

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

Evolução do tamanho corporal em tartarugas Pleurodira: revisão bibliográfica e aspectos macroevolutivos.

Natália de Paula Lopes

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ciências, obtido no Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada.

Ribeirão Preto - SP

2023

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

Evolução do tamanho corporal em tartarugas Pleurodira: revisão bibliográfica e aspectos macroevolutivos.

Natália de Paula Lopes

Orientadora: Profa. Dra. Mariela Cordeiro de Castro

VERSÃO CORRIGIDA

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ciências, obtido no Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada.

Ribeirão Preto - SP

2023

FICHA CATALOGRÁFICA

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.

Lopes, Natália de Paula

Evolução do tamanho corporal em tartarugas Pleurodira: revisão bibliográfica e aspectos macroevolutivos. Ribeirão Preto, 2023.

44 páginas

Dissertação de Mestrado, apresentada à Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo (FFCLRP-USP). Área de concentração: Biologia Comparada

Orientadora: Mariela Cordeiro de Castro.

1. Testudines. 2. Paleolatidade. 3. Padrões ecológicos 4. Comprimento de Carapaça. 5. Fatores ambientais

Nome: Lopes, Natália de Paula

Título: Evolução do tamanho corporal em tartarugas Pleurodira: revisão bibliográfica e aspectos macroevolutivos.

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ciências, obtido no Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada.

Prof Dr Alexandre Liparini Campos

Profª Drª Natália Rizzo Friol

Prof Dr Max Cardoso Langer

Profª Drª Mariela Cordeiro de Castro

Dedico à minha família

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, gostaria de agradecer à minha família, principalmente por sempre me apoiar e por me dar todo o amor e carinho. Também, gostaria de expressar minha gratidão ao meu companheiro de vida, Murilo J. Dahur, por todo o apoio e amor. Amo vocês!

Agradeço à Profa. Dra. Mariela Cordeiro de Castro ("chefa") por se aventurar no mundo dos Testudines. Obrigada pelos ensinamentos, pela confiança e por todas as oportunidades e experiências incríveis que você me proporcionou ao longo desses anos.

Obrigada ao Dr. Gabriel Ferreira ("fumaça") por todas as orientações e ensinamentos. Agradeço o convite e por ter me recebido em Tübingen, foi uma experiência incrível! E também ao Dr. Pedro Godoy ("tomate"), pelas orientações e ensinamentos com o R.

Agradeço ao Prof. Dr. Max Langer e à Profa. Dra. Annie Hsiou por me receberem no Laboratório de Paleontologia. A todos do Paleolab e agregados, meu muito obrigada por me acolherem tão bem. Em especial, agradeço a Ana Laura, Fellipe, Schumi, Wafa, Rafael, Gabriel, Donato, Bea e Luana pelo companheirismo, por todas as risadas e pelos bons momentos que compartilhamos juntos.

Agradeço também aos meus amigos Michelle, Jaqueline, Welita e Bruno por me apoiarem e estarem sempre presentes na minha vida.

Obrigada aos meninos de Maringá, Eduardo, Lucas, Sérgio, João, Bruno e Renan, por me ensinarem tanto e por todos os momentos que compartilhamos em Foz do Iguaçu.

Agradeço a Bruna Farina e Guilherme Hermanson pela visita enquanto estive na Alemanha e pela ajuda com o script das análises. Gustavo Darlim, muito obrigada por me receber tão bem em Tübingen, por me dar abrigo e ser meu guia turístico.

Expresso minha gratidão à Vera de Cassia C. de Lucca pelo apoio e auxílio em todas as questões burocráticas.

Por fim, agradeço ao Programa de Pós-graduação em Biologia Comparada, ao Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo e à Capes-Proex pelo financiamento.

RESUMO

Lopes, N. P. “**Evolução do tamanho corporal em tartarugas Pleurodira: revisão bibliográfica e aspectos macroevolutivos.**”. Dissertação (mestrado) – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, 2023, 44 folhas.

Os testudíneos (jabutis, cágados e tartarugas-marinhas) somam pouco mais de 350 espécies viventes e seus representantes são facilmente reconhecidos pela presença de carapaça e plastrão. O grupo é subdividido quanto ao tipo de retração do pescoço em Cryptodira e Pleurodira, sendo que este apresenta retração lateral. O tamanho corporal dos pleuródios adultos varia entre 12 cm e pouco mais de 100 cm de comprimento de carapaça nas espécies viventes, mas chega a 280 cm quando se inclui a diversidade fóssil. O presente trabalho tem como objetivo entender como a variação do tamanho em Pleurodira evoluiu ao longo do tempo e do espaço, e inferir os fatores determinantes desta variação. Para isso, o trabalho foi dividido em dois capítulos. O primeiro trata-se de uma revisão bibliográfica que identificou e analisou 17 trabalhos científicos sobre tamanho corporal em Testudines. Grande parte desses estudos estão relacionados ao grupo Cryptodira (12), apenas um com uma espécie de Pleurodira, e quatro estudos realizados com ambos os grupos (Cryptodira e Pleurodira). Os principais fatores elencados nesses trabalhos como tendo o potencial de influenciar no tamanho corporal em Testudines são relacionados a interações ecológicas e fatores ambientais, como disponibilidade de alimento, tipo de habitat, pressão de caça, predação, fatores climáticos e hidrodinâmicos. Além disso, a maioria dos trabalhos (11) versa sobre uma única espécie e apenas cinco levaram em conta aspectos filogenéticos e/ou macroevolutivos. No segundo capítulo, foram obtidos dados sobre o tamanho das espécies extintas e viventes de Pleurodira e sobre os seguintes parâmetros ambientais: latitude/paleolatidade, temperatura/paleotemperatura e habitat ocupado, por meio da revisão de bases de dados e artigos científicos. Todos os testes foram realizados no ambiente computacional *R* e incluem testes de correlação filogenética (pGLS). As análises entre tamanho corporal e as variáveis ambientais latitude e hábitat não mostraram correlações significativas. As análises utilizando a latitude também foram conduzidas por subgrupos de pleuródios, e não houve resultados significativos, exceto quando incluímos os fósseis para Chelidae e Pan-Chelidae, e Podocnemididae. Quanto aos habitats, ainda que os pleuródios viventes ocupem ambos os tipos de ambientes, existem espécies de Chelidae e Pelomedusidae que são restritas a ambientes lênticos, enquanto espécies de Chelidae são restritas a ambientes lóticos; por outro lado, Podocnemididae não possui espécies de hábitos exclusivamente lótico ou lêntico. Em relação à temperatura, o tamanho corporal de cada táxon foi subdividido em médio, mínimo, máximo e disparidade através do tempo, e as análises demonstram não haver uma relação significativa entre tais variáveis. Em geral, os resultados apresentados neste estudo revelam informações importantes sobre a evolução das tartarugas Pleurodira e destacam a complexidade da interação entre as características morfológicas e diferentes fatores ambientais para este grupo.

PALAVRAS-CHAVE: Testudines, Paleolatidade, Padrões ecológicos, Comprimento de carapaça, Fatores ambientais.

ABSTRACT

Lopes, N. P. “**Body size evolution in Pleurodira turtles: a bibliographic review and macroevolutionary aspects.**”. Master’s Dissertation – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, 2023, 44 pages.

ABSTRACT

The testudines (tortoises, turtles, and sea turtles) comprise just over 350 living species, and their representatives are easily recognized by the presence of a shell (carapace and plastron). The group is subdivided based on the type of neck retraction into Cryptodira and Pleurodira, with the latter exhibiting lateral neck retraction. The adult size of pleurodires varies between 12 cm and a little over 100 cm in carapace length among living species, but it reaches 280 cm when including fossil diversity. This study aims to understand how size variation in Pleurodira evolved over time and space and infer the determining factors of this variation. To achieve this, the study was divided into two chapters. The first chapter consists of a literature review that identified and analyzed 17 scientific studies on body size in Testudines. Most of these studies are related to the Cryptodira group (12), with only one focusing on a Pleurodira species, and four studies conducted with both groups (Cryptodira and Pleurodira). The main factors identified in these studies as potentially influencing body size in Testudines are related to ecological interactions and environmental factors, such as food availability, habitat type, hunting pressure, predation, climatic factors, and hydrodynamics. Furthermore, most of the studies (11) focus on a single species, and only five take into account phylogenetic and/or macroevolutionary aspects. In the second chapter, data on the size of extinct and extant Pleurodira species were obtained, along with the following environmental parameters: latitude/paleolatitude, temperature/paleotemperature, and occupied habitat, through the review of databases and scientific articles. All tests were conducted in the R computing environment and included phylogenetic correlation tests (pGLS). Analyses between body size and the environmental variables latitude and habitat did not show significant correlations. Analyses using latitude were also conducted for subgroups of pleurodires, and no significant results were found, except when including fossils for Chelidae and Pan-Chelidae, and Podocnemididae. Regarding habitats, even though living pleurodires occupy both types of environments, there are Chelidae and Pelomedusidae species that are restricted to lentic environments, while some Chelidae species are restricted to lotic environments. On the other hand, Podocnemididae does not have species with exclusively lotic or lentic habits. In relation to temperature, the body size of each taxon was subdivided into mean, minimum, maximum, and disparity over time, and the analyses showed no significant relationship between these variables. In general, the results presented in this study provide valuable insights into the evolution of Pleurodira turtles and highlight the complexity of the interaction between morphological characteristics and different environmental factors for this group.

KEYWORDS: Testudines, Paleolatitude, Ecological Patterns, Carapace Length, Environmental Factors.

SUMÁRIO

CAPÍTULO I: VARIAÇÃO DE TAMANHO EM TESTUDINES - UMA BREVE REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

| | |
|--------------------------------|----|
| 1. INTRODUÇÃO..... | 10 |
| 2. OBJETIVO..... | 12 |
| 3. MATERIAL E MÉTODOS..... | 12 |
| 4. RESULTADOS E DISCUSSÃO..... | 13 |

CAPÍTULO II: EVOLUÇÃO DO TAMANHO CORPORAL EM TARTARUGAS PLEURODIRA E SUA RELAÇÃO COM PARÂMETROS AMBIENTAIS

| | |
|---|----|
| 5. INTRODUÇÃO..... | 24 |
| 5.1 <i>Caracterização do grupo de estudo</i> | 24 |
| 5.2 <i>Variação do tamanho corporal</i> | 27 |
| 6. OBJETIVO..... | 28 |
| 7. MATERIAL E MÉTODOS..... | 28 |
| 7.1 <i>Hipótese filogenética adotada</i> | 28 |
| 7.2 <i>Construção da Base de dados</i> | 29 |
| 7.2.1 <i>Tamanho corporal</i> | 29 |
| 7.2.2 <i>Latitude e Temperatura</i> | 30 |
| 7.2.3 <i>Habitat ocupado</i> | 32 |
| 7.3 <i>Análises estatísticas</i> | 32 |
| 7.3.1 <i>Sinal Filogenético</i> | 33 |
| 7.3.2 <i>Regressões</i> | 33 |
| 8. RESULTADOS E DISCUSSÃO..... | 33 |
| 8.1 <i>Sinal filogenético</i> | 33 |
| 8.2 <i>Tamanho corporal e latitude</i> | 34 |
| 8.3 <i>Tamanho corporal e habitat ocupado</i> | 36 |
| 8.4 <i>Tamanho corporal e temperatura</i> | 38 |
| 9. CONSIDERAÇÕES FINAIS..... | 39 |
| REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS..... | 40 |

CAPÍTULO I: VARIAÇÃO DE TAMANHO EM TESTUDINES - UMA BREVE REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

1.INTRODUÇÃO

O ambiente é formado por um conjunto de fatores que envolvem e sustentam os seres vivos nos ecossistemas. Estes fatores podem ser tanto abióticos e bióticos: os primeiros são os fatores relacionados às condições químicas, físicas, climáticas, edáficas e hídricas do ambiente; já os fatores bióticos são aqueles promovidos por seres vivos e que afetam direta ou indiretamente os outros seres vivos (Watanabe *et al.* 1987, Ricklefs & Relyea, 2016). A influência que fatores bióticos exercem sobre os ecossistemas depende em grande parte de suas relações ecológicas, que podem ser relacionadas ao nível de interdependência (intra ou interespecífica) e a prejuízos ou benefícios advindos dessas interações (relação harmônica ou desarmônica; Ricklefs & Relyea, 2016).

Já o fenótipo refere-se às características apresentadas por um organismo, tais como a morfologia, fisiologia ou comportamento. A variabilidade fenotípica dentro das espécies pode estar ligada à diferenciação genética e à variabilidade entre populações e seus habitats. Ainda, a relação entre as condições ambientais e a expressão fenotípica pode influir no potencial evolutivo, possivelmente afetando as taxas de deslocamento de características ecológicas ou de especiação (Ricklefs & Relyea, 2016; Ennen *et al.*, 2019).

Entre as variáveis fenotípicas mais relevantes está o tamanho corporal, o qual impacta as taxas de processos fisiológicos essenciais, determina as demandas energéticas e influencia diversas características vitais em nível ecológico, populacional e comunitário (Smith *et al.*, 2016). Os aspectos relacionados às mudanças do tamanho corporal dos organismos podem ser estudados segundo escalas filogenéticas, temporais e espaciais (Smith *et al.*, 2016; Rodrigues *et al.*, 2018). Nesse sentido, diferentes hipóteses buscam identificar padrões de variação do tamanho corporal dos táxons. Entre elas, a regra de Cope expressa a tendência de uma linhagem evoluir a um tamanho corporal progressivamente maior ao longo do tempo (Benton, 2002; Smith *et al.*, 2016). Ainda, a regra de Rensch prediz que o

dimorfismo sexual do tamanho é mais acentuado quando os machos são maiores que as fêmeas (Rensch, 1950).

Outras hipóteses buscam explicar a disparidade no tamanho do corpo em relação à conservação de calor corporal (Rodrigues *et al.*, 2018). Por exemplo, a regra de Bergmann prediz que espécies de maiores tamanhos são encontradas em ambientes mais frios, enquanto espécies de menores tamanhos em ambientes mais quentes (Bergmann, 1847). Já a regra de Allen prediz que os organismos de uma mesma espécie que vivem em ambiente frios possuem apêndices (e.g. orelhas, cauda e membros) mais curtos do que organismos que vivem em ambientes mais quentes (Allen, 1877).

Os Testudines, grupo que inclui jabutis, tartarugas-marinhas e cágados, costumam ser classificados em quatro ordens de magnitude quanto ao tamanho corporal: pequeno, médio, grande e gigante (Jaffe *et al.*, 2011; Rodhin *et al.*, 2021). Os tamanhos de Testudines semiaquáticos viventes variam desde os menores, como a tartaruga-almiscarada (*Sternotherus intermedius*, Cryptodira), em que machos possuem 11,6 cm de comprimento de carapaça e fêmeas tem 10,8 cm, aos maiores, sendo que a tartaruga-amazônica (*Podocnemis expansa*, Pleurodira) pode exibir mais de 100 cm de comprimento de carapaça. Em relação aos Testudines terrestres viventes, as menores espécies são do gênero *Chersobius*, endêmicas da África do Sul, em que as maiores fêmeas apresentam 11,4 cm de comprimento de carapaça; já os maiores são os grandes jabutis-de-Galápagos (*Chelonoidis niger*, Cryptodira), também passando dos 100 cm comprimento de carapaça. A tartaruga-de-couro (*Dermochelys coriacea*, Cryptodira) é a maior tartaruga de hábito marinho e ultrapassa 200 cm de comprimento de carapaça, enquanto a menor é a tartaruga-de-Kemp (*Lepidochelys kempii*, Cryptodira), com 76 cm (Bonin *et al.*, 2006; Rodhin *et al.*, 2021).

Ao longo dos anos, diferentes autores exploraram a variação de tamanho em Testudines (e.g., Jaffe *et al.*, 2011; Rodrigues *et al.*, 2018; Vlachos e Rabi, 2018; Liparini *et al.*, 2019; Farina, 2021). Por mais que a diversidade atual desse grupo seja relativamente pequena (357 espécies; Rodhin *et al.*, 2021), as diferenças no tamanho do corpo são notáveis, como exposto acima. Isso fica ainda mais evidente quando incluimos os Testudines fósseis, cuja variação no comprimento da carapaça vai de

8,5 cm (*Kinosternon pojoaque*, do Mioceno dos Estados Unidos) a 280 cm (*Stupendemys geographica*, do Mioceno da Venezuela, Colômbia e Brasil; Bourque, 2012; Cadena *et al.*, 2020). Dessa forma, o clado é especialmente interessante para estudos que envolvam a variação do tamanho corporal e seus possíveis fatores determinantes.

2.OBJETIVO

Este capítulo teve como objetivo fazer uma revisão bibliográfica buscando identificar os principais fatores e variáveis ambientais foram previamente propostos como determinantes nas variações de tamanho em Testudines.

3.MATERIAIS E MÉTODOS

Foi realizada uma revisão bibliográfica do tipo integrativa de estudos publicados (e.g. artigos, dissertações) por meio de levantamento bibliográfico, com uma abordagem metodológica descritiva e exploratória. Para o desenvolvimento deste trabalho, seguimos as seguintes etapas: 1) identificar o tema e elaboração da questão norteadora (“Quais variáveis ambientais influenciam a variação de tamanho corporal em Testudines?”); 2) definir as palavras-chave norteadoras para a pesquisa; 3) estabelecer os critérios para inclusão e exclusão dos estudos; 4) definir a base de dados de pesquisa; 5) avaliar os estudos incluídos; 6) interpretar os resultados; e 7) apresentar a revisão.

Durante a busca (realizada em janeiro de 2023), utilizou-se o operador booleano “and” e os critérios de busca foram: “a qualquer momento” (ou seja, todas as datas de trabalhos disponíveis); “ordenado por relevância”; “em qualquer idioma” e “de qualquer tipo” (ou seja, todas as publicações disponíveis; i.e. artigos científicos, teses, dissertações e capítulos de livro). As palavras-chave foram incluídas em inglês: *Testudines*, *Body Size* e *Environmental factors*.

Já o critério de inclusão dos trabalhos foi: selecionar todos aqueles que mostram a relação do tamanho de testudinos com alguma variável ambiental. A base de dados selecionada para a pesquisa foi o Google Acadêmico. Em relação às

análises e síntese dos dados, estas foram realizadas de forma descritiva, possibilitando a observação, descrição e classificação dos dados com a finalidade de reunir o conhecimento acerca do tema explorado nesta revisão.

As análises foram divididas em duas etapas: a primeira constituiu na pré-seleção dos trabalhos pelo título e leitura dinâmica para saber se o trabalho de fato estava relacionado ao tema desta revisão; e a segunda, se baseou em uma leitura analítica das produções científicas selecionadas.

4.RESULTADOS E DISCUSSÃO

Com as palavras-chave utilizadas na busca no Google Acadêmico, obtivemos aproximadamente 24.000 resultados, dos quais foram pré-selecionados os 200 primeiros trabalhos, pois notou-se que os seguintes correspondem a artigos que fogem do tema proposto. Um total de 17 trabalhos foram selecionados após a primeira etapa da análise, estando eles listados abaixo na Tabela 1:

Tabela 1: Lista dos artigos analisados nesta revisão bibliográfica, com seus respectivos títulos, autores, anos de publicação e locais de publicação, ordenados cronologicamente.

| | Título | Autor(es) | Ano | Revista |
|---|--|---|------------|---------------------------------|
| 1 | The Influence of Growth Rate on Age and Body Size at Maturity in Female Snapping Turtles (<i>Chelydra serpentina</i>). | David A. Galbraith, Ronald J. Brooks e Martyn E. Obbard | 1989 | Copeia |
| 2 | Growth Rate, Body Size, Sexual Dimorphism and Morphometric Variation in Four Populations of Painted Turtles (<i>Chrysemys picta bellii</i>) from Nebraska. | John W. Rowe | 1997 | The American Midland Naturalist |
| 3 | Growth in a cold environment: body size and sexual maturity in a northern population of spotted turtles, <i>Clemmys guttata</i> . | Jacqueline D. Litzgus e Ronald J. Brooks | 1998 | Canadian Journal of Zoology |

- | | | | | |
|----|--|---|------|--|
| 4 | Variation in Morphology and Reproduction in Loggerheads, <i>Caretta caretta</i> , Nesting in the United States, Brazil, and Greece. | Manjula Tiwari e Karen A. Bjorndal | 2000 | Herpetologica |
| 5 | Experimental analysis of an early life-history stage: avian predation selects for larger body size of hatchling turtles. | Fredric J. Janzen, John K. Tucker e Gary L. Paukstis | 2000 | Journal of Evolutionary Biology |
| 6 | Bergmann's rule in nonavian reptiles: turtles follow it, lizards and snakes reverse it. | Kyle G. Ashton e Chris R. Feldman | 2003 | Evolution |
| 7 | Morphometric variation and its effect on reproductive potential in female Colombian slider turtles (<i>Trachemys callirostris callirostris</i>). | Juan M. Daza e Vivian P. Páez | 2007 | Herpetologica |
| 8 | The evolution of island gigantism and body size variation in tortoises and turtles. | Alexander L. Jaffe, Graham J. Slater e Michael E. Alfaro | 2011 | Biology Letters |
| 9 | Do Turtles Follow the Rules? Latitudinal Gradients in Species Richness, Body Size, and Geographic Range Area of the World's Turtles. | Kenneth D. Angielczyk, Robert W. Burroughs e Chris R. Feldman | 2015 | Journal of Experimental Zoology |
| 10 | Morphology and sexual dimorphism of <i>Acanthochelys spixii</i> (Testudines, Chelidae) in Brazil. | Alex Bager, Priscila S. Lucas, Aline Costa, Júlio C. S. Lima e Melise L. Silveira | 2016 | Tropical Zoology |
| 11 | Stable or plastic body shape? <i>Emys orbicularis</i> hatchlings-juveniles growth patterns under different ecological conditions. | Marco A.L. Zuffi, Marco Mangiacotti, Giovanni D. Masucc, Roberto Sacchi, Stefano Scali e Marco Sannolo | 2017 | North-Western Journal of Zoology |

| | | | | |
|----|--|---|------|---|
| 12 | Ecological regime shift drives declining growth rates of sea turtles throughout the West Atlantic. | Karen A. Bjorndal <i>et al.</i> | 2017 | Global Change Biology |
| 13 | Climate and patterns of body size variation in the European pond turtle, <i>Emys orbicularis</i> . | Julia Joos, Martin Kirchner, Melita Vamberger, Marzieh Kaviani, Mohammad R. Rahimibashar, Uwe Fritz e Johannes Müller | 2017 | Biological Journal of the Linnean Society |
| 14 | Environmental effects on growth, reproduction, and life-history traits of loggerhead turtles. | Nina Marn, Marko Jusup, Tarzan Legović, S.A.L.M. Kooijman e Tin Klanjšček | 2017 | Ecological Modelling |
| 15 | Macroecological patterns of sexual size dimorphism in turtles of the world. | Mickey Agha, Joshua R. Ennen, A. Justin Nowakowski, Jeffrey E. Lovich, Sarah C. Sweat e Brian D. Todd | 2018 | Journal of Evolutionary Biology |
| 16 | The Effect of Environmental Conditions on Body Size and Shape of a Freshwater Vertebrate. | Joshua R. Ennen, Mary Lou Hoffacker, Will Selman, Christopher Murray, James Godwin, Rocko A. Brown e Mickey Agha | 2019 | Copeia |
| 17 | Characterization of macroevolutionary patterns of body size in Testudinata. | Bruna de M. Farina | 2021 | Dissertações USP |

Entre os 17 trabalhos analisados sobre Testudines relacionados com o tamanho corporal, é possível notar que grande parte desses estudos estão relacionados ao grupo Cryptodira (12 trabalhos), apenas um com uma espécie de Pleurodira, e quatro estudos realizados com ambos os grupos (Cryptodira e

Pleurodira). O mais antigo entre os trabalhos encontrados data de 1989, enquanto o mais recente é de 2021, sendo que a maioria (nove) foi publicada ao longo da década passada.

Um dos aspectos abordados nos trabalhos foi a relação entre o tamanho corporal em Testudines e as interações ecológicas. Janzen e colaboradores (2000) realizaram experimentos com tartarugas-de-orelha-vermelha (*Trachemys scripta elegans*), a fim de testar a hipótese de que o tamanho dos filhotes é o principal fator de mortalidade desses filhotes por predadores avianos diurnos. O tamanho corporal foi um importante preditor de recaptura de filhotes vivos e de encontrar os filhotes mortos por condições naturais, mas não foi importante quando os predadores diurnos foram removidos da área. A taxa geral de recaptura mais que dobrou quando os predadores foram excluídos, em comparação às condições naturais. Então, os autores concluíram que as aves são um importante agente de seleção de tamanho em tartarugas recém-eclodidas e que neste sistema ser maior é benéfico (Janzen *et al.*, 2000).

Marn e colaboradores (2017) adotaram a hipótese de que os dois fatores ambientais mais significativos que respondem pela variabilidade intrapopulacional na taxa de reprodução e na taxa de crescimento são a temperatura e a disponibilidade de alimentos, e esses dois fatores determinam a resposta biológica de um indivíduo. Logo, quantificaram os efeitos das mudanças na temperatura e na disponibilidade de alimentos na fisiologia individual de tartarugas-cabeçudas (*Caretta caretta*) e os traços resultantes da história de vida. Para isso, os autores utilizaram o modelo de DEB (Dynamic Energy Budget) e os principais resultados são que o tamanho final (comprimento e massa) depende principalmente da disponibilidade de alimentos, com crescimento e maturidade afetados principalmente pela temperatura, mas positivamente correlacionados com a disponibilidade de alimentos. A taxa de reprodução é aumentada tanto pela disponibilidade de alimentos quanto pela temperatura, já que a disponibilidade de alimentos determina o gasto de energia para a produção de ovos, e a temperatura afeta a taxa de processos relacionados (e.g. formação do vitelo).

Em outro trabalho realizado com tartarugas marinhas, Bjorndal e colaboradores (2017) compilaram um grande conjunto de dados e utilizaram modelos mistos aditivos

generalizados para avaliar as covariáveis que poderiam afetar as taxas de crescimento corporal. Os autores concluíram que o declínio nas taxas de crescimento das tartarugas marinhas provavelmente é resultado de um regime ecológico que ocorreu no final dos anos 1990 e que foi acentuado pelos impactos cumulativos da degradação antropogênica nos habitats de forrageamento das tartarugas (Bjorndal *et al.*, 2017).

Ainda sobre temperatura, alguns autores investigaram se os Testudines seguem ou não a Regra de Bergmann. Segundo o trabalho de Ashton e Feldman (2003), os quelônios seguem a regra de Bergmann, pois 19 espécies das 23 analisadas pelos autores aumentam de tamanho com o aumento da latitude, e 14 de 15 espécies analisadas diminuem de tamanho com o aumento da temperatura. Já os Squamata seguem o inverso desta regra, de acordo com esse trabalho.

Os padrões globais (gradiente latitudinal de espécies, regra de Bergmann e regra de Rapoport) em Testudines se mostraram significativos usando métodos filogenéticos e não filogenéticos. Angielczyk e colaboradores (2015) mostraram que a diversidade de tartarugas chega ao seu máximo aos 25° Norte, sendo um padrão global incomum. Com base em estudos anteriores com squamatas (lagartos e serpentes), quelônios e aves, e também em trabalhos anteriores que estabeleceram os *hotspots* de biodiversidade (Forster, 1778, von Humboldt, 1807, Schall & Pianka, 1978, Hawkins *et al.*, 2003; Araújo *et al.*, 2007, Mittlebach *et al.*, 2007), a riqueza de espécies de Testudines estaria concentrada em baixas latitudes. Ao contrário de Ashton e Feldman (2003), Angielczyk e colaboradores (2015) inferem que os Testudines não seguem a Regra de Bergmann e podem mostrar o inverso, ou seja, são maiores em latitudes mais baixas. Também demonstram uma complexa relação entre a latitude e o tamanho do território que segue a Regra de Rapoport, que descreve a tendência de as áreas de ocorrência das espécies aumentarem com o aumento da latitude (Rapoport, 1982, Stevens, 1989, Angielczyk *et al.*, 2015). Já o tamanho corporal e o tamanho da distribuição geográfica mostraram-se significativamente correlacionados. Assim, os autores propuseram que as diferentes variáveis bióticas e abióticas auxiliam a explicar essa correlação entre tamanho corpóreo e diversidade de espécies, e também o tamanho do corpo e o tamanho da distribuição.

Joos e colaboradores (2017) avaliaram se os cágados-de-carapaça-estriada (*Emys orbicularis*) seguem a regra de Bergmann no continente Europeu, e os resultados das análises demonstraram que as flutuações regionais de temperatura e a precipitação são melhores preditores em relação ao tamanho corpóreo do que as variações latitudinais de temperatura, principalmente para fêmeas. O tamanho corpóreo da fêmea, período de atividade e época de nidificação podem estar relacionados, pois as fêmeas do sul são menores e realizam várias ninhadas menores por estação, enquanto as fêmeas no norte possuem um tamanho maior e geram apenas uma ninhada grande. Embora as condições climáticas pareçam influenciar o tamanho corporal de *E. orbicularis*, essa espécie não segue a Regra de Bergmann. Além disso, a comparação de espécimes vivos e fósseis de *E. orbicularis* procedentes da Alemanha revela que esses cágados fósseis eram geralmente menores do que os coespecíficos atualmente existentes da mesma área.

As condições hidrodinâmicas foram abordadas em diferentes trabalhos (Rowe, 1997; Zuffi *et al.*, 2017; Ennen *et al.*, 2019). Em um deles (Rowe, 1997), o autor avaliou tamanho corporal, taxa de crescimento individual, variação morfométrica e dimorfismo sexual de tamanho em quatro populações de tartarugas-pintadas (*Chrysemys picta belli*) do Nebraska, nos Estados Unidos, sendo duas regiões associadas a lagos e duas a riachos. A taxa de crescimento individual juvenil e o tamanho médio do adulto foram maiores nas populações de sistemas lacustres do que nas populações de sistemas fluviais. As comparações das taxas médias de crescimento individual dos juvenis e o tamanho médio dos ovos das populações estudadas nesse trabalho estão de acordo com os que já haviam sido relatados em estudos anteriores, de modo que as populações que possuem massa de ovos menores possuíam as taxas médias de crescimento individual dos jovens maiores do que as populações de ovos maiores. Por fim, as taxas médias de crescimento individual dos juvenis foram maiores nas populações dos grandes lagos que nas populações de rios menores. Ainda, as fêmeas deste estudo eram maiores e o dimorfismo sexual foi maior em populações com taxas de crescimento individual relativamente baixas, mas esse padrão é inconsistente com os resultados de outras populações locais de *C. p. belli* intimamente relacionadas. Em relação ao tamanho do corpo, a largura da carapaça, a altura do casco e o comprimento do plastrão, variaram significativamente dentro e entre os sexos e populações. Diferenças na largura e altura do casco entre populações foram

hipoteticamente relacionadas a diferenças na frequência de reprodução e na hidrodinâmica entre sistemas de lagos e rios.

No trabalho de Zuffi *et al.* (2017), testes foram feitos para determinar se o habitat afeta as características da carapaça das tartarugas de água doce desde o nascimento. Foram selecionados aleatoriamente filhotes de cágados-de-carapaça-estriada (*Emys orbicularis*) de ninhadas em uma mesma área e colocados em dois tratamentos diferentes: ambiente lêntico e ambiente lótico. Os cascos foram caracterizados usando morfometria linear e geométrica na eclosão e após um ano, e a análise da trajetória fenotípica foi realizada para ambos os tipos de dados. A trajetória fenotípica compreende a sequência de mudanças no fenótipo de um organismo ao longo do tempo durante o desenvolvimento ou em resposta a mudanças ambientais. O crescimento da carapaça foi isométrico em proporção e forma, enquanto o plastrão exibiu um padrão alométrico, ou seja, o comprimento cresceu mais que a largura, e o contorno apresentou expansão na parte posterior e compressão na parte anterior. Os resultados obtidos neste trabalho mostraram que as condições hidrodinâmicas durante o crescimento parecem não afetar as trajetórias fenotípicas das proporções de carapaça e plastrão de *E. orbicularis*. Por outro lado, foi observado um efeito significativo na trajetória fenotípica da carapaça quanto ao componente de tamanho (mas não o componente angular), que foi influenciado positivamente pelo tratamento de ambiente lêntico, sugerindo diferentes taxas de crescimento entre os dois tipos de ambientes (Zuffi *et al.*, 2017).

Ennen e colaboradores (2019) utilizaram a metodologia de morfometria geométrica para determinar se as variações na morfologia do casco são influenciadas pela localização dentro da bacia de drenagem (área de drenagem cumulativa) em uma espécie de tartaruga-mapa (*Graptemys nigrinoda*). Além disso, os autores investigaram até que ponto a salinidade pode levar a variações morfológicas semelhantes nas extensões costeiras. Os autores encontraram que o comprimento da carapaça, a altura do casco e a variação da forma da carapaça covariam com a área de drenagem cumulativa em ambos os sexos. Os cascos são maiores e mais abobadados com maiores áreas de drenagem cumulativa. Além disso, *G. nigrinoda* de áreas de drenagem cumulativa maiores são caracterizadas por deslocamentos distais na orientação dos escudos costais e marginais, e por deslocamentos mediais nos escudos costais. Os autores propuseram uma hipótese de que existe uma

vantagem locomotora potencial de um fenótipo de carapaça abobadada em habitats lânticos, provavelmente relacionados à flutuabilidade. Além disso, o aumento do tamanho do corpo provavelmente pode ser uma vantagem seletiva para habitar áreas de água salobra ricas em recursos, com o aumento da diversidade alimentar.

Outros estudos mostraram diferenças entre populações que vivem em diferentes locais e habitats. Nos estudos de Galbraith e colaboradores (1989) com as tartarugas-mordedoras (*Chelydra serpentina*) no Algonquin Provincial Park, no Canadá, os autores documentaram o crescimento de tartarugas fêmeas utilizando registros de recaptura de indivíduos marcados e reconstrução da taxa de crescimento com base nas linhas de crescimento da carapaça. Os filhotes recapturados não cresceram até a primeira primavera após a eclosão, mas cresceram em média 1 cm por ano nos três anos seguintes. As fêmeas observadas nidificando pela primeira vez eram mais velhas e maiores do que o esperado a partir das estimativas (idade média estimada em 17-19 anos), mas menores e mais jovens do que a fêmea adulta média da população. As fêmeas nesta população de tartarugas do norte atingem a maturidade reprodutiva em tamanho e idade maiores do que as fêmeas em outras populações dessa espécie. Isso sugere que a idade da primeira reprodução é menos importante para o sucesso reprodutivo do que o tamanho da fêmea, já que tamanhos maiores podem aumentar a fecundidade e melhorar a sobrevivência no inverno.

Litzgus e Brooks (1998) avaliaram as taxas de crescimento, tamanho do corpo adulto, idade e tamanho na maturidade sexual de tartarugas-pintadas (*Clemmys guttata*) em um local de clima temperado do Hemisfério Norte. As análises indicaram que as taxas de crescimento foram inversamente relacionadas ao tamanho do corpo; a variação individual na taxa de crescimento foi alta, e fêmeas e machos não diferiram com relação às taxas de crescimento. Ainda, observou-se que as tartarugas-pintadas do norte atingem um tamanho corporal adulto médio maior em relação às populações do sul. Os indivíduos não apresentaram dimorfismo sexual em relação ao comprimento da carapaça; no entanto, o comprimento do plastrão foi maior nas fêmeas. A maturidade sexual foi alcançada em um tamanho maior e idade mais avançada em tartarugas-pintadas do norte em relação a populações com distribuição mais austral (Litzgus e Brooks, 1998).

Ainda quanto a diferentes populações e aspectos reprodutivos, Tiwari & Bjorndal (2000) quantificaram as diferenças na morfologia e no desempenho reprodutivo em tartarugas-cabeçudas (*Caretta caretta*) que nidificam nos Estados Unidos (estado da Flórida, região temperada), no Brasil (região tropical) e na Grécia (região mediterrânea). Tamanho do corpo, tamanho da ninhada, tamanho do ovo (diâmetro e massa) e dimensões dos ninhos foram avaliados. Os comprimentos retilíneos da carapaça de *C. caretta* que nidificam na Flórida e no Brasil não diferiram significativamente, mas as tartarugas gregas eram menores do que as duas populações do Atlântico. Quanto à comparação dos tamanhos das ninhadas, as tartarugas gregas produziram as maiores ninhadas em relação ao tamanho do corpo, seguidas pelo Brasil e pela Flórida. O tamanho dos ovos variou significativamente entre as três populações. As dimensões do ninho foram semelhantes na Flórida e na Grécia, mas apenas a profundidade do ovo mais alto e a largura da câmara do ninho foram semelhantes na Grécia e no Brasil. As diferenças entre as populações sugerem que cada população dentro e fora da praia de desova experimenta e responde a diferentes combinações de fatores de seleção. Dados morfológicos e reprodutivos de outras populações de *C. caretta* foram coletados da literatura pelos autores e analisados quanto às tendências latitudinais nas bacias oceânicas e no Atlântico-Mediterrâneo. Foi encontrada uma correlação negativa significativa entre o tamanho corporal e a latitude quanto o tamanho do ovo nas bacias oceânicas e dentro do Atlântico-Mediterrâneo. Não houve correlação entre tamanho de ninhada e a latitude, e as correlações não foram significativas quando os dados das tartarugas do Mediterrâneo foram excluídos da análise. Isto sugere que os indivíduos do Mediterrâneo enfrentam condições ambientais significativamente diferentes das demais populações de tartarugas marinhas (Tiwari & Bjorndal, 2000).

Daza e Páez (2007) avaliaram a variação morfológica e o esforço reprodutivo em fêmeas de nove populações de *Trachemys callirostris callirostris* do norte da Colômbia. Neste estudo, foi demonstrado que as populações diferem tanto no tamanho médio das fêmeas quanto na forma corporal, com a variação tendo mais relação com as características do habitat do que com as distâncias geográficas entre os locais. As fêmeas maiores foram encontradas em áreas com maior precipitação anual e menor pressão de caça, e o tamanho das fêmeas está fortemente correlacionado com o tamanho e massa da ninhada. Embora as características do

habitat influenciem o tamanho das fêmeas, este fator sozinho não foi um preditor do potencial reprodutivo (Daza e Páez, 2007)

Jaffe e colaboradores (2011) realizaram análises comparativas da evolução do tamanho corporal em tartarugas, cágados e jabutis dentro de uma estrutura filogenética, com dados de espécies fósseis e viventes. Os resultados desses estudos demonstram uma acentuada relação entre habitat e tamanho corporal em quelônios. Os autores encontraram fortes evidências de um tamanho corporal ideal maior e distinto para tartarugas marinhas e tartarugas insulares, com as tartarugas insulares mostrando suporte para a regra do gigantismo insular em amniotas não-mamíferos. O tamanho ideal das tartarugas terrestres continentais e cágados é semelhante e menor, embora a variação do tamanho do corpo nessas formas seja qualitativamente maior. O maior número de nichos potenciais em água doce e ambientes terrestres pode significar relações de tamanho corporal mais complexas nesses habitats (Jaffe *et al.*, 2011).

No Brasil, a variação no tamanho corporal, dimorfismo sexual e a razão sexual das populações de cágado-negro (*Acanthochelys spixii*) foi avaliada ao longo de sua distribuição (Bager *et al.*, 2016). No geral, as fêmeas mostraram-se maiores que os machos e os espécimes da população de Minas Gerais são menores que aqueles do Rio Grande do Sul; a razão sexual para ambas as populações é de 1:1.

Agha e colaboradores (2018) examinaram a variação geográfica do dimorfismo sexual de tamanho em tartarugas e exploraram as correlações ecológicas e ambientais utilizando métodos filogenéticos comparativos. Os autores propuseram que a variação geográfica, magnitude e direção do dimorfismo sexual de tamanho em tartarugas são melhor explicadas pela associação ao habitat, variação anual de temperatura e precipitação anual. O uso de habitats terrestres e semiaquáticos foi associado ao dimorfismo sexual de tamanho com tendência para machos maiores, e o uso de habitat aquático foi associado com o viés para as fêmeas maiores. Os resultados também sugeriram que uma maior variabilidade de temperatura está associada ao dimorfismo sexual de tamanho com viés para as fêmeas. Climas mais úmidos estão associados com o dimorfismo com tendências para machos maiores, e climas áridos para as fêmeas maiores. Também houve suporte para uma tendência latitudinal global no dimorfismo sexual de tamanho, com as fêmeas sendo maiores

que os machos em direção aos polos, principalmente nas famílias Emydidae e Geoemydidae. A estimativa de sinal filogenético para o tipo de habitat e a estimativa do sinal filogenético para dimorfismo sexual de tamanho indicam que espécies intimamente relacionadas ocupam habitats semelhantes e exibem direção e magnitude de dimorfismo semelhantes. Os autores propõem que esses padrões globais de dimorfismo sexual de tamanho podem surgir do comportamento reprodutivo específico do sexo, fecundidade e respostas específicas do sexo a fatores ambientais que diferem entre os habitats e variam sistematicamente ao longo da latitude (Agha *et al.*, 2018).

Farina (2021) explorou a evolução do tamanho corporal em Testudinata, analisando os fatores associados à possível existência de padrões e tendências evolutivas. Os resultados mostram que não existe um padrão geral que explique o tamanho das tartarugas ao longo do tempo. Por outro lado, tartarugas com diferentes hábitos ecológicos e diferentes origens apresentam diferentes padrões de variação de tamanho. As tartarugas de água doce mostram pequenas diferenças ao longo do tempo, possivelmente relacionadas a diferentes fatores ambientais que caracterizam os mais diversos habitats de água doce. Além disso, existem grandes diferenças entre tartarugas terrestres e marinhas, e o tamanho das tartarugas terrestres pode estar relacionado a condições ambientais específicas e à colonização de ilhas; já as tartarugas marinhas possuem adaptações a ambientes pelágicos, as quais permitem uma dispersão maior do grupo. Uma possível tendência de aumento ou diminuição de tamanho foi observada em algumas linhagens, mas isso não foi suportado por modelos evolutivos ajustados (Farina, 2021).

Assim, nota-se que os principais fatores elencados nesses trabalhos como tendo o potencial de influenciar no tamanho corporal em Testudines são: disponibilidade de alimento, localização/tipo de habitat, intensidade/pressão de caça, predação, fatores climáticos (e.g. precipitação anual) e fatores hidrodinâmicos. Diante do exposto acima, nota-se que: a maioria dos trabalhos (11) versam sobre uma única espécie. Desses, um testou a respeito da Regra de Bergmann, três avaliaram diferentes condições hidrodinâmicas, cinco avaliaram diferenças entre populações que ocupam diferentes localidades/regiões, dois versaram sobre aspectos ecológicos; e apenas cinco levaram em conta aspectos filogenéticos e/ou macroevolutivos.

Em relação aos estudos filogenético e/ou macroevolutivos, os autores Ashton & Feldman (2003) não incluíram espécies de Pleurodira nas análises. Os demais trabalhos incluíram os pleuródiros em suas análises: Angielczyk e colaboradores (2015) analisaram espécies das três famílias viventes (Chelidae, Podocnemididae e Pelomedusidae), Agha *et al.* (2017) incluíram espécies das duas famílias (Chelidae e Podocnemididae), e Jaffe *et al.* (2011) e Farina (2021) incluíram em suas análises vários pleuródiros viventes e fósseis. Nota-se, portanto, que poucos trabalhos abordaram aspectos macroevolutivos em Testudines, e nenhum deles explorou esses aspectos exclusivamente para os Pleurodira.

Em geral, os estudos com Testudines encontraram resultados significativos para diferentes variáveis, porém poucos versaram especificamente sobre os pleuródiros. Esses estudos também destacam que o tamanho corporal em Testudines é influenciado por diferentes fatores ambientais e enfatizam a complexidade dos aspectos evolutivos e ecológicos desse grupo em diferentes ambientes.

CAPÍTULO II: EVOLUÇÃO DO TAMANHO CORPORAL EM TARTARUGAS PLEURODIRA E SUA RELAÇÃO COM PARÂMETROS AMBIENTAIS

5. INTRODUÇÃO

5.1 Caracterização do Grupo de Estudo

Testudines é um grupo de animais facilmente reconhecíveis pela presença de carapaça e plastrão, e incluem os jabutis, tartarugas-marinhas e cágados, que somam aproximadamente 357 espécies viventes (Rodhin *et al.*, 2021). Estudos morfológicos e moleculares reconhecem o monofiletismo de Testudines, porém seu posicionamento em relação aos outros saurópsidos é tema de debate, tanto pela presença de um casco, que modifica grandemente seu plano corporal, quanto pelo fato de ser o único grupo de amniotas viventes a apresentar o crânio do tipo anápsido (Gaffney, 1984; Fujita *et al.*, 2004). Nesse sentido, descrições recentes de novos fósseis e estudos de biologia do desenvolvimento tem trazido luz à questão (Nagashima *et al.*, 2014; Schoch e Sues, 2015).

Os representantes de Testudines apresentam diferentes hábitos, desde inteiramente terrestre, como os jabutis (Testudinidae), a inteiramente aquático, como as tartarugas-marinhas (Cheloniodea), além de uma maioria de táxons semiaquáticos, adaptados a água-doce ou salobra (Bonin *et al.*, 2006; Rodhin *et al.*, 2017). O clado é subdividido em duas grandes linhagens (Figura 1A e B): Cryptodira, que possui retração vertical do pescoço para o interior do casco, e Pleurodira, que apresenta retração lateral do pescoço (Joyce *et al.*, 2004). De hábitos semiaquáticos, os Pleurodira viventes variam de 12 cm a mais de 100 cm de comprimento de carapaça (respectivamente na tartaruga-anã-africana, *Pelusios nanus*, e na tartaruga-amazônica, *Podocnemis expansa*; Broadley, 1981; Alho e Pádua, 1982, Rodhin *et al.*, 2021).

As espécies atuais de Pleurodira classificam-se em três famílias: Chelidae (61 spp.), Pelomedusidae (27 spp.) e Podocnemididae (8 spp.; Rodhin *et al.*, 2021). Os Chelidae estão presentes na América do Sul e Austrália. Na primeira região são reconhecidos os gêneros *Acantochelys*, *Chelus*, *Hydromedusa*, *Mesoclemmys*, *Platemys*, *Phrynops*, *Ranacephala* e *Rhinemys*, enquanto os gêneros *Chelodina*, *Euseya*, *Elusor*, *Emydura*, *Flaviemys*, *Myuchelys*, *Pseudemyura* e *Rheodytes* estão

distribuídos na Austrália (Wilson e Swan, 2003; Von Dijk *et al.*, 2014; Rodhin *et al.*, 2021). Os gêneros *Pelomedusa* e *Pelusios*, que compõe a família Pelomedusidae, distribuem-se principalmente na África continental e Madagascar, enquanto a família Podocnemididae apresenta um gênero, *Erymnochelys*, com ocorrência em Madagascar e outros dois, *Peltocephalus* e *Podocnemis*, presentes na América do Sul (Rodhin *et al.*, 2021).

Em relação à distribuição dos representantes viventes, tipicamente Gondwânica como expresso acima, o registro fóssil de Pleurodira é geograficamente mais amplo, incluindo América do Norte, Eurásia e Índia (Figura 2). Além disso, havia táxons de tamanhos muito maiores que as espécies atuais, chegando até 2,8 metros (*Stupendemys geographicus*, Cadena *et al.*, 2020a). Outro ponto interessante do registro fóssil são evidências que mostram que pleuródiros fósseis também exploravam nichos marinhos, como por exemplo a espécie *Bairdemys thalassica* (Gaffney *et al.*, 2006; Gaffney *et al.*, 2011; Cadena, 2015; Ferreira *et al.*, 2015; Joyce *et al.*, 2016).

O registro mais antigo de Pleurodira corresponde a *Atolchelys lepida*, do Cretáceo Inicial (Barremiano, ± 125 Ma) do nordeste brasileiro (Ferreira e Langer, 2013; Romano *et al.*, 2014). Os Podocnemidoidea representam os pleuródiros mais diversos no registro fossilífero, especialmente entre o Cretáceo e o Paleoceno (Gaffney, 1977; Gaffney *et al.*, 2006; Gaffney *et al.*, 2011). Bothremydidae é um clado extinto de Pelomedusoides, que possui uma diversidade de fósseis que vão desde o Cretáceo Inicial ao Paleógeno da América do Norte, África, Europa, Índia e Madagascar (Gaffney *et al.*, 2006). A família Araripemydidae é caracterizada por possuir uma carapaça muito fina e ausência do mesoplastrão, composta por duas espécies, *Araripemys barretoii*, encontrada no Cretáceo Médio da bacia do Araripe no Brasil, e *Laganemys tenerensis*, da Bacia Illumedden no Níger (Gaffney *et al.*, 2006, Sereno *et al.*, 2013). Euraxemydidae é uma família caracterizada por apresentar um processo medial do quadrado cobrindo parte o proótico e em contato com um processo ventral do exoccipital; é composta por dois gêneros, *Euraxemys* e *Dirqadim*, sendo o primeiro encontrado no Cretáceo Inicial da formação Santana do Brasil e o segundo no Cretáceo Tardio da região de Kem Kem, no leste do Marrocos (Gaffney *et al.*, 2006).



Figura 1. Mecanismos de retração do pescoço em Testudines. A: *Graptemys pseudogeographica*, um Cryptodira em vista lateral; B: *Phrynops hilarii*, um Pleurodira em vista dorsal. Imagem modificada de Werneburg (2015).

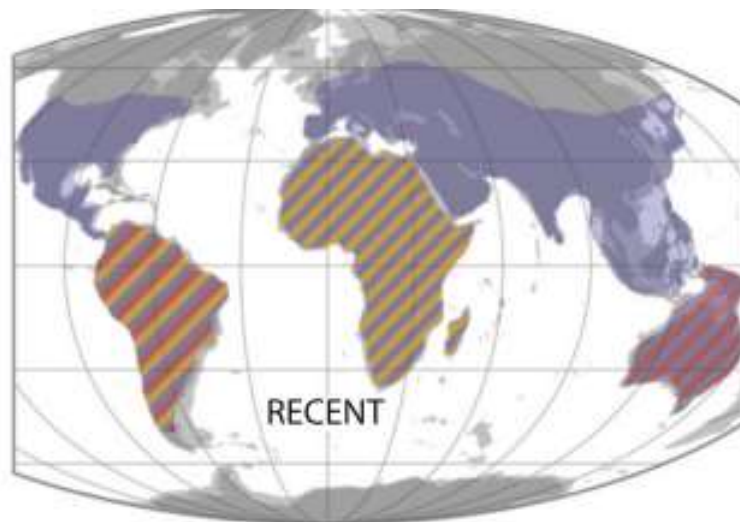


Figura 2. Distribuição atual dos clados de tartarugas (azul: Pan-Cryptodira, amarelo: Pan-Pelomedusoides e vermelho: Pan-Chelidae). Imagem modificada de Joyce *et al.* (2016)

5.2 Variação do tamanho corporal

Ao longo do tempo, os vertebrados desenvolveram uma grande variação de tamanho corporal, o qual impacta processos fisiológicos essenciais, determina as demandas energéticas e influencia diversas características vitais em nível ecológico, populacional e também comunitário (Smith *et al.*, 2016). Entre os estudos mais recentes que buscaram avaliar aspectos da evolução do tamanho corporal em Pleurodira, está o de Liparini e colaboradores (2019). Os autores analisaram se espécies aquáticas continentais e aquáticas costeiras possuem modos evolutivos diferentes. Os resultados preliminares mostraram que a história evolutiva dos pleuródiros se ajusta melhor a um modo estabilizador múltiplo de evolução, ou seja, os modelos que consideram forças evolutivas diferentes para cada ambiente explicam melhor a evolução deste grupo.

Em outro estudo recente, Farina e colaboradores (2023) avaliaram os padrões macroevolutivos de tamanho corporal para Testudinata, e os resultados indicaram que tartarugas de diferentes hábitos ecológicos, assim como de diferentes linhagens, apresentam diferentes padrões na variação de tamanho; ou seja, não se identificou um padrão geral que explique a variação de tamanho de todas as tartarugas ao longo do tempo. A título de exemplo, para Pan-Podocnemididae a tendência aparente é de o tamanho corporal aumentar ao longo do tempo, enquanto Chelidae parece mostrar uma tendência de diminuição desse tamanho. Quanto à relação do tamanho corporal com a paleotemperatura, para os pleuródiros amostrados obteve-se uma correlação fraca, porém significativa.

Desta forma, apesar de alguns trabalhos terem analisado aspectos relacionados à variação do tamanho corporal em Testudines, uma abordagem mais detalhada, com uma ampla amostragem taxonômica e avaliando diferentes variáveis ambientais, ainda não foi conduzida com foco nos Pleurodira (ver também o Capítulo I desta dissertação).

6.OBJETIVO

O objetivo deste capítulo foi entender como a variação do tamanho em Pleurodira evoluiu ao longo do tempo e do espaço, e inferir os fatores determinantes desta variação. Para tanto, avaliou-se o efeito das seguintes variáveis:

1. Proximidade filogenética;
2. Latitude/paleolatidade;
3. Temperatura/paleotemperatura;
4. Hábitat ocupado.

7. MATERIAL E MÉTODOS

7.1 Hipótese filogenética adotada

As análises aqui propostas utilizam como contexto filogenético a filogenia calibrada no tempo de Farina *et al.* (2023). Esta superárvore possui uma abrangência taxonômica considerável (846 taxóons de Testudinata, sendo 207 Pleurodira), correspondendo a uma das mais completas propostas filogenéticas elaboradas até o momento para o clado, e inclui espécies de pleuródios vivos e fósseis. A Figura 3, de Ferreira *et al.* (2018), demonstra a árvore de consenso estrito de Pan-Pleurodira e Pleurodira, que serviu de arcabouço para a construção da superárvore de Farina *et al.* (2023).

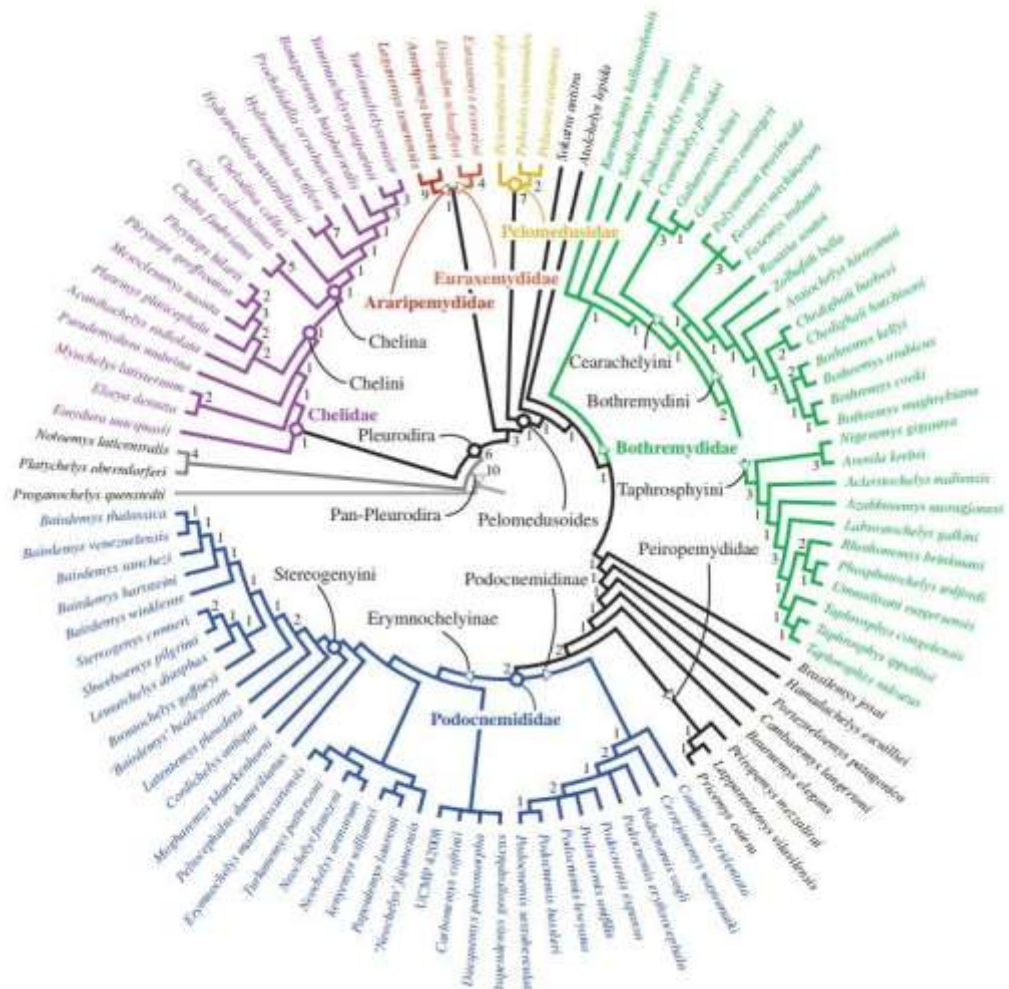


Figura 3. Árvore de consenso estrito de Pan-Pleurodira e Pleurodira. Imagem de Ferreira *et al.* (2018).

7.2 Construção da Base de dados

7.2.1 Tamanho corporal

O tamanho corporal foi estimado por meio do Comprimento Máximo Retilíneo de Carapaça (CMRC; Figura 4). Utilizou-se a base de dados de Farina *et al.* (2023), complementada por dados de outras fontes e selecionando a maior medida descrita para cada espécie (e.g., Rodhin *et al.*, 2021, The Reptile database e artigos científicos). Foram coletados dados de tamanho para 197 espécies de Pleurodira, sendo 89 viventes e 108 fósseis.

Os dados de tamanho de carapaça foram logaritmizados (Log10) para a condução de todas as análises, devido à grande variação de tamanho entre as espécies. Ademais, foram atualizadas as informações de 46 espécies em relação ao banco de dados de Farina *et al.* (2023), adotando-se o maior tamanho descrito na literatura.

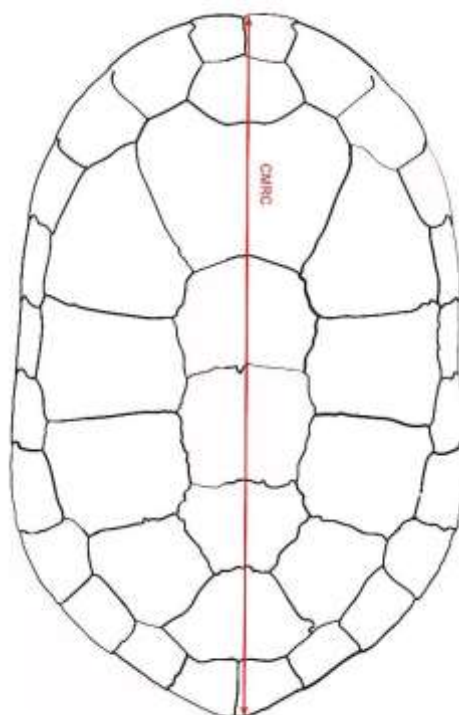


Figura 4. Esquema da carapaça de Testudines indicando o caráter morfométrico a ser utilizado como *proxy* do tamanho corporal no âmbito deste trabalho. CMRC: Comprimento máximo retilíneo da carapaça.

7.2.2 Latitude e Temperatura

Os dados de latitude foram obtidos a partir do banco de dados do GBIF e os dados de paleolatitude (para os espécimes fósseis) foram extraídos do Paleobiology Database. Em seguida, tais dados foram normalizados de modo a variar entre 0 e 90 e, para cada espécie, a mediana dos valores foi utilizada para as análises subsequentes. Para os dados de latitude extraídos do GBIF (Figura 5), foi necessário filtrar os pontos de distribuições, pois notou-se que havia locais muito distantes da distribuição conhecida da espécie (e.g., em coleções científicas, parques e

zoológicos). Além disso, foi calculado o ponto médio da distribuição para cada espécie, resultando na distribuição expressa na Figura 6.

Para os dados de temperatura, foi utilizada a média da temperatura global, dada pelas curvas de paleotemperatura de Zachos *et al.* (2008).

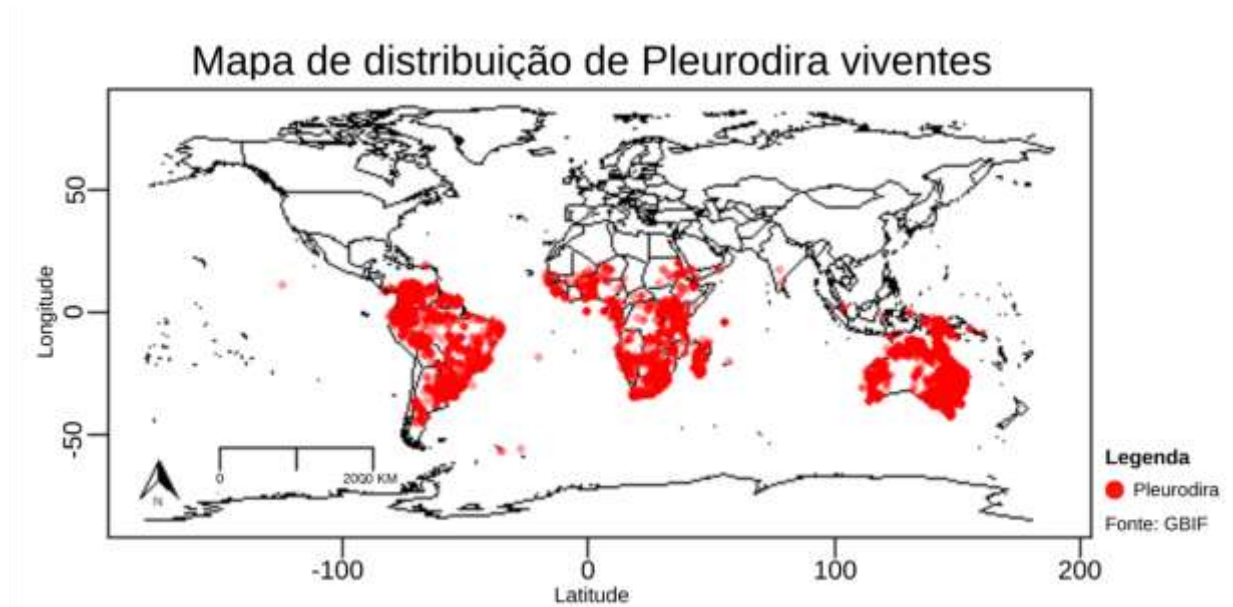


Figura 5. Mapa de distribuição de Pleurodira viventes com todos os pontos extraídos do GBIF.

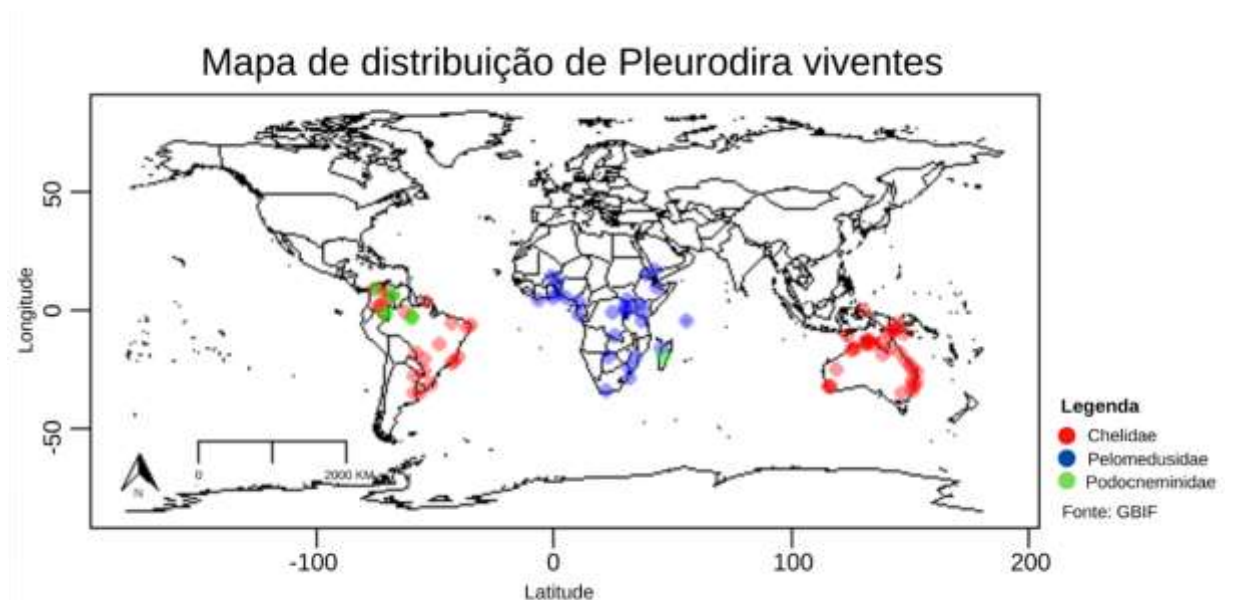


Figura 6. Mapa de distribuição de Pleurodira viventes com os pontos extraídos do GBIF após checagem e extração do ponto médio de distribuição para cada espécie. Verde: Podocnemididae, Azul: Pelomedusidae e Vermelho: Chelidae.

7.2.3 HÁBITAT ocupado

Em relação à variável ecológica de habitat ocupado, também foi utilizada a base de dados de Farina *et al.* (2023) como ponto de partida. Porém, as categorias de habitat classicamente adotadas para Testudines (i.e., marinho, terrestre e de água doce) foram subdivididas, a fim de refletir com maior detalhamento a variedade de ambientes ocupados pelos Pleurodira semiaquáticos dulcícolas. Nesse sentido, para as espécies viventes, foram utilizadas as seguintes categorias: ambiente lótico (i.e., rios, riachos e córregos) e ambiente lêntico (i.e., lagos, lagoas e reservatórios). Tais dados foram extraídos de diversas fontes (e.g., IUCN, The Reptile database, Rodhin *et al.*, 2021 e artigos científicos). Para a realização das análises foram criados índices das categorias de habitat (Tabela 2).

Tabela 2. Classificações de habitats ocupados e seus respectivos índices.

| Classificação de Habitat | Índice |
|------------------------------------|--------|
| Somente ambiente lótico | 0 |
| Preferencialmente ambiente lótico | 0,25 |
| Ambos os ambientes | 0,5 |
| Preferencialmente ambiente lêntico | 0,75 |
| Somente ambiente lêntico | 1 |

7.3 Análises estatísticas

Todas as análises conduzidas no ambiente computacional R (v. 3.6.1) (R CORE TEAM, 2019). Foram utilizados os seguintes pacotes para a realização das análises: *dispRity*, *tibble*, *geiger*, *ape*, *phytools*, *nlme*, *devtools*, *countrycode*, *CoordinateCleaner*, *dplyr*, *ggplot2*, *rgbif*, *sp*, *maps*, *phytools*, *caper*, *phylobase* e *phylosignal*. Os dados complementares e *scripts* estão disponíveis no seguinte link: https://drive.google.com/drive/folders/1sQ37jJ6UwjqDG9_-XYj3YrqSB258Rw4K?usp=sharing.

7.3.1 Sinal Filogenético

O sinal filogenético é o padrão das espécies filogeneticamente próximas de apresentarem atributos semelhantes. A análise de sinal filogenético foi conduzida utilizando os pacotes *phylobase* e *phylosignal* (Blomberg *et al.*, 2003).

7.3.2 Regressões

Os Métodos Filogenéticos Comparativos levam em conta a não-independência entre as espécies ao analisar conjuntos de dados, contando com ferramentas que permitem avaliar o grau de importância da filogenia entre variáveis, e se certa categorização se correlaciona à filogenia (Harmon, 2019).

Em relação às análises com a temperatura/paleotemperatura, a variável de tamanho foi separada em média, mínima, máxima e disparidade do tamanho corporal através do tempo. Para testar se o tamanho corporal está relacionado às variáveis contínuas ao longo do tempo geológico, foram realizados testes de correlações entre séries temporais empregando o método dos mínimos quadrados generalizados (GLS) e permitir testar a correlação entre duas séries temporais. Foram utilizadas as curvas de paleotemperatura de Zachos *et al.* 2008, e os dados de intervalo de tempo foram divididos em 10 Ma.

Para as análises relacionadas a latitude e habitat foram conduzidas regressões filogenéticas utilizando a PGLS. No caso de táxons que ocorrem em mais de uma localidade, como é o caso das espécies viventes e de algumas extintas, foram conduzidos testes de sensibilidade adotando valores de mediana.

8. RESULTADOS E DISCUSSÃO

8.1 Sinal filogenético

O resultado do sinal filogenético é de $\lambda = 0.9159828$, demonstrando que há um forte sinal e que o atributo de interesse é compartilhado pelos táxons amostrados.

8.2 Tamanho corporal e latitude

As análises de pGLS entre tamanho corporal e a mediana da latitude foram conduzidas inicialmente somente com os pleuródiros vivos (n= 81) e os resultados obtidos são: $p= 0,1868$ e $r^2 = 0,00957$. Posteriormente, adicionamos os dados dos pleuródiros fósseis e os resultados foram: $p= 0,3703$ e $r^2= -0,001053$. Desta forma, é possível observar que não há correlação entre o tamanho corporal e a latitude/paleolatitude em Pleurodira, pois os valores obtidos de p não são significativos ($<0,05$). A Figura 7 mostra os *plots* relacionando o LOG do tamanho da carapaça e a mediana da latitude.

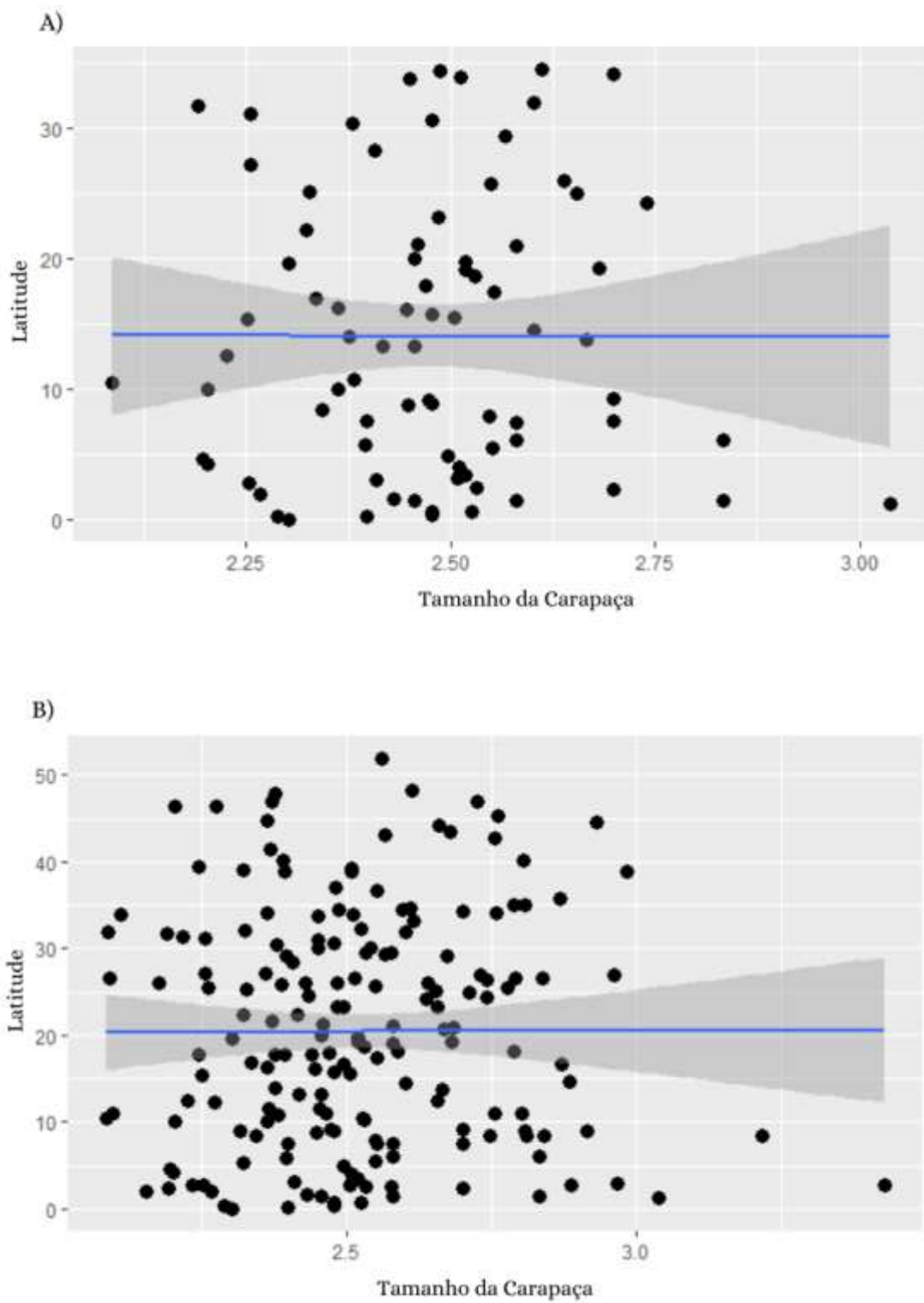


Figura 7. *Plots* relacionando a mediana da latitude e o LOG do tamanho de carapaça dos pleuródios vivos (A), e em vivos e fósseis (B).

Análises exploratórias com o LOG do tamanho corporal e a mediana da latitude também foram conduzidas por subgrupos e os resultados estão expressos na Tabela 3.

Tabela 3. Valores de p e r^2 das análises de pGLS por subgrupos de Pleurodira.

| Subgrupos | pGLS | |
|-------------------------------------|-----------|----------|
| | P | r^2 |
| Bothremydidae | 0,1442 | 0,03214 |
| Chelidae (viventes) | 0,1983 | 0,0151 |
| Chelidae e Pan-Chelidae | 5,827e-05 | 0,2284 |
| Pelomedusidae | 0,4851 | -0,03578 |
| Podocnemididae (viventes) | 0,6733 | -0.1297 |
| Podocnemididae (viventes e fósseis) | 0,001033 | 0,03214 |

Após as análises por subgrupos é possível observar que para a maioria não há correlação entre o tamanho corporal e a latitude/paleolatidade, pois os valores obtidos de p não são significativos ($<0,05$). Os dois únicos grupos que mostraram ter uma correlação significativa foi Chelidae+Pan-Chelidae e Podocnemididae, quando incluímos as espécies fósseis nas análises, apresentando o valor de $p = 5,827e-05$ e $p = 0,0010$ respectivamente.

8.3 Tamanho corporal e habitat ocupado

Em relação ao índice do habitat, os resultados da análise de pGLS foram: $p=0,09182$ e $r^2= 0,02795$, demonstrando uma relação não significativa da variável índice de hábitat, assim como desta combinada com a mediana da latitude, para explicar a variação de tamanho em pleuródios.

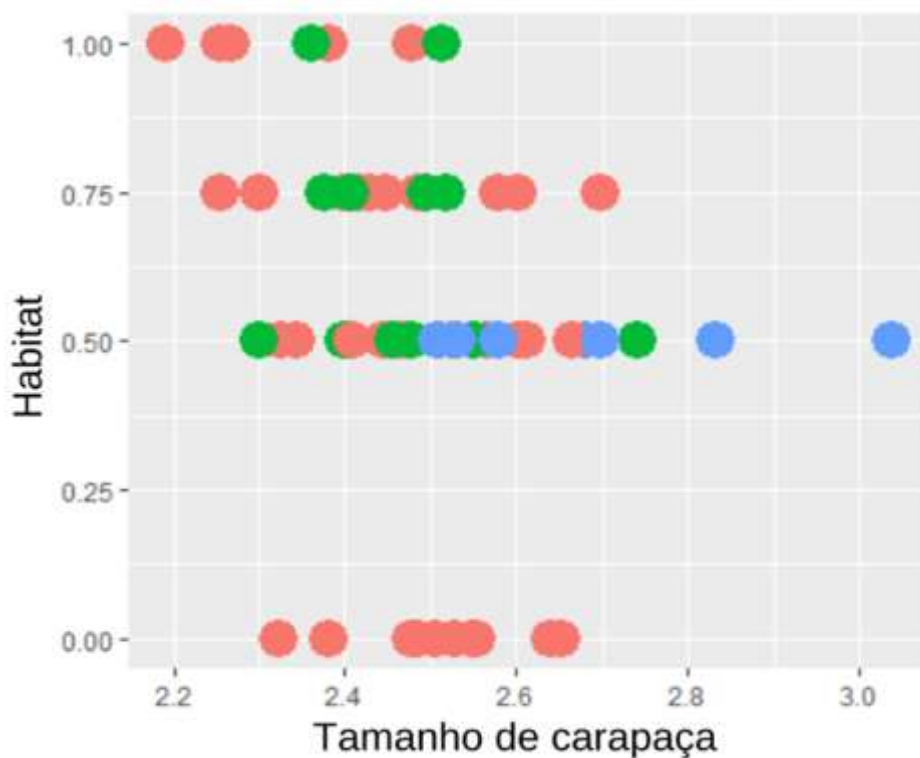


Figura 8. Plot relacionando as variáveis LOG do tamanho de carapaça e índice de habitat para as três famílias de Pleurodira viventes. Rosa: Chelidae, Verde: Pelomedusidae e Azul: Podocnemididae.

A partir da Figura 8 é possível visualizar que espécies das três famílias de pleuródiros viventes estão em ambos os tipos de habitats, porém, existem espécies de Chelidae e Pelomedusidae que possuem hábitos restritos a ambientes lânticos (índice = 1) e que algumas espécies de Chelidae são restritas a ambientes lóticos (índice = 0). Assim, nota-se uma amplitude maior de ambientes ocupados por Chelidae. Por outro lado, Pelomedusidae também não possui espécies restritas a ambientes lóticos e Podocnemididae não possui espécies de hábitos exclusivamente lótico ou exclusivamente lântico.

Verificou-se, adicionalmente, que os indivíduos que apresentam maior tamanho estão em ambos os ambientes, tanto lótico quanto lântico, pertencendo às famílias Pelomedusidae e Podocnemididae (e.g., *Podocnemis expansa*). Já os menores tamanhos são da família Chelidae e ocupam apenas ou preferencialmente ambientes lânticos (i.e., *Pseudemys umbrina* e *Acanthochelys pallidipectoris*).

Na Figura 9 é possível observar o *plot* relacionando o LOG do tamanho de carapaça e o índice de habitat para as diferentes espécies viventes. Entre as espécies analisadas está, por exemplo, *P. umbrina* (o primeiro ponto rosa na linha “1”); essa espécie é endêmica de uma pequena porção da Austrália, ocupando apenas ambientes lênticos (áreas de pântanos, nesse caso; Rodhin *et al.*, 2021).

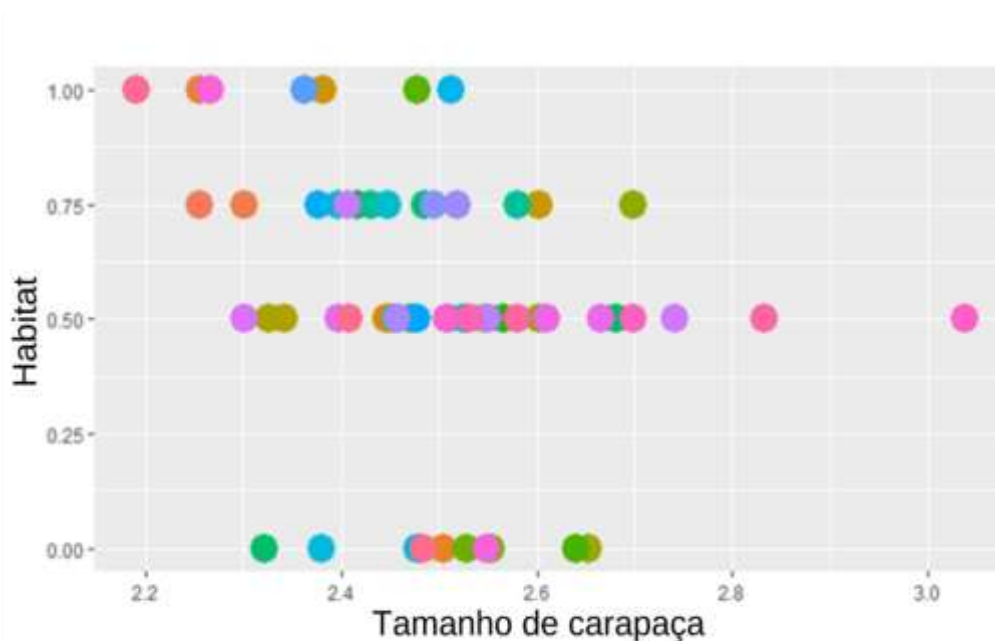


Figura 9. Plot relacionando as variáveis LOG do tamanho de carapaça e o índice de habitat para cada uma das espécies viventes de Pleurodira, em que cada cor representa uma espécie.

8.4 Tamanho corporal e temperatura

Em relação às análises envolvendo a variável temperatura, os resultados foram expressos na tabela abaixo:

Tabela 4. Valores de Phi, Intercept, Slope, p-value e AIC das análises de GLS em relação a tamanho corporal e temperatura para Pleurodira fósseis e viventes.

| Tamanho corporal | GLS | | | | |
|------------------|-----------|-----------|------------|---------|-----------|
| | Phi | Intercept | Slope | p-value | AIC |
| Máximo | 0,490678 | 3,0335418 | 0,0413508 | 0,7404 | 5,984408 |
| Mínimo | 0,4102685 | 2,2812582 | -0,0344305 | 0,5881 | -3,216493 |

| | | | | | |
|-------------|------------|------------|-------------|--------|-----------|
| Média | -0,1712629 | 2,6628793 | -0,0372991 | 0,0755 | -17,37458 |
| Disparidade | 0,4249295 | 0,23058158 | -0,01872373 | 0,3366 | -20,33279 |

Foi possível observar que os valores de p também não foram significativos ($<0,05$), como nas análises anteriores. Apenas o valor de p da média do tamanho corporal foi o mais próximo de 0,05.

Nos trabalhos de Farina *et al.* (2023), quando analisada a correlação entre as variáveis de paleotemperatura global e o tamanho máximo, mínimo e médio do tamanho corporal em Testudinata ao longo do tempo, também não foi encontrada uma correlação significativa entre essas variáveis, e uma correlação significativa, porém fraca, entre disparidade (desvio padrão do tamanho do corpo) e paleotemperatura, diferente do que foi encontrado neste estudo com análises exclusivamente para Pleurodira.

Em geral, os resultados aqui apresentados sugerem que a variação do tamanho corporal em tartarugas Pleurodira ao longo do tempo não está fortemente relacionada à latitude, habitat ou temperatura. Embora os resultados demonstrem não haver uma relação do tamanho corporal com tais variáveis, diferentes estudos prévios mostram sua importância nos aspectos biológicos em diferentes espécies de Testudines (ver Capítulo 1). Isso implica que outros fatores ou pressões seletivas podem ter desempenhado um papel mais importante na evolução do tamanho corporal no grupo de tartarugas Pleurodira, ou que diferentes fatores combinados possam explicar essa variação, ou ainda que o clado não apresente um padrão.

9. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este trabalho mostra aspectos importantes sobre a biologia e a evolução das tartarugas Pleurodira e destaca a complexidade da interação entre diferentes fatores ambientais e características morfológicas para o clado. A base de dados construída poderá ser útil a análises macroevolutivas futuras.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGHA, M.; *et al.* Macroecological patterns of sexual size dimorphism in turtles of the world. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 31, n. 3, p. 336-345, 2018.
- ALHO, C. J.; PÁDUA, L. F. Reproductive parameters and nesting behavior of the Amazon turtle *Podocnemis expansa* (Testudinata: Pelomedusidae) in Brazil. **Canadian Journal of Zoology**, 60(1): 97-103, 1982.
- ALLEN, J. A. The influence of Physical conditions in the genesis of species. **Radical Review**. v.1, p. 108–140, 1877.
- ANGIELCZYK, K. D.; BURROUGHS, R. W.; FELDMAN, C. R. Do turtles follow the rules? Latitudinal gradients in species richness, body size, and geographic range area of the world's turtles. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, v. 324, n. 3, p. 270-294, 2015.
- ARAÚJO, M.B.; *et al.* Quaternary climate changes explain diversity among reptiles and amphibians. **Ecography** 31:8–15, 2008.
- ASHTON, K. G.; FELDMAN, C. R. Bergmann's rule in nonavian reptiles: turtles follow it, lizards and snakes reverse it. **Evolution**, v. 57, n. 5, p. 1151-1163, 2003.
- BAGER, A.; *et al.* Morphology and sexual dimorphism of *Acanthochelys spixii* (Testudines, Chelidae) in Brazil. **Tropical Zoology**, v. 29, n. 2, p. 73-86, 2016.
- BENTON, M. J. Cope's rule. In *Encyclopedia of evolution*. **Oxford University Press**, 209–210, 2002.
- BERGMANN, C. Ueber die verhältnisse der wärmeökonomie der thiere zu ihrer grösse. **Göttinger Studien**, 3, 595–708, 1847.
- BJORNDAL, K. A.; *et al.* Ecological regime shift drives declining growth rates of sea turtles throughout the West Atlantic. **Global Change Biology**, v. 23, n. 11, p. 4556-4568, 2017.
- BLOMBERG, S.P.; GARLAND JR. T; IVES, A.R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. **Evolution**, v. 57, n. 4, p. 717-745, 2003.
- BONIN, F., *et al.* Turtles of the world. **The John Hopkins University Press**, 416 p, 2006.
- BOURQUE, J. R. An extinct mud turtle of the *Kinosternon flavescens* group (Testudines, Kinosternidae) from the middle Miocene (late Barstovian) of New Mexico. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 32(1), 68–81, 2012.
- BROADLEY, D. G. A Review of the Genus *Pelusios Wagler* in Southern Africa (Pleurodira, Pelomedusidae). **National Museums and Monuments**, 1981.
- CADENA, E. A global phylogeny of Pelomedusoides turtles with new material of *Neochelys franzeni* Schleich, 1993 (Testudines, Podocnemididae) from the middle Eocene, Messel Pit, of Germany. **PeerJ** 3, 2015.
- CADENA, E. A., *et al.* The anatomy, paleobiology, and evolutionary relationships of the largest extinct side-necked turtle. **Science Advances**, 6(7), eaay4593, 2020.
- DAZA, J. M.; PÁEZ, V.P. Morphometric variation and its effect on reproductive potential in female Colombian slider turtles (*Trachemys callirostris callirostris*). **Herpetologica**, v. 63, n. 2, p. 125-134, 2007.

ENNEN, J. R.; *et al.* The effect of environmental conditions on body size and shape of a freshwater vertebrate. **Copeia**, v. 107, n. 3, p. 550-559, 2019.

FARINA, B. M. Characterization of macroevolutionary patterns of body size in Testudinata. Dissertação de Mestrado, apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo. Ribeirão Preto, 65p., 2021.

FARINA, B. M., *et al.* Turtle body size evolution is determined by lineage-specific specializations rather than global trends. **Ecology and Evolution**, v. 13, n. 6, p. e10201, 2023.

FERREIRA, G.S., *et al.* Phylogeny, biogeography and diversification patterns of side-necked turtles (Testudines: Pleurodira). **Royal Society Open Science**, v. 5, n. 3, p. 171773, 2018.

FERREIRA, G.S.; *et al.* The last marine pelomedusoids (Testudines: Pleurodira): a new species of *Bairdemys* and the paleoecology of *Stereogenyina*. **PeerJ**, 3, p.e1063, 2015.

FERREIRA, G.S.; LANGER, M.C. A pelomedusoid (Testudines, Pleurodira) plastron from the lower Cretaceous of Alagoas, Brazil. **Cretaceous Research**, 46: 267–271, 2013.

FORSTER, J.R. Observations made during a voyage round the world on physical geography, natural history, and ethnic philosophy. London: **G. Robinson**, 1778.

FUJITA, M.K.; *et al.* Turtle phylogeny: insights from a novel nuclear intron. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 31: 1031–1040, 2004.

GAFFNEY, E. S. Historical analysis of theories of chelonian relationship. **Systematic Zoology**, 33 (3): 283-301, 1984.

GAFFNEY, E.S. The side-necked turtle family Chelidae: a theory of relationships using shared derived characters. **American Museum Novitates**, 2620: 1-28, 1977.

GAFFNEY, E.S., *et al.* Evolution of the side-necked turtles: the families Bothremydidae, Euraxemydidae, and Araripemydidae. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, 300: 1-698, 2006.

GAFFNEY, E.S.; *et al.* Evolution of the side-necked turtles: the family Podocnemididae. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, 350: 1–237, 2011.

GALBRAITH, D. A.; BROOKS, R. J.; OBBARD, M.E. The influence of growth rate on age and body size at maturity in female snapping turtles (*Chelydra serpentina*). **Copeia**, p. 896-904, 1989.

HARMON, L. J., *et al.* Early bursts of body size and shape evolution are rare in comparative data. *Evolution*. **International Journal of Organic Evolution**, 64(8), 2385–2396. 2010.

HAWKINS, B.A.; *et al.* Energy, water, and broadscale geographic patterns of species richness. **Ecology** 84:3105–3117, 2003.

JAFFE, A. L., *et al.* The evolution of island gigantism and body size variation in tortoises and turtles. **Biology letters**, v. 7, n. 4, p. 558-561, 2011.

JANZEN, F. J.; TUCKER, J. K.; PAUKSTIS, G. L. Experimental analysis of an early life-history stage: avian predation selects for larger body size of hatchling turtles. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 13, n. 6, p. 947-954, 2000.

- JOOS, J.; *et al.* Climate and patterns of body size variation in the European pond turtle, *Emys orbicularis*. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 122, n. 2, p. 351-365, 2017.
- JOYCE, W.G., *et al.* A toothed turtle from the Late Jurassic of China and the global biogeographic history of turtles. **BMC Evolutionary Biology**, v. 16, p. 1-29, 2016.
- JOYCE, W.G., *et al.* An early bothremydid (Testudines, Pleurodira) from the Late Cretaceous (Cenomanian) of Utah, North America. **PeerJ**, 4, e2502, 2016.
- JOYCE, W.G., *et al.* Developing a protocol for the conversion of rank-based taxon names to phylogenetically defined clade names, as exemplified by turtles. **Journal of Paleontology**, 78: 989–1013, 2004.
- LIPARINI, A., *et al.* Evolução do tamanho corporal de Pleurodira (Testudines). In: Anais do XXVL Congresso Brasileiro De Paleontologia, 2019, Uberlândia. Anais eletrônicos. Campinas, **Galoá**, 2019.
- LITZGUS, J. D.; BROOKS, R. J. Growth in a cold environment: body size and sexual maturity in a northern population of spotted turtles, *Clemmys guttata*. **Canadian Journal of Zoology**, v. 76, n. 5, p. 773-782, 1998.
- MARN, N.; *et al.* Environmental effects on growth, reproduction, and life-history traits of loggerhead turtles. **Ecological Modelling**, v. 360, p. 163-178, 2017.
- MITTELBACH, G. G.; *et al.* Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. **Ecology letters**, v. 10, n. 4, p. 315-331, 2007.
- NAGASHIMA, H., *et al.* Comparative study of the shell development of hard-and soft-shelled turtles. **Journal of Anatomy**, 225(1): 60-70, 2014.
- R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Versão 3.6.1. Vienna: **R Foundation for Statistical Computing**, 2019.
- RAPOPORT, E.H. Areography: geographical strategies of species. **Oxford**: Pergamon Press, p. 242-255, 1982.
- RENSCH, B. Die Abhängigkeit der relativen sexual differenz von der Körpergröße. **Bonner Zoologische Beiträge**, 58–69, 1950.
- RICKLEFS, R.; RELYEA, R. A economia da natureza. 7. ed. Rio de Janeiro: **Guanabara** Koogan, p. 606, 2016.
- RODHIN, A.G.J., *et al.* Turtles of the world: Annotated Checklist and Atlas of Taxonomy, Synonymy, Distribution, and Conservation Status. **Turtle Taxonomy Working Group**. 9 ed. 2021.
- RODRIGUES, J. F. M., *et al.* Temperature is the main correlate of the global biogeography of turtle body size. **Global Ecology and Biogeography**, 27(4), 429–438, 2018.
- ROMANO, P.S.R., *et al.* *Atolchelys lepida*, a new side-necked turtle from the Early Cretaceous of Brazil and the age of crown Pleurodira. **Biology Letters**, 10, 2014.
- ROWE, J. W. Growth rate, body size, sexual dimorphism and morphometric variation in four populations of painted turtles (*Chrysemys picta bellii*) from Nebraska. **American Midland Naturalist**, p. 174-188, 1997.

- SCHALL, J.J.; PIANKA, E.R. Geographical trends in numbers of species. **Science** 201: 679–686, 1978.
- SCHOCH, R.R.; SUES, H.D. A Middle Triassic stem-turtle and the evolution of the turtle body plan. **Nature**, 523: 584-587, 2015.
- SERENO, P. C.; ELSHAFIE, S.J. A new long-necked turtle, *Laganemys tenerensis* (Pleurodira: Araripemydidae), from the Elrhaz Formation (Aptian–Albian) of Niger. In: **Morphology and evolution of turtles**. Springer, Dordrecht, 2013. p. 215-250.
- SMITH, F. A., *et al.* Body size evolution across the Geozoic. **Annual Review of Earth and Planetary Sciences**, 44(1), 523–553, 2016.
- STEVENS, G. C. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. **The American Naturalist**, v. 133, n. 2, p. 240-256, 1989.
- TIWARI, M.; BJORN DAL, K. A. Variation in morphology and reproduction in loggerheads, *Caretta caretta*, nesting in the United States, Brazil, and Greece. **Herpetologica**, p. 343-356, 2000.
- VLACHOS, E.; RABI, M. Total evidence analysis and body size evolution of extant and extinct tortoises (Testudines: Cryptodira: Pan-Testudinidae). **Cladistics**, v. 34, n. 6, p. 652-683, 2018.
- VON DIJK, P.P.; *et al.* Turtles of the world: annotated checklist of taxonomy, synonymy, distribution with maps, and conservation status. Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoise. **Chelonian Research Monographs**, 5 (7): 329-479, 2014.
- VON HUMBOLDT, A. Ansichten der Natur: mit wissenschaftlichen Erläuterungen. Stuttgart, GER: **JG Cotta**, 1807.
- WATANABE, S. Glossário de Ecologia. São Paulo: 1ª Ed. **Edição da Academia de Ciências de SP**, CNPq, FAPESP, 1987.
- WERNEBURG, I. Neck motion in turtles and its relation to the shape of the temporal skull region. **Comptes Rendus Palevol**, v. 14, n. 6-7, p. 527-548, 2015.
- WILSON, S; SWAN, G. A complete guide to the reptiles of Australia. **New Holland Publishers**, Sydney, 2003.
- ZACHOS, J. C., *et al.* An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. **Nature**, 451(7176), 279–283, 2008.
- ZUFFI, Marco AL *et al.* Stable or plastic body shape? *Emys orbicularis* hatchlings-juveniles growth patterns under different ecological conditions. **North-western journal of zoology**, v. 13, n. 2, 2017.