# UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

# Estudo da osteologia e redescrição de *Bauruemys* elegans (Suárez, 1969) do Cretáceo Superior da Bacia Bauru, com base em novos espécimes

# Gabriel de Souza Ferreira

Monografia apresentada ao Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para a obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.

## **RIBEIRÃO PRETO – SP**

2011 UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA "Estudo da osteologia e redescrição de *Bauruemys elegans* (Suárez, 1969) do Cretáceo Superior da Bacia Bauru, com base em novos espécimes".

Gabriel de Souza Ferreira

Orientador: Max Langer Cardoso Coorientador: Marco Aurélio Gallo de França

Monografia apresentada ao Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para a obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.

# **RIBEIRÃO PRETO – SP**

2011

# AGRADECIMENTOS

Agradeço, primeiramente, ao meu orientador, Max, e meu coorientador, Marquinho, que me ajudaram desde os primeiros dias no laboratório, com o esboço do primeiro projeto até a finalização desta monografia.

Aos meus pais, Gil e Ana, e a toda a minha família por me darem o apoio necessário durante toda a graduação.

A minha namorada, Gabriela, Danoninho ou Xinha, também pelo apoio emocional e por me ajudar das mais diversas formas neste tempo que estamos juntos.

A todos os outros membros do Laboratório de Paleontologia, que me ajudaram quando eu precisei, seja tirando dúvidas, discutindo assuntos objetivos ou filosóficos, e também pela companhia na hora da cantina.

À turma da 45, pela engraçadíssima companhia, as discussões eternas, e pelas músicas infinitas durante as viagens, até pelos cafés que tomamos juntos, eu sei que foram poucos, mas vale citar...

Agradeço também a todos os outros que de alguma forma estiveram envolvidos durante estes quatro anos de graduação, aos amigos de Americana, aos veteranos da biologia, à família da Gabriela, enfim, muito obrigado a todos!

A verdade pode ser enigmática. Pode dar trabalho lidar com ela. Pode ser contraintuitiva. Pode contradizer pré-conceitos arraigados. Pode não ser consonante com o que se quer, desesperadamente, que seja verdade. Mas nossas preferências não determinam o que é verdade.

Carl Sagan

## RESUMO

Os Podocnemoidae são um grupo de testudinos bem representado nas rochas do Grupo Bauru, com sete espécies documentadas até o momento. Algumas destas são baseadas apenas em materiais fragmentados enquanto outras apresentam uma grande quantidade de fósseis disponíveis, como é o caso da espécie Bauruemys elegans (Suárez, 1969, gen. Kischlat, 1994). Os objetivos deste trabalho foram produzir uma descrição mais detalhada desta espécie e analisar suas relações filogenéticas dentro dos Podocnemoidae. Para tanto, foram analisados seis espécimes coletados no sítio fossilífero do "Tartaruguito", que estão depositados no Laboratório de Paleontologia de Ribeirão Preto. O material estudado compreendia três crânios isolados e três espécimes com elementos do pós-crânio. A descrição foi realizada com base nas estruturas cranianas, enquanto que os elementos do pós-crânio foram utilizados apenas na recodificação da matriz proposta por Gaffney et al. (2011). A descrição revelou poucas diferenças com trabalhos anteriores, que foram atribuídas a variações intraespecíficas e, no caso de um dos espécimes, talvez ontogenéticas. A revisão dos caracteres da matriz analisada resultou em poucas mudanças que não modificaram as hipóteses filogenéticas de outros autores. Sendo assim, estes novos achados podem ser atribuídos à Bauruemys elegans e ajudam a reforçar as propostas filogenéticas anteriores, que posicionam esta espécie como um Podocnemoidae filogenéticamente basal.

# SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	i
RESUMO	iii
SUMÁRIO	iv
LISTA DE FIGURAS	v
1. INTRODUÇÃO	1
1.1. Sobre os Podocnemoidae	1
1.2. Geologia Regional	2
1.3. Testudinos do Grupo Bauru	4
2. OBJETIVOS	6
3. MATERIAL E MÉTODOS	7
3.1. Abreviações	7
3.2. Definições Filogenéticas	8
3.3. Local da Coleta	9
3.4. Fósseis Analisados	9
3.5. Análise Filogenética	10
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	10
4.1. Descrição do Crânio	10
4.1.1. Elementos Dérmicos do Teto Craniano	11
4.1.2. Elementos do Palato	19
4.1.3. Elementos do Palatoquadrado	24
4.1.4. Elementos do Neurocrânio	
4.2. Mandíbula	32
4.3. Caracteres Modificados	35
4.4. Discussão dos Caracteres	36
4.5. Análise Filogenética	38
5. CONCLUSÕES	40
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	43
Anexo 1: Lista dos Caracteres	47
Anexo 2: Matriz dos Caracteres	52

# LISTA DE FIGURAS

Fig. 1: Ocorrência de testudinos na Bacia Bauru .	4
Fig. 2: Hipótese filogenética de Testudines.	6
Fig. 3: Vista dorsal de <i>Bauruemys elegans</i> (Suárez, 1969), espécime LPRP/USP0200.	11
<b>Fig. 4:</b> Vista ventral de <i>Bauruemys elegans</i> (Suárez, 1969), espécime LPRP/USP0200.	12
<b>Fig. 5:</b> Vista anterior de <i>Bauruemys elegans</i> (Suárez, 1969), espécime LPRP/USP0200.	12
Fig. 6: Vista posterior de <i>Bauruemys elegans</i> (Suárez, 1969), espécime LPRP/USP0200.	13
<b>Fig. 7:</b> Vista lateral direita de <i>Bauruemys elegans</i> (Suárez, 1969), espécime LPRP/USP0200.	14
<b>Fig. 8:</b> Vista lateral esquerda de <i>Bauruemys elegans</i> (Suárez, 1969), espécime LPRP/USP0200.	14
<b>Fig. 9:</b> Vista dorsal de <i>Bauruemys elegans</i> (Suárez, 1969), espécime LPRP/USP0369.	16
Fig. 10: Vista ventral de <i>Bauruemys elegans</i> (Suárez, 1969), espécime LPRP/USP0369.	17
Fig. 11: Vista anterior de <i>Bauruemys elegans</i> (Suárez, 1969), espécime LPRP/USP0369.	19
Fig. 12: Vista posterior de <i>Bauruemys elegans</i> (Suárez, 1969), espécime LPRP/USP0369.	19
Fig. 13: Vista lateral direita de <i>Bauruemys elegans</i> (Suárez, 1969), espécime LPRP/USP0369.	20
Fig. 14: Vista lateral esquerda de <i>Bauruemys elegans</i> (Suárez, 1969), espécime LPRP/USP0369.	20
Fig. 15: Vista anterior do crânio de <i>Podocnemis expansa</i> , LIRP - sem número em vista anterior.	21
Fig. 16: Vista ventral da parte anterior do palato indicando a abertura do <i>foramen palatinum posterius</i> em diferentes táxons de Podocnemoidae.	22
<b>Fig. 17:</b> Vista dorsal de <i>Bauruemys elegans</i> (Suárez, 1969), espécime LPRP/USP0370.	23

v

Fig. 18: Vista ventral de <i>Bauruemys elegans</i> (Suárez, 1969), espécime LPRP/USP0370.	25
Fig. 19: Vista anterior de <i>Bauruemys elegans</i> (Suárez, 1969), espécime LPRP/USP0370.	26
Fig. 20: Vista posterior de <i>Bauruemys elegans</i> (Suárez, 1969), espécime LPRP/USP0370.	27
<b>Fig. 21:</b> Vista lateral direita de <i>Bauruemys elegans</i> (Suárez, 1969), espécime LPRP/USP0370.	27
Fig. 22: Vista lateral esquerda de <i>Bauruemys elegans</i> (Suárez, 1969), espécime LPRP/USP0370.	28
<b>Fig. 23:</b> Vista posterolateral direita da região occipital do crânio de <i>Bauruemys elegans</i> , espécime LPRP/USP0369.	29
<b>Fig. 24:</b> Vista dorsal da carapaça de <i>Bauruemys elegans</i> , espécime LPRP/USP0362.	30
<b>Fig. 25:</b> Vista dorsal da carapaça de <i>Bauruemys elegans</i> , espécime LPRP/USP0363.	31
Fig. 26: Vista ventral da carapaça e plastrão de <i>Bauruemys elegans</i> , espécime LPRP/USP0363.	32
<b>Fig. 27:</b> Vista dorsal do plastrão de <i>Bauruemys elegans</i> , espécime LPRP/USP0202.	33
Fig. 28: Vista ventral do plastrão de <i>Bauruemys elegans</i> , espécime LPRP/USP0202.	33
Fig. 29: Cladograma de Consenso	39

# 1. Introdução

#### 1.1. Sobre os Podocnemoidae

Todos os testudinos atuais são pertencentes a duas grandes linhagens, Cryptodira e Pleurodira (Meylan, 1996), dos quais a primeira é muito mais diversa e geograficamente mais disseminada, inclusive no registro fóssil (Gaffney et al., 2006). Ambos representam subgrupos da ordem Testudinata, a qual tem afinidade ainda incerta entre os amniotas (Romer, 1956, Carroll, 1969, Riepel & Reisz, 1999). Seus primeiros registros são datados do Triássico Superior da China, com Odontochelys semitestacea (Li et al., 2008) e Proganochelys quenstedti (Gaffney, 1990) de estratos Triássicos algo mais recentes da Alemanha, o mais bem conhecido testudino basal. Atualmente, o clado Pleurodira tem representantes apenas de água doce e restritos ao hemisfério sul. No passado, durante o Cretáceo e o Paleógeno, estavam presentes em todos os continentes, exceto na Ásia central e Antártida, ocupando uma diversidade muito maior de ambientes (Gaffney et al., 2006). A maior parte dos pleuródiros pode ser classificada em duas linhagens que foram separadas geograficamente durante o Cretáceo Inferior (De La Fuente, 2003; Romano & Azevedo, 2006), os Chelidae, restritos à região sul do Gondwana, e os Pelomedusoides que apareceram na região norte do paleocontinente.

Além dos Podocnemoidae o clado dos Pelomedusoides inclui Araripemydidae, Euraxemydidae e Bothremydidae que três tem apenas registros fósseis e Pelomedusidae conhecidos apenas por espécies viventes (Meylan, 1996, Gaffney *et al.*, 2006). Dentre estas linhagens, Podocnemoidae se destaca por ser o único clado a apresentar tanto representantes viventes como extintos (Noonam, 2000), documentados desde o período Cretáceo. Atualmente, ocorrem apenas na América do Sul, com os gêneros *Podocnemis* Wagler, 1830 (que inclui sete espécies), e *Peltocephalus* Dumeril & Bibron, 1835 (com apenas uma espécie), e em Madagascar com a espécie *Erymnochelys madagascariensis* Baur, 1888. Todavia, no passado, essa linhagem experimentou uma distribuição muito mais ampla. Além de espécies da América do Sul (*e.g. Cambaremys langertoni* França & Langer, 2005) e África (*e.g. Latentemys plowdeni* Gaffney *et al.*, 2011) também são conhecidos fósseis na América do Norte (mandíbula e carapaça atribuídas ao gênero *Bairdemys*), relatado em Gaffney *et al.* (2011; Weems, 2009), na Europa (*e.g. Papoulemys laurenti* Tong, 1998) e no sudeste da Ásia (*e.g. Shweboemys pilgrimi* Swinton, 1939).

O Brasil tem um registro considerável de fósseis de Podocnemoidae, composto pelas doze espécies seguintes: Brasilemys josai Broin, 2000, do Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe (Oliveira & Romano, 2007); "Podocnemis harrisi" Pacheco, 1913, "Podocnemis" brasiliensis Staesche, 1937, Roxochelys wanderleyi Price, 1953, Bauruemys elegans (Suárez, 1969), Cambaremys langertoni França & Langer, 2005, Pricemys caiera Gaffney et al., 2011 e Peiropemys mezzalirai Gaffney et al., 2011, do Cretáceo Superior da Bacia Bauru (Price, 1953; França & Langer, 2005; 2006; Gaffney et al., 2011); Podocnemis bassleri Williams, 1956 e P. negrii Carvalho et al., 2002, e Stupendemys souzai Bocquentin & Melo, 2006 (Oliveira & Romano, 2007) e Caninemys tridentata Meylan, Gaffney & Campos, 2009, do Neógeno da Bacia Amazônica. Além destes, Oliveira & Romano (2007) reportam outros testudinos da linhagem dos Pelomedusoides no Brasil, Araripemys barretoi Price, 1973, Araripemys arturi Oliveira & Kellner, 2005, Cearachelys placidoi Gaffney et al., 2001 e Euraxemys essweini Gaffney et al., 2006, da Bacia do Araripe (Formação Santana), além de Apodichelys lucianoi Price, 1954, da Bacia Portiguar.

## 1.2. Geologia Regional

As rochas que compõem a Bacia Bauru se depositaram durante o Cretáceo Superior - mais especificamente entre o Coniaciano e o Maastrichtiano - em um ambiente com clima semi-árido a árido e podem ser divididas em duas subunidades com sobreposição de idades, o Grupo Caiuá e o Grupo Bauru (Fernandes & Coimbra, 2000). A interpretação mais aceita para a evolução dos paleoambientes deposicionais desta Bacia pode ser encontrada no trabalho de Paula e Silva et al. (2006): no início a deposição se deu em condições predominantemente desérticas, passando para predominantemente flúvio-lacustres e retornando a condições mais áridas nos últimos estágios.

No Grupo Caiuá só foram registrados icnofósseis, alguns fragmentos ósseos de tetrápodes e um testudino relatado por Figueira *et al.* (2001). Este registro escasso de animais reflete o clima desértico e inóspito em que se

formaram as rochas deste grupo (Fernandes & Coimbra, 1994). Ao contrário, o Grupo Bauru é repleto de fósseis de vários grupos de vertebrados, como peixes, anfibios, lepidossauros, crocodiliformes, dinossauros avianos e nãoavianos, mamíferos e testudinos (Candeiro & Rich, 2010). Muitas subdivisões litoestratigráficas para as rochas deste grupo já foram propostas (Soares *et al.*, 1980; Fernandes & Coimbra, 1996; Paula e Silva, 2003; 2005), sendo que a que utilizaremos é aquela de Fernandes & Coimbra(2000) e Fernandes (2004).

Segundo Fernandes & Coimbra (2000) e Fernandes (2004) as rochas do Grupo Bauru podem ser divididas em seis unidades litoestratigráficas, as formações Uberaba, Vale do Rio do Peixe, Araçatuba, São José do Rio Preto, Presidente Prudente e Marília. Dentre estas, somente a Formação Uberaba não aflora em São Paulo. A Formação Vale do Rio do Peixe é a que tem maior extensão em superficie, compondo boa parte dos afloramentos do oeste do estado (Fig.1). Já a Formação Presidente Prudente apresenta boas exposições nas imediações de Presidente Prudente e Adamantina, com espessura máxima preservada de 50m. Suas rochas são constituídas por arenitos muito finos a finos (dominantes), de cores marrom-avermelhado claro e bege, e lamitos argilosos de cor marrom escura (Fernandes & Coimbra, 2000; Fernandes 2004). Segundo a interpretação de tais autores, a deposição dos sedimentos se deu em um ambiente fluvial meandrante, de canais rasos, com baixa sinuosidade, havendo também depósitos de planície de inundação, que tendem a preservar fósseis menos desarticulados.

O sítio fossilífero do "Tartaruguito" (Fig. 1), localizado no km 736 do ramal Dourados da antiga Estrada de Ferro Sorocabana, no município de Pirapozinho, é tido como um destes depósitos de planície de inundação da Formação Presidente Prudente, com bom potencial de preservação de esqueletos articulados. Neste local existe um grande acúmulo de fósseis, principalmente de testudinos, mas também de outros répteis (*e.g. Pepesuchus deiseae* Campos *et al.*, 2011), lamelibrânquios, carófitas e ostrácodes (Suárez, 1999). Em estudo preliminar da tafonomia da assembléia do "Tartaruguito", Bertini *et al.* (2006) discutem que esqueletos bem articulados, bem como o arranjo dos ossos, os padrões de fraturas e a falta de sinais de necrofagia indicam que o soterramento das carcaças ocorreu de forma rápida. Entretanto, para se determinar mais precisamente que evento gerou o grande acúmulo de fósseis na localidade, um estudo mais aprofundado de deve ser realizado.



Fig. 1: Ocorrência de testudinos na Bacia Bauru (Modificado de França & Langer, 2006).

# 1.2. Testudinos do Grupo Bauru

Como mencionado anteriormente, o sítio fossilífero do "Tartaruguito" abriga, principalmente, restos de quelônios, mais especificamente duas espécies (Suárez, 1969): *Roxochelys wanderleyi* e *Bauruemys elegans*. A primeira foi descrita por Price (1953), com base em apenas um fragmento de carapaça associado a um pedaço de plastrão. O holótipo, coletado em 1937 nos arredores do município de Araçatuba, estaria perdido segundo Candeiro *et al.* (2006), mas Gaffney *et al.* (2011) afirma que o espécime encontra-se na coleção da Divisão de Geologia e Mineralogia, do Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro, com o número MCT 1722-R. Já os fósseis

de *Bauruemys elegans* são os mais numerosos da localidade, sendo representados por crânios quase completos, carapaças, plastrões e outros elementos do pós-crânio, depositados em várias instituições (ver Matiazzi, 2007 e Gaffney *et al*, 2011).

Além do "Tartaruguito", vários outros afloramentos do Grupo Bauru tem fornecido fósseis de testudinos dos quais podemos citar "Podocnemis" harrisi Pacheco, 1913, "Podocnemis" brasiliensis Staesche, 1937, Roxochelys wanderleyi Price, 1953, nos arredores de Araçatuba, na Formação Adamantina (Candeiro et al., 2006); Bauruemys elegans (Suárez, 1969), do sítio fossílifero do "Tartaruguito" em Pirapozinho, SP, na Formação Presidente Prudente; Cambaremys langertoni Franca & Langer, 2005, Pricemys caiera Gaffney et al., 2011, e Peiropemys mezzalirai Gaffney et al., 2011, da Serra do Veadinho em Uberaba, MG, na Formação Marília (França & Langer, 2005; Candeiro et al., 2006; Gaffney et al., 2011). Todas estas espécies pertencem, ao clado Podocnemoidae (França & Langer, 2005). Contudo, algumas apresentam problemas quanto ao seu posicionamento filogenético devido ao estado fragmentário do material. Estas são, muitas vezes, constituídas apenas por fragmentos de carapaças e/ou plastrões, o que limita as comparações, uma vez que estas partes tem uma morfologia bastante conservada nos Pelomedusoides (Gaffney et al., 2006; 2011). Os táxons representados apenas por estes elementos são "Podocnemis" brasiliensis (fragmento de plastrão) (Arid & Vizotto, 1966), "Podocnemis" harrisi (apenas xifiplastrão), Roxochelys wanderleyi (carapaça e plastrão) (Price, 1953) e Cambaremys langertoni (carapaça, plastrão e ossos apendiculares) (França & Langer, 2005), não sendo incluídos na maioria dos trabalhos que analisam as relações filogenéticas dos quelônios do Grupo Bauru (Romano & Azevedo, 2006; Matiazzi, 2007; Cadena et al., 2010; Gaffney et al., 2011).

Problemas de classificação também ocorrem com *Bauruemys elegans*, que já foi alocada em outros dois gêneros. Descrita por Suárez (1969) como *Podocnemis elegans*, Broin (1971) a incluiu no gênero *Roxochelys* (Kischlat & Azevedo, 1991). Entretanto, os estudos mais detalhados da morfologia desta espécie realizados por Kischlat (1993; 1994) levaram à criação do gênero monoespecífico *Bauruemys*, no qual foi, finalmente, alocada. Tal autor aponta várias características (espessura das placas ósseas do casco; presença de espaço interorbital mais estreito que a abertura externa da narina; crânio achatado, com órbitas mais dorsais que laterais; ausência de sulco interorbital, entre outras) que impossibilitam a inclusão desta espécie em *Roxochelys* e *Podocnemis*, além de outros gêneros do clado Podocnemoidae, como *Peltocephalus* e *Stupendemys*.



Fig. 2: Hipótese filogenética de Testudines (Joyce et al., 2004).

# 2. OBJETIVOS

Uma vez que os trabalhos disponíveis de descrição de *Bauruemys* elegans (Suárez, 1969; Kischlat, 1993; 1994; Gaffney *et al.*, 2011) são pouco detalhados quanto às estruturas do crânio (exceto pela tese de mestrado de Matiazzi (2007) cuja descrição dos espécimes é bastante detalhada). Tendo novos espécimes sido coletados na localidade tipo da espécie, os objetivos deste trabalho são: relatar novos espécimes de *Bauruemys elegans* coletados, descrevendo-os anatomicamente e recodificar os caracteres da matriz do trabalho de Gaffney *et al.* (2011) tendo estes achados como base.

# 3. MATERIAL E MÉTODOS

# 3.1. Abreviações

Institucionais:

LIRP/USP – Laboratório de Ictiologia de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, São Paulo

LPRP/USP – Laboratório de Paleontologia de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, São Paulo

MCT – Divisão de Geologia e Mineralogia, Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro

Anatômicas:

ana – escama anal ane – apertura narium externa ani – apertura narium interna as - escama abdominal ap – antrum postoticum bo – basioccipital bs - basisfenóide co – osso costal ca - columella auris co – condylus occipitalis cpt - cavum pterygoidei ct - *cavum tympani* den - dentário ent - entoplastrão epi - epiplastrão ex - exoccipital fdm – foramen dentofaciale majus fip - foramen jugulare posterius fmg – *foramen magnum* fnh – foramina nervi hypoglossi fo - fenestra ovalis fpc - fossa precolumellaris fpo - fenestra postotica fpp - foramen palatinum posterius fr – frontal fs – escama femoral fst - foramen stapedio-temporale fts – fenestra temporalis superior gs – escama gular hio - hioplastrão hipo - hipoplastrão

hs – escama umeral ica - incisura columellae auris is – escama inguinal ju - jugal per - osso periferal me - mesoplastrão mx – maxillar ne – osso neural nu – osso nuchal op - opistótico orb - órbita pa - parietal pal – palatino pat – processus articularis pf - pré-frontal pg - pigal bone pm – pré-maxillar pó – pós-orbital pr – proótico pra – processus retroarticularis ps - escama peitoral pt - pterigóide qj - quadradojugal qu - quadrado so - supraoccipital spg - suprapigal spp – sulcus palatino-pterygoideus sq - esquamosal su - surangular vo - vômer xif - xifiplastrão

#### 3.2. Definições Filogenéticas

Diferentes definições dos nomes dos subgrupos de Pleurodira são utilizadas em trabalhos que abordam as relações filogenéticas dentro deste grupo (França & Langer, 2006, Romano & Azevedo, 2006, Matiazzi, 2007, Meylan *et al.*, 2009, Cadena *et al.*, 2010, Gaffney *et al.*, 2011). Para este estudo foram escolhidas as definições elaboradas por Joyce *et al.* (2004) (Fig.2), uma vez que este reflete um estudo filogenético de todos os Testudines, e com adições de França & Langer (2006), um estudo filogenético mais específico. Para que as discussões do restante do trabalho sejam bem embasadas, é importante definir os nomes dos grupos que serão referidos no restante do texto.

Pelomedusoides Broin, 1988 (sensu Joyce et al., 2004)

Grupo coroa que contém o ancestral comum mais recente de *Pelomedusa subrufa, Podocnemis expansa* e todos seus descendentes. Outros sinônimos que podem ser encontrados são Pelomedusidae Boulenger, 1888, Günther, 1988, e Mesoplastralia Baur, 1888.

#### "Panpodocnemidae" Joyce et al., 2004

Grupo de base estemática formado pelos testudinos mais próximos a *Podocnemis expansa e Peltocephalus dumerilianus* do que a *Pelomedusa subrufa e Pelusios subniger*.

Podocnemoidea Broin, 1988 (sensu França & Langer, 2006)

Agrupamento de base nodal que inclui o ancestral comum mais recente de *Podocnemis expansa* e *Bothremys cooki* e seus descendentes. O único sinônimo encontrado, usado por Gaffney *et al.* (2006) é Podocnemidoidea Cope, 1868.

Podocnemoidae Broin, 1988 (sensu França & Langer, 2006)

Grupo de base estemática formado por todos os Podocnemoidea mais próximos de *Podocnemis expansa* do que de *Bothremys cooki*. Podonemidinura Cope, 1868 (Gaffney *et al.*, 2006 e 2011) e Podocnemidoidae (de la Fuente, 2003) são sinônimos.

#### Peiropemydidae Gaffney, 2011 (transliterado de Peiropemydodda)

Clado que contém o ancestral comum mais recente de *Peiropemys mezzalirai*, *Pricemys caiera* e *Lapparentemys vilavilensis* e todos seus descendentes. Não existem sinônimos para este grupo.

Podocnemidae Baur, 1893 (sensu França & Langer, 2006)

Grupo coroa, formado pelo ancestral comum mais recente de Podocnemis expansa, Peltocephalus dumerilianus e Erymnochelys madagascariensis e todos os seus descendentes. Os sinônimos para este clado incluem Podocnemididae Cope, 1868 e Peltocephalidae Gray, 1870.

#### 3.3. Local de coleta

Os fósseis descritos e analisados neste trabalho foram coletados na municipalidade de Pirapozinho – SP (Fig.1), em um afloramento no Km 736 do ramal de Dourados da, hoje desativada, Estrada de Ferro Sorocabana (Suárez, 1999). O trabalho de campo foi realizado entre os dias 08 e 10 de junho de 2010 e o material está depositado na coleção do Laboratório de Paleontologia de Ribeirão Preto, da USP.

#### 3.4. Fósseis analisados

O material estudado é composto por três crânios parciais isolados – espécimes número LPRP/USP0200 (Fig. 3-8), LPRP/USP0369 (Fig. 9-14) e LPRP/USP0370 (Fig. 17-22), um fragmento anterior de carapaça associado a uma porção anterior do plastrão, número LPRP/USP0362 (Fig. 24), um segundo fragmento de carapaça, este posterior, associado à porção posterior do plastrão e alguns ossos do pós-crânio, número LPRP/USP0363 (Fig. 25-26) e um plastrão completo associado a uma porção anterolateral direita da carapaça e outros elementos do pós-crânio, como escápulas, coracóides e outros ossos apendiculares, espécime LPRP/USP0202 (Fig. 27-28). Os espécimes LPRP/USP0200, LPRP/USP0369 e LPRP/USP0370 foram descritos e utilizados na codificação de caracteres da matriz, e LPRP/USP0362, LPRP/USP0363 e LPRP/USP0202 foram utilizados apenas na recodificação.

A preparação do material foi realizada no LPRP/USP, utilizando abrasão mecânica com canetas pneumáticas e outros instrumentos manuais (pinças, exploradores, estiletes e agulhas) como principal metodologia. Algumas

9

substâncias líquidas voláteis (álcool e acetona) foram utilizadas para auxiliar no desgaste da matriz e os fósseis foram impregnados com resina "Paraloid", para aumentar sua resistência.

A descrição craniana foi feita a partir dos espécimes LPRP/USP0200, LPRP/USP0369 e LPRP/USP0370, com o auxílio de outros trabalhos que contém descrições do crânio de *Bauruemys elegans* (Kischlat, 1993; 1994a; Matiazzi, 2007; Gaffney *et al.*, 2011) e de um espécime de *Podocnemis expansa* Schweigger, 1812 (LIRP – sem número, Fig. 15).

#### 3.5. Análise filogenética

Os 74 caracteres da matriz original publicada por Gaffney *et al.* (2011) foram analisados em busca de ambiguidades na codificação, principalmente para o táxon *Bauruemys elegans*. Os caracteres problemáticos foram recodificados com a ajuda do programa Mesquite versão 2.74 e estão listados nos Resultados e discussão (seção 4.2.). A matriz com os caracteres recodificados (Anexo 1) foi utilizada para gerar o cladograma da Figura 29 com o programa TNT versão 1.1, que foi comparado com a topologia original (Gaffney *et al.*, 2011).

# 4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

#### 4.1. Descrição do Crânio

O crânio de *Bauruemys elegans* tem formato arredondado, sendo mais achatado dorso-ventralmente que o de *Podocnemis expansa* (Gaffney *et al.*, 2011), com o comprimento apenas ligeiramente maior que a largura (excluindo-se a crista supraocipital). As órbitas são mais dorsalizadas se comparadas com as de *Podocnemis expansa*, que se direcionam dorsolateralmente (Gaffney *et al.*, 2011).



**Fig. 3:** Vista dorsal de *Bauruemys elegans* (Suárez, 1969), espécime LPRP/USP0200. A, foto; B, figura.

## 4.1.1. Elementos Dérmicos do Teto Craniano

### Pré-frontal

Ambos os elementos do espécime LPRP/USP0200 estão perfeitamente preservados, assim como em LPRP/USP0369 e LPRP/USP370, embora estes estejam levemente deformados por compressão. Em todos os espécimes estudados, é possível observar a superficie dorsal deste osso, mas apenas uma pequena porção da superficie ventral através da abertura da órbita, estando o restante desta superficie coberta por sedimento. O pré-frontal tem a forma sub-retangular, apesar de sua borda lateral ser ligeiramente curva, e é mais comprido que largo. Apresenta ornamentações (rugosidades) na superficie dorsal, que estão mais visíveis no espécime LPRP/USP0200, devido às deformações dos outros fósseis. Difere do gênero *Podocnemis*, por apresentar a superficie dorsal plana, sem um sulco interorbital (Kischlat, 1993; 1994; Matiazzi, 2007; Gaffney *et al.*, 2011).

Os pré-frontais constituem parte da margem de duas aberturas da região anterior do crânio de *Bauruemys elegans*, a *apertura narium externa* (narina externa), em sua borda anterior, e a órbita, posterolateralmente. Além disso, sua superfície ventral compõe o teto da *fossa nasalis*. Anterolateralmente, sutura-se com os maxilares, medialmente, com seu par e, posteriormente, com os frontais, em um contato com forma de "V".



**Fig. 4:** Vista ventral de *Bauruemys elegans* (Suárez, 1969), espécime LPRP/USP0200. A, foto; B, figura.

Frontal

Está presente em todos os espécimes analisados sem deformações, sendo possível observar todas as estruturas de sua face dorsal. A face ventral é observável apenas parcialmente. Tem formato aproximadamente trapezoidal e a superfície dorsal lisa, sem ornamentações.



**Fig. 5:** Vista anterior de *Bauruemys elegans* (Suárez, 1969), espécime LPRP/USP0200. A, foto; B, figura.

Na margem anterior, sutura-se com os pré-frontais e, imediatamente posterolateralmente a este contato, constitui a região posteromedial da margem da órbita. Forma parte do teto da *fossa orbitalis* e da *fossa nasalis*. Nesta porção também compõe a parede anterodorsal do canal que liga a *fossa orbitalis* à *fossa temporalis* (o *sulcus palatino-pterygoideus*), por meio de uma crista que descende, perpendicularmente ao restante do osso. Medialmente, contata o seu par. Com o pós-orbital sutura-se posterolateralmente, em uma linha subparalela ao eixo sagital do crânio. Em um ângulo aproximadamente perpendicular a tal linha, em sua margem posterior, contata os parietais, com sutura bastante serreada.



**Fig. 6:** Vista posterior de *Bauruemys elegans* (Suárez, 1969), espécime LPRP/USP0200. A, foto; B, figura.

Parietal

O parietal de *Bauruemys elegans* é composto de uma lâmina horizontal com um processo ventral que forma a parede da cavidade craniana. A porção horizontal se fratura com facilidade durante os processos de fossilização, devido a sua pequena espessura. Isso ocorreu em todos os espécimes aqui estudados, não sendo possível delimitar até onde esta lâmina se estenderia posteriormente. O restante deste elemento está preservado em todos os exemplares e em LPRP-USP0200 é possível observar também sua exposição lateral, na *fossa temporalis*, e determinar sua morfologia nesta região.

Gaffney *et al.* (2011) e Kischlat & Azevedo (1991) apontam que *Bauruemys elegans* tem uma emarginação temporal extensa que estende-se no eixo antero-posterior, até o centro do *cavum tympani* (Matiazzi, 2007, Fig. 1A; Gaffney *et al.*, 2011, Fig. 7A e C). Esta região constitui o teto da *fossa temporalis superior* e, na superfície dorsal, é possível observar as suturas com o frontal, anteriormente, o pós-orbital, anterolateralmente, o quadradojugal, lateralmente, com seu par, medialmente, e com o supraocipital posteriormente. Além das suturas, observa-se também cicatrizes na região anterior, no contato com o frontal, relacionadas à escama interparietal.

Na superficie lateral, o parietal constitui a região posterior do teto do *sulcus palatino-pterygoideus*, onde contata dorsomedialmente o frontal,

dorsolateralmente o pós-orbital e ventromedialmente o palatino. Já na *fossa temporalis* propriamente dita, este elemento forma a margem dorsal do *foramen nervi trigemini*, na mesma região onde contata o pterigóide anteriormente e o proótico posteriormente. É também possível observar a extensão ventral do contato com o supraoccipital, na margem posterior do parietal.



Fig. 7: Vista lateral direita de *Bauruemys elegans* (Suárez, 1969), espécime LPRP/USP0200. A, foto; B, figura.



**Fig. 8:** Vista lateral esquerda de *Bauruemys elegans* (Suárez, 1969), espécime LPRP/USP0200. A, foto; B, figura.

Jugal

Em LPRP/USP0200 ambos os jugais estão preservados e é possível observar as suturas e estruturas dorsais e ventrais, ainda que o esquerdo apresente sua margem medial algo fragmentada. Em LPRP/USP0369 os jugais estão presentes, mas o esquerdo tem duas fraturas em sua extensão e o direito está muito deformado, sendo impossível delimitá-lo com precisão. No espécime LPRP/USP0370 ocorre o mesmo: as alterações tafonômicas são tão acentuadas que é difícil definir os limites do osso, embora o direito esteja pouco melhor conservado que o esquerdo.

Em vista dorsal, o jugal contata o maxilar anteriormente, em uma sutura com formato de semicírculo bastante serrilhada, o pós-orbital em sua margem medial e o quadradojugal posteriormente. Ainda em vista dorsal, o jugal forma a margem posterolateral da órbita. Assim como o pós-orbital, o jugal apresenta um processo ventral que constitui a parede posterolateral da órbita, contatando o primeiro medialmente, o palatino na margem medioventral e o maxilar anteriormente. A face posterior deste processo forma o limite mais anterior da *fossa temporalis inferior*, onde sutura-se, em sua porção mais ventral, com o maxilar (lateralmente) e o palatino (medialmente), com a crista do pterigóide em sua porção central e com o pós-orbital na porção dorsal.

Uma estrutura de importância taxonômica formada majoritariamente pelo jugal, mas também pelo quadradojugal, é a emarginação da face (Meylan *et al.*, 2009, car. 10, Gaffney *et al.*, 2011, car. 11) ou emarginação lateral (Matiazzi, 2007). Este elemento varia pouco entre os Podocnemoidae, estando sempre ao nível inferior da órbita ou pouco acima deste. Em *Bauruemys elegans*, a emarginação da face estende-se bem acima do nível inferior da órbita, quase atingindo seu nível médio (Fig. 7, 8, 13, 14, 21 e 22; Gaffney *et al.*, 2011, Fig. 12C e E). Apesar dos autores citados definirem os estados de caráter relacionando a extensão dessa emarginação com relação à posição da órbita, este caracter deve ser mais bem definido, uma vez que a posição da órbita varia (de lateral até dorsal) entre os Pelomedusoides, podendo influenciar na codificação.

## Quadradojugal

Em LPRP-USP0200 somente o quadradojugal esquerdo está preservado, mas encontra-se fraturado, restando apenas uma estreita lâmina. Em LPRP/USP0369 o osso esquerdo está inteiro, mas algo deformado. Devido à deformação da porção direita do crânio deste espécime, não é possível identificar o elemento direito. Em LPRP/USP0370, pelos mesmos motivos, não é possível delimitar estes ossos.

O quadradojugal de *Bauruemys elegans* é uma lâmina situada na região dorsolateral do crânio e que constitui o teto da *fossa temporalis inferior*. Além disso, constitui também a borda caudal da emarginação da face e a margem anterolateral da emarginação temporal. Nesta região, em sua porção mais posterior, sutura-se com o esquamosal e com o quadrado, ventrolateralmente, na borda do cavum tympani. Sutura-se, também, com o jugal, anteriormente, com 0 parietal em sua margem medial, e com 0 pós-orbital, anteromedialmente. Este último contato é semelhante ao encontrado em Peiropemys mezzalirai e Lapparentemys vilavilensis, que não ocorre em Podocnemis expansa (e outras espécies do gênero Podocnemis), devido à redução dos pós-orbitais.



**Fig. 9:** Vista dorsal de *Bauruemys elegans* (Suárez, 1969), espécime LPRP/USP0369. A, foto; B, figura.

Esquamosal

Este osso forma a extremidade posterolateral do crânio e constitui a borda posterolateral da *fossa temporalis superior*. O espécime LPRP/USP-0200 apresenta somente o esquamosal esquerdo preservado, em LPRP/USP0369 somente o direito está presente e em LPRP/USP0370 nenhum foi preservado.

Em vista dorsal, o esquamosal apresenta uma sutura estreita com o quadradojugal, anteriormente. Ainda na região anterior, contata o quadrado em uma grande sutura, que segue, com contorno circular, a borda posterodorsal da *cavidade timpanica* e curva-se, em direção à linha medial do crânio, posterior ao côndilo mandibular do quadrado e à *fenestra postotica*. Por último, na margem posteromedial, sutura-se com o *processus paraoccipitalis* do opistótico.

De acordo com Matiazzi (2007), em vista lateral, o esquamosal de *Bauruemys elegans* é mais longo se comparado com o de outros Podocnemoidae, isso se assemelhante ao encontrado nos fósseis de *Hamadachelys escuilliei* e *Podocnemis expansa*, e difere do elemento curto de *Peltocephalus dumerilianus* e *Erymnochelys madagascariensis*. Esta característica também é observada nos espécimes aqui descritos e no espécime de *Podocnemis expansa* (LIRP – sem número; Fig. 15).



**Fig. 10:** Vista ventral de *Bauruemys elegans* (Suárez, 1969), espécime LPRP/USP0369. A, foto; B, figura.

Pós-orbital

O espécime LPRP/USP0200 apresenta os dois pós-orbitais presevados, mas somente o direito encontra-se completo, apesar de fraturado em sua porção posterior. O esquerdo está fragmentado, apresentando apenas a porção anterior, que também está fraturada. LPRP/USP0369 contém ambos os elementos, mas, novamente, um deles, o direito, está fragmentado e intensamente deformado. O elemento esquerdo, entretanto, encontra-se bem preservado e, apesar de uma fratura na região central, é possível observar todas suas estruturas e suturas com outros ossos. Já em LPRP/USP0370 os pós-orbitais estão presentes, mas muito deformados e fragmentados, o que dificulta a visualização das estruturas e contatos.

Em sua superficie dorsal o pós-orbital, tem o comprimento muito maior que a largura e uma ligeira curvatura lateral, como encontrado em *Hamadachelys escuilliei* e *Peiropemys mezzalirai* (Gaffney *et al.*, 2011, Fig. 1 e 15). Esta é uma das características que diferenciam a espécie aqui estudada do gênero *Podocnemis*. Nas espécies deste gênero (*e.g. Podocnemis expansa*), a exposição dorsal do pós-orbital sofre uma redução drástica (Fig. 15), se comparada à de formas como *Hamadachelys escuilliei*, podendo estar ausente em algumas espécies (Gaffney *et al.*, 2011, Fig. 35-40, Gaffney, 1979).

Na região mais posterior a espessura do pós-orbital é pequena, o que explica as fraturas observadas nos fósseis. Existe um processo ventral, perpendicular ao plano principal do osso, que separa, lateralmente, a fossa orbitalis da fossa temporalis e também constitui a parede lateral do sulcus palatino-pterygoideus, o canal que conecta a fossa temporalis e a fossa orbitalis. Além disso, este processo contata a crista do pterigóide na fossa temporalis inferior e o palatino e o jugal na parede caudal da fossa orbitalis, o septum orbitotemporale. Na face anterior do processo pós-orbital (i.e. septum orbitotemporale) há um forâmen bem definido cuja associação com elemento de tecido mole não foi encontrada na literatura. Adicionalmente, um forâmen similar ao observado nos espécimes aqui descritos está também presente em Hamadachelys escuilliei, Podocnemis expansa e P. unifilis (Gaffney et al., 2011), mas parece não existir em Pelusios sinuatus e Dirqadim schaefferi (Gaffney et al., 2006). Já em vista dorsal, são observados os contatos anteromedial com o frontal, posteromedial com o parietal, por uma sutura que se curva lateralmente, com o quadradojugal em sua margem posterolateral e com o jugal lateralmente, também por uma sutura curvada lateralmente. Adicionalmente, junto com este último osso o pós-orbital constitui a margem posterior da órbita. Nos espécimes LPRP/USP0369 e LPRP/USP0370 é possível observar uma cicatriz de escama de forma curva que começa no contato com o parietal e segue até o jugal, que também pode ser observada em vários outros Podocnemoidae, como Peiropemys mezzalirai, Podocnemis sextuberculata (Gaffney et al., 2011) e Podocnemis expansa. Em outras formas, como Pricemys caiera e Latentemys plowdeni esta cicatriz parece não estar visível (Gaffney et al., 2011), o que pode ser resultado de má preservação da área. Os nomes das escamas associadas também não foram encontrados na literatura.



**Fig. 11:** Vista anterior de *Bauruemys elegans* (Suárez, 1969), espécime LPRP/USP0369. A, foto; B, figura.



Fig. 12: Vista posterior de *Bauruemys elegans* (Suárez, 1969), espécime LPRP/USP0369. A, foto; B, figura.

#### 4.1.2. Elementos do palato

#### Pré-maxilar

Os pré-maxilares de LPRP/USP0200 estão bem preservados, exceto por uma pequena perfuração no elemento esquerdo, produzido durante a preparação. Em LPRP/USP0369 duas porções do osso estão expostas, uma em vista ventral e a outra em vista dorsal, na *fossa nasalis*, mas o restante, assim como no espécime LPRP/USP0370, está ainda encoberto por sedimento. O pré-maxilar tem formato subtriangular em vista ventral e constitui a região anteromedial da superfície de trituração e da crista labial.

As suturas da porção ventral do pré-maxilar são bem visíveis, evidenciando o contato lateral com o maxilar, caudal com o vômer, e medial com seu par. Entre os contatos com o vômer e com os maxilares, na margem caudal, o pré-maxilar forma a parte medial da margem anterior da *apertura*  narium interna. Em vista dorsal, o osso constitui a margem anteroventral da apertura narium externa, assim como o assoalho da *fossa nasalis*.



Fig. 13: Vista lateral direita de *Bauruemys elegans* (Suárez, 1969), espécime LPRP/USP0369. A, foto; B, figura.



Fig. 14: Vista lateral esquerda de *Bauruemys elegans* (Suárez, 1969), espécime LPRP/USP0369. A, foto; B, figura.

Maxilar

O maxilar é um osso alongado anteromedial-posterolateralmente, que ocupa a região anterior do crânio, formando a maior parte da crista labial e da superfície trituradora. O osso está bem preservado nos três espécimes estudados, com algumas ressalvas. Em LPRP/USP0200 nem todas as suturas estão bem visíveis. A superfície ventral de LPRP/USP0369 está exposta somente na porção posterolateral direita, estando o restante coberto pela matriz. Em LPRP/USP0370, a mandíbula adpressa ao crânio dificulta a visualização da região anterior e ventral do maxilar.

Assim como os pré-frontais, os maxilares apresentam ornamentações na superfície externa. Em vista ventral apresenta pequenos canais em série na superfície trituradora, seguindo a linha da crista labial. Estes canais são denominados *canalis alveolaris superior*, que contêm ramos da artéria alveolar superior (Gaffney, 1979). Na margem posterior, faz contato com o palatino medialmente e com o jugal lateralmente. Essa região no espécime LPRP/USP0200 apresenta várias ranhuras, produzidas durante a preparação do material, o que dificulta a visualização das suturas. Em vista ventral, na região anterior o maxilar apresenta um contato suave e bem definido com o pré-maxilar. Segundo Gaffney *et al.* (2011) o maxilar apresentaria uma projeção medial contatando o vômer, formando toda a margem anterior da *apertura narium interna*. Contudo, em LPRP/USP0200 e LPRP/USP0369 essa projeção não está presente. Assim, a região anterior desta abertura é formada pelo maxilar, lateralmente, e pelo pré-maxilar, medialmente.

Em vista anterior, na extremidade anterior contata o pré-maxilar, mas não é possível determinar exatamente a sutura, devido à rugosidade da ornamentação. Dorsalmente, ainda na região anterior, faz contato com o préfrontal. Forma a margem lateral da *apertura narium externa* e, na região medial, constitui toda a margem anterior e distal da *fossa orbitalis*. Já na região posterior apresenta uma sutura bastante serrilhada com o jugal.



**Fig. 15:** Vista anterior do crânio de *Podocnemis expansa*, LIRP - sem número em vista anterior. A, foto, B, figura, f? – forâmen desconhecido no pós-orbital.

Vômer

Nos dois espécimes em que é possível observá-lo, os vômeres parecem ser fusionados entre si, entretanto, devido à sua fragilidade, é um elemento facilmente perdido (Matiazzi, 2007), sendo possível que um dos ossos não tenha sido preservado. A face ventral deste osso está preservada em LPRP/USP0200 e LPRP/USP0370, a não ser pela sua margem posterioresquerda. A dorsal não é visível, uma vez que está coberta por sedimento em ambos os espécimes. Em LPRP/USP-369 ambas as faces estão encobertas.

O vômer é achatado dorsoventralmente e em forma de ampulheta, *i.e.*, mais largo nas extremidades anterior e posterior do que na região central. Posteriormente, contata o par de palatinos. Lateralmente, forma margem medial da *apertura narium interna*. Na região anterior, o vômer contata apenas os pré-maxilares. Esta característica está em desacordo com o descrito por Gaffney *et al.*, (2011) para *Bauruemys elegans*, para o qual existiria contato entre o vômer e os maxilares.



**Fig. 16:** Vista ventral da parte anterior do palato indicando a abertura do *foramen palatinum posterius* em diferentes táxons de Podocnemoidae. A, *Podocnemis vogli*; B, *Peiropemys mezzalirai*; C, *Lapparentemys vilavilensis*. Figura modificada de Gaffney *et al.*, 2011.

## Palatino

Os palatinos encontram-se perfeitamente preservados no espécime LPRP/USP0200, sendo possível identificar todas suas suturas. Em LPRP/USP0369 somente o palatino direito é visível em vista ventral e, apesar de ser possível identificar suas estruturas e suturas, está ligeiramente deformado. O elemento esquerdo encontra-se totalmente encoberto por sedimento. Em LPRP/USP0370 estes ossos também estão bem preservados.

Os palatinos são achatados dorsoventralmente e formam um par não fusionado que pode ser observado em vista ventral, e forma parte do assoalho da *fossa orbitalis*, bem como uma pequena região posterior da superficie trituradora. Em *Podocnemis unifilis* (Gaffney *et al.*, 2011), *Bothremys cooki, Cearachelys placidoi, Euraxemys essweini* e outros táxons de Pelomedusoides (Gaffney *et al.*, 2006) o palatino também participa de uma porção da superficie trituradora. Sua margem anterior contata o maxilar lateralmente e o vômer medialmente e, na linha média, faz contato com seu par. Na região mais posterior da borda lateral, sutura-se com o jugal, e em toda sua margem posterior contata o pterigóide.

O palatino constitui a borda posterior da apertura narium interna e apresenta um forâmen, localizado póstero-lateralmente, identificado como foramen palatinum posterius. Este forâmen é uma abertura entre a superfície palatal e a área posterior à fossa orbitalis, pela qual passa a artéria inframaxilar e um ramo do nervo maxilar (Gaffney, 1979b). A posição da abertura deste forâmen na superfície palatal varia entre os táxons de Podocnemoidae em três estados: restrito ao palatino (Fig. 16A); restrito ao palatino, mas com o canal da abertura atingindo o pterigóide (Fig.16B); e totalmente no contato entre o pterigóide e o palatino (Fig.16C). Em Bauruemys elegans a posição do foramen palatinum posterius também parece variar. Segundo Matiazzi (2001) ele estaria na sutura entre os dois ossos. Nas figuras de Gaffney et al. (2011, Fig. 7-14), é possível observar que a abertura ventral do forâmen estaria situada inteiramente no palatino, mas sua abertura atingiria o contato com o pterigóide. Para os espécimes aqui estudados, também foi observada essa variação. O espécime LPRP-USP0200 apresenta o primeiro padrão (Fig.4), e em LPRP/USP369 e LPRP/USP0370 o segundo padrão é observado (Fig. 10 e 18).



Fig. 17: Vista dorsal de *Bauruemys elegans* (Suárez, 1969), espécime LPRP/USP0370. A, foto; B, figura.

#### 4.1.3. Elementos do palatoquadrado

## Quadrado

O quadrado esquerdo do espécime LPRP/USP0200 encontra-se bem preservado, diferente do direito que é muito fragmentado, estando presente apenas sua porção anteromedial. Em LPRP/USP0369 ambos os quadrados estão completos, sendo possível definir todas as suas estruturas e suturas, mas o direito tem um alto grau de deformação, devido à compressão anteroposterior da porção esquerda deste espécime. Já no exemplar LPRP/USP0370, novamente, só o elemento esquerdo está preservado, estando sua porção dorsolateral bastante fragmentada.

O quadrado constitui a região de articulação do crânio com a mandíbula, o processus articularis, uma superficie com formato côncavo em vista ventral. Além disso, apresenta uma longa sutura com o pterigóide em sua margem anterior, que se estende da face ventral à dorsal, na fossa temporalis. Na superficie ventral, este contato compõe uma barra entre a aba do pterigóide e o processus articularis, que delimita a parede posterior da fossa temporalis inferior. Este contato também adentra uma estrutura bastante desenvolvida nos Podocnemoidae, o cavum pterygoidei (Gaffney et al., 2011). O quadrado forma o teto desta cavidade, onde também contata o basisfenóide, medialmente. Esta sutura estende-se pela margem medial do osso, em forma "V". Posterior a esta, de ocorre o contato com o basiocipital, posteromedialmente, logo anterior à escavação ocupada pela columella auris, a fenestra postotica. Nesta, o quadrado sutura-se com o opistótico posteriormente, e com o esquamosal na sua margem posterolateral. Estes três elementos formam as bordas da *fenestra ovalis*. Lateralmente, na *fenestra* postotica e anterior ao contato ventral com o esquamosal, encontra-se a incisura columella auris, uma pequena abertura no quadrado, localizada entre esta fenestra e o cavum tympani. Este é uma grande concavidade, presente em todos os testudinos, mas bem desenvolvida somente nos táxons do clado denominado por Gaffney (1975) de Casichelydia (Testudines, sensu Joyce, 2004). O cavum tympani abriga o ouvido médio e a columella auris (Gaffney, 1979) e tem a abertura, com formato circular, na lateral do crânio. Na borda dorsal desta abertura, o quadrado faz sutura com o esquamosal posteriormente e com o quadradojugal anteriormente.

Além da *incisura columella auris*, existem mais duas escavações no *cavum tympani*, a fossa precolumellaris e abertura do *antrum postoticum*. Na superfície dorsal, além dos contatos com o pterigóide, quadradojugal e esquamosal já citados, o quadrado contata também o opistótico em sua margem posteromedial e o proótico medialmente. Neste contato estes dois ossos formam o *foramen stapedio-temporale*, a abertura do *canalis stapedio-temporalis* na *fossa temporalis* (Gaffney, 1979). Todas estas estruturas podem ser observadas nas Figuras 4, 10, 18 e 23.



**Fig. 18:** Vista ventral de *Bauruemys elegans* (Suárez, 1969), espécime LPRP/USP0370. A, foto; B, figura.

Pterigóide

No espécime LPRP/USP0200 os pterigóides se preservaram com as suturas bem visíveis, havendo apenas pequenas fraturas nas abas posterolaterais. Em LPRP/USP0369 estas também estão incompletas e somente a face ventral do osso está visível, estando as outras superfícies cobertas por sedimento. Existe uma fratura lateral à sutura medial entre os pterigóides, no elemento direito, que também está deslocado anteriormente. Em LPRP/USP0370 a porção dorsal do pterigóide também está coberta por sedimento e a região ventral apresenta algumas fraturas, mas as estruturas e suturas estão visíveis.

Este osso se compõe de uma placa horizontal em vista ventral, mas apresenta uma porção verticalizada dorsal, a *crista pterygoidea* (Gaffney,

1979), com alguns processos associados (Matiazzi, 2007), o *processus trochlearis pterygoidei*, extensão lateral que adentra a *fossa temporalis inferior*, e (imediatamente posterior a este) a aba do pterigóide, ambas estruturas características dos Pleurodira (Gaffney, 1979 e Gaffney *et al.*, 2006). A aba do pterigóide se sobrepõe ao *cavum pterygoidei* (ver Quadrado), estado típico de Peiropemydidae + Podocnemidae + *Bauruemys elegans* (França & Langer, 2006).

Em vista ventral, é possível observar as suturas com o palatino, anteriormente, com o basisfenóide, posteromedialmente, e com o outro pterigóide medialmente. Na face dorsal o pterigóide contata o jugal, anteriormente, e o proótico, posteromedialmente. O contato com o quadrado é visível ventral e dorsalmente, na margem posterior do osso. Estes dois elementos mais o basisfenóide constituem o *cavum pterygoidei* (Fig. 4, 10, 18 e 23). O quadrado sutura-se com o proótico e com o processo ventral do parietal na *fossa temporalis* (Fig. 3, 9 e 17), com os quais forma as bordas do *foramen nervi trigemini*, uma comunicação entre a caixa craniana (*cavum cranii*) e a *fossa temporalis*, por onde passam dois ramos (V<sub>2</sub> e V<sub>3</sub>) do nervo trigêmeo (Gaffney, 1979).



**Fig. 19:** Vista anterior de *Bauruemys elegans* (Suárez, 1969), espécime LPRP/USP0370. A, foto; B, figura.

#### 4.1.4. Elementos do Neurocrânio

## Supraoccipital

Em nenhum dos fósseis estudados o supraoccipital encontra-se completamente preservado. Em LPRP/USP0200 e LPRP/USP0370 somente a porção mais anterior está conservada e em LPRP/USP0369, além desta região, um pequeno pedaço da crista supraoccipital também está presente. Assim, não é possível determinar o tamanho total desta crista. Uma mais completa descrição desta porção do osso pode ser encontrada em Kischlat & Azevedo (1991) e Matiazzi (2007).



**Fig. 20:** Vista posterior de *Bauruemys elegans* (Suárez, 1969), espécime LPRP/USP0370. A, foto; B, figura.

Ao contrário da crista supraoccipital, a região anterior do supraoccipital está preservada em todos os exemplares, sendo possível determinar suas suturas. Anteriormente, há o contato com os parietais em vista dorsal que se estende na parede medial da *fossa temporalis superior*. Ventral a este contato, situa-se uma sutura semicircular com o proótico, que avança lateralmente. Em sua porção mais lateral, contata o opistótico, por uma sutura bastante serreada. A região mais posterior do supraoccipital constitui a borda dorsal do *foramen magnum*, onde contata, posterolateralmente, os exocipitais. Apesar de não ser possível observar sua superfície interna, é possível definir, por meio do *foramen magnum*, que este elemento forma parte do teto da cavidade craniana.



**Fig. 21:** Vista lateral direita de *Bauruemys elegans* (Suárez, 1969), espécime LPRP/USP0370. A, foto; B, figura.



Fig. 22: Vista lateral esquerda de *Bauruemys elegans* (Suárez, 1969), espécime LPRP/USP0370. A, foto; B, figura.

Exoccipital

O exoccipital esquerdo encontra-se bastante fragmentado no espécime LPRP/USP0200, e o direito não está preservado. Em LPRP/USP0369 ambos estão completamente preservados e é possível observar todas as estruturas e suturas, mesmo com a grande deformação do osso direito. Já em LPRP/USP0370, nenhum exoccipital está preservado.

Os exocipitais estão localizados na margem posteromedial do crânio e constituem as paredes laterais do *foramen magnum*. Nesta estrutura, contatam o supraoccipital, que compõe a parede dorsal deste forâmen. Possui uma pequena exposição dorsal, na qual é possível observar uma curta sutura com o opistótico que se estende para a face ventral, onde é mais pronunciada e extensa. Em vista ventral, contata o basioccipital medialmente, com o qual também constitui uma projeção que articula com o complexo axis-atlas, o *condylus occipitalis*. Em vista caudal, é possível identificar três foramens: os dois mediais são os *foramina nervi hypoglossi*, e o mais lateral é o *foramen jugulare posterius* (Fig. 23), cuja abertura, em *Bauruemys elegans*, é voltada lateralmente (Gaffney *et al.*, 2011).



**Fig. 23:** Vista posterolateral direita da região occipital do crânio de *Bauruemys elegans*, espécime LPRP/USP0369.

Basioccipital

Somente no espécime LPRP/USP0369 o basioccipital está completamente preservado, com uma leve distorção na porção direita. Em LPRP/USP0200 e LPRP/USP0370 a porção lateral direita está fragmentada, sendo possível identificar apenas poucas partes do osso.

Assim como o basisfenóide, o basioccipital é um elemento fusionado medialmente à sua contraparte, situado na região posteromedial do crânio. Apresenta uma depressão medial, na região entre os dois *tuberculum basioccipitale*. Os quadrados são contatados anterolateralmente e sua margem anterior faz contato com o basisfenóide, cuja sutura é sinuosa, apresentando uma maior amplitude medialmente. Na porção posterodorsal contata os exoccipitais e, juntos, constituem o côndilo occipital.

#### Proótico

Somente no espécime LPRP/USP0200 este elemento pode ser bem visualizado. O proótico esquerdo está bem preservado e sua superficie dorsolateral permite a identificação de todas as suas estruturas e suturas. O elemento esquerdo está ligeiramente deformado e existe um pouco de sedimento no entorno, dificultando sua visualização. Em LPRP/USP0369 o

osso esquerdo está, aparentemente, preservado, mas coberto por sedimento em pelo menos metade da sua superfície. Já o direito encontra-se bastante deformado e fraturado, não sendo possível delimitá-lo de forma eficiente. No espécime LPRP/USP0370, a julgar pela posição, os proóticos devem estar preservados, mas a cobertura de sedimentos impossibilita a observação.



**Fig. 24:** Vista dorsal da carapaça de *Bauruemys elegans*, espécime LPRP/USP0362.

O proótico constitui uma porção da parede ventral da *fossa temporalis superior* e também parte da parede lateral do *cavum cranii* (ou caixa craniana). Também participa de dois foramens da *fossa temporalis*, *o foramen nervi trigemini*, anteriormente, onde sutura-se com o parietal, medialmente, e com o pterigóide, lateralmente, e o *foramen stapedio-temporale*, lateralmente, do qual constitui a parede medial, contatando o quadrado, que forma o restante do forâmen. O contato com o parietal estende-se por toda a margem medial do proótico, o pterigóide é contatado na porção mais anterior e o quadrado em toda sua borda lateral. Além destes contatos, posteriormente existem outras duas suturas: posteromedialmente, com o supraocipital e na margem posterolateral com o opistótico.

Matiazzi (2007) menciona ainda um contato com o basisfenóide, na região que forma o teto do *cavum pterygoidei* (ou fossa podocnemidóide), além de participar do "forâmen posterior do canal interno da carótida". Nos fósseis aqui estudados, não foi possível visualizar nenhuma destas características, por ainda existir sedimento dentro do *cavum pterygoidei*.



**Fig. 25:** Vista dorsal da carapaça de *Bauruemys elegans*, espécime LPRP/USP0363.

## Opistótico

No espécime LPRP/USP0370 nenhum dos opistóticos está preservado, mas LPRP/USP0200 e LPRP/USP0369 tem, respectivamente, o esquerdo e ambos os elementos conservados. Nestes é possível observar todas as estruturas e suturas deste elemento.

O opistótico constitui a margem posterolateral do crânio, onde apresenta o chamado *processus paroccipitalis*, pelo qual contata o quadrado, anterolateralmente, e o esquamosal, lateralmente (Gaffney, 1979). Diferentemente de *Podocnemis expansa*, este processo não ultrapassa a margem posterior do esquamosal. Adicionalmente, contata, em vista dorsal, o proótico anteriormente, e o supraoccipital, medialmente, e, na superficie ventral, o exocipital medialmente. Constitui a parede dorsomedial da *fenestra postotica* (Fig. 23), onde uma pequena projeção contata o quadrado ventralmente, e o basioccipital, em uma pequena sutura medial.

## Basisfenóide

Este elemento fusionado encontra-se bem preservado nos três espécimes estudados, apresentando apenas uma ligeira deformação na porção direita no fóssil LPRP/USP0370. O osso tem formato de seta, com a porção posterior mais larga que a anterior e uma reentrância posteromedial.



**Fig. 26:** Vista ventral da carapaça e plastrão de *Bauruemys elegans*, espécime LPRP/USP0363.

Só é possível identificar estruturas na face ventral do basisfenóide, uma vez que sua superficie dorsal forma o assoalho da caixa craniana, sendo, portanto, interna. A superficie ventral apresenta um sulco lateral associado a inserções musculares. Foram observadas suturas com os pterigóides, anterolateralmente, com o basioccipital, posteromedialmente, e com o quadrado, posterolateralmente. Matiazzi (2007) descreve o contato com os pterigóides como circular, semelhante ao que ocorre em *Erymnochelys madagascariensis* e diferente de outros Podocnemoidae, como *Podocnemis unifilis* e *Peltocephalus dumerilianus*, nos quais o contato tem forma de "V". Entretanto, por ser este um caráter contínuo, é dificil definir de modo não ambíguo a forma do contato entre estes dois elementos, que parece ser intermediário entre formato de "V" e de "U".

#### 4.2. Mandíbula

Esta estrutura está representada apenas no espécime LPRP/USP0370 e seu estudo é limitado pelo fato de estar adpressa ao crânio (Fig. 17-22). Assim, não é possível observá-la em vista dorsal e, consequentemente, alguns ossos não são visíveis.



Fig. 27: Vista dorsal do plastrão de *Bauruemys elegans*, espécime LPRP/USP0202.



**Fig. 28:** Vista ventral do plastrão de *Bauruemys elegans*, espécime LPRP/USP0202.

#### Dentário

Este elemento encontra-se bem preservado no espécime estudado, sendo possível observar seus contatos e estruturas. Constitui a região anterior da mandíbula e é bastante ornamentado com rugosidades, de forma semelhante aos maxilares e pré-maxilares.

Não existe sutura entre os dentários, na região anterior (sínfise mandibular), sendo estes fusionados medialmente (Matiazzi, 2007; ver Caracteres Modificados). Esta característica parece estar presente em todos os Podocnemoidea (França & Langer, 2006 e Gaffney *et al.*, 2011), e é considerada um estado plesiomórfico para Testudinata (Gaffney *et al.*, 2006). Em vista ventral, o formato da sínfise mandibular de *Bauruemys elegans* é semelhante ao observado em *Podocnemis expansa*. Não é possível observar a superfície de trituração. Em vista labial, o dentário contata o surangular ventralmente, com uma sutura sigmóide com ângulos bastante agudos. Imediatamente anterior a este contato situa-se o *foramen dentofaciale majus*. Dorsalmente, por uma pequena sutura, o dentário contata o coronóide. Esta sutura se estende em vista dorsal (Matiazzi, 2007), mas no espécime LPRP/USP0370 é possível observar somente uma parte desta.

### Surangular

O surangular esquerdo encontra-se bem preservado, mas o direito está fragmentado faltando-lhe a região posterior. Este osso se constitui de uma placa vertical (Matiazzi, 2007) que compreende a região entre a *area articularis mandibularis* do osso articular e o *processus coronoideus*, do coronóide. Consequentemente, contata estes dois ossos: o coronóide anterodorsalmente e o articular posteriormente (embora não seja possível definir com clareza esta sutura no espécime LPRP/USP0370), além do dentário, anteriormente, em uma sutura sinuosa. É possível observar também, próximo à área de contato com o articular, o *foramen nervi auriculotemporalis* em sua face labial.

## Coronóide

O coronóide é um pequeno osso que porta o *processus coronoideus*, local de inserção da musculatura adutora da mandíbula (Gaffney, 1979). Somente o elemento esquerdo está preservado no espécime LPRP/USP0370 e sua observação é limitada, devido à união entre a mandíbula e o crânio. Sua superficie mais exposta é a dorsal, tendo pouca expressão em vista lateral. Contata o dentário anteriomente e o surangular posteriormente. Segundo Matiazzi (2007) contata também o pré-articular na região da *fossa meckelli*, entretanto, nenhuma destas duas características (o contato e a fossa) é observável neste exemplar.

#### Articular

Este osso constitui a região de articulação da mandíbula com o crânio, ou a*rea articularis mandibularis*, de onde se estende o *processus retroarticularis* posteriormente. Apenas o elemento esquerdo está presente em LPRP/USP0370 e, apesar de bem preservado, suas suturas não estão claras. Entretanto, é possível determinar que ele contata o surangular em toda sua margem ventral. Além disso, sua face dorsal não pode ser visualizada, uma vez que encontra-se articulada com o *processus articularis* do quadrado. Segundo Matiazzi (2007) o articular em *Bauruemys elegans* sutura-se também com o pré-articular e com o angular. Contudo, nenhum destes dois contatos é observável no espécime estudado.

4.3. Caracteres modificados

#### 14. PM, prémaxilar atinge a apertura narium interna.

Estados: (0) não, (1) sim

Codificado em Gaffney *et al.* (2011) como estado (0) para *Bauruemys elegans* e aqui recodificado como (1).

53. BS, contato basisfenóide-quadrado.

Estados: (0) presente, (1) ausente

Codificado em Gaffney *et al.* (2011) como estado (1) para *Bauruemys elegans* (ver Discussão dos Caracteres).

54. DEN, contato na sínfise mandibular.

Estados: (0) fusionado, (1) suturado

Codificado em Gaffney *et al.* (2011) como indeterminado (?) para *Bauruemys elegans* e aqui recodificado como (0).

62. Carapaça, largura do osso nucal.

Estados: (0) duas ou mais vezes o comprimento, (1) largura maior que o comprimento, mas menos que duas vezes, (2) largura igual ao comprimento, (3) nucal bastante reduzido (*Araripemys*)

Codificado em Gaffney *et al.* (2011) como estado (2) para *Bauruemys elegans* e aqui recodificado como (1).

71. Plastrão, mesoplastrão.

Estados: (0) pequeno e lateral, (1) ausente

Codificado em Gaffney *et al.* (2011) como estado (1) para *Bauruemys elegans* (ver Discussão dos Caracteres).

#### 4.4. Discussão dos caracteres

Alguns dos problemas encontrados na matriz de Gaffney *et al.* (2011) não são erros de interpretação, mas, provavelmente, enganos espúrios na transcrição das informações. Dentre os citados acima, os do primeiro tipo são os caracteres 14, 54 e 62, e do segundo os caracteres 53 e 71.

Dois dos espécimes estudados - LPRP/USP0200 e LPRP/USP0369 (Fig. 3-14) permitem a observação das estruturas relacionadas ao caracter 14, *i.e.* as margens da apertura narium interna. Nestes é possível notar, claramente, que os pré-maxilares formam a região anterior desta abertura da fossa nasalis, impossibilitando, também, o contato entre os maxilares e o vômer. Matiazzi (2007, Fig.2B) não menciona o contato entre o vômer e o maxilar e nem se o pré-maxilar constitui parte da apertura narium interna, mas, suas figuras concordam com o aqui apresentado. Foi levantada, inicialmente, a possibilidade de ter havido uma quebra nesta região dos espécimes LPRP/USP0200 e LPRP/USP0369, impossibilitando a visualização do contato entre vômer e maxilares, uma vez que o vômer é uma lâmina muito fina, frágil e facilmente perdida. Entretanto, somente um dos fósseis analisados por Gaffney et al. (2011) apresenta esta região preservada, não sendo possível determinar com clareza seus limites com base na observação das fotos publicadas. Assim, este caracter foi codificado com base nos espécimes estudados aqui, nos quais os pré-maxilares atingem a apertura narium interna.

Na mandíbula do espécime LPRP/USP0370 não existe uma sutura entre os dentários na região da sínfise mandibular (car. 54), apesar do bom grau de preservação (Fig. 19). Isto, aliado a distribuição deste caracter – fusionado em todos os Podocnemoidea – nos permite concluir que os dentários de *Bauruemys elegans* não são suturados, e sim fusionados anteriormente, o que redime a dúvida na codificação em Gaffney *et al.* (2011).

Quanto ao formato do osso nucal (car. 62), em LPRP/USP0362 este se apresenta com a largura maior que o comprimento, mas não duas vezes maior. Matiazzi (2007) define o comprimento e a largura do osso nucal como "próximos", mas não iguais e, analisando a figura referente aos cascos estudados naquele trabalho (Matiazzi, 2007, Fig.22) notamos que a largura é ligeiramente maior, o que concorda com os espécimes aqui estudados. França & Langer (2006, car. 23) codificam o formato deste osso como "mais largo que longo", o que também discorda de Gaffney *et al.* (2011). Adicionalmente, não existe nenhuma foto do fóssil analisado pelo autor, apenas uma figura com dimensões, aparentemente, distorcidas. Assim, opta-se por codificar aqui também como estado (1).

Já os caracteres 53 e 71 apresentam problemas apenas na transcrição da informação. O contato entre o basisfenóide e o quadrado é uma sinapomorfia definida por Gaffney et al. (2006, car. 104) para o clado Podocnemoidea e na matriz de tal trabalho todos os táxons deste clado são codificados com o estado de caráter (1), i.e. contato basisfenóide-quadrado ausente. Observando o texto original de Gaffney et al. (2011), nota-se que o autor inverteu os estados dos caracteres. Deste modo o estado original (0), "contato basisfenóide-quadrado presente", é aqui considerado como "contato basisfenóide-quadrado ausente", enquanto que o estado original (1), "contato basisfenóide-quadrado ausente", é considerado aqui como "contato basisfenóide-quadrado presente". O engano relacionado ao caracter 71 é semelhante. Na discussão do caracter, Gaffney et al. (2006, car. 158) considera a presença de um mesoplastrão equidimensional (como o observado como considerado Bauruemys elegans) sinapomorfia do clado em Euraxemydidae + Podocnemoidea. Observando a distribuição dos estados de caráter em Gaffney et al. (2011) o estado que é sinapomorfia deste clado é o (1), *i.e.* ausência de mesoplastrão, mas nas figuras do trabalho este osso esta presente. Deste modo, e pelos comentário observados no texto de Gaffney et al. (2011), pode-se dizer que o estado original (0), descrito como "mesoplastrão ausente", é na verdade mesoplastrão presente. Já o estado (1), descrito como "mesoplastrão presente" não está presente na matriz original, tendo sido codificado como estado (2). Este, na verdade, é o estado (1), aqui considerado como mesoplastrão ausente.

#### 4.5. Análise Filogenética

A matriz com os caracteres problemáticos recodificados (seção Caracteres Modificados) a partir da matriz original (Gaffney *et al.*, 2011) foi analisada no programa TNT versão 1.1 (Goloboff *et al.*, 2000), utilizando os seguintes parâmetros: busca heurística; 1000 réplicas; TBR; hold=20; e colapsando as árvores após a procura. Assim como na análise original, todos os caracteres da nova análise foram igualmente pesados e não-ordenados. Entretanto, Gaffney *et al.* (2011) utilizaram o programa PAUP\* versão 4.0b10 (Swofford, 2003).

A análise revelou duas árvores igualmente parcimoniosas de 173 passos, e o cladograma de Consenso Estrito pode ser observado na Figura 23. Em uma destas árvores, *Podocnemis erythrocephala* é considerado grupo irmão de *P. expansa* + *P. sextuberculata*, estando *P. lewyana* posicionado como grupo irmão do clado contendo *P. expansa* + *P. sextuberculata* + *P. erythrocephala* + *P. unifilis*. Nesta árvore, *Hamadachelys* é revelado como grupo irmão do clado composto por *Bauruemys* + Peiropemydidae + Podocnemidae, sendo *Portezueloemys* grupo irmão do clado composto por *Hamadachelys* + *Bauruemys* + Peiropemydidae + Podocnemidae. Ainda nesta árvore, *Mogharemys* é considerado grupo irmão do clado mais inclusivo contendo Bairdemys + *Shweboemys*, sendo *Papoulemys* grupo irmão do clado mais inclusivo composto por *Bairdemys* + *Mogharemys*, e o táxon *Neochelys* grupo irmão do clado mais inclusivo formado por *Papoulemys* + *Bairdemys*.

Na segunda árvore, *P. lewyana* é considerado grupo irmão de *P. expansa* + *P. sextuberculata*, sendo *P. erythrocephala* grupo irmão do clado contendo os outros táxons de *Podocnemis*, excetuando-se *P. vogli* que nas duas árvores é considerado a espécie mais basal do gênero *Podocnemis*. Nesta árvore mais parcimoniosa, *Hamadachelys* é considerado grupo irmão do clado mais inclusivo composto por *Portezuoloemys* + Podocnemidae. Por último, *Mogharemys* é considerado grupo irmão do clado mais inclusivo contendo grupo irmão do clado mais inclusivo composto por *Bairdemys* + *Mogharemys*, e o táxon *Papoulemys* grupo irmão do clado mais inclusivo composto por *Bairdemys* + *Mogharemys*, e o táxon *Papoulemys* grupo irmão do clado mais inclusivo formado por *Neochelys* + *Bairdemys*.



**Fig. 29:** Cladograma de Consenso Estrito de duas árvores igualmente parsimoniosas de 173 passos resultante da análise da matriz do Anexo 1 com o programa TNT versão 1.1. Nó 1, Pelomedusoides; nó 2, Podocnemoidea; nó 3, Podocnemoidae; nó 4, Peiropemydidae; nó 5, Podocnemidae.

A incerteza no posicionamento destes táxons gera uma politomia no clado que representa o gênero *Podocnemis* (Fig. 23), contendo as espécies *P. unifilis, P. lewyana, P. erythrocephala* e *P. sextuberculata* + *P. expansa*, quando uma árvore de Consenso Estrito é gerada. Isso não ocorre na topologia original de Gaffney *et al.* (2011), na qual as relações do clado *Podocnemis* são bem definidas. Atribui-se esta diferença ao fato de que no trabalho original o programa utilizado foi o PAUP\* versão 4.0b10, que gerou 9 árvores igualmente

parcimoniosas de 173 passos, e no presente estudo utilizamos o programa TNT versão 1.1. Para se testar esta hipótese um cladograma de consenso estrito foi gerado a partir da matriz de Gaffney *et al.* (2011) sem modificações e o resultado obtido é igual ao apresentado aqui após as recodificações.

Por fim, o posicionamento dos outros táxons está de acordo com o obtido por Gaffney *et al.* (2011), inclusive a posição de Bauruemys elegans como um Podocnemoidae basal à dicotomia entre Peiropemydidae e Podonemidae (Fig. 23).

# 5. CONCLUSÕES

Certamente, os três crânios descritos neste trabalho pertencem à espécie *Bauruemys elegans*. Além de a descrição não diferir em nenhum aspecto significativo de outras já publicadas (Suárez, 1969; Kischlat, 1993; 1994a; 1994b; Matiazzi, 2007; Gaffney *et al.*, 2011) todos os caracteres diagnósticos para o crânio da espécie, definidos por Kischlat (1993) e Gaffney *et al.* (2011), foram encontrados nos três espécimes. As poucas características que diferem do descrito em alguma publicação (*e.g.* os pré-maxilares atingindo a *apertura narium interna*) não parecem suficientes para sugerir que estes novos espécimes (ao menos LPRP/USP0200 e LPRP/USP369) pertençam a uma nova espécie, podendo ser interpretadas como variações morfológicas intraespecíficas de *Bauruemys elegans*.

As possíveis dúvidas quanto às afinidades do espécime LPRP/USP0370 se relacionam à no seu tamanho. Enquanto os outros dois fósseis tem, aproximadamente, as mesmas dimensões que o medido por Suárez (1969) na descrição do holótipo da espécie, i.e. cerca de 50 milímetros, este crânio tem comprimento, aproximadamente, 20 milímetros menor. A princípio, foi levantada a hipótese de que este crânio poderia ter pertencido a um indivíduo juvenil. A literatura sobre ontogenia pós-natal em quelônios não é muito ampla, e os principais estudos (Dalrymple, 1977; Bever, 2008; 2009) foram realizados com espécies pertencentes ao clado Cryptodira.

Com base nos estudos com Cryptodira, as diferentes regiões do crânio dos quelônios se desenvolvem com diferentes velocidades, principalmente o sistema nervoso central e suas cápsulas sensoriais, e as estruturas relacionadas à alimentação. A caixa craniana e as cápsulas óticas e ópticas se

desenvolvem rapidamente nos indivíduos jovens em relação ao restante do crânio, e o inverso ocorre com as estruturas alimentares, que levam mais tempo para atingir a forma do adulto. Esses padrões ajudam a diferenciar os crânios de indivíduos juvenis e adultos. No primeiro, os elementos cranianos relacionados aos órgãos sensoriais, como a órbita e a cápsula óptica (cavum tympani) são grandes em relação aos outros elementos do crânio e a crista labial e a superficie trituradora, assim como a crista supraocipital (Bever, 2009) são pouco desenvolvidas. Além disso, o crânio juvenil tem um aspecto mais frágil (Dalrymple, 1977), podendo apresentar algumas suturas abertas e cicatrizes de inserção muscular pouco visíveis. Com isso, o crânio de um quelônio adulto tende a ser mais robusto e arredondado, com cicatrizes de inserção muscular mais bem definidas. O crânio do espécime LPRP/USP0370 tem um formato bastante similar ao dos outros espécimes estudados, com as órbitas e cavum tympani aparentemente de mesmas proporções em relação ao restante do crânio, suturas fechadas e estruturas alimentares igualmente desenvolvidas (Fig. 17-22). Vale lembrar, os quelônios adultos continuam a crescer durante toda a vida (Hsiou, 2009). Assim, apesar de estudos alométricos mais detalhados, serem necessários para se definir em que estágio ontogenético se encontrava o espécime LPRP/USP0370, este é aqui considerado um adulto de *B. elegans*, com dimensões menores devido à idade, alimentação, ou outros fatores.

As carapaças e o plastrão analisados neste trabalho também foram classificados como *Bauruemys elegans*. Infelizmente, nenhum dos elementos do pós-crânio analisados são seguramente associados a um crânio, mas, apesar da morfologia dos cascos ser bastante conservada em táxons de Podocnemoidae (Gaffney *et al.*, 2006; 2011), algumas características nos levaram a classificá-lo nesta espécie. A principal destas é o formato retangular do segundo osso neural, estado único dentre os Podocnemoidae (Gaffney *et al.*, 2011). O tamanho das carapaças e do plastrão encontrados também são semelhantes ao descrito para o holótipo por Suárez (1969): 246 mm de comprimento para o plastrão e, apesar do autor não ter citado especificamente, aproximadamente 300 mm de carapaça (estimados a partir das medidas dos ossos neurais e do plastrão). Esta mesma carapaça foi descrita por Gaffney *et al.* (2011) com 150 mm de comprimento, revelando inconsistência entre os dois trabalhos. Uma vez que a descrição original do holótipo da espécie foi realizada por Suárez (1969) e as medidas realizadas

41

com as carapaças aqui estudadas (LPRP/USP0362, Fig. 24; LPRP/USP0363, Fig. 25-26; e LPRP/USP0202, Fig. 27-28) são concordantes, assumimos estas como corretas.

Diversos estudos filogenéticos concordam com a posição de Bauruemys elegans dentro dos Podocnemoidea (França & Langer, 2006; Romano & Azevedo, 2006; Matiazzi, 2007; Meylan et al., 2009; Cadena et al., 2010; Gaffney et al., 2011). Apesar da recodificação de alguns caracteres da matriz de Gaffney et al. (2011), o cladograma obtido no presente estudo também está de acordo com estes estudos anteriores. Da mesma forma, é bem suportado por estas análises filogenéticas e por descrições comparativas (Kischlat, 1993; 1994; Matiazzi, 2007) que o gênero Bauruemys é válido e o principal testudino proveniente do sítio fossilífero do "Tartaruguito" é distinto tanto de Podocnemis como de Roxochelys. Assim, estes novos resultados reafirmam que Bauruemys elegans é uma espécie de Podocnemoidae filogeneticamente basal (Fig. 23), grupo irmão do clado formado por Peiropemydidae + Podocnemidae. Por outro lado, a grande quantidade de espécimes disponíveis para a condição paleobiológica única do afloramento do "Tartaruguito" e a revisão preliminar realizada no presente trabalho, pode-se dizer que existe potencial para um conhecimento muito mais detalhado da anatomia de Bauruemys elegans, envolvendo aspectos de variações intraespecíficas e ontogenéticas, utilizando dados morfométricos e outras abordagens (e.g. tomografia computadorizada; análises tafonômicas), o que certamente contribuirá para o melhor entendimento da linhagem dos Podocnemoidae.

# 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Arid, F.M., Vizotto, L.D. (1966). Um quelônio fóssil de São José do Rio Preto. Ciência e Cultura. 18(4):422-428.
- Bertini, R.J., Santucci, R.M., Toledo, C.E.V., Menegazzo, M.C. (2006). Taphonomy and depositional history of an Upper Cretaceous turtlebearing outcrop from the Adamantina Formation, southwestern São Paulo state. *Revista Brasileira de Paleontologia*. 9(2):181-186.
- Bever, G.S. (2009). Postnatal ontogeny of the skull in the extant north American turtle *Sternotherus odoratus* (Cryptodira: Kinosternidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 330:1-91.
- Cadena, E.A., Bloch, J.I., Jaramillo, C.A. (2010). New podocnemidid turtle (Testudines: Pleurodira) from the Middle-Upper Paleocene of South America. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 30(2):367-382.
- Campos, D.A., Oliveira, G.R., Figueiredo, R.G., Riff, D., Azevedo, S.A.K., Carvalho, L.B., Kellner, A.W.A. (2011). On a new peirosaurid crocodyliform from the Upper Cretaceous, Bauru Group, southeastern Brazil. Anais da Academia Brasileira de Ciências. 83(1):317-327.
- Candeiro, C.R.A, Rich, T. (2010). Overview of the Late Cretaceous biota of the western São Paulo state, Brazil, Bauru Group. *Journal of South American Earth Sciences*. 29:346-353.
- Candeiro, C.R.A., Martinelli, A.G., Avilla, L.S., Rich, T.H. (2006). Tetrapods from the Upper Cretaceous (Turonian-Maastrichtian) Bauru Group of Brazil: a reappraisal. *Cretaceous Research*. 27:923-946.
- Dalrymple, G.H. (1977). Intraspecific variation in the cranial feeding mechanism of turtles of the genus *Trionix* (Reptilia, Testudines, Trionychidae). *Journal of Herpetology*. 11(3):255-285.
- De La Fuente, M. (2003). Two new pleurodiran turtles from the Portezuelo Formation (Upper Cretaceous) of northern Patagonia, Argentina. *Journal of Paleontology*. 77(3): 559-575.
- Fernandes, L.A. (2004). Mapa litoestratigráfico da parte oriental da Bacia Bauru (PR, SP, MG), escala 1:1.000.000. Boletim Paranaense de Geociências. (55):53-66.

- Fernandes, L.A., Coimbra, A.M. (1994). O Grupo Caiuá (Ks): revisão estratigráfica e contexto deposicional. *Revista Brasileira de Geociências*. 24(3):164-176.
- Fernandes, L.A., Coimbra, A.M. (2000). Revisão estratigráfica da parte oriental da Bacia Bauru (Neocretáceo). Revista Brasileira de Geociências. 30(4):717-728.
- Figueira, C.F., Bertini, R.J., Manzini, F.F., Brandt Neto, M. (2001). Um novo testudino do Cretáceo Superior continental do sudeste do Brasil: um dos mais antigos fósseis da Bacia Bauru. *Boletim de resumos: XVII Congresso Brasileiro de Paleontologia*. 1:153.
- França, M.A.G., Langer, M.C. (2005). A new freshwater turtle (Reptilia, Pleurodira, Podocnemididae) from the Upper Cretaceous (Maastrichtian) of Minas Gerais, Brazil. *Geodiversitas*. 27(3):391-411.
- França, M.A.G., Langer, M.C. (2006). Phylogenetic relationships of the Bauru Group turtles (Late Cretaceous of south-central Brazil). *Revista Brasileira de Paleontologia*. 9(3):1-9.
- Gaffney, E.S. (1975). A taxonomic revision of the Jurassic turtles Portlandemys and Plesiochelys. American Museum Novitates. 2574:1-19.
- Gaffney, E.S. (1990). The comparative osteology of the Triassic turtle *Proganochelys. Bulletin of the American Museum of Natural History.* 194:1-263.
- Gaffney, E.S., Meylan, P.A., Wood, R.C., Simons, E., Campos, D.A.(2011). Evolution of the side-necked turtles: the family Podocnemididae. Bulletin of the American Museum of Natural History. 350:1-237.
- Gaffney, E.S., Tong, H., Meylan, P.A. (2006). Evolution of the side-necked turtles: the families Bothremydidae, Euraxemydidae, and Araripemydidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 300:1-700.
- Hsiou, A.S. (2009). Répteis e aves do Pleistoceno do estado do Rio Grande do Sul. In: A.A.S. Da-Rosa. Vertebrados fósseis de Santa Maria e Região.
- Joyce, W.G., Parham, J.F., Gauthier, J.A. (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.
- Kischlat, E-E. (1993). Observações sobre *Podocnemis elegans* Suárez (Chelonii, Pleurodira, Podocnemididae) do Neocretáceo do Brasil. *Boletim de resumos. XIII Congresso Brasileiro de Paleontologia.*

- Kischlat, E-E. (1994a). Observações sobre Podocnemis elegans Suáres (Chelonii, Pleurodira, Podocnemididae) do Neocretáceo do Brasil. Acta Geologica Leopoldensia. 39(1):345-351.
- Kischlat, E-E., Azevedo, S.A.K. (1991). Sobre novos restos de quelônios podocnemídidas do Grupo Bauru, estado de São Paulo, Brasil. *Boletim de resumos. XII Congresso Brasileiro de Paleontologia*.
- Matiazzi, W. (2007). Redescrição da anatomia craniana e pós-craniana do fóssil Bauruemys elegans (Suárez, 1969) do Cretáceo Superior da Bacia Bauru e seu posicionamento filogenético dentro da Epifamília Podocnemidinura (Testudines, Pelomedusoides).
- Meylan, P.A. (1996). Skeletal morphology and relationships of the Early Cretaceous side-necked turtle, Araripemys barretoi (Testudines: Pelomedusoides: Araripemydidae), from the Santana Formation of Brazil. Journal of Vertebrate Paleontology. 16(1):20-33.
- Meylan, P.A., Gaffney, E.S., Campos, D.A. (2009). Caninemys, a new sidenecked turtle (Pelomedusoides: Podocnemididae) from the Miocene of Brazil. American Museum Novitates. 3639:1-26.
- Noonam, B.P. (2000). Does the phylogeny of pelomedusoid turtles reflect vicariance due to continental drift? *Journal of Biogeography*. 27:1245-1249.
- Oliveira, G.R., Romano, P.S.R. (2007). Histórico dos achados de tartarugas fósseis do Brasil. Arquivos do Museu Nacional. 65(1):113-133.
- Paula e Silva, F., Chang, H.K., Caetano-Chang, M.R., Stradioto, M.R. (2006). Sucessão sedimentar do Grupo Bauru na região de Pirapozinho (SP). *Geociências*. 25(1):17-26.
- Price, L.I. (1953). Os quelônios da Formação Bauru, Cretáceo terrestre do Brasil meridional. *Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia D.N.P.M.* 147:1-34.
- Rieppel, O., Reisz, R.R. (1999). The origin and early evolution of turtles. Annual Review of Ecology and Systematics. 30:1-22.
- Romano, P.S.R., Azevedo, S.A.K. (2006). Are extant podocnemidid turtles relicts of a widespread Cretaceous ancestor? *South American Journal of Herpetology*. 1(3):175-184.
- Suárez, J.M. (1969). Um quelônio da Formação Bauru. Anais do XXIII Congresso Brasileiro de Geologia. 1:167-176.

Suárez, J.M. (1999). O sítio fossilífero de Pirapozinho, SP – Extraordinário depósito de quelônios do Cretáceo. In: Schobbenhaus, C., Campos, D.A., Queiroz, E.T., Winge, M., Berbert-Born, M. Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil. 49-54.

# ANEXO I: LISTA DE CARACTERES

- 1. Nasal
  - 0 presente
  - 1 ausente
- 2. FR, posição da órbita
  - 0 abrindo lateralmente
  - 1 abrindo anterodorsalmente
  - 2abrindo dorsolateralmente
  - 3 abrindo dorsalmente
- 3. FR, sulco interorbital
  - 0 ausente
  - 1 presente
- 4. FR, pré-frontal e frontal em vista lateral
  - 0 achatados ou levemente convexos
  - 1 fortemente convexos dorsalmente
- 5. PAR, contato quadradojugal-parietal
  - 0 ausente
  - 1 contato curto
  - 2 contato longo
- 6. PAR, contato parietal-pterigóide no septum orbitotemporale
  - 0 ausente
    - 1 presente e amplo
    - 2 presente e estreito
- 7. PAR, emarginação temporal
  - 0 moderada a ausente
  - 1 extrema, como em Pelusios
  - 2 rasa, emarginação da face extendendo posterodorsalmente a ou acima do
- quadrado
  - 3 emarginação ausente devido a expansão do parietal/supraoccipital
- 8. PAR, escama interparietal
  - 0 ausente
  - 1 triângulo equilátero
  - 2 triângulo alongado
  - 3 lados paralelos
  - 4 amplo posteriormente
- 9. JU, contato jugal-quadrado
  - 0 ausente
  - 1 presente
- 10. JU, contato jugal-parietal
  - 0 ausente
  - 1 presente
- 11. JU, emarginação da face
  - 0 leve
  - 1 alcança o nível da órbita
  - 2 atinge acime do nível da órbita
  - 3 antinge acima do quadrado
- 12. SQ, falange vertical ventral
  - 0 ausente
  - 1 presente
- 13. PO, tamanho
  - 0 igual à órbita
  - 1 menor que a órbita
- 14. PM, pré-maxillar atinge a apertura narium interna
  - 0 não
    - 1 sim
- 15. PM, rostro comprimido
  - 0 ausente

- 1 contorno concave próximo ao contato pré-maxilar-maxilar, rostro não alongado
- 2 contorno concave posterior ao contato pré-maxilar-maxilar, rostro alongado 16. MX, expansão medial da superfície trituratória
  - 0 ausente
  - 1 presente, formando um crista medial maxilar
  - 2 palato secundário com fenda na linha média
- 17. MX, palate secundário longo

0 não, relativamente pequeno (comprimento do palato/comprimento do crânio menor que 0.6)

- $1\,\,{\rm sim},\,{\rm relativamente}\,{\rm longo}$  (comprimento do palato/comprimento do crânio menor que0.7)
- 18. MX, convexidade da superficie trituratória
  - 0 ausente ou rasa
  - 1 profunda
- 19. MX, crista labial
  - 0 alta e estreita
  - 1 baixa e larga
- 20. MX, cristas acessórias
  - 0 ausente
  - 1 uma ou duas
- 21. MX, encontro amplo na linha média
  - 0 não
  - 1 sim
- 22. VO, vômer
  - 0 presente
  - 1 ausente
- 23. PAL, bordas mediais na fenda palatal
  - 0 ausente
  - 1 bordas mediais paralelas
  - 2 bordas mediais curvas
- 24. PAL, palatino extende na superfície trituratória
  - 0 estreito ou ausente
  - 1 moderado, mas muito menos que a extensão do maxilar
  - 2 grande, igual a ou levemente menor do que a extensão do maxilar
- 25. PAL, processo dorsal do palatino contata o parietal no septum orbitotemporale 0 não
  - 1 sim
- 26. PAL, processo dorsal do palatino contata o frontal no septum orbitotemporale 0 não
  - 1 sim
- 27. PAL, bolsa posterior da fossa orbitalis no septum orbitotemporale
  - 0 ausente
  - 1 presente

28. PAL, contato basisfenóide-palatino separado pelo pterigóide

- 0 não
- 1 sim
- 29. QU, antrum postoticum
  - 0 grande
  - 1 pequeno
  - 2 menor e com formato de fenda
- 30. QU, fossa precolumellaris
  - 0 muito pequena ou ausente
  - 1 presente mas rasa
  - 2 profunda e bem definida
- 31. QU, tubo de eustachio separado por osso da fenestra postotica
  - 0 não
  - 1 sim

- 32. QU, incisura columellae auris
  - 0 sem restrição posterior por osso
  - 1 tubo de eustachio separado do estribo por osso ou uma estreita fissura
  - 2 tubo de eustachio e estribo enclausurados ou quase por osso
- 33. QU, contato quadrado-basioccipital
  - 0 ausente
    - 1 presente
- 34. QU, processo medial do quadrado alcança a caixa craniana
  - 0 ausente
  - 1 presente
- 35. PT, cavum pterygoidei
  - 0 ausente
  - 1 parcial
  - 2 completo
- 36. PT, abertura anterior do cavum pterygoidei
  - 0 ausente (cavum pterygoidei ausente)
  - 1 pequena
  - 2 moderada
  - 3 grande, foramen cavernosum abre no teto do cavum pterygoidei
- 37. PT, aba do pterigóide em volta do cavum pterygoidei
  - 0 ausente ou muito pequena
  - 1 parcial
  - 2 completa
- 38. PT, processus trochlearis pterygoidei
  - 0 ausente
    - 1 oblíquo
    - 2 ângulo reto
- 39. SO, exposição do teto
  - 0 ausente ou leve
  - 1 presente, pequena
  - 2 presente, muito grande
- 40. SO, placa horizontal ao longo da borda ventral da *crista supraoccipitalis* 0 ausente
  - 1 presente
- 41. EX, condylus occipitalis
  - 0 basioccipital mais exoccipitals
    - 1 exoccipitals somente
- 42. EX, foramen jugulare posterius
  - 0 parcialmente fechado
  - 1 completamente fechado
- 43. EX, foramina nervi hypoglossi
  - 0 separado na superfície occipital
  - 1 combinados e recuado abaixo da superfície occipital
- 44. BO, basioccipital pequeno em vista ventral, *fossa precondylar* muito pequena 0 não
  - 1 sim
- 45. BO, largura basioccipital tubera
  - 0 perto da mediana
  - 1 longe da mediana
- 46. BO, saliência horizontal occipital
  - 0 ausente
  - 1 presente
- 47. PR, exposição ventral
  - 0 completamente exposto
  - 1 parcialmente ou completamente coberto
- 48. PR, pterigóide cobre o proótico
  - 0 não
  - 1 parcialmente ou completamente
- 49. PR, foramen posterius canalis carotici interni

- 0 no proótico
- 1 no basisfenóide dentro do cavum pterygoidei
- 2 variável entre pterigóide, quadrado, basisfenóide
- 3 pterigóide e basisfenóide
- 50. OP, processus interfenestralis
  - 0 exposto
    - 1 coberto
- 51. OP, fenestra postotica

0 aberta

- 1 parcialmente ou completamente fechada
- 52. BS, foramen nervi abducentis
  - 0 pequeno
  - 1 moderado a grande
- 53. BS, contato basisfenóide-quadrado
  - 0 ausente
  - 1 presente
- 54. DEN, contato sinfiseal
  - 0 fusionado
  - 1 suturado
- 55. ART, processus retroarticularis
  - 0 longo e posterior
  - 1 pequeno ou ausente
  - 2 longo e posteroventral
- 56. ART, chorda tympani no processus retroarticularis
  - 0 não
  - 1 sim
- 57. SP, esplenial
  - 0 presente
  - 1 ausente
- 58. Vertebra, centra cervical com format de sela
  - 0 ausente, procélico
    - 1 completamente heterocélico como em Podocnemis
    - 2 amplo como em Erymnochelys
- 59. Vertebra, segunda cervical biconvexa
  - 0 não
  - 1 sim
- 60. Vertebra, zigapófises cervicais
  - 0 nenhuma fusionada
  - 1 algumas fusionadas
- 61. Carapaça, escama cervical
  - 0 presente
  - 1 ausente
- 62. Carapaça, comprimento do osso nucal
  - 0 duas ou mais vezes a largura
  - 1 comprimento maior que a largura, mas menos que duas vezes
  - 2 comprimento igual à largura
  - 3 nucal muito reduzido (Araripemys)
- 63. Carapaça, extensão da série neural
  - 0 até o suprapigal
    - 1 até o costal oito
  - 2 até costal sete
  - 3 até costal seis
  - 4 neurais discontínuos ou ausentes
- 64. Carapaça, número de neurais
  - 0 oito ou mais
  - 1 sete
  - 2 seis
  - 3 cinco ou menos
- 65. Carapaça, neurais quilhados

- 0 nenhum
- 1 alguns
- 66. Carapaça, posição do neural quadrilátero
  - 0 primeiro
    - 1 segundo
    - 2 terceiro
    - 3 neurais ausente ou discontínuos
  - 4 neural quadrilátero ausente
- 67. Carapaça, borda anterior do costal dois espessada perto do esteio
  - 0 não
  - 1 sim
- 68. Carapaça, esteio axilar
  - 0 atinge o terceiro periferal
  - 1 atinge o segundo periferal
- 69. Plastrão, "duto de almiscar" axilar
  - 0 no esteio
  - 1 ausente no esteio
- 70. Plastrão, "duto de almiscar" axilar
  - 0 não na ponte
    - 1 uma abertura na ponte
    - 2 três aberturas na ponte
    - 3 quatro aberturas na ponte
- 71. Plastrão, mesoplastrão
  - 0 ausente
    - 1 pequeno e lateral
- 72. Plastrão, escama peitoral contata o mesoplastrão
  - 0 sim
  - 1 não
- 73. Plastrão, escama peitoral contata o entoplastrão 0 não
  - 1 sim
- 74. Plastrão, escama peitoral contata o epiplastrão
  - 0 não
  - 1 sim

_/		_	_		_	_	_	_	-																				'	
Táxons	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
Chelidae	0	0&1	0	0	0	0	2	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Pelomedusidae	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0&1	0	0	0	0	0	2
Araripemys	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2
Euraxemydidae	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Bothremydidae	1	0&1&2	0	0	0&1	0	0	0	0&1	0	0	0	0	0	0&1	0	0	0	0	0	0	0	0	0&1	0	0	0&1	0	0&1	0&2
Portezueloemys	?	1	?	0	?	?	0	?	?	?	?	0	?	?	?	?	0	0	?	?	?	0	0	0	?	?	?	0	?	?
Brasilemys	?	1	0	0	0	0	0	?	?	0	?	0	0	?	?	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	?	0	0	0	1
Hamadachelys	1	1	0	0	1	0	0	2	0	0	1	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	1	2
Bauruemys	1	2	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	2
Baurufuma	1	2	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	?	0	0	1	2
Pricemys	?	1	?	?	?	?	0	3	0	?	2	?	?	?	?	0	0	0	0	0	?	?	0	1	0	?	?	0	1	1
Peiropemys	1	1	0	0	2	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	?	0	0	1	2
Lapparentemys	1	1	0	0	2	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	?	0	0	1	1
Podocnemis erythrocephala	1	1	1	0	2	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	2
Podocnemis expansa	1	1	1	0	2	2	0	2	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1
Podocnemis lewyana	1	1	1	0	2	2	0	2	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	2
Podocnemis sextuberculata	1	1	1	0	2	2	0	2	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1
Podocnemis unifilis	1	1	1	0	2	0	0	2	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	2
Podocnemis vogli	1	1	1	0	2	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	2
Turkanemys	1	0	0	0	2	?	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	?	?	0	0	1	1
Erymnochelys	1	0	0	0	2	0	0	2	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	2
Peltocephalus	1	0	0	0	2	0	0	4	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1
Neochelys	1	0	0&1	0	2	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1
Papoulemys	1	0	0	0	2	?	0	1	0	0	0	0	0	?	0	1	0	0	0	0	0	?	0	1	?	?	0	0	1	1

Caninemys	1	1	0	0	2	?	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0
Dacquemys	1	0	0	0	2	?	3	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	?	0	0	1	1
UCMP_42008	1	0	0	0	2	?	3	?	1	0	0	?	0	?	0	1	0	0	0	1	?	?	0	1	0	?	0	0	?	?
Mogharemys	?	0	0	0	?	1	?	?	?	?	?	?	0	?	?	1	0	0	?	1	?	?	0	1	0	1	0	0	1	0
Brontochelys	1	0	0	0	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	0	0	1	0	0	1	2	2	0	?	1	0	?	?
Lemurchelys	1	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	1	2	0	0	1	0	0	1	1	2	0	1	1	0	2	?
Shweboemys	1	0	0	0	?	1	?	?	?	?	?	0	0	1	1	2	1	0	1	0	0	1	1	2	1	1	?	1	?	?
Stereogenys	1	0	0	0	2	1	0	3	?	?	0	?	0	?	1	2	1	0	1	0	0	1	1	2	1	1	1	1	2	0
Latentemys	?	0	0	0	?	1	?	?	?	?	?	0	0	?	?	2	0	0	0	0	0	1	2	2	0	1	1	0	1	?
Cordichelys	?	0	0	0	2	1	0	3	0	0	1	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	1	2	2	0	1	1	?	1	0
Bairdemys hartsteini	1	0	0	1	2	1	0	3	0	0	?	1	0	1	0	2	0	1	0	0	0	1	2	2	0	?	1	0	2	0
Bairdemys venezuelensis	1	0	0	1	2	1	0	3	0	0	1	1	0	1	0	2	0	1	0	0	0	1	2	2	0	1	1	0	2	0
Bairdemys sanchezi	1	0	0	1	2	1	0	?	0	0	1	1	0	1	0	2	0	0	0	0	0	?	2	2	0	?	1	0	2	0
Bairdemys winklerae	1	0	0	0	2	?	0	?	0	?	1	1	0	1	2	2	0	?	0	0	0	?	2	2	?	?	?	0	?	0

Táxons	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60
Chelidae	0	2	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0&1	1	0	0	0	0	0
Pelomedusidae	0	2	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0&1	1	0	1	0	1	0
Araripemys	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0&1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1
Euraxemydidae	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1
Bothremydidae	0	1	1	1	0	0	0	1&2	0	0	0&1	0	0	0	1	0	1	0	2	1	1	0	1	0	0	0&1	1	0	1	0&1
Portezueloemys	0	?	1	1	1	1	1	2	?	?	?	?	?	0	0	?	1	1	1	1	1	?	1	?	?	?	?	?	?	?
Brasilemys	0	0	1	1	1	1	1	1	0	?	?	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	?	1	0	2	1	?	0	?	0
Hamadachelys	0	2	1	1	1	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	2	?	1	?	?	?
Bauruemys	0	2	1	1	2	1	2	2	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	?	2	0	1	0	?	0
Baurufuma	0	2	1	1	2	1	2	2	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	2	0	1	0	?	0
Pricemys	0	2	1	1	2	1	2	2	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?
Peiropemys	0	2	1	1	2	1	2	2	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	?	1	?	?	?	?	?	?	?
Lapparentemys	0	2	1	1	2	1	2	2	?	1	0	1	0	0	1	?	1	1	1	1	1	0	1	0	2	0	?	1	?	0
Podocnemis erythrocephala	0	2	1	1	2	2	2	2	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	2	0	1	1	1	0
Podocnemis expansa	0	2	1	1	2	2	2	2	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	2	0	1	1	1	0
Podocnemis lewyana	0	2	1	1	2	1	2	2	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	2	0	1	1	1	0
Podocnemis sextuberculata	0	2	1	1	2	2	2	2	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	2	0	1	1	1	0
Podocnemis unifilis	0	2	1	1	2	1	2	2	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	2	0	1	1	1	0
Podocnemis vogli	0	2	1	1	2	1	2	2	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	2	0	1	1	1	0
Turkanemys	0	2	1	1	2	?	2	2	0	?	0	1	0	0	1	1	?	1	1	1	?	?	1	0	2	1	1	2	1	0
Erymnochelys	0	2	1	1	2	3	2	2	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	2	1	1	2	1	0
Peltocephalus	0	2	1	1	2	3	2	2	0	0	0&1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	2	1	1	1	1	0
Neochelys	0	2	1	1	2	3	2	2	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	?	1	0	2	1	?	?	?	?
Papoulemys	0	2	1	1	2	?	2	2	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	?	1	?	?	?	?	?	?	?
Caninemys	0	2	1	1	2	?	2	2	?	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	?	1	?	?	?	?	?	?	?

Dacquemys	0	2	1	1	2	?	2	2	2	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?
UCMP_42008	0	2	1	1	2	?	2	2	2	?	0	?	0	0	?	?	1	1	?	1	1	?	1	?	?	?	?	?	?	?
Mogharemys	0	2	1	1	2	3	2	2	?	?	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	?	1	?	?	?	?	?	?	?
Brontochelys	?	?	1	1	2	3	2	2	?	?	?	1	1	0	1	0	1	1	1	1	?	0	1	?	?	?	?	?	?	?
Lemurchelys	0	2	1	1	2	3	2	2	0	?	?	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	?	1	?	?	?	?	?	?	?
Shweboemys	?	?	1	1	2	?	2	2	?	?	?	1	1	1	1	?	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Stereogenys	0	2	1	1	2	3	2	2	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	2	1	?	?	?	?
Latentemys	1	2	1	1	2	3	2	2	0	?	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?
Cordichelys	0	2	1	1	2	3	2	2	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	?	1	?	?	?	?	?	?	?
Bairdemys hartsteini	1	2	1	1	2	3	2	2	0	?	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	?	1	?	?	?	?	1	?	?
Bairdemys venezuelensis	1	2	1	1	2	3	2	2	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	?	1	0	2	?	?	?	?	?
Bairdemys sanchezi	1	2	1	1	2	?	?	2	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	?	1	?	?	?	?	?	?	?
Bairdemys winklerae	1	2	1	1	2	?	?	2	?	?	?	?	?	0	1	0	1	1	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Táxons	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74
Chelidae	0	0&1&2	0&2&4	0&1&2&3	0	0&2&3	0	0&1	?	?	2	?	1	1
Pelomedusidae	1	1&2	1&2	0&1&2&3	0	0	0	0	?	?	1	0	0	0
Araripemys	1	4	0	0	0	3	0	0	?	?	2	?	0	0
Euraxemydidae	1	1	0	0	0	0	0	0	?	?	1	0	0	0
Bothremydidae	1	0&1&2	0&2&3	1&2&3	0	0&1&4	0	0	?	?	1	0	0&1	0
Portezueloemys	1	?	2	2	0	4	?	?	?	?	1	1	1	0
Brasilemys	1	2	1	2	0	4	?	?	?	?	?	?	?	?
Hamadachelys	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?
Bauruemys	1	2	2	2	0	1	1	?	?	?	1	1	1	1
Baurufuma	1	1	2	2	0	1	1	?	?	?	1	1	1	1
Pricemys	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Peiropemys	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Lapparentemys	1	1	2	1	0	0	?	0	?	?	1	0	?	?
Podocnemis erythrocephala	1	2	1	1	0	0	?	1	0	2	1	1	1	1
Podocnemis expansa	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1
Podocnemis lewyana	1	?	1	1	0	0	1	1	?	3	1	1	1	1
Podocnemis sextuberculata	1	1	1	1	1	0	1	1	1	2	1	1	1	1
Podocnemis unifilis	1	1	1	1	1	0	1	1	1	2	1	1	1	1
Podocnemis vogli	1	1	1	1	0	0	1	0	1	3	1	1	1	1
Turkanemys	1	1	3	2	0	0	?	?	?	?	1	1	1	1
Erymnochelys	1	1	3	2	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1
Peltocephalus	1	1	3	2	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1
Neochelys	1	1	2&3	1&2	0	0	?	0	?	?	1	0&1	1	1
Papoulemys	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Caninemys	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Dacquemys	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
UCMP_42008	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Mogharemys	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Brontochelys	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Lemurchelys	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Shweboemys	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Stereogenys	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Latentemys	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Cordichelys	1	1	3	2	0	0	?	?	?	?	1	1	1	1
Bairdemys hartsteini	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Bairdemys venezuelensis	?	1	4	3	0	3	1	?	?	?	1	1	1	1
Bairdemys sanchezi	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Bairdemys winklerae	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?