural do axis [CI = 1; RI = 1]:

0, presente;

1, ausente;

B24

Car. 150: VT, *centrum* das vértebras cervicais [CI = 0.17; RI = 0.29]:

0, mais largo que alto (*Platychelys oberndorferi*);

1, usualmente mais alto que largo ou arredondado (*Podocnemis expansa*);

Gb127

Car. 151: VT, *centrum* cervicais em formato de sela [CI = 1; RI = 1]:

0, nenhuma vértebra heterocélica (*Pelomedusa subrufa*);

1, completamente heterocélicas (*Podocnemis expansa*);

2, heterocélicas e amplas como em *Erymnochelys madagascariensis*;

C38, F47, Gc58

Car. 152: VT, proporções do côndilo da 8ª vértebra cervical [CI = 0.14; RI = 0.40]:

0, mais alto que largo;

1, mais largo que alto;

B22

Car. 153: VT, contorno do côndilo da 8ª vértebra cervical [CI = 0.27; RI = 0.34]:

0, trapezoidal ou sub-oval com a região ventral menor;

1, sub-retangular ou sub-oval;

2, trapezoidal ou sub-oval com a região dorsal menor;

3, em formato de "feijão";

B23

Car. 154: VT, Quilha ventral na 8ª vértebra cervical [CI = 0.50; RI = 0.75]:

0, desenvolvida ventralmente (*Elseya dentata*);

1, pouco desenvolvido ou ausente (*Pelomedusa subrufa*);

B19

Car. 155: VT, Quilha ventral na 8ª vértebra cervical [CI = 0.25; RI = 0]:

0, margem ventral suave (*Elseya dentata*);

1, margem ventral côncava (*Podocnemis sextuberculata*);

Novo caracter

Car. 156: VT, orientação do processo dorsal do arco neural nas vértebras cervicais [CI = 0.34; RI = 0.75]:

0, ângulo maior que 30° em relação ao corpo vertebral;

1, ângulo menor que 30° em relação ao corpo vertebral;

B20

Car. 157: VT, pós-zigapófises das vértebras cervicais [CI = 0.34; RI = 0.78]:

0, separadas (*Proganochelys quenstedti*);

1, algumas fusionadas (*Podocnemis expansa*);

B18, Gb125, Gc60

Car. 158: VT, pós-zigapófises das vértebras cervicais [CI = 1; RI = 1]:

0, separadas entre si (*Proganochelys quenstedti*);

1, ambas pós-zigapófises elevadas no espinho neural (*Podocnemis expansa*);

Gb126

Car. 159: VT, orientação das pós-zigapófises da 8ª vértebra cervical [CI = 0.40; RI = 0.50]:

0, ventrolateral (*Pelomedusa subrufa*);

1, ventral, horizontal (*Hydromedusa tectifera*);

2, lateral, vertical (*Chelus fimbriata*);

B21

Car. 160: Formato do Coracóide [CI = 0.67; RI = 0.87]:

0, amplo em toda sua extensão, em formato de lâmina (*Proganochelys quenstedti*);

1, estreito, quase retilíneo longitudinalmente e ligeiramente amplo distalmente;

2, ligeiramente curvo longitudinalmente e muito mais amplo distalmente;

C39

Car. 161: Escápula, ângulo entre os processos [CI = 0.34; RI = 0.34]:

0, maior que 70° (*Podocnemis expansa*);

1, menor ou igual a 70° (*Bairdemys venezuelensis*);

Novo caracter

Car. 162: Garras nas falanges do membro cranial [CI = 1; RI = 1]:

0, cinco;

1, quatro;

B37, Ga06 (table 3)

Car. 163: CAR, placa nugal retraída na margem cranial da carapaça [CI = 0.14; RI = 0.34]:

0, não, margem cranial suave (*Emydura macquarii*);

1, sim (*Chedighaii hutchisoni*);

Gb154

Car. 164: CAR, largura da placa nugal [CI = 0.25; RI = 0.25]:

0, maior que comprimento, 2 vezes ou mais;

1, maior, mas menos que duas vezes ou igual ao comprimento;

2, menor que o comprimento;

B30, F33, Gb139, Gc62

Car. 165: CAR, proporções da placa nugal, largura cranial/maior largura = L [CI = 0.20; RI = 0.34]:

0, $L < 0.40$ (*Turkanemys pattersoni*);

1, $0.70 < L \leq 0.40$ (*Phrynops geoffroanus*);

2, $L > 0.70$ (*Cordichelys antiqua*);

Novo caracter

Car. 166: CAR, 1º escudo vertebral alcança a placa nugal [CI = 0.25; RI = 0]:

0, não (*Cearachelys placidoi*);

1, sim (*Chedighaii barberi*);

Novo caracter

Car. 167: CAR, número de placas neurais [CI = 0.19; RI = 0.51]:

0, 8 ou mais (*Araripemys barreto*);

1, 7 placas neurais (*Foxemys mechinorum*);

2, 6 placas neurais (*Kurmademys kallamedensis*);

3, 5 ou menos (*Phrynops geoffroanus*);

4, placas neurais ausentes (*Bairdemys venezuelensis*);

[Ordenado]

C42, Ga03 (table 3), Gb146, Gc64

Car. 168: CAR, série neural [CI = 0.26; RI = 0.52]:

0, até o suprapigal (*Euraxemys essweini*);

1, até a 8ª costal (*Podocnemis expansa*);

2, até a 7ª costal (*Foxemys mechinorum*);

3, até a 6ª costal (*Chedighaii barberi*);

4, até a 5ª ou 4ª costal (*Phrynops geoffroanus*);

5, série neural descontínua (*Platemys platycephala*);

[Ordenado]

F38, Gb141, Gc63

Car. 169: CAR, padrão das placas neurais [CI = 0.40; RI = 0.25]:

0, irregular (*Platychelys oberndorferi*);

1, regular, maioria hexagonal, formato de "caixão" (*Podocnemis expansa*);

2, neurais descontínuos (*Araiochelys hirayamai*);

Gb145

Car. 170: CAR, 1ª placa neural suturada com o nugal [CI = 0.34; RI = 0]:

0, sim;

1, não;

Novo caracter

Car. 171: CAR, posição da placa neural quadrilátera [CI = 0.43; RI = 0.34]:

0, 1ª neural (*Euraxemys essweini*);

1, 2ª neural (*Cearachelys placidoi*);

2, 3ª neural (*Araripemys barreto*);

3, placa neural quadrilátera ausente (*Platemys platycephala*);

C43, Gb144, Gc66

Car. 172: CAR, neurais quilhados [CI = 0.34; RI = 0]:

0, nenhum;

1, alguns;

Gc65

Car. 173: CAR, comprimento da 1ª placa costal [CI = 0.14; RI = 0.65]:

0, 1ª costal menor ou igual a duas vezes o comprimento da 2ª costal (*Euraxemys essweini*);

1, 1ª costal duas vezes mais longa que 2ª costal (*Foxemys mechinorum*);

Gb143

Car. 174: CAR, comprimento do contato entre 1ª periferal-1ª costal [CI = 0.14; RI = 0.43]:

0, nenhum contato (*Hydromedusa maximiliani*);

1, contato estreito, margem cranial 2 vezes maior que a extensão do contato (*Foxemys mechinorum*);

2, contato amplo, margem cranial menor que 2 vezes a extensão do contato (*Rosasia sotoi*);

Gb147

Car. 175: CAR, margem lateral da 6ª placa periferal [CI = 0.34; RI = 0.60]:

0, medialmente incinada em direção à margem cranial;

1, quase paralela ao eixo crânio-caudal;

2, medialmente inclinada em direção à margem caudal;

D100

Car. 176: CAR, suprapigal suturado com a 10ª placa periferal [CI = 0.25; RI = 0]:

0, sim;

1, não;

Novo caracter

Car. 177: CAR, contato suprapigal-11ª placa periferal [CI = 0.14; RI = 0.50]:

0, extenso;

1, curto;

D105

Car. 178: CAR, proporções das placas periferais [CI = 0.34; RI = 0.78]:

0, placas periferais craniais à ponte menores ou de tamanho igual às caudais;

1, placas periferais craniais à ponte maiores que as caudais;

B31

Car. 179: CAR, primeira costela torácica [CI = 1; RI = 1]:

0, longa e separada (*Platychelys oberndorferi*);

1, reduzida e próxima à 2ª costela (*Podocnemis expansa*);

Gb155

Car. 180: CAR, tunel costovertebral [CI = 0.67; RI = 0]:

0, amplo cranialmente e caudalmente apenas (*Proganochelys quenstendti*);

1, amplo em toda sua extensão (*Platychelys oberndorferi*);

2, reduzido (*Chedighaii barberi*);

Gb156

Car. 181: CAR, intumescência na região da 1ª costal entre o esteio axilar e a 1ª e 2ª costelas [CI = 0.25; RI = 0.25]:

0, superfície suave, sem intumescência;

1, intumescência presente (*Bairdemys venezuelensis*);

Novo caracter

Car. 182: CAR, cicatriz do esteio axilar [CI = 0.25; RI = 0.40]:

0, contata apenas os periferais, sem contato com o 1ª ou 2ª costal (*Hydromedusa maximiliani*);

1, contato com a 1ª placa costal, cranial à sutura entre 1ª e 2ª costais (*Chedighaii barberi*);

2, contato com a 1ª placa costal próximo à 2ª placa costal (*Dortoka vasconica*);

Gb148

Car. 183: CAR, contato do esteio axilar com a 1ª placa costal [CI = 0.17; RI = 0.69]:

0, esteio paralelo à gonfose da costela da 1ª costal (*Phrynops geoffroanus*);

1, esteio diverge da gonfose da costela da 1ª costal em um ângulo entre 15° e 50° (*Elseya dentata*);
T25

Car. 184: CAR, esteio axilar [CI = 0.30; RI = 0.59]:

0, alcança a 2ª periferal;

1, alcança a 3ª periferal;

2, alcança a 4ª periferal;

3, alcança a 5ª periferal;

B32, Gb149, Gc68

Car. 185: CAR, posição do esteio inguinal em relação às costais [CI = 0.34; RI = 0.86]:

0, esteio curto ou ausente (*Proganochelys quenstendti*);

1, esteio contata a 5ª placa costal, se estendendo medialmente nesta (*Chedighaii hutchisoni*);
C44, Gb150

Car. 186: CAR, posição do esteio inguinal em relação às periferais [CI = 0.40; RI = 0.73]:

0, na 6ª periferal;

1, na 7ª periferal;

2, na 8ª periferal;

B33

Car. 187: CAR, escudo cervical [CI = 0.50; RI = 0.93]:

0, presente (*Emydura macquarii*);

1, ausente (*Podocnemis expansa*);

B36, C41, F39, Ga02 (table 3), Gb138, Gc61

Car. 188: CAR, posição do escudo cervical [CI = 1; RI = 1]:

0, entre os escudos marginais (*Emydura macquarii*);

1, caudal aos escudos marginais (*Hydromedusa maximilliani*);

B36

Car. 189: CAR, formato do escudo cervical [CI = 0.34; RI = 0.67]:

0, largura maior ou igual ao comprimento;

1, largura menor que o comprimento;

Novo caracter

Car. 190: CAR, formato do 1º escudo marginal [CI = 0.29; RI = 0.58]:

0, trapezoidal;

1, retangular;

2, triangular;

D104

Car. 191: CAR, largura dos escudos vertebrais [CI = 1; RI = 1]:

0, igual ou maior que a dos escudos pleurais (*Proterochersis robusta*);

1, mais estreita que dos escudos pleurais (*Foxemys mechinorum*);

Gb152

Car. 192: CAR, 1º escudo vertebral alcança a margem cranial da carapaça [CI = 0.50; RI = 0.50]:

0, não, primeiros escudos marginais e/ou cervical craniais ao 1º escudo vertebral (*Podocnemis expansa*);

1, sim (*Araripemys barreto*);

Gb153

Car. 193: CAR, largura relativa do 1º escudo vertebral [CI = 0.34; RI = 0.82]:

0, primeiros três escudos vertebrais com largura igual ou quase igual;

1, 1º escudo vertebral mais largo que o 2º e o 3º;

Ga07 (table 3), T28

Car. 194: CAR, formato do 2º escudo vertebral [CI = 0.17; RI = 0.58]:

0, quadrangular;

1, hexagonal;

2, trapezoidal;

D103

Car. 195: CAR, proporções dos 2º, 3º e 4º escudos vertebrais [CI = 0.20; RI = 0]:

0, proporções iguais ou mais largos que longos;

1, mais longos que largos;

D107

Car. 196: CAR, 5º escudo vertebral alcança a placa neural mais caudal [CI = 0.34; RI = 0.34]:

0, não;

1, sim;

Novo caracter

Car. 197: CAR, 5º escudo vertebral alcança a 10ª placa periferal [CI = 0.14; RI = 0.40]:

0, não;

1, sim;

Novo caracter

Car. 198: CAR, 5º escudo vertebral alcança a 11ª placa periferal [CI = 0.50; RI = 0]:

0, não;

1, sim;

Novo caracter

Car. 199: CAR, 5º escudo vertebral alcança a placa pigal [CI = 0.34; RI = 0]:

0, não;

1, sim;

Novo caracter

Car. 200: CAR, 4º escudo pleural alcança o suprapigal [CI = 0.50; RI = 0]:

0, não;

1, sim;

Novo caracter

Car. 201: PLA, Posição da margem caudal do plastrão em relação à carapaça em vista ventral [CI = 0.25; RI = 0.40]:

0, cranial ou na mesma região da 8ª placa costal, placas periferais completamente visíveis (*Araripemys barretoï*);

1, na mesma região das placas periferais (*Podocnemis expansa*);

Novo caracter

Car. 202: PLA, lobo cranial alcança a margem da carapaça [CI = 0.50; RI = 0.67]:

0, sim (*Cearachelys placidoi*);

1, não (*Foxemys mechinorum*);

Gb173

Car. 203: PLA, comprimento do lobo cranial [CI = 0.20; RI = 0.60]:

0, longo a médio, largura/comprimento ≤ 2.0 (*Podocnemis expansa*);

1, curto, largura/comprimento > 2.1 (*Chedighaii hutchisoni*);

Gb164

Car. 204: PLA, lobo cranial [CI = 0.25; RI = 0.75]:

0, grande, quadrado cranialmente, com margens laterais paralelas ou sub-paralelas (*Platycheilus platycephala*);

1, pequeno e estreito, afilado cranialmente, margens laterais convergentes cranialmente (*Emydura macquari*);

T35

Car. 205: PLA, lobos plastrais [CI = 0.33; RI = 0.80]:

0, lobo cranial tão longo quanto ou maior que o lobo caudal;

1, lobo cranial menor que o lobo caudal;

B34

Car. 206: PLA, contorno lateral do lobo caudal [CI = 0.14; RI = 0.48]:

0, aproximadamente retilíneo;

1, côncavo;

2, convexo;

D118

Car. 207: forâmens entre o hipoplastrão e [CI = 0.50; RI = 0.67]:

0, a 7ª placa periferal;

1, a 8ª placa periferal;

Novo caracter

Car. 208: forâmens entre o hioplastrão e [CI = 0.34; RI = 0.34]:

0, a 3ª placa periferal;

1, a 4ª placa periferal;

Novo caracter

Car. 209: PLA, formato do entoplastrão [CI = 0.50; RI = 0.34]:

0, formato de seta ("arrow-shaped"), com processos caudolaterais (*Araripemys barretoii*);

1, mais trapezoidal (*Podocnemis expansa*);

2, mais longo que largo (*Platemys platycephala*);

Gb159

Car. 210: PLA, mesoplastrão [CI = 0.29; RI = 0.69]:

0, presente, mais largo que longo (*Notoemys laticentralis*);

1, presente, arredondado e lateral (*Podocnemis expansa*);

2, ausente (*Chelus fimbriata*);

B35, C45, F40, Gb158, Gc71

Car. 211: PLA, fontanela entre o hioplastrão e o hipoplastrão [CI = 0.34; RI = 0.50]:

0, presente (*Notoemys laticentralis*);

1, nenhuma fontanelal, hioplastrão e hipoplastrão em contato em toda a extensão mediana (*Podocnemis expansa*);

Novo caracter

Car. 212: PLA, escudo peitoral [CI = 0.20; RI = 0.79]:

0, não atinge o entoplastrão (*Euraxemys essweini*);

1, atinge o entoplastrão (*Foxemys mechinorum*);

F36, F41, Gb166, Gc74

Car. 213: PLA, escudo peitoral [CI = 0.17; RI = 0.71]:

0, caudal ao epiplastrão (*Cearachelys placidoi*);

1, atinge o epiplastrão ou a sutura epiplastrão-hioplastrão (*Foxemys mechinorum*);

F36, F41, Gb166, Gc74

Car. 214: PLA, escudo peitoral no mesoplastrão [CI = 0.14; RI = 0.50]:

0, sim (*Cearachelys placidoi*);

1, não, cranial ao mesoplastrão (*Kurmademys kallamedensis*);

F34, Gb167, Gc72

Car. 215: PLA, escudo intergular [CI = 0.50; RI 0.50]:

0, pequeno, escudos umerais em contato na linha mediana (*Cearachelys placidoi*);

1, grande, separando os escudos gulares e umerais (*Taphrosphrys sulcatus*);

C46, Ga05, Gb170

Car. 216: PLA, tamanho do escudo gular [CI = 0.34; RI = 0.20]:

0, grande, aproximadamente do mesmo tamanho que o intergular (*Chelus fimbriatus*);

1, pequeno, menor que o intergular (*Pelomedusa subrufa*);

2, escudo gular ausente (*Araripemys barretoii*);

Novo caracter

Car. 217: PLA, escudo gular [CI = 0.20; RI = 0.43]:

0, alcança o entoplastrão;

1, não alcança o entoplastrão;

D120

Car. 218: PLA, escudo umeral [CI = 0.25; RI = 0.25]:

0, maior comprimento do umeral => maior comprimento do peitoral;

1, maior comprimento do umeral < maior comprimento do peitoral;

Novo caracter

Car. 219: PLA, escudo abdominal: [CI = 0.25; RI = 0.67]

0, comprimento na linha mediana do escudo abdominal => comprimento na linha mediana do escudo anal (*Podocnemis expansa*);

1, comprimento na linha mediana do escudo abdominal < comprimento na linha mediana do escudo anal (*Taphrosphys sulcatus*);

Gb172

Car. 220: PLA, forte constrição no xifiplastrão na região do contato entre os escudos femural-anal [CI = 0.12; RI = 0.30]:

0, não, margem lateral suave (*Elseya dentata*);

1, sim (*Phrynops hilarii*);

Novo caracter

Car. 221: PLA, cintura pélvica sutura à carapaça [CI = 1; RI = 1]:

0, não (*Proganochelys quenstendti*);

1, sim (*Pelusios castanoides*);

Gb133

Car. 222: CAR, cicatriz ilíaca [CI = 0.29; RI = 0.50]:

0, entre as 7ª e 8ª placas costais (*Pelusios castanoides*);

1, entre o suprapigal e as 7ª e 8ª placas costais (*Taphrosphys sulcatus*);

2, entre o suprapigal e a 8ª placa costal (*Elseya dentata*);

Gb142

Car. 223: PLA, formato da cicatriz púbica [CI = 0.34; RI = 0.64]:

0, sub-oval (*Phrynops hilarii*);

1, alongada, em formato de pílula ("pill-shaped") (*Podocnemis expansa*);

2, sub-oval com um projeção cranial (*Peltocephalus dumerilianus*);

Novo caracter

Car. 224: PLA, formato da cicatriz isquiádica [CI = 0.50; RI = 0.50]:

0, longa e linear ou em formato de "V" (*Podocnemis expansa*);

1, pequena e equidimensional (*Taphrosphys sulcatus*);

Gb168

Car. 225: PLA, cicatriz isquiádica [CI = 0.34; RI = 0.78]:

0, distante das margens laterais e caudal do xifiplastrão (*Erymnochelys madagascariensis*);

1, próxima às margens laterais e caudal do xifiplastrão (*Chelus fimbriata*);

Novo caracter

Car. 226: Formato geral do casco [CI = 0.14; RI = 0.34]:

0, alto, abobadado;

1, comprimido dorso-ventralmente;

T36

ANEXO IV

LISTA DAS 18 (0 A 17) ÁRVORES MAIS PARCIMONIOSAS
ENCONTRADAS NA ANÁLISE FILOGENÉTICA DESTA
DISSERTAÇÃO.

ANEXO V

SINAPOMORFIAS COMUNS ÀS 18 ÁRVORES MAIS
PARSIMONIOSAS RESULTANTES DA ANÁLISE DESTA
DISSERTAÇÃO. NÚMEROS DOS NÓS REFEREM-SE À ÁRVORE
DE CONSENSO DA FIGURA 12.

<i>Proganochelys quenstedtii</i> :	Car. 200: 1 --> 0	<i>Yaminuechelys gasparinii</i> :
Em todas as MPTs:		Em todas as MPTs:
Nenhuma autapomorfia:	<i>Acanthochelys macrocephala</i> :	Car. 205: 1 --> 0
	Em todas as MPTs:	
<i>Notoemys laticentralis</i> :	Car. 5: 0 --> 1	<i>Pelusios castanoides</i> :
Em todas as MPTs:	Car. 158: 0 --> 2	Em todas as MPTs:
Car. 105: 0 --> 1	Em algumas MPTs:	Car. 44: 1 --> 0
Car. 155: 0 --> 1	Car. 208: 1 --> 2	Car. 57: 0 --> 1
Car. 203: 1 --> 0		Car. 166: 1 --> 2
Car. 205: 0 --> 1	<i>Platemys platicephala</i> :	Car. 170: 0 --> 3
Car. 210: 1 --> 0	Em todas as MPTs:	Car. 173: 1 --> 2
Car. 225: 0 --> 1	Car. 9: 1 --> 0	Car. 202: 0 --> 1
	Car. 18: 2 --> 1	Car. 209: 1 --> 0
<i>Bonapartemysbajobarrealis</i> :	Car. 19: 3 --> 0	
Em todas as MPTs:	Car. 33: 2 --> 0	<i>Pelomedusa subrufa</i> :
Car. 173: 1 --> 2	Car. 44: 0 --> 1	Em todas as MPTs:
Car. 182: 0 --> 1	Car. 48: 2 --> 0	Car. 134: 0 --> 1
Car. 183: 2 --> 1	Car. 64: 0 --> 1	Car. 163: 1 --> 2
Car. 185: 1 --> 2	Car. 112: 0 --> 1	Car. 172: 0 --> 1
Em algumas MPTs:	Car. 147: 0 --> 3	Car. 193: 0 --> 1
Car. 194: 0 --> 1	Car. 151: 0 --> 1	
	Car. 152: 1 --> 2	<i>Araripemys barretoii</i> :
<i>Prochelidella cerrobarcinae</i> :	Car. 163: 1 --> 2	Em todas as MPTs:
Em todas as MPTs:	Car. 175: 1 --> 0	Car. 18: 1 --> 3
Car. 164: 1 --> 2	Car. 192: 1 --> 0	Car. 62: 0 --> 1
Car. 173: 1 --> 2	Car. 199: 0 --> 1	Car. 135: 1 --> 0
Car. 174: 1 --> 2	Em algumas MPTs:	Car. 138: 0 --> 1
Car. 204: 0 --> 1	Car. 63: 0 --> 1	Car. 181: 1 --> 0
Car. 209: 2 --> 0	Car. 208: 1 --> 2	Car. 193: 0 --> 2
Car. 222: 0 --> 1		Car. 195: 0 --> 1
	<i>Phrynops hilarii</i> :	Car. 209: 1 --> 2
<i>Elseya dentata</i> :	Em todas as MPTs:	
Em todas as MPTs:	Car. 215: 1 --> 0	<i>Laganemystenerensis</i> :
Car. 45: 0 --> 1		Em todas as MPTs:
Car. 57: 0 --> 1	<i>Phrynops geoffroanus</i> :	Car. 106: 0 --> 1
Car. 100: 0 --> 1	Em todas as MPTs:	Car. 137: 1 --> 0
Car. 112: 0 --> 1	Car. 183: 2 --> 1	Car. 168: 1 --> 0
Car. 118: 0 --> 1		Car. 175: 1 --> 0
Car. 125: 1 --> 2	<i>Mesoclemmys nasuta</i> :	Car. 184: 0 --> 1
Car. 141: 0 --> 2	Em todas as MPTs:	
Car. 159: 2 --> 1	Car. 84: 1 --> 0	<i>Euraxemys essweini</i> :
Car. 186: 0 --> 1	Car. 125: 1 --> 2	Em todas as MPTs:
Car. 194: 0 --> 1	Car. 167: 3 --> 4	Car. 44: 1 --> 0
	Car. 169: 0 --> 1	Car. 97: 1 --> 0
<i>Emydura macquarii</i> :	Car. 170: 0 --> 3	Car. 112: 0 --> 1
Em todas as MPTs:	Car. 173: 1 --> 2	
Car. 68: 1 --> 0		<i>Dirqadim schaefferi</i> :
Car. 180: 0 --> 1	<i>Chelus fimbriata</i> :	Em todas as MPTs:
Car. 183: 1 --> 0	Em todas as MPTs:	Car. 17: 2 --> 1
Em algumas MPTs:	Car. 167: 1 --> 0	Car. 46: 0 --> 2
Car. 207: 1 --> 0	Car. 168: 1 --> 0	
	Car. 175: 1 --> 0	<i>Sokratra antitra</i> :
<i>Chelodina oblonga</i> :	Car. 205: 2 --> 1	Em todas as MPTs:
Em todas as MPTs:	Car. 211: 0 --> 1	Car. 14: 1 --> 0
Car. 59: 0 --> 1	Car. 215: 1 --> 0	Car. 38: 0 --> 1
Car. 165: 0 --> 1	Car. 216: 1 --> 0	Car. 57: 0 --> 1
Car. 167: 1 --> 5	Car. 219: 0 --> 1	Car. 85: 1 --> 0
Car. 169: 0 --> 1		Car. 108: 1 --> 2
Car. 173: 1 --> 0	<i>Hydromedusa tectifera</i> :	
Car. 175: 1 --> 0	Em todas as MPTs:	<i>Atolchelyslepida</i> :
Car. 185: 1 --> 0	Car. 165: 0 --> 1	Em todas as MPTs:
Car. 189: 1 --> 0	Car. 192: 1 --> 0	Car. 51: 0 --> 1
Car. 197: 1 --> 0	Car. 197: 1 --> 0	Car. 64: 0 --> 1
Car. 199: 0 --> 1		Car. 68: 1 --> 0
Car. 211: 0 --> 1	<i>Hydromedusa maximilliani</i> :	Car. 202: 0 --> 1
Car. 212: 0 --> 1	Em todas as MPTs:	
Car. 214: 0 --> 1	Car. 173: 1 --> 0	<i>Cearachelys placidoi</i> :
Em algumas MPTs:	Car. 219: 0 --> 1	Em todas as MPTs:
Car. 37: 1 --> 2	Em algumas MPTs:	Car. 66: 1 --> 0
Car. 65: 0 --> 1	Car. 196: 0 --> 1	Car. 78: 1 --> 02
Car. 95: 2 --> 1		
Car. 112: 0 --> 1	<i>Yaminuechelys maior</i> :	<i>Galianemys emringeri</i> :
Car. 114: 1 --> 0	Em todas as MPTs:	Em todas as MPTs:
Car. 152: 2 --> 1	Car. 152: 2 --> 3	Nenhuma autapomorfia:
Car. 166: 1 --> 2	Car. 219: 0 --> 1	
Car. 194: 0 --> 1		<i>Galianemys whitei</i> :

Em todas as MPTs:	Car. 97: 1 --> 0	
Nenhuma autapomorfia:	Car. 106: 1 --> 0	<i>Lapparentemys vilavilensis</i> :
		Em todas as MPTs:
<i>Kurmademys kallamedensis</i> :	<i>Taphrosphys sulcatus</i> :	Nenhuma autapomorfia:
Em todas as MPTs:	Em todas as MPTs:	
Car. 24: 0 --> 1	Car. 99: 0 --> 1	<i>Pricemys caiera</i> :
Car. 42: 1 --> 2	Car. 111: 1 --> 0	Em todas as MPTs:
Car. 46: 0 --> 2		Car. 26: 0 --> 2
Car. 81: 0 --> 1	<i>Taphrosphys ippolitoi</i> :	
Car. 95: 1 --> 0	Em todas as MPTs:	<i>Cerrejonemys wayuunaiki</i> :
Car. 97: 01 --> 2	Nenhuma autapomorfia:	Em todas as MPTs:
Car. 166: 1 --> 2		Car. 62: 0 --> 1
Car. 167: 2 --> 3	<i>Azzabbaremys moragionesi</i> :	Car. 129: 0 --> 1
Car. 173: 1 --> 2	Em todas as MPTs:	
Car. 205: 0 --> 2	Car. 41: 0 --> 1	<i>Podocnemis vogli</i> :
	Car. 42: 1 --> 0	Em todas as MPTs:
<i>Sankuchemys sethnaei</i> :	Car. 43: 0 --> 1	Car. 167: 2 --> 1
Em todas as MPTs:		Car. 194: 0 --> 1
Car. 57: 0 --> 1	<i>Labrotochelys galkini</i> :	Em algumas MPTs:
Car. 64: 0 --> 1	Em todas as MPTs:	Car. 92: 2 --> 1
	Car. 0: 0 --> 1	Car. 205: 2 --> 0
<i>Kinkonychelys rogersi</i> :	Car. 15: 1 --> 0	Car. 219: 0 --> 1
Em todas as MPTs:	Car. 28: 0 --> 1	
Nenhuma autapomorfia:	Car. 34: 0 --> 1	<i>Podocnemis lewyana</i> :
	Car. 35: 0 --> 1	Em algumas MPTs:
<i>Foxemys mechinorum</i> :	Car. 80: 0 --> 1	Car. 205: 2 --> 0
Em todas as MPTs:	Car. 97: 1 --> 2	
Car. 46: 0 --> 2		<i>Podocnemis unifilis</i> :
	<i>Phosphatochelys tedfordi</i> :	Em todas as MPTs:
<i>Polysternon provinciale</i> :	Em todas as MPTs:	Car. 38: 1 --> 0
Em todas as MPTs:	Car. 24: 0 --> 1	Em algumas MPTs:
Car. 84: 0 --> 1		Car. 25: 2 --> 0
Car. 107: 0 --> 1	<i>Ummulisani rutgersensis</i> :	Car. 164: 1 --> 0
Car. 205: 0 --> 2	Em todas as MPTs:	Car. 171: 0 --> 1
	Car. 2: 0 --> 1	
<i>Araiochelys hirayamen</i> :	Car. 97: 1 --> 2	<i>Podocnemis erythrocephala</i> :
Em todas as MPTs:	Car. 99: 0 --> 1	Em todas as MPTs:
Car. 53: 2 --> 1	Car. 107: 0 --> 1	Car. 163: 1 --> 2
Car. 99: 0 --> 1		Car. 173: 2 --> 1
Car. 131: 0 --> 1	<i>Nigeremys gigantea</i> :	Car. 193: 1 --> 2
Car. 136: 2 --> 0	Em todas as MPTs:	Em algumas MPTs:
Car. 166: 1 --> 2	Car. 43: 0 --> 1	Car. 26: 0 --> 4
Car. 168: 1 --> 2	Car. 45: 0 --> 1	Car. 92: 1 --> 2
	Car. 84: 0 --> 2	Car. 154: 0 --> 1
<i>Rosasia soutoi</i> :		Car. 164: 1 --> 0
Em todas as MPTs:	<i>Brasilemys josai</i> :	Car. 205: 02 --> 2
Car. 173: 1 --> 0	Em todas as MPTs:	
Car. 211: 1 --> 0	Car. 77: 2 --> 1	<i>Podocnemis expansa</i> :
	Car. 78: 2 --> 0	Em todas as MPTs:
<i>Bothremys maghrebiana</i> :	Car. 103: 0 --> 1	Car. 74: 0 --> 1
Em todas as MPTs:	Car. 105: 0 --> 1	Car. 193: 1 --> 2
Car. 48: 0 --> 1	Car. 108: 1 --> 2	Em algumas MPTs:
	Car. 167: 2 --> 1	Car. 77: 2 --> 1
<i>Bothremys kellyi</i> :		Car. 207: 0 --> 1
Em todas as MPTs:	<i>Hamadachelys escuilliei</i> :	
Car. 95: 2 --> 1	Em algumas MPTs:	<i>Podocnemis sextuberculata</i> :
Car. 99: 0 --> 1	Car. 26: 0 --> 1	Em todas as MPTs:
Car. 111: 1 --> 2		Car. 44: 0 --> 1
	<i>Portezueloemys patagonica</i> :	Car. 172: 0 --> 1
<i>Chedighaii hutchisoni</i> :	Em todas as MPTs:	Em algumas MPTs:
Em todas as MPTs:	Car. 26: 0 --> 1	Car. 77: 2 --> 0
Nenhuma autapomorfia:	Car. 27: 0 --> 1	Car. 154: 0 --> 1
	Car. 193: 0 --> 2	Car. 171: 0 --> 1
<i>Chedighaii barberi</i> :	Car. 212: 1 --> 0	
Em todas as MPTs:		<i>Caninemys tridentata</i> :
Nenhuma autapomorfia:	<i>Bauruemys elegans</i> :	Em todas as MPTs:
	Em todas as MPTs:	Car. 25: 0 --> 2
<i>Acleistochelys maliensis</i> :	Nenhuma autapomorfia:	Car. 26: 0 --> 1
Em todas as MPTs:		Car. 42: 2 --> 1
Car. 32: 0 --> 1	<i>Cambaremys langertoni</i> :	Car. 50: 0 --> 1
Car. 57: 0 --> 1	Em algumas MPTs:	Car. 70: 0 --> 1
Car. 58: 0 --> 1	Car. 163: 1 --> 2	Car. 77: 2 --> 0
Car. 74: 01 --> 2		Car. 82: 1 --> 2
Car. 85: 0 --> 1	<i>Peiropemys mezzalirai</i> :	Car. 84: 1 --> 0
Car. 91: 2 --> 0	Em todas as MPTs:	
Car. 95: 2 --> 1	Car. 52: 1 --> 0	<i>Dacquemys paleomorpha</i> :

Em todas as MPTs: Car. 17: 1 --> 0 Car. 23: 1 --> 0 Car. 43: 0 --> 1 Car. 99: 0 --> 2	Em todas as MPTs: Car. 126: 1 --> 2	Car. 143: 0 --> 1 Car. 146: 0 --> 2 Car. 155: 0 --> 1 Car. 156: 0 --> 1 Car. 166: 34 --> 12
<i>Carbonemys cofrinii</i> : Em todas as MPTs: Car. 84: 1 --> 0 Em algumas MPTs: Car. 57: 1 --> 0	<i>Cordichelys antiqua</i> : Em todas as MPTs: Car. 8: 0 --> 1 Car. 31: 1 --> 0 Car. 73: 0 --> 1 Car. 162: 0 --> 1 Car. 173: 2 --> 1 Car. 174: 1 --> 2 Car. 183: 1 --> 0 Car. 225: 0 --> 1	Nó 88 : Em todas as MPTs: Car. 18: 1 --> 2 Car. 19: 0 --> 3 Car. 51: 0 --> 1 Car. 85: 0 --> 1 Car. 109: 0 --> 1 Car. 123: 0 --> 2 Car. 134: 0 --> 1 Car. 177: 0 --> 1 Car. 183: 1 --> 2 Car. 203: 1 --> 0 Car. 204: 1 --> 0 Em algumas MPTs: Car. 129: 0 --> 1 Car. 135: 1 --> 0 Car. 152: 0 --> 1 Car. 172: 0 --> 1
<i>Turkanemys pattersoni</i> : Em todas as MPTs: Car. 39: 0 --> 1 Car. 132: 0 --> 1 Car. 164: 1 --> 0 Car. 173: 2 --> 1 Car. 180: 0 --> 1	<i>Latentemys plowdeni</i> : Em todas as MPTs: Nenhuma autapomorfia: MBLUZ P 5137 : Em todas as MPTs: Car. 99: 0 --> 1	Nó 89 : Em todas as MPTs: Car. 78: 0 --> 2 Car. 122: 0 --> 1 Car. 158: 1 --> 0 Car. 192: 0 --> 1
<i>Erymnochelys madagascariensis</i> : Em todas as MPTs: Car. 14: 1 --> 0 Car. 26: 0 --> 1 Car. 30: 0 --> 1 Car. 102: 1 --> 0 Car. 215: 1 --> 0	<i>Bairdemys healeyorum</i> : Em todas as MPTs: Car. 172: 0 --> 1	Nó 90 : Em todas as MPTs: Car. 10: 0 --> 1 Car. 13: 1 --> 0 Car. 14: 12 --> 3 Car. 33: 0 --> 2 Car. 36: 0 --> 1 Car. 38: 0 --> 1 Car. 63: 1 --> 0 Car. 153: 1 --> 0 Car. 166: 01 --> 4 Car. 205: 0 --> 2
<i>Peltocephalus dumerilianus</i> : Em todas as MPTs: Car. 14: 1 --> 0 Car. 30: 0 --> 1 Car. 39: 0 --> 1 Car. 102: 1 --> 0 Car. 212: 1 --> 0 Em algumas MPTs: Car. 26: 0 --> 3 Car. 43: 0 --> 1 Car. 46: 0 --> 2 Car. 57: 0 --> 1 Car. 77: 2 --> 1 Car. 193: 1 --> 2 Car. 222: 1 --> 2	<i>Bairdemys venezuelensis</i> : Em todas as MPTs: Nenhuma autapomorfia: <i>Bairdemys hartsteini</i> : Em todas as MPTs: Nenhuma autapomorfia: <i>Bairdemys sanchezi</i> : Em todas as MPTs: Car. 16: 1 --> 0 Car. 17: 1 --> 2 Car. 18: 0 --> 1 Car. 26: 2 --> 1 Car. 56: 1 --> 0 Car. 107: 1 --> 0	Nó 91 : Em todas as MPTs: Car. 108: 0 --> 1 Car. 157: 0 --> 1 Car. 163: 0 --> 1 Car. 178: 0 --> 1 Car. 190: 0 --> 1 Car. 193: 1 --> 0 Car. 200: 0 --> 1 Car. 204: 0 --> 1 Car. 216: 0 --> 1
<i>Neochelys fajumensis</i> : Em todas as MPTs: Car. 18: 0 --> 1 Car. 177: 0 --> 1 Car. 215: 1 --> 0 Em algumas MPTs: Car. 160: 0 --> 1	<i>Bairdemys winklerae</i> : Em todas as MPTs: Car. 18: 0 --> 1	Nó 92 : Em todas as MPTs: Car. 166: 1 --> 0 Car. 195: 0 --> 1 Em algumas MPTs: Car. 221: 2 --> 1
<i>Papoulemys laurenti</i> : Em todas as MPTs: Nenhuma autapomorfia:	Nó 84 : Em todas as MPTs: Nenhuma sinapomorfia	Nó 93 : Em todas as MPTs: Car. 96: 0 --> 1 Car. 224: 1 --> 0 Em algumas MPTs: Car. 114: 1 --> 0 Car. 196: 1 --> 0 Car. 221: 2 --> 0
<i>Mogharemys blackenhorni</i> : Em todas as MPTs: Car. 51: 0 --> 1 Car. 114: 1 --> 0	Nó 85 : Em todas as MPTs: Car. 162: 0 --> 1 Car. 166: 1 --> 0 Car. 177: 1 --> 0 Car. 205: 2 --> 1 Em algumas MPTs: Car. 164: 1 --> 2	Nó 94 : Em todas as MPTs: Car. 205: 2 --> 1
<i>Brontochelys gaffneyi</i> : Em todas as MPTs: Nenhuma autapomorfia:	Nó 86 : Em todas as MPTs: Car. 9: 1 --> 2 Car. 19: 3 --> 2 Car. 78: 2 --> 0 Car. 126: 0 --> 2 Car. 144: 0 --> 1 Car. 161: 0 --> 1 Em algumas MPTs: Car. 152: 0 --> 2 Car. 196: 1 --> 0	
<i>Lemurchelys diasphax</i> : Em todas as MPTs: Car. 41: 0 --> 1 Car. 54: 1 --> 2 Car. 107: 1 --> 0	Nó 87 : Em todas as MPTs: Car. 41: 0 --> 1 Car. 125: 1 --> 0	
<i>Shweboemys pilgrimi</i> : Em todas as MPTs: Nenhuma autapomorfia:		
<i>Stereogenys cromeri</i> :		

Car. 219: 0 --> 1	Car. 174: 1 --> 0	Car. 124: 0 --> 1
Nó 95 :	Car. 189: 1 --> 2	Nó 113 :
Em todas as MPTs:	Car. 191: 0 --> 1	Em todas as MPTs:
Car. 4: 0 --> 1	Car. 200: 1 --> 0	Car. 42: 1 --> 2
Car. 146: 0 --> 1	Car. 208: 1 --> 0	Car. 53: 1 --> 2
Em algumas MPTs:	Car. 210: 1 --> 0	Car. 202: 0 --> 1
Car. 166: 4 --> 3	Car. 215: 1 --> 2	
Nó 96 :	Nó 102 :	Nó 114 :
Em todas as MPTs:	Em todas as MPTs:	Em todas as MPTs:
Car. 145: 0 --> 1	Car. 108: 1 --> 2	Car. 4: 0 --> 1
Car. 148: 0 --> 1	Car. 134: 0 --> 1	Car. 51: 0 --> 1
Car. 158: 0 --> 1	Car. 218: 0 --> 1	Car. 71: 1 --> 2
Car. 168: 1 --> 0		Car. 83: 0 --> 1
Car. 170: 0 --> 1	Nó 103 :	Car. 201: 0 --> 1
Car. 181: 1 --> 0	Em todas as MPTs:	Nó 115 :
Car. 183: 2 --> 3	Car. 57: 0 --> 1	Em todas as MPTs:
Car. 187: 0 --> 1	Car. 97: 2 --> 1	Car. 2: 0 --> 1
Em algumas MPTs:	Car. 105: 0 --> 1	Car. 6: 0 --> 1
Car. 164: 1 --> 0	Car. 110: 0 --> 1	Car. 39: 1 --> 0
Car. 193: 0 --> 1	Car. 115: 0 --> 1	Car. 41: 0 --> 1
	Car. 118: 0 --> 1	Car. 90: 1 --> 0
	Car. 125: 1 --> 2	Car. 95: 1 --> 2
Nó 97 :	Nó 104 :	Car. 97: 0 --> 1
Em todas as MPTs:	Em todas as MPTs:	Nó 116 :
Car. 163: 1 --> 0	Car. 110: 0 --> 1	Em todas as MPTs:
Car. 210: 1 --> 0	Car. 115: 0 --> 1	Car. 32: 0 --> 1
Em algumas MPTs:	Car. 118: 0 --> 1	Car. 58: 0 --> 1
Car. 193: 0 --> 1		Car. 61: 0 --> 1
Nó 98 :	Nó 105 :	Car. 124: 0 --> 1
Em todas as MPTs:	Em todas as MPTs:	Car. 212: 1 --> 0
Car. 9: 1 --> 0	Car. 89: 0 --> 1	Nó 117 :
Car. 18: 2 --> 3	Car. 91: 1 --> 2	Em todas as MPTs:
Car. 19: 0 --> 2	Car. 97: 2 --> 01	Car. 20: 1 --> 2
Car. 46: 0 --> 2	Nó 106 :	Car. 24: 0 --> 1
Car. 62: 0 --> 1	Em todas as MPTs:	Car. 31: 1 --> 0
Car. 106: 0 --> 1	Car. 119: 1 --> 0	Car. 50: 0 --> 1
Car. 129: 0 --> 1	Car. 120: 0 --> 1	Nó 118 :
Car. 160: 0 --> 1		Em todas as MPTs:
Car. 181: 1 --> 0	Nó 107 :	Car. 89: 1 --> 0
Car. 205: 0 --> 2	Em todas as MPTs:	Car. 126: 1 --> 2
Nó 99 :	Car. 39: 0 --> 1	Nó 119 :
Em todas as MPTs:	Car. 77: 2 --> 0	Em todas as MPTs:
Car. 18: 1 --> 2	Car. 108: 1 --> 2	Car. 42: 2 --> 1
Car. 78: 0 --> 2	Car. 116: 0 --> 1	Nó 120 :
Car. 93: 0 --> 1	Nó 108 :	Em todas as MPTs:
Car. 158: 1 --> 0	Em todas as MPTs:	Car. 32: 1 --> 0
Car. 167: 01 --> 2	Car. 84: 1 --> 0	Car. 58: 1 --> 0
Nó 100 :	Car. 106: 0 --> 1	Nó 121 :
Em todas as MPTs:	Nó 109 :	Em todas as MPTs:
Car. 0: 0 --> 1	Em todas as MPTs:	Car. 37: 1 --> 2
Car. 1: 0 --> 1	Car. 60: 0 --> 1	Car. 44: 0 --> 1
Car. 5: 0 --> 1	Car. 103: 0 --> 1	Car. 46: 0 --> 2
Car. 17: 1 --> 2	Nó 110 :	Car. 64: 0 --> 1
Car. 44: 0 --> 1	Em todas as MPTs:	Nó 122 :
Car. 46: 1 --> 0	Car. 19: 0 --> 1	Em todas as MPTs:
Car. 48: 2 --> 0	Car. 42: 0 --> 1	Car. 2: 1 --> 0
Car. 85: 0 --> 1	Car. 110: 1 --> 2	Car. 41: 1 --> 0
Car. 127: 0 --> 1	Nó 111 :	Car. 42: 2 --> 1
Car. 142: 1 --> 2	Em todas as MPTs:	Car. 51: 1 --> 0
Car. 186: 0 --> 1	Car. 54: 0 --> 1	Car. 70: 0 --> 1
Car. 196: 1 --> 0	Car. 71: 0 --> 1	Nó 123 :
Nó 101 :	Car. 88: 0 --> 1	Em todas as MPTs:
Em todas as MPTs:	Car. 115: 1 --> 2	Car. 32: 1 --> 0
Car. 0: 1 --> 2	Car. 125: 1 --> 2	Car. 53: 2 --> 0
Car. 9: 1 --> 2	Nó 112 :	Car. 58: 1 --> 0
Car. 52: 1 --> 0	Em todas as MPTs:	Car. 59: 0 --> 1
Car. 125: 1 --> 0	Car. 81: 0 --> 1	
Car. 143: 0 --> 1	Car. 106: 1 --> 0	
Car. 162: 0 --> 1		
Car. 164: 1 --> 2		
Car. 170: 0 --> 2		

Car. 60: 1 --> 0 Car. 71: 2 --> 0	Car. 150: 0 --> 1 Car. 159: 2 --> 1	Car. 113: 1 --> 0
Nó 124 : Em todas as MPTs: Car. 95: 2 --> 1	Nó 134 : Em todas as MPTs: Car. 77: 2 --> 1	Nó 144 : Em todas as MPTs: Car. 70: 0 --> 1 Car. 75: 0 --> 1 Car. 107: 0 --> 1 Car. 110: 0 --> 1 Em algumas MPTs: Car. 77: 12 --> 0
Nó 125 : Em todas as MPTs: Car. 15: 1 --> 0 Car. 17: 2 --> 1 Car. 34: 0 --> 1 Car. 35: 0 --> 1 Car. 38: 0 --> 1 Car. 40: 0 --> 1 Car. 51: 0 --> 1 Car. 80: 0 --> 1 Car. 94: 0 --> 1 Car. 124: 1 --> 0 Car. 126: 2 --> 1	Nó 135 : Em todas as MPTs: Car. 22: 0 --> 1 Car. 38: 0 --> 1 Nó 136 : Em todas as MPTs: Car. 85: 0 --> 1 Nó 137 : Em todas as MPTs: Car. 53: 0 --> 1 Car. 54: 1 --> 0 Car. 55: 0 --> 1 Car. 110: 1 --> 0 Car. 130: 0 --> 1 Car. 136: 0 --> 1 Car. 139: 0 --> 1 Car. 182: 0 --> 1 Car. 193: 0 --> 1 Em algumas MPTs: Car. 57: 0 --> 1 Car. 92: 1 --> 2 Car. 205: 0 --> 2	Nó 145 : Em todas as MPTs: Car. 4: 0 --> 1 Car. 51: 0 --> 1 Nó 146 : Em todas as MPTs: Car. 135: 1 --> 0 Nó 147 : Em todas as MPTs: Car. 85: 0 --> 1 Nó 148 : Em todas as MPTs: Car. 87: 0 --> 1 Nó 149 : Em todas as MPTs: Car. 52: 1 --> 0 Car. 53: 1 --> 2 Car. 66: 0 --> 1 Car. 71: 1 --> 2 Car. 72: 0 --> 1 Car. 86: 0 --> 1 Car. 124: 0 --> 1
Nó 126 : Em todas as MPTs: Car. 33: 1 --> 0 Car. 107: 1 --> 0	Nó 138 : Em todas as MPTs: Car. 8: 0 --> 1 Car. 16: 0 --> 1 Car. 132: 0 --> 1	Nó 150 : Em todas as MPTs: Car. 73: 0 --> 1
Nó 127 : Em todas as MPTs: Car. 7: 0 --> 1 Car. 21: 0 --> 1 Car. 49: 1 --> 0 Car. 50: 0 --> 1 Car. 59: 1 --> 0 Car. 61: 1 --> 0	Nó 139 : Em todas as MPTs: Car. 52: 1 --> 0 Car. 62: 0 --> 1 Em algumas MPTs: Car. 25: 0 --> 2 Car. 26: 0 --> 1	Nó 151 : Em todas as MPTs: Car. 31: 1 --> 0 Car. 74: 0 --> 2 Car. 76: 0 --> 1 Car. 111: 1 --> 2
Nó 128 : Em todas as MPTs: Car. 82: 0 --> 1 Car. 92: 0 --> 1 Car. 112: 0 --> 1 Car. 149: 1 --> 0	Nó 140 : Em todas as MPTs: Car. 42: 2 --> 0 Car. 68: 01 --> 2 Em algumas MPTs: Car. 46: 0 --> 2	Nó 152 : Em todas as MPTs: Car. 74: 0 --> 1 Car. 84: 1 --> 0
Nó 129 : Em todas as MPTs: Car. 173: 1 --> 2 Em algumas MPTs: Car. 113: 0 --> 1	Nó 141 : Em todas as MPTs: Car. 9: 1 --> 0 Car. 18: 1 --> 0 Car. 62: 0 --> 1 Car. 99: 1 --> 0	Nó 153 : Em todas as MPTs: Car. 121: 0 --> 1 Car. 126: 1 --> 2
Nó 130 : Em todas as MPTs: Car. 166: 1 --> 2	Nó 142 : Em todas as MPTs: Car. 183: 1 --> 0 Em algumas MPTs: Car. 68: 1 --> 0 Car. 150: 1 --> 2	Nó 154 : Em todas as MPTs: Car. 43: 1 --> 0
Nó 131 : Em todas as MPTs: Car. 17: 2 --> 1 Car. 85: 1 --> 0 Car. 91: 2 --> 3 Em algumas MPTs: Car. 222: 0 --> 1	Nó 143 : Em todas as MPTs: Car. 16: 0 --> 1	Nó 155 : Em todas as MPTs: Car. 33: 0 --> 1 Car. 34: 0 --> 1 Car. 56: 0 --> 1
Nó 132 : Em todas as MPTs: Car. 14: 1 --> 2		
Nó 133 : Em todas as MPTs: Car. 18: 2 --> 1 Car. 42: 0 --> 2 Car. 102: 0 --> 1 Car. 112: 1 --> 2		

ANEXO VI

RESULTADOS DAS ANÁLISES DE DECAIMENTO DE BREMER
E REAMOSTRAGEM DE CARACTERES NA MATRIZ DE
PLEURODIRA, COM 83 TÁXONS E 226 CARACTERES (ANEXO
II), UTILIZADA NESTA DISSERTAÇÃO.

Figura 22. Valores resultantes da análise de reamostragem *Bootstrap*, utilizando 1000 réplicas. Para cada nó são apresentados dois valores no formato X/Y, dos quais X corresponde aos valores de diferenças de frequência (GC), quando maiores que 1, e Y ao valores de frequências absolutas, quando maiores que 50.

Figura 3. Valores resultantes da análise de reamostragem *Jackknife*, utilizando 1000 réplicas. Para cada nó são apresentados dois valores no formato X/Y, dos quais X corresponde aos valores de diferenças de frequência (GC), quando maiores que 1, e Y ao valores de frequências absolutas, quando maiores que 50.

ANEXO VII

DEFINIÇÕES FILOGENÉTICAS PARA 24 CLADOS DE
PLEURODIRA ABORDADOS NESTA DISSERTAÇÃO.

Abreviações: NCD, nome de clado já definido, NCC, nome de clado convertido.

Pleurodira Cope, 1865 (NCD)

(clado coronal de base nodal, nó 91)

Definição - *Pleurodira* refere-se ao clado coronal que contém o ancestral comum mais recente de *Chelus fimbriata* (Schneider 1783), *Pelomedusa subrufa* (Bonaterre 1789) e *Podocnemis expansa* (Schweigger 1812) e todos seus descendentes (definição proposta por Joyce et al. 2004).

Pan-Pleurodira Joyce et al. 2004 (NCD)

(clado total de base estemática)

Definição - *Pan-Pleurodira* refere-se ao clado estemática de *Pleurodira*, que inclui todos os táxons mais próximos de *Podocnemis expansa* que de *Chelonia mydas* (Linnaeus, 1758) (definição modificada de Joyce et al. 2004).

Chelidae Lindholm 1929 (NCD)

(clado coronal de base nodal, nó 90)

Definição - *Chelidae* refere-se ao clado coronal que contém o ancestral comum mais recente de *Chelus fimbriatus* (Schneider 1783), *Chelodina longicollis* (Shaw 1794) e *Elseya dentata* (Gray 1863) e todos os seus descendentes, mas nenhum táxon de *Pelomedusoides* (definição modificada de Joyce et al. 2004).

Discussão: esta definição foi modificada uma vez que a original incluiria, em algumas hipóteses, apenas alguns táxons referidos tradicionalmente como *Chelidae*. Assim, essa modificação tem o intuito de preservar a estabilidade do significado deste nome.

Pan-Chelidae Joyce et al. 2004 (NCD)

(clado total de base estemática)

Definição - *Pan-Chelidae* refere-se ao clado estemático de *Chelidae* que inclui todos os táxons mais próximos de *Chelus fimbriatus* (Schneider 1783) que de *Pelomedusa subrufa* (Bonaterre 1789) e *Podocnemis expansa* (Schweigger 1812) (definição modificada de Joyce et al. 2004)

Chelinae Gray 1825 (NCC)

(clado coronal de base nodal, nó 88)

Definição - *Chelinae* refere-se ao clado coronal que contém o ancestral comum mais recente de *Chelus fimbriatus* (Schneider 1783), *Phrynops geoffroanus* (Schweigger 1812) e *Hydromedusa tectifera* Cope 1870 e todos os seus descendentes (nova definição).

Pan-Chelinae (NNC)

(clado total de base estemática)

Definição - *Pan-Chelinae* refere-se ao clado de base estemática de *Chelinae* que inclui todos os táxons mais próximos de *Chelus fimbriatus* (Schneider 1783) que de *Elseya dentata* (Gray 1863) e *Emydura macquarii* (Gray 1830).

Hydromedusinae Baur 1893 (NCC)

(clado coronal de base nodal, nó 96)

Definição - *Hydromedusinae* refere-se ao clado coronal que contém o ancestral comum mais recente de *Hydromedusa tectifera* Cope 1870 e *Hydromedusa maximiliani* (Mikan 1825) e todos os seus descendentes (nova definição).

Pan-Hydromedusinae (NNC)

(clado total de base estemática)

Definição - *Pan-Hydromedusinae* refere-se ao clado de base estemática de *Hydromedusinae* que inclui todos os táxons mais próximos de *Hydromedusa tectifera* Cope 1870 que de *Elseya dentata* (Gray 1863) e *Phrynops geoffroanus* (Schweigger 1812).

Pelomedusoides Broin 1988 (NCD)

(clado coronal de base nodal, nó 99)

Definição - *Pelomedusoides* refere-se ao clado coronal que contém o ancestral comum mais recente de *Pelomedusa subrufa* (Bonaterre 1789) e *Podocnemis expansa* (Schweigger 1812) e todos os seus descendentes, mas nenhum táxon de *Chelidae* (definição proposta por Joyce et al. 2004).

Pan-Pelomedusoides Broin 1988 (NCD)

(clado total de base estemática)

Definição - *Pan-Pelomedusoides* refere-se ao clado estemático de *Pelomedusoides* que inclui todos os táxons mais próximos de *Podocnemis expansa* (Schweigger 1812) que de *Chelus fimbriatus* (Schneider 1783) e *Elseya dentata* Gray 1863 (definição modificada de Joyce et al. 2004).

Araripemydidae Price 1973 (NCC)

(clado de base nodal, nó 101)

Definição - *Araripemydidae* refere-se ao clado de base nodal que inclui o ancestral comum mais recente de *Araripemys barretoii* Price 1973 e *Laganemys tenerensis* Sereno & ElShafie 2013 e todos os seus descendentes (nova definição).

Pan-Araripemydidae (NNC)

(clado de base estemática)

Definição - *Pan-Araripemydidae* refere-se ao clado estemático de *Araripemydidae* que inclui todos os táxons mais próximos de *Araripemys barretoei* Price 1973 que de *Podocnemis expansa* (Schweigger 1812), *Pelomedusa subrufa* (Bonaterre 1789) e *Chelus fimbriatus* (Schneider 1783) (nova definição).

Euraxemydidae Gaffney et al. 2006 (NCC)

(clado de base nodal, nó 103)

Definição - *Euraxemydidae* refere-se ao clado de base nodal que inclui o ancestral comum mais recente de *Euraxemys essweini* Gaffney et al. 2006 e *Dirqadim schaefferi* Gaffney et al. 2006 e todos os seus descendentes (nova definição).

Pan-Euraxemydidae (NNC)

(clado de base estemática)

Definição - *Pan-Euraxemydidae* refere-se ao clado estemático de *Euraxemydidae* que inclui todos os táxons mais próximos de *Euraxemys essweini* Gaffney et al. 2006 que de *Podocnemis expansa* (Schweigger 1812), *Pelomedusa subrufa* (Bonaterre 1789) e *Chelus fimbriatus* (Schneider 1783), mas nenhum táxon de *Araripemydidae* (nova definição).

Pelomedusidae Coper 1868 (NCD)

(clado coronal de base nodal, nó 98)

Definição - *Pelomedusidae* refere-se ao clado coronal que inclui o ancestral comum mais recente de *Pelomedusa subrufa* (Bonaterre 1789) e *Pelusios subniger* (Bonaterre

1789) e todos os seus descendentes, mas nenhum táxon de *Chelidae* ou *Podocnemidae* (definição proposta por Joyce et al. 2004).

Pan-Pelomedusidae Joyce et al. 2004 (NCD)

(clado total de base estemática)

Definição - *Pan-Pelomedusidae* refere-se ao clado estemático de *Pelomedusidae* que inclui todos os táxons mais próximos de *Pelomedusa subrufa* (Bonaterre 1789) que de *Podocnemis expansa* (Schweigger 1812) e *Chelus fimbriatus* (Schneider 1783) (definição modificada de Joyce et al. 2004).

Podocnemidae Baur 1893 (NCD)

(clado coronal de base nodal, nó 137)

Definição - *Podocnemidae* refere-se ao clado coronal que contém o ancestral comum mais recente de *Podocnemis expansa* (Schweigger 1812), *Peltocephalus dumerilianus* (Schweigger 1812) e *Erymnochelys madagascariensis* (Grandidier 1867) e todos os seus descendentes, mas nenhum táxon de *Chelidae* ou *Pelomedusidae* (definição proposta por França & Langer 2006).

Pan-Podocnemidae Joyce et al. 2004 (NCD)

(clado total de base estemática)

Definição - *Pan-Podocnemidae* refere-se ao clado total de *Podocnemidae* que inclui todos os táxons mais próximos de *Podocnemis expansa* (Schweigger 1812) e *Peltocephalus dumerilianus* (Schweigger 1812) que de *Pelomedusa subrufa* (Bonaterre 1789) e *Pelusios subniger* (Bonaterre 1789) (definição proposta por França & Langer 2006).

Podocnemoidea Broin 1988 (NCD)

(clado de base nodal, nó 111)

Definição - *Podocnemoidea* refere-se ao clado de base nodal que inclui o ancestral comum mais recente de *Podocnemis expansa* (Schweigger 1812) e *Bothremys cooki* Leidy 1865 e todos os seus descendentes (definição de França & Langer 2006).

Bothremydidae Baur 1891 (NCC)

(clado de base nodal, nó 110)

Definição - *Bothremydidae* refere-se ao clado de base nodal que contém o ancestral comum mais recente de *Bothremys cooki* Leidy 1865, *Sankuchemys sethnai* Gaffney et al. 2003, e *Cearachelys placidoi* Gaffney et al. 2001, mas nenhum táxon de *Podocnemidae* (nova definição).

Pan-Bothremydidae (NNC)

(clado de base estemática)

Definição - *Pan-Bothremydidae* refere-se ao clado estemático de *Bothremydidae* que inclui todos os táxons mais próximos de *Bothremys cooki* Leidy 1865 que de *Podocnemis expansa* (Schweigger 1812) e *Peltocephalus dumerilianus* (Schweigger 1812) (nova definição).

Podocnemoidae Broin 1988 (NCD)

(clado de base estemática)

Definição - *Podocnemoidae* refere-se ao clado de base estemática que contém todos os táxons mais próximos de *Podocnemis expansa* (Schweigger 1812) que de *Bothremys cooki* Leidy 1865 (definição proposta por França & Langer 2006).

Stereogenyina Gaffney et al. 2011 (NCC)

(clado de base nodal, nó 149)

Definição - *Stereogenyina* refere-se ao clado de base nodal que contém o ancestral comum mais recente de *Stereogenys cromeri* Andrews 1901 e *Bairdemys hartsteini* Gaffney & Wood 2002 e todos os seus descendentes (nova definição).

Pan-Stereogenyina (NNC)

(clado de base estemática)

Definição - *Pan-Stereogenyina* refere-se ao clado estemático de *Stereogenyina* que inclui todos os táxons mais próximos de *Stereogenys cromeri* Andrews 1901 que de *Podocnemis expansa* (Schweigger 1812) ou *Peltocephalus dumerilianus* (Schweigger 1812) (nova definição).

ANEXO VIII

HIPÓTESE FILOGENÉTICA CALIBRADA À ESCALA DO TEMPO GEOLÓGICO.